



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

TRABAJO DE TESIS
PARA OPTAR AL TÍTULO DE
DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

Lic. Agustín Pérez Moreno

DIRECTORES

Dr. Alejandro Otero
Dr. Jose Luis Carballido



La Plata, Buenos Aires, mayo de 2023



INDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	4
CAPÍTULO I - INTRODUCCIÓN	6
ABREVIATURAS INSTITUCIONALES	13
ABREVIATURAS ANATÓMICAS.....	14
CAPÍTULO II - OBJETIVOS	17
OBJETIVO GENERAL	17
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	17
HIPÓTESIS DE TRABAJO	17
CAPÍTULO III - MATERIALES ANALIZADOS	19
MATERIALES DE LOS ESPECIMENES TIPO	19
Materiales tipo de <i>Rinconsaurus caudamirus</i>	19
Materiales tipo de <i>Muyelensaurus pecheni</i>	21
LISTADO DE GÉNEROS Y ESPECIES MENCIONADOS EN EL TEXTO	23
CAPÍTULO IV - LA ANATOMÍA DE <i>RINCONSAURUS CAUDAMIRUS</i>	30
DESCRIPCIÓN DEL TAXÓN <i>RINCONSAURUS CAUDAMIRUS</i>	31
Tegumento	32
Vértebras.....	33
Costillas y Hemapófisis	83
Cintura pectoral.....	86
Miembro anterior.....	91
Cintura pélvica.....	100
Miembro posterior	108
TESTEO DE HIPÓTESIS.....	111
Estatus taxonómico de <i>Rinconsaurus caudamirus</i>	111
Comentarios sobre el holotipo de <i>Rinconsaurus caudamirus</i>	117
TABLAS GENERALES DE MEDIDAS	119
CAPÍTULO V - LA ANATOMÍA DE LOS RESTOS DE LOMA DEL LINDERO	124
DESCRIPCIÓN DE LOS RESTOS ASIGNADOS A <i>MUYELENSAURUS PECHENI</i>	125
Tegumento	125
Esplacnocráneo	126
Neurocráneo	129

Vértebras.....	135
Cintura pectoral.....	173
Miembro anterior.....	176
Cintura pélvica.....	194
Miembro posterior	200
TESTEO DE HIPÓTESIS.....	214
Estatus taxonómico de <i>Muyelensaurus pecheni</i>	215
Estatus taxonómico de los materiales asignados a <i>Muyelensaurus pecheni</i>	216
TABLAS GENERALES DE MEDIDAS	223
CAPÍTULO VI - ANÁLISIS SISTEMÁTICO	233
SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	234
<i>Rinconsaurus caudamirus</i>	234
<i>Muyelensaurus pecheni</i>	236
ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	237
Metodología y Resultados	237
Taxones terminales	247
Caracteres incluidos a la matriz.....	256
Modificaciones en la recodificación de los caracteres.....	264
Matriz de datos	278
Listado de caracteres originales de la matriz.....	288
TESTEO DE HIPÓTESIS.....	315
Nueva propuesta y recomendaciones	318
CAPÍTULO VII - ANÁLISIS DE DISPARIDAD MORFOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICO.....	324
ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO	324
Metodología.....	324
Resultados	326
ANÁLISIS DE DISPARIDAD MORFOLÓGICA.....	332
Metodología.....	333
Resultados	337
TESTEO DE HIPÓTESIS.....	344
Biogeografía	344
Exploración del morfoespacio	344
CAPÍTULO - VIII CONCLUSIONES.....	347
AGRADECIMIENTOS	354

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	354

RESUMEN

Los saurópodos titanosaurios fueron los herbívoros terrestres más diversos y abundantes en las masas continentales del hemisferio sur durante el Cretácico Tardío. Se han descubierto fósiles de estos dinosaurios en todos los continentes y los taxones de titanosaurios representan aproximadamente un tercio de la diversidad de saurópodos conocida. El número de titanosaurios con nombre ha aumentado drásticamente en los últimos años, y sólo en Sudamérica se reconocen actualmente unas 50 especies válidas. La información actual sugiere que el éxito de este grupo parece deberse principalmente a la extraordinaria diversidad de formas y tamaños observada dentro de este clado en el Cretácico Superior. Sin embargo, el conocimiento sobre muchos aspectos de la anatomía y la biología básica de los titanosaurios aún está en desarrollo, posiblemente debido al carácter fragmentario de muchas de sus especies y a la falta de estudios anatómicos en profundidad de taxones que sólo se han dado a conocer de forma preliminar. El objetivo principal que encausa el desarrollo de esta tesis es el de ampliar el conocimiento sobre la morfología y la evolución de este grupo. Para lograr este objetivo se trabajó con dos taxones descritos y figurados brevemente, a pesar de su importancia sistemática.

Por un lado, de la base de la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano inferior a medio) proviene *Rinconsaurus*. La monofilia y validez de este taxón, que es uno de los especificadores del clado Rinconsauria, ha sido cuestionada debido a que algunos de sus rasgos diagnósticos han demostrado ser de una distribución más generalizada entre Titanosauria. Por otro lado, de la base de la Formación Plottier (Coniaciano superior) proviene *Muyelensaurus*. Al igual que *Rinconsaurus*, este taxón es un especificador del clado Rinconsauria. Este taxón siempre ha sido generador de debate ya que los restos determinados como su paratipo exhiben una gran variabilidad morfológica. El estudio osteológico de detalle al cual fueron sometidos los restos de *Rinconsaurus*, permitió reconocer fundamentalmente aspectos novedosos en su esqueleto axial. Los elementos del esqueleto axial permiten reconocer y discutir distintos aspectos, muchos de ellos

muy poco analizados en dinosaurios saurópodos, como la forma y proporciones de las caras ventrales de los centros vertebrales caudales, proporciones entre las caras articulares de los centros vertebrales caudales, forma y orientación de las espinas neurales a lo largo de la serie vertebral caudal, y la homología y desarrollo de ciertas láminas vertebrales, examinando las series vertebrales completas de otros titanosaurios que se encuentran disponibles. Mientras que el estudio osteológico de detalle en *Muyelensaurus* permitió reconocer fundamentalmente aspectos novedosos en la estructura del neurocráneo de este titanosaurio. Por su parte, los elementos del esqueleto post-craneano permitieron reconocer y discutir distintos morfotipos entre los huesos repetidos.

Se llevó a cabo un análisis filogenético utilizando nuevas tecnologías del programa TNT, basado en los resultados del análisis osteológico de *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus*. El análisis sistemático, realizado sobre una matriz de datos que incluía 438 caracteres morfológicos y 108 taxones, no recupero de forma fiable los clados Rinconsauria y Lognkosauria, sin embargo, sí se pudo reconocer una estrecha afinidad entre *Rinconsaurus* y el clado Aeolosaurini. Por su parte, se pudo evaluar la influencia desestabilizadora del taxón *Muyelensaurus* en la resolución de las diferentes hipótesis filogenéticas. Asimismo, fue posible identificar un nuevo clado de titanosaurios colossosaurios gigantes.

Los resultados del análisis filogenético fueron utilizados para explorar distintas metodologías tendientes a conocer áreas de origen, eventos de dispersión y extinciones regionales, como así también para inferir sobre la ecología de los titanosaurios. Para la reconstrucción paleobiogeográfica, se empleó el método RASP para inferir la ubicación geográfica ancestral de los nodos en el árbol. Por otro lado, para inferir sobre la ecología de los titanosaurios, se realizaron análisis de disparidad morfológica utilizando el paquete Claddis en RStudio. El cruce de las hipótesis filogenéticas con los datos estratigráficos permitió proponer el momento de origen de los linajes. Estos datos, combinados con la utilización de una metodología de máxima verosimilitud para evaluar áreas, permitieron discutir la historia evolutiva de los colossosaurios y los saltasauroideos. Así se reconoce un origen en el Berriasiano para los Titanosauria. Con

base en los resultados obtenidos con el análisis de áreas ancestrales utilizando modelos DEC (Dispersión-Extinción-Cladogénesis) el origen de los titanosaurios habría sido en Patagonia, desde donde se habrían dispersado diferentes linajes hacia Laurasia. En cuanto a la ecología de los titanosaurios, se pudo constatar que si bien no explotaron el ecosistema al máximo como sus antecesores (rebaquisáuridos y somphospondilos), lograron adaptarse para conquistar todos los nichos posibles durante el Cretácico Tardío.

ABSTRACT

Titanosaurian sauropods were the most diverse and abundant terrestrial herbivores on the continental landmasses of the southern hemisphere during the Late Cretaceous. Fossils of these dinosaurs have been discovered in all continents and titanosaur taxa represent approximately one-third of the known sauropod diversity. The number of named titanosaurs has increased dramatically in recent years, and 50 species are recognized today only for South America. It is known that the success of this group seems to be mainly due to the extraordinary diversity of shapes and sizes observed within this clade in the Late Cretaceous. However, knowledge about many aspects of the anatomy and basic biology of titanosaurs is still developing, possibly due to the fragmentary nature of many of their species and the lack of in-depth anatomical studies of taxa that have only been released in a preliminary way. The main objective of this thesis is to expand the knowledge about the morphology and evolution of this group. To achieve this objective, this contribution worked with two taxa described and figured briefly, despite their systematic importance.

Rinconsaurus comes from the base of the Bajo de la Carpa Formation (lower to middle Santonian). The monophyly and validity of this taxon, which is one of the specifiers of the Rinconsauria clade, has been questioned because some of its diagnostic features have been shown to be more widely distributed among Titanosauria. On the other hand, *Muyelensaurus* comes from the base of the Plottier Formation (Upper Coniacian). Like *Rinconsaurus*, this taxon is a specifier of the Rinconsauria clade. This taxon has always been a source of debate since the remains determined as its paratype exhibit great morphological variability. The detailed osteological study to which the remains of *Rinconsaurus* were submitted, allowed us to recognize novel aspects in its axial skeleton. The elements of the axial skeleton allow us to recognize and discuss different features, many of them very little analyzed in sauropod dinosaurs, such as the shape and proportions of the ventral faces of the caudal vertebral centra, proportions between the articular faces of the caudal vertebral centra, shape and orientation of the

neural spines along the caudal vertebral series, and the homology and development of certain vertebral lámina e, examining the complete vertebral series of other titanosaurs that are available. Moreover, the detailed osteological study in *Muyelensaurus* allowed us to recognize fundamentally novel aspects in the structure of the neurocranium of this titanosaur. On the other hand, the elements of the postcranial skeleton allowed us to recognize and discuss different morphotypes among the repeated bones.

A phylogenetic analysis was carried out using new technologies of the TNT program, based on the results of the osteological analysis of Rinconsaurus and Muyelensaurus. The systematic analysis, performed on a data matrix including 438 morphological characters and 108 taxa, did not reliably recover the clades Rinconsauria and Lognkosauria, however, a close affinity between Rinconsaurus and the clade Aeolosaurini could be recognized. The destabilizing influence of the taxon *Muyelensaurus* on the resolution of the different phylogenetic hypotheses was evaluated. Likewise, it was possible to identify a new clade of giant colossal titanosaurs.

The results of the phylogenetic analysis were used to explore different methodologies to know areas of origin, dispersal events and regional extinctions, as well as to infer about the ecology of the titanosaurs. For paleobiogeographic reconstruction, the RASP program was used to infer the ancestral geographic location of the nodes in the tree. On the other hand, to infer about the ecology of the titanosaurs, morphological disparity analyses were performed using the Claddis package in RStudio. The integration of phylogenetic hypotheses with stratigraphic data allowed us to know the time of origin of the lineages. These data, combined with the use of a maximum likelihood methodology to evaluate areas, allowed us to discuss the evolutionary history of colossosaurs and saltasauroids. Thus, an origin in the Berriasian is recognized for Titanosauria. Based on the results obtained with the analysis of ancestral areas using DEC, the origin of the titanosaurs would have been in Patagonia, from where different lineages would have dispersed towards Laurasia. Regarding the ecology of titanosaurs, it was found that although they did not exploit the ecosystem to the maximum as their predecessors (rebbachisaurids and somphospondyls), they were able to adapt to conquer all possible niches during the Late Cretaceous.

CAPÍTULO I - INTRODUCCIÓN

Los saurópodos son sin duda uno de los grupos más fácilmente reconocibles dentro de los dinosaurios. Caracterizados por ser animales cuadrúpedos de gran tamaño con miembros columnares, cuellos y colas extremadamente largas y cabezas relativamente pequeñas, estos seres constituyen un interesante grupo de dinosaurios herbívoros cuya amplia historia evolutiva se remonta al Jurásico Medio, habiéndose registrado en todos los continentes, incluso en Antártida. Fueron sin duda el grupo de megaherbívoros más importante de la Era Mesozoica, dominando las comunidades de tetrápodos terrestres. Su importancia ecológica y evolutiva resalta por el hecho de que entre estos animales se incluyen algunos de los dinosaurios terrestres más exitosos que existieron en toda la historia de la vida sobre la Tierra; los titanosaurios.

Titanosauria constituye el grupo más numeroso y diverso dentro de los saurópodos. Su registro (sin incluir huellas) abarca temporalmente desde la parte media del Cretácico Inferior hasta lo más alto del Cretácico Superior (D’Emic & Foreman, 2012), lo cual los convierte en el único linaje de saurópodos en alcanzar el límite Cretácico/Paleógeno. Geográficamente, los titanosaurios alcanzaron una distribución global durante el Cretácico Tardío, con especies distribuidas en todos los continentes (Cerde et al., 2012).

El éxito de este grupo parece deberse sobre todo a la extraordinaria diversidad de formas y tamaños que se observan dentro de este clado en el Cretácico Superior. Entre los titanosaurios se encuentran las formas más pequeñas de Sauropoda (e. g., *Lirainosaurus*, *Magyarosaurus*) como así también los más grandes vertebrados que hayan caminado sobre el planeta, con taxones como *Argentinosaurus* y *Patagotitan* que habrían superado las 60 toneladas (Benson et al., 2014a; Mazzetta et al., 2004).

Además de esta disparidad de tamaños, los Titanosauria muestran también una gran diversidad de morfologías, como por ejemplo en el largo relativo de sus cuellos (e. g., *Futalognkosaurus*), la presencia de placas óseas a modo de “armadura” (e. g.,

Saltasaurus) o esqueletos apendiculares extremadamente gráciles (e. g., *Muyelensaurus*).

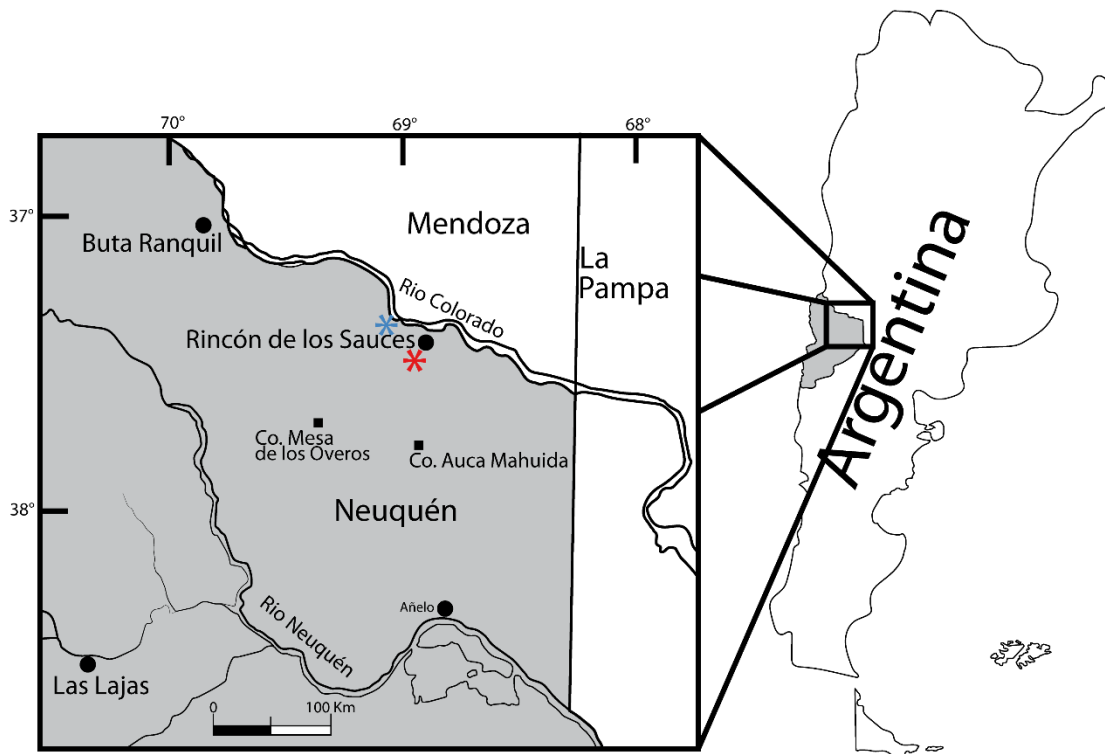


Figura I.1. Mapa de los yacimientos de los cuales se extrajeron a *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus*. El asterisco azul indica el sitio Loma del Lindero, yacimiento del cual proviene *Muyelensaurus*. El asterisco rojo indica el sitio Cañadon Rio Seco, yacimiento del cual proviene *Rinconsaurus*.

Pese a su gran diversidad, el conocimiento sobre muchos aspectos sobre la anatomía de los titanosaurios es relativamente pobre, algo que posiblemente se debe a la naturaleza fragmentaria de muchas de sus especies y la falta de estudios anatómicos profundos de taxones que han sido dados a conocer sólo de manera preliminar. Esto se ve reflejado en la escasa resolución que arrojan los análisis filogenéticos, lo que ha generado un fuerte debate acerca de las interrelaciones de Titanosauria y los principales aspectos vinculados a su evolución (e. g., Salgado et al., 1997; Wilson & Sereno, 1998; Upchurch, 1998; Sanz et al., 1999; Curry Rogers & Forster, 2001; Wilson, 2002; González Riga et al., 2013; Coria et al., 2013; Gallina & Otero, 2015; Salgado et al., 2015; Carballido et al., 2017; González Riga et al., 2018; Gorscak & O'Connor, 2019; Mannion et al., 2019; Hechenleitner et al., 2020; Gallina et al., 2021; Carballido et al., 2022). En este sentido,

para comprender la evolución de este linaje de una manera más acabada son necesarios análisis filogenéticos exhaustivos, en los cuales se incluya un amplio muestreo taxonómico y de caracteres, y estudios detallados de aquellos taxones brevemente descritos.

En relación con esto último, Rinconsauria, un clado definido por Calvo et al. (2007b), es un claro ejemplo de la necesidad de una revisión anatómica y taxonómica detallada y actualizada de taxones publicados hace tiempo. Sus taxones especificadores, *Rinconsaurus caudamirus* y *Muyelensaurus pecheni*, fueron publicados hace veinte años y desde ese momento permanecieron imposible aguardando ser objeto de nuevas investigaciones. *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus* sólo fueron descritos y figurados brevemente, a pesar de ser los especificadores de Rinconsauria. Además, varios caracteres diagnósticos de *Rinconsaurus* y Rinconsauria se reconocen actualmente como de distribución más generalizada entre Titanosauria (Filippi & Garrido, 2008; García & Cerda, 2010); Gallina, 2011a, 2011b; Gallina & Apesteguía, 2011). Por su parte, *Muyelensaurus* ha sido puesto en duda como un taxón válido debido a la gran variabilidad morfológica que exhiben sus restos preservados. Por lo tanto, es necesaria una revisión exhaustiva de Rinconsauria y sus miembros.

Rinconsaurus caudamirus fue el primer dinosaurio nombrado en honor a la localidad de Rincón de Los Sauces, al noreste de la provincia de Neuquén. Los especímenes hallados en 1997, por Gabriel Benítez, provienen de la localidad de Cañadón Río Seco, 2 km al norte de Rincón de los Sauces (68°55'34.20"O; 37°25'7.80"S; Fig. I.1). Los restos fósiles se encuentran en el repositorio del Museo "Argentino Urquiza" en Rincón de Los Sauces bajo la sigla MAU-PV-CRS (o MRS-Pv, publicación original). Los materiales asignados a *Rinconsaurus* consta de dos dientes, varias vértebras cervicales, varias vértebras dorsales, numerosas vértebras caudales, algunos arcos hemales, algunos trozos de costillas, una escápula derecha, un coracoides derecho, varias placas esternales, un húmero izquierdo, varios elementos del metacarpo, varios iliones, tres pubis, un isquion izquierdo y dos fémures (Fig. I.2).

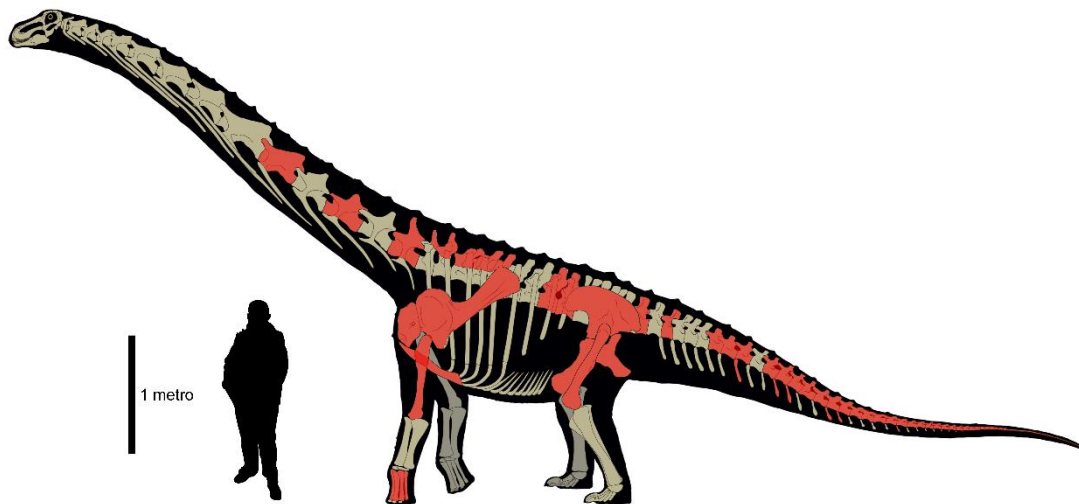


Figura I.2. Reconstrucción del esqueleto de *Rinconsaurus* con los huesos conservados del esqueleto en rojo.

Originalmente, Calvo & González Riga (2003) determinaron que los materiales provenían de niveles correspondientes al Subgrupo Río Neuquén (Leanza & Hugo, 2001), Turoniano superior-Coniaciano superior. Más recientemente, Garrido (2010) la asignó a la Formación Anacleto (Campaniano inferior). Sin embargo, estudios geológicos recientes sitúan el yacimiento holotípico en la base de la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano inferior a medio; Filippi, 2015). Esta unidad estratigráfica está compuesta por una sucesión de depósitos continentales predominantemente psamíticos, con un porcentaje variable de interestratificación de horizontes pelíticos. Los miembros psamíticos están compuestos principalmente por areniscas cuarcíticas, con escasa o nula matriz y débil cemento carbonático (Garrido, 2010).

Poco años después de la publicación de *Rinconsaurus*, Calvo et al. (2007) dio a conocer el otro titanosaurio especificador del clado Rinconsauria; *Muyelensaurus pecheni*. Los fósiles de este nuevo taxón fueron hallados en el yacimiento de Loma del Lindero, a 10 km al oeste de Rincón de los Sauces (69°0'37.42"O; 37°23'36.62"S; Fig.I.1). Este yacimiento fue excavado durante cuatro años (1998-2001) bajo la dirección de J. O. Calvo. Los primeros restos fósiles del yacimiento de la Loma del Lindero fueron hallados por Marcelino Palomo y Salvador Palomo en 1997. En la localidad de Loma del Lindero

se han encontrado numerosos restos de titanosaurios (aprox. 300 huesos; Fig.1.3) asociados a un espécimen de tortuga y terópodos (de la Fuente et al., 2007). Al igual que los restos de *Rinconsaurus*, los restos de *Muyelensaurus* se encuentran en la colección del Museo "Argentino Urquiza" en Rincón de Los Sauces bajo la sigla MAU-PV-LL.

Originalmente Calvo et al. (2007a) determinaron que los materiales provenían de niveles correspondientes a la Formación Portezuelo, Subgrupo Río Neuquén (Leanza & Hugo, 2001), de edad Cretácico Superior (Turoniano superior-Coniaciano inferior). Sin embargo, estudios geológicos recientes, ubican el sitio del hallazgo en la base de la Formación Plottier (Coniaciano superior; Filippi, 2015). La Formación Plottier se compone casi exclusivamente de pelitas rojas a rojizas pálidas, poco consolidadas, con intercalaciones de bancos de limolitas y areniscas finas micáceas de color preponderantemente amarillento a gris-verdoso. En algunos sectores, los cuerpos canalizados presentan bancos de areniscas cuarzolíticas de granulometría mediana con un ligero contenido de matriz fangosa, adquiriendo tonalidades rojizas. La presencia de pequeños septarios y de concreciones carbonáticas de aspecto botroidal, resulta un rasgo relativamente frecuente en esta unidad (Garrido, 2010).

Se conocen varios fósiles de animales provenientes de la Formación Plottier, siendo en su mayoría arcosauromorfos. Dentro de los dinosaurios se incluyen a varios titanosaurios colossosauridos y saltasauroideos (e. g., *Antarctosaurus*, *Petrobrasaurus* y *Notocolossus*), terópodos (coelurosaurios, unenlaginidos y abelisauridos) y Ornithopodos. También se ha hallado en esta formación a él pterosaurio azhdárquido *Thanatosdrakon amaru* y tortugas Chelidae, como *Linderochelys rinconensis* y *Rionegrochelys caldiero* (Salgado et al., 2009; De la Fuente et al., 2017; Méndez et al., 2022; Ortiz David et al., 2022).

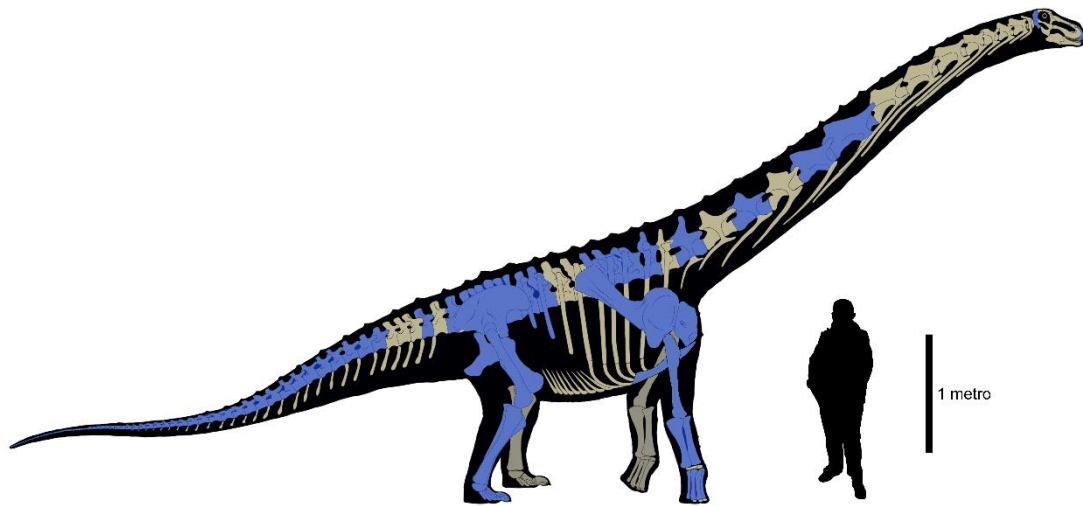


Figura I.3. Reconstrucción del esqueleto de *Muyelensaurus* con los huesos conservados del esqueleto en azul.

En el mismo trabajo donde se presentó a *Muyelensaurus*, se dio a conocer a Rinconsauria. Este nuevo clado, fue considerado como un linaje más derivado que Lognkosauria y relacionado con Aeolosaurini (Calvo et al., 2007b). La mayoría de los análisis filogenéticos posteriores que incluyeron ambos especificadores recuperaron Rinconsauria con su contenido taxonómico original (e. g., Carballido et al., 2017; Tykoski & Fiorillo 2017; González Riga et al., 2018, 2019). Sin embargo, en algunos análisis, Rinconsauria constituye un grupo más inclusivo, dentro del cual se anida Lognkosauria (e. g., Gallina & Apesteguía, 2011; Gallina & Otero 2015; Díez Díaz et al., 2018). Mientras que casi todos los análisis filogenéticos han recuperado los especificadores de clado de Rinconsauria como taxones hermanos, o parientes cercanos (e. g., Gallina & Apesteguía 2011; Gallina & Otero 2015; Carballido et al., 2017; Tykoski & Fiorillo 2017; González Riga et al., 2018, 2019; Poropat et al., 2021), un pequeño número de análisis posicionan a *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus* como parientes lejanos, lo que resulta en una composición taxonómica de Rinconsauria marcadamente diferente (e. g., Santucci & Arruda Campos, 2011; Gorscak & O'Connor, 2019; Mannion et al., 2019). Estas discrepancias podrían deberse a que la anatomía de *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus* aún no se ha descrito completamente. Una revisión exhaustiva de estos materiales no solo contribuiría a aclarar el contenido filogenético de Rinconsauria y su posición entre

Titanosauria, también podría ser un punto de partida firme para realizar algunas interpretaciones de índole biogeográficas y ecológicas.

Las interpretaciones biogeográficas vinculadas directamente con la comprensión de los eventos de diversificación y radiación ocurridos en la evolución de los Titanosaurios, especialmente durante el Cretácico Superior, han sido brevemente exploradas. El Cretácico es uno de los tiempos tectónicamente más activos. Durante el mismo se produce la separación de Gondwana Oriental de Gondwana Occidental, entre los 145 Ma. y los 80 Ma. (Scotese, 2001). Coincidiendo temporalmente con este evento, se cree que se originaron y diversificaron los titanosaurios en Sudamérica (Gallina et al., 2022), sin embargo, la mayoría de los estudios paleobiogeográficos de la última década se han centrado en las faunas de Asia, Europa y, en menor medida, África (Gorscak & O'Connor, 2016; Sallam et al., 2018).

Patagonia se diferencia de otras regiones fosilíferas a nivel mundial en numerosos aspectos, siendo el principal la abundancia de linajes, probablemente endémicos, hallados allí (Bonaparte, 1996). Dentro de Titanosauria, este endemismo está representado estrictamente por Colossosauria. Sin embargo, trabajos como el de Gorscak & O'Connor (2016), solo abordan el tema desde la perspectiva de los Lithostrotia y no integran a los representantes patagónicos de otros clados. Entender la dinámica biogeográfica de Sudamérica durante el Cretácico Inferior más tardío y el Cretácico Superior, es vital para el entendimiento de los eventos de diversificación y radiación los Titanosaurios en su conjunto.

La aplicación de nuevas herramientas en el campo de la Biogeografía Histórica nos permite interpretar las relaciones filogenéticas en un contexto geográfico, lo que nos brinda la capacidad de identificar áreas de origen y deducir eventos de expansión geográfica, dispersión y extinciones locales que anteriormente no se tenían en cuenta. Por lo tanto, es crucial profundizar en el conocimiento de estos aspectos en la evolución de los Titanosauria. Esto nos permitirá comprender y reconstruir de manera más completa la historia biogeográfica de este diverso y exitoso grupo de saurópodos.

Durante el Cretácico Temprano, diferentes clados de saurópodos, como diplodocidos, rebaquisáuridos, euhelopódidos, braquiosaurios y los primeros

titanosaurios, explotaban recursos similares con estrategias semejantes entre sí. Sin embargo, a finales del Albiano algunos de los clados mencionados dejaron de existir o redujeron sus poblaciones considerablemente, excepto los pujantes titanosaurios, los cuales tras el límite Aptiano-Albiano, sobrevivieron, se diversificaron rápidamente y prevalecieron durante los 60 millones de años (Ma) posteriores de la Era Mesozoica. El patrón exacto de cambio en los ecosistemas terrestres a lo largo del límite Aptiano-Albiano es aún poco conocido, sin embargo, se sabe que los Neosauropoda derivados, como Rebbachisauridae y Somphospondyli fueron los clados de saurópodos más diversos y abundantes en esa época. Los primeros eutitanosaurios aparecieron durante el Aptiano (~121,4 Ma) y posteriormente se diversificaron hasta convertirse en el componente más abundante de las faunas de saurópodos durante aproximadamente 40 millones de años (Cenomaniano-Maastrichtiano; ~100–66 Ma.).

La diversidad taxonómica y morfológica conocida de los eutitanosaurios ha aumentado drásticamente en los últimos años, proporcionando nueva información crítica sobre su evolución durante un largo período de dominio ecológico (Cenomaniano-Maastrichtiano). Los esfuerzos de investigación de la última década han permitido alcanzar cierto consenso sobre las hipótesis filogenéticas de este grupo, pero no se han explorado aspectos ecomorfológicos globales. A partir de los resultados del análisis filogenético discutido en el Capítulo VI, en este estudio se realiza una evaluación cuantitativa de la historia evolutiva de Neosauropoda, centrándose especialmente en Eutitanosauria. Se utiliza un exhaustivo análisis de disparidad morfológica y métodos comparativos filogenéticos basados en la anatomía de todo el esqueleto, lo que nos permite caracterizar diferentes aspectos de la macroevolución de este grupo durante el periodo del Cretácico.

ABREVIATURAS INSTITUCIONALES

FMNH – Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos.

GSI – Geological Survey of India, Kolkata, India.

IANIGLA-PV – Colección de Paleontología del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Mendoza, Argentina.

MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MAU (MRS) – Museo Municipal “Argentino Urquiza”, Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina.

MCS – Museo de Cinco Saltos, Río Negro, Argentina.

MGPIFD-GR – Museo de Geología y Paleontología del Instituto de Formación Docente Continua de General Roca, Río Negro, Argentina.

MLP – Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina.

MPCA – Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Cipolletti, Río Negro, Argentina.

MPEF – Museo Paleontológico ‘Egidio Feruglio’ Trelew, Chubut, Argentina;

MUCPv – Colección de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina

PVL – Instituto “Miguel Lillo”, Tucumán, Argentina.

PVSJ-UNSJ – Paleontología de Vertebrados, Museo de Ciencias naturales, universidad nacional de San Juan, San Juan, Argentina.

UNCUYO-LD – Universidad Nacional de Cuyo, Laboratorio y Museo de Dinosaurios, Mendoza, Argentina.

ABREVIATURAS ANATÓMICAS

A.SPDL, lámina espinodiapofisiaria anterior; **Ac**, acetábulo; **ACDL**, lámina centrodiapofisiaria anterior; **ACPL**, lámina centroparapofisiaria anterior; **acr**, cresta acromial; **af**, fosa ancónea; **alp**, apófisis anterolateral; **amp**, apófisis anteromedial;

A.PCDL, lámina centrodiapifisaria posterior anterior; **arc**, cóndilo articular; **b**, cicatriz de origen del bíceps; **bo**, basioccipital; **bs**, basiesfenoides; **cc**, cresta cnemial; **CDF**, fosa centrodiapofisiaria; **cf**, foramen coracoides; **chd**, cabeza condilar, **CPAF**, fosa centroapofisiaria; **CPOF**, fosa centropostzigapofisiaria; **CPOL**, lámina centropostcigapofisiaria; **CPRF**, fosa centroprezigapofisiaria; **CPRL**, lámina centroprezigapofisiaria; **cr.pro**, crista proótica; **ct**, crista tuberalis; **cul**, proceso cultriforme; **dp**, diáfisis; **dpc**, cresta deltopectoral; **eo**, exoccipital; **ec**, epicóndilo; **f**, frontal; **fic**, cóndilo fibular; **fm**, foramen magno; **fo**, fosa; **ft**, cuarto trocánter; **gl**, labio glenoideo; **gt**, trocánter mayor; **hd**, cabeza; **I-XII**, forámenes para la salida de los respectivos nervios craneanos; **ior**, cresta interósea; **ilped**, pedúnculo ilíaco; **isped**, pedúnculo isquiático; **it**, tuberosidad isquiática; **lb**, protuberancia lateral; **lc**, cóndilo lateral; **le**, expansión lateral; **lir**, cresta lingual; **llr**, cresta lateral longitudinal; **lt**, trocánter lateral; **ltr**, crestas laterales; **mc**, cóndilo medial; **Med.CPOL**, lámina centropostzigapofisiaria medial; **Med.SPOL**, lámina espinopostesigoapofisiaria medial; **Med.SPRL**, lámina espinoprezigapofisiaria medial; **ml**, lámina medial; **mer**, cresta mesial; **mr**, cresta mediana; **mtc**, metacarpales; **mtt**, metatarsales; **nc**, canal neural; **ns**, espina neural; **of**, foramen obturador; **ol**, olécranon; **p**, parietal; **pbt**, proceso basipterigoideo; **pc**, cóndilo posterior; **PCDL**, lámina centrodiapifisaria posterior; **PCPL**, lámina centroapofisiaria posterior; **pelvc**, canal pélvico; **pf**, fosa neumática; **pnc**, cavidad neumática; **pm**, dientes premaxilares; **pmsy**, sínfisis premaxilar, **POCDF**, fosa centrodiapifisaria postcigapofisiaria; **PODL**, lámina postzigodiapifisaria; **POSDF**, fosa espinodiapifisaria postzigapofisiaria; **POSL**, lámina postespinal; **Post.SPDL**, lámina espinodiapifisaria posterior; **poz**, postzigapófisis; **poap**, proceso postacetabular; **PPDL**, lámina paradiapifisaria; **pped**, pedúnculo púbico; **prap**, proceso preacetabular; **PRCDF**, fosa centrodiapofisiaria precigapofisiaria; **PRDL**, lámina precigodiapifisaria; **PRPDF**, fosa paradiapifisaria prezigapofisiaria; **PRPL**, lámina prezigoparapofisiaria; **PRSL**, lámina preespinal; **PRSDF**, fosa espinodiapifisaria prezigapofisiaria; **prz**, prezigapófisis; **ptf**, faceta pterigoidea; **pua**, articulación púbica; **qf**, fosa del cuadrado; **rf**, cara radial; **s.TPOL**, lámina intrapostzigapofisiaria única; **SDF**, fosa espinodiapofisiaria; **SPDL**, lámina espinodiapifisaria; **SPOF**, fosa espinopostesinoapofisiaria; **SPOL**, lámina

espinopostesigapofisiaria; **SPRF**, fosa espinoprezigapofisiaria; **SPRL**, lámina espinoprezigapofisiaria; **sr**, faceta de la costilla sacra; **suc**, fosa supracoracoidea; **tic**, cóndilo tibial; **tp**, proceso transversal; **TPOL**, lámina intrapostsigapofisiaria; **TPRL**, lámina intraprezigoapofisiaria; **ulc**, contacto ulnar; **vr**, cresta ventral; **V.TPOL**, lámina intrapostzigoapofisiaria ventral.

CAPÍTULO II - OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de este plan de investigación es contribuir al conocimiento sobre la anatomía y evolución de los saurópodos titanosaurios, en especial aquellas formas del Cretácico Superior de Patagonia. El mismo será abordado tanto desde el estudio y descripción de materiales clave para el conocimiento de la anatomía de estas formas, como también desde el análisis de las relaciones de parentesco dentro del grupo. La inclusión de dichos materiales en una matriz filogenética actualizada y expandida servirá no sólo para comprender de una manera más completa la evolución de este grupo sino además para sentar bases sólidas para futuros estudios paleobiológicos y biogeográficos que brinden un conocimiento más acabado sobre la evolución de este linaje y su rol en los ecosistemas del Cretácico.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Actualizar la taxonomía alfa y brindar la osteología de detalle de *Rinconsaurus caudamirus* Calvo & González Riga (2003).
2. Actualizar la taxonomía alfa y brindar la osteología de detalle de *Muyelensaurus pecheni* Calvo, González Riga & Porfiri (2007).
3. Brindar un marco filogenético actualizado de Titanosauria, con especial énfasis en el clado Rinconsauria y su relación con Lognkosauria, Aeolosaurini y Lithostrotia.
4. Proponer un esquema biogeográfico actualizado de los Titanosauria.
5. Arrojar luz sobre la diversificación de los titanosaurios durante del Cretácico Superior sobre la base del análisis del morfoespacio del grupo.
6. Incrementar el conocimiento de los Titanosauria del Cretácico Superior a través de la exploración de capas correspondientes a los Subgrupos Río Neuquén y Río Colorado (*sensu* Garrido, 2010).

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Las hipótesis que se pondrán a prueba en el marco de los objetivos antes mencionados son detalladas a continuación:

1. **H1.** El total de los materiales asignados originalmente a *Rinconsaurus* pueden ser afirmativamente asignados a este taxón. **H2.** Entre los materiales de *Rinconsaurus* se encuentran estadios ontogenéticos juveniles y adultos. **H3.** *Rinconsaurus* puede ser diagnosticado tanto por caracteres autapomórficos como por combinación única de caracteres.
2. **H1.** El total de los materiales asignados originalmente a *Muyelensaurus* pueden ser afirmativamente asignados a este taxón. **H2.** Entre los materiales de *Muyelensaurus* se encuentran estadios ontogenéticos juveniles y adultos. **H3.** *Muyelensaurus* puede ser diagnosticado tanto por caracteres autapomórficos únicos como por combinación de caracteres. **H4.** *Muyelensaurus* presenta caracteres derivados compartidos con formas de Lognkosauria.
3. **H1.** Rinconsauria representa un clado monofilético. **H2.** La definición de Aeolosaurini resulta poco apropiada teniendo en cuenta el uso histórico que se le ha dado a este clado. **H3.** Aeolosaurini representa un clado anidado dentro de Rinconsauria. **H4.** Rinconsauria es el grupo hermano de Lognkosauria y ambos clados son recuperados como grupo hermano de Lithostrotia.
4. **H1.** Los Titanosauria se originaron en Gondwana en el Cretácico Temprano. **H2.** El clado formado por Rinconsauria + Lognkosauria representa un linaje endémico de América del Sur.
5. **H1.** La utilización del morfoespacio, medido en sus componentes principales, indica la utilización diferencial del ecosistema por parte de los titanosaurios durante el Cretácico Superior. **H2.** Analizando Sauropoda en conjunto se observa una reducción en el morfoespacio a lo largo de la historia evolutiva del grupo.

CAPÍTULO III - MATERIALES ANALIZADOS

En este apartado se explicará de manera detallada las piezas esqueléticas analizadas en esta contribución.

MATERIALES DE LOS ESPECIMENES TIPO

Tanto los materiales tipo de *Rinconsaurus* como los de *Muyelensaurus pecheni* han sufrido un cambio en sus etiquetas identificatorias desde el momento de su publicación hasta el momento de esta contribución. Es por esta razón que todos los materiales presentados con el acrónimo “MRS-Pv”, en la presente contribución son referidos como “MAU-PV-CRS-” para los materiales referidos a *Rinconsaurus* y “MAU-LL-PV-” para aquellos referidos a *Muyelensaurus pecheni*.

MATERIALES TIPO DE *RINCONSAURUS CAUDAMIRUS*

Especimen holotípico.

MAU-PV-CRS-26, trece vértebras caudales de la región media-anterior y postero-media articuladas de la cola y dos iliones.

Ejemplares paratípicos.

MAU-PV-CRS-117 y 263, dientes

MAU-PV-CRS-112, angular y surangular

MAU-PV-CRS-21, vértebra cervical anterior

MAU-PV-CRS-02, vértebra cervical media

MAU-PV-CRS-03, 04 y 08, vértebras cervicales posteriores

MAU-PV-CRS-05/3, 06/1 y 06/2, vértebras dorsales anteriores

MAU-PV-CRS- 05/1, 05/2, vértebras dorsales media

MAU-PV-CRS-17 y 18, vértebras dorsales posteriores

MAU-PV-CRS-11, 13, 16 y 19, centros vertebrales dorsales

MAU- PV-CRS-41/1 y 41/2, vértebras sacras

MAU-PV-CRS-22, vértebra caudosacra

MAU-PV-CRS-23, 25/1, 25/2 y 25/3, vértebras caudales anteriores

MAU-PV-CRS- 27/1, 27/2, 27/3, 28/1, 28/2 y 31, vértebras caudales medias

MAU-PV-CRS-29/1, 29/2, 29/3, 30/1, 30/2, 30/3, 32, 34, 35, 36/1, 36/2, 38, 39 y 40, vértebras caudales posteriores

MAU-PV-CRS-20, 42, 93, 99, 109, 110 y 113, arcos hemales

MAU-PV-CRS-43, escápula y coracoides

MAU-PV-CRS-46, 103 y 104, placas esternales

MAU-PV-CRS-47, húmero

MAU-PV-CRS-98/1–5, metacarpianos

MAU-PV-CRS-96/1, 96/2 y 275/1, iliones

MAU-PV-CRS-97/1, 97/2, 100/1 y 100/2, pubis

MAU-PV-CRS-94 y 101, isquiones

MAU-PV-CRS-49 y 92, fémures

MAU-PV-CRS-111, metatarsales

Comentarios

Los materiales de *Rinconsaurus* se recuperaron de una sola localidad en la que se encontró al menos un taxón adicional. El espécimen paratípico MAU-PV-CRS-102, originalmente identificado como prefrontal por Calvo & González Riga (2003), se excluyó de la serie tipo ya que se ha identificado como un ilion de crocodylomorfo notosuquio (Filippi et al., 2021).

El número mínimo de individuos calculado en la presente contribución fue realizado a partir de los iliones, incluyendo elementos izquierdo y derecho de diferentes tamaños, ya que son los elementos pares repetidos más abundantes. Excepto por el holotipo y la serie de vértebras articuladas (MAU-PV-CRS-PV 05, 06, 23, 25, 27, 29, 30), cada elemento conservado se considera un espécimen diferente, ya que no se puede establecer ni la asociación obvia ni los patrones de articulación entre ellos debido a la falta de información de campo que contribuya a la designación de especímenes. Para determinar el estadio ontogenético de los ejemplares que conservaban vértebras, se utilizó como criterio la presencia o ausencia de la sutura neurocentral (Brochu, 1996; Griffin & Nesbitt, 2020). Además, se consideró que la diferencia de tamaño presente en los elementos apendiculares y axiales, especialmente en las vértebras caudales, podrían estar relacionadas con distintas etapas ontogenéticas, variaciones en el tamaño dentro de la población o una combinación de ambos factores.

MATERIALES TIPO DE *MUYELENSAURUS PECHENI*

Especimen holotípico.

MAU-LL-PV-207, una caja craneana que incluye parte frontal y parietal, basioccipital, ambos procesos basipterigoideos incompletos, supraoccipital, ambos exoccipitales, tubérculos basiesfenoidales, orbitosfenoides y paraesfenoides incompletos.

Ejemplares paratípicos.

MAU-LL-PV-59, 60 y 337, premaxilares

MAU-LL-PV-65, 66, 232, 279, 391, 392 y 428, vértebras cervicales medias

MAU-LL-PV-121, 122, 204, 230, 229, 420 y 422 vértebras cervicales posteriores

MAU-LL-PV-404–419, vértebras dorsales anteriores

MAU-LL-PV-67, 130, 194 y 412-B, vértebras dorsales medias

MRS-LL-PV-68, 123, 124, 129, 133, 136, 203, 224 y 431, vértebras dorsales posteriores

MAU-LL-PV-355, sacro

MAU-PV-LL-186, 191, 192 y 245, vértebras caudales indeterminadas

MAU-LL-PV-135, 137, 173, 174, 200, 214, 252, 377, 405 y 412-A, vértebras caudales anteriores

MAU-LL-PV-135, 164 y 193, vértebras caudales medias

MAU-LL-PV-170, 171, 172, 175 y 176, vértebras caudales posteriores

MAU-LL-PV-189, 190, 193, 209 y 408, vértebras caudales

MAU-LL-PV-259, 396 y 397, escápula

MAU-LL-PV-125, placa esternal

MAU-LL-PV-70, 132, 212, 352, 357, 387 y 427 húmeros

MAU-LL-PV-72, 243, 353 y 182, ulnas

MAU-LL-PV-71, 139, 257 y 258, radios

MAU-LL-PV-73, 74, 127, 140, 152, 157, 181, 198, 231, 235, 273 y 274 metacarpianos

MAU-LL-PV-87, 199, 247, 202 y 251, isquiones

MAU-LL-PV-131, 134, 399 y 432, iliones

MAU-LL-PV-88, 154, 204 y 371, pubis

MAU-LL-PV-89, 91, 249, 352, 356, 358, 389 y 429, fémures

MAU-LL-PV-161, 162, 266 y 430, tibias

MAU-LL-PV-90, 245, 246, 271, 369, 375 y 426, fíbulas

MAU-LL-PV-187, astrágalo

MAU-LL-PV-50-54, 128, 141, 142, 166, 168, 236, 242, 378 y 379, metatarsianos

MAU-LL-PV-55, 56, 57, 58, 143, 144-147, 165 y 237, falanges

Comentarios

Al igual que en el caso de *Rinconsaurus*, los materiales atribuidos al taxón *Muyelensaurus pecheni* se recuperaron de una sola localidad en la que se encontró más de un taxón. Los fósiles fueron encontrados en asociación con restos de terópodos y el ejemplar de tortuga *Linderochelys rinconensis* (de La Fuente et al., 2007); (Calvo & Gonzalez Riga, 1999; Gonzalez Riga & Calvo, 1999).

Entre los materiales axiales y apendiculares de saurópodos recolectado en esta localidad, se encontraron diferencias morfológicas que se interpretan como producto de la presencia de más de una especie. En esta contribución, se considera esta asociación de saurópodos como no monoespecífica, debido a que no se ha encontrado evidencia suficiente para respaldar esta propuesta.

Al igual que en el caso de *Rinconsaurus* cada elemento conservado se considera un espécimen diferente, ya que no se puede establecer ni la asociación obvia ni los patrones de articulación entre ellos. Sin embargo, Con base en los huesos duplicados, representados por huesos axiales y apendiculares, exhiben una diversidad de tamaños y proporciones que sugieren la presencia de individuos sub adultos y adultos en el ensamble.

LISTADO DE GÉNEROS Y ESPECIES MENCIONADOS EN EL TEXTO

La siguiente tabla presenta la fuente de datos comparativos utilizados en este estudio, mostrando tanto los materiales estudiados de primera mano cómo los estudiados de la literatura. Los taxones que muestran números de colección fueron estudiados de primera mano. En este sentido, para evitar el exceso de citas dentro del texto y facilitar la lectura, no se incluyen la mayoría de las citas en las comparaciones.

Taxón	Fuente
<i>Aeolosaurus sp.</i>	MPCA-Pv 27174; MPCA-Pv 27179; García & Salgado (2013)
<i>Aeolosaurus colhuehuapensis</i>	Casal (2007)
<i>Amygdalodon patagonicus</i>	Cabrera (1947)
<i>Angolatitan adamastor</i>	Mateus et al. (2011)
<i>Andesaurus delgadoi</i>	MUCPv 132; Mannion & Calvo (2011)
<i>Antarctosaurus giganteus</i>	Huene (1929); MLP 23-316
<i>Antarctosaurus wichmannianus</i>	MACN-RN 6904; Huene (1929)
<i>Alamosaurus sanjuanensis</i>	Gilmore (1946); Tykoski & Fiorillo (2017)
<i>Argentinosaurus huinculensis</i>	Bonaparte & Coria (1993)
<i>Aragosaurus ischiaticus</i>	Royo-torres et al. (2014)
<i>Argyrosaurus superbus</i>	MLP-77-V29-1; Mannion & Otero (2012)
<i>Arrudatitan maximus</i>	Santucci & de Arruda-Campos (2011); Silva Junior et al. (2021)
<i>Barrosasaurus casamiquelai</i>	Salgado & Coria (2009)
<i>Baurutitan britoi</i>	Kellner et al. (2005)
<i>Bonatitan reigi</i>	Martinelli & Forasiepi (2004); Salgado, Gallina, Paulina Carabajal, et al. (2015)
<i>Bonitasaura salgadoi</i>	MPCA 460; 467; Apesteguía (2004); Gallina & Apesteguía, (2015)
<i>Brachiosaurus sp.</i>	Janensch (1936b, 1936a, 1938); Knoll & Schwarz-Wings (2009)

<i>Bravasaurus arrierosorum</i>	Hechenleitner et al. (2020)
<i>Camarasaurus</i> sp.	Osborn & Mook (1921)
<i>Cetiosaurus</i> sp.	(Owen, 1841); (Upchurch & Martin, 2003)
<i>Choconsaurus baileywillisi</i>	Simón et al. (2018)
<i>Chubutisaurus insignis</i>	MACN 18222/28; (Carballido, Pol, et al. (2011)
<i>Daxiatitan binglingi</i>	You et al. (2008)
<i>Diamantinisaurus matildae</i>	Hocknull et al. (2009); Poropat, Upchurch, et al. (2015); Poropat et al., (2021)
<i>Drusilasaura deseadensis</i>	Navarrete et al. (2011)
<i>Dreadnoughtus schrani</i>	Lacovara et al. (2014); Ullmann & Lacovara (2016)
<i>Elaltitan lilloi</i>	PVL 4628; Mannion & Otero (2012)
<i>Epachthosaurus sciuttoi</i>	Casal & Ibiricu (2010); Powell (1990); Martínez et al. (2004)
<i>Euhelopus dzanskyi</i>	Wiman (1929); Wilson & Upchurch (2009)
<i>Europasaurus holgeri</i>	Sander et al. (2006); Carballido & Sander (2014)
<i>Futalongkosaurus dukei</i>	MUCPv-323; Calvo, Porfiri, et al., (2007b, 2007a)
<i>Giraffatitan brancai</i>	Paul (1988)
<i>Gondwanatitan faustoi</i>	Kellner et al. (1999)
<i>Huabeisaurus allocotus</i>	Pang & Cheng (2000)

<i>Isanosaurus attavipachi</i>	Buffetaut et al (2000)
<i>Isisaurus colberti</i>	Jain & Bandyopadhyay (1997)
<i>Jainosaurus septentrionalis</i>	Huene (1933); Wilson et al. (2009)
<i>Kaijutitan maui</i>	Filippi et al (2019)
<i>Laplatasaurus araukanicus</i>	Huene (1927); Gallina & Otero (2015)
<i>Lavocatisaurus agrioensis</i>	Canudo et al. (2018)
<i>Lessemsaurus sauropoides</i>	Bonaparte (1999)
<i>Ligabuesaurus Leanzai</i>	Bonaparte et al. (2006); Bellardini et al. (2022)
<i>Lirainosaurus astibiae</i>	Sanz et al. (1999); Díez Díaz et al., (2011); Díez Díaz, Pereda Suberbiola, et al., (2012); Díez Díaz et al., (2012); Díez Díaz, Pereda Suberbiola, et al., (2013b); Díez Díaz, Pereda Suberbiola, et al., (2013a).
<i>Lusotitan atalaiensis</i>	Mannion et al. (2013)
<i>Magyarosaurus dacus</i>	Csiki et al. (2010); Huene, (1932a, 1932b); Nopcsa (1915)
<i>Malawisaurus dixeyi</i>	Gomani (2005)
<i>Malarguesaurus florenciae</i>	González Riga et al. (2009)
<i>Mansourasaurus shahinae</i>	Sallam et al. (2018)
MAU-PV-AC-01	Calvo et al. (1997)
MAU-PV-LI-595	Filippi et al. (2017)

<i>Mendozasaurus neguyelap</i>	IANIGLA-PV 065/1–22; 065/23–25; 065/26–30; 076; 076; 084; 066; González Riga (2003); González Riga & Mannion (2018)
MLP 46-VIII-21-2	Filippini et al. (2016)
MML-194	García et al. (2008)
<i>Mnyamawamtuka moyowamkia</i>	Gorscak & O'Connor (2019)
<i>Narambuenatitan palomoi</i>	MAU-PV-N-425; (Filippi, García, et al., 2011)
<i>Nemegtosaurus mongoliensis</i>	Nowiński (1971)
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP Ly 1-6; MLP 77-V-28-1; Lydekker et al. (1893); Salgado et al. (2005); D'Emic & Wilson (2011)
<i>Notocolossus gonzalezparejasi</i>	UNCUYO-LD 301; UNCUYO-LD 302; (González Riga et al., 2016)
<i>Opisthocoelicaudia skarzynski</i>	Borsuk-Białynicka (1977)
<i>Overosaurus paradasorum</i>	MAU-PV-CO-439; Coria et al. (2013)
<i>Panamericansaurus schroederi</i>	Calvo & Porfiri (2010)
<i>Patagotitan mayorum</i>	MPEF-PV 3400; MPEF-PV 3399; Carballido et al. (2017)
<i>Petrobrasaurus puestohernandezi</i>	MAU-PV-PH-449; Filippi, Canudo, et al. (2011)
<i>Phuwiangosaurus sirindhornae</i>	Martin et al. (1994)
<i>Pitekunsaurus macayai</i>	MAU-PV-AG-446; Filippi & Garrido (2008)
<i>Puertasaurus reuili</i>	Novas et al. (2005)
<i>Punatitan coughlini</i>	Hechenleitner et al. (2020)

<i>Qiaowanlong kangxii</i>	You & Li (2009)
<i>Quaesitosaurus orientalis</i>	Kurzanov & Bannikov (1983)
<i>Quetecsaurus rusconii</i>	UNCUYO-LD-300; González Riga & Ortiz David (2014)
<i>Rapetosaurus krausei</i>	Rogers (2009)
<i>Rayososaurus agrioensis</i>	Bonaparte (1996)
<i>Rocasaurus muniozi</i>	MPCA-PV 46; Salgado & Azpilicueta (2000)
<i>Rukwatitan biseptus</i>	Gorscak et al. (2014)
<i>Ruyangosaurus giganteus</i>	LÜ, (2014); LÜ et al. (2009)
<i>Savannasaurus elliotorum</i>	Poropat et al. (2016)
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017; Bonaparte & Powell (1980); Powell (1992, 2003); Zurriaguz & Powell (2015)
<i>Sarmientosaurus musacchioi</i>	Martínez et al. (2016)
<i>Shingopana songwensis</i>	Gorscak et al. (2017)
<i>Shunosaurus lii</i>	Dong et al. (1983)
<i>Tapuiasaurus macedoi</i>	Zaher et al. (2011)
<i>Tastavinsaurus sanzi</i>	Canudo et al. (2008)
<i>Tazoudasaurus naimi</i>	Allain & Aquesbi (2008)
<i>Tehuelchesaurus benitezi</i>	MPEF-PV 1125; Carballido, Rauhut, et al. (2011)
<i>Trigonosaurus pricei</i>	de ALMEIDA CAMPOS et al. (2005)

<i>Turiasaurus riodevensis</i>	Royo-Torres et al. (2006)
<i>Uberabatitan ribeiro</i>	Salgado & de Souza Carvalho (2008; Silva et al. (2019)
<i>Vahiny depereti</i>	Curry Rogers & Wilson (2014)
<i>Vouivria dampariensis</i>	Mannion et al. (2017)
<i>Wintonotitan wattsi</i>	Hocknull et al. (2009); Poropat, Mannion, et al. (2015)
<i>Xianshanosaurus shijiagouensis</i>	Lü et al., 2009

CAPÍTULO IV - LA ANATOMÍA DE *RINCONSAURUS CAUDAMIRUS*

A finales de la década de los 90, numerosas contribuciones analizaron las relaciones filogenéticas de Sauropoda (Salgado et al., 1997; Salgado & Calvo, 1997; Upchurch, 1995; Wilson & Sereno, 1998). Algunas contribuciones más recientes, como por ejemplo la de Wilson (2002) o la de (Upchurch & Barrett, 2005) dieron a conocer en una historia evolutiva similar para los saurópodos, la cual proponía a Titanosauria como un clado derivado de Macronaria y, a su vez, como un clado hermano de Diplodocoidea. Aunque análisis posteriores ampliaron los muestreos de taxones y caracteres utilizados por estos autores, solo unos pocos se centraron en la evolución de los titanosaurios (e. g., Curry Rogers, 2005; Calvo et al., 2007; González Riga et al., 2009).

Ya comenzado el nuevo milenio las contribuciones al análisis de las relaciones filogenéticas de los titanosaurios se incrementaron, pero la mayoría de estos análisis solo sirvió para determinar una posición filogenética preliminar de taxones particulares. En esos tiempos se definieron clados como Rinconsauria y Aeolosaurini, los cuales se pensaba que estaban estrechamente emparentados, (Calvo & González Riga, 2003; Franco-Rosas, 2004; Calvo et al., 2007; Gallina & Apesteguía, 2011) y Lognkosauria, el cual se lo consideraba un clado alejado de los otros dos.

En la última década, con la incorporación de nuevos taxones descritos (e. g., *Quetecsaurus*, *Drusilasaura*, *Patagotitan*) y otros tradicionalmente no incluidos en los análisis filogenéticos debido a su naturaleza fragmentaria (e. g., *Puertasaurus* y *Argentinosaurus*) se recuperó una diversidad previamente no reconocida de titanosaurios sudamericanos. La reiterada recuperación de este grupo en diferentes análisis filogenéticos (Gallina & Apesteguía, 2011, Carballido et al., 2017; Coria et al., 2013; Gallina & Otero, 2015; Salgado et al., 2015; González Riga & Mannion, 2018; Tykoski & Fiorillo, 2016) promovió la creación de un nuevo linaje llamado Colossosauria (González Riga et al., 2019), el cual reúne a los clados Lognkosauria, Rinconsauria y Aeolosaurini. Por primera vez, desde la definición de Neosauropoda, se pudo lograr que

varias hipótesis filogenéticas dedicadas al estudio de saurópodos convergieran en una misma hipótesis evolutiva, sin embargo, este nuevo linaje no tuvo en consideración la estabilidad y validez de los taxones especificadores de los clados Lognkosauria, Rinconsauria y Aeolosaurini (Carballido et al., 2022).

Para corroborar la estabilidad del clado Colossosauria es necesario conocer la validez y estabilidad de los taxones que lo componen. *Rinconsaurus caudamirus* y *Muyelensaurus pecheni* son dos taxones especificadores cuya anatomía aún no se ha descrito completamente y que hasta el día de hoy generan muchos interrogantes. Dada la importancia de su rol como especificador el objetivo general de este capítulo es analizar e ilustrar en profundidad la anatomía de *Rinconsaurus caudamirus*.

DESCRIPCIÓN DEL TAXÓN *RINCONSAURUS CAUDAMIRUS*

En este apartado se realizará una descripción comparada del holotipo (MUA-CRS-PV-26), los diferentes paratipos y el material referido a *Rinconsaurus caudamirus* con otros titanosaurios cercanamente emparentados.

El esqueleto de *Rinconsaurus caudamirus* ha sido descrito e ilustrado solo parcialmente (Calvo & González Riga, 2003). Recientemente se ha publicado una descripción preliminar del esqueleto axial (Pérez Moreno et al., 2022) y una descripción preliminar del esqueleto apendicular de *Rinconsaurus* (Pérez Moreno et al., 2023). En el marco del **Objetivo 1** de este trabajo, se ampliará la descripción, se figurará aquellos elementos que no aparecen en la publicación original y se intentará dar respuesta a aquellos interrogantes referidos a la disparidad morfológica que manifiestan los diferentes elementos óseos preservados.

La terminología anatómica utilizada aquí sigue los términos direccionales tradicionales o "romerianos" (e. g., posterior, anterior) para las estructuras esqueléticas (Romer, 1956). En el caso del escapulocoracoides, las descripciones se realizaron tomando el eje largo del hueso horizontal, sin considerar las orientaciones de desarrollo (es decir, vertical) ni funcional (es decir, posterodorsal) (Jasinoski et al., 2006; Schwarz et al., 2007).

La nomenclatura de las láminas vertebrales sigue a Wilson (1999) con modificaciones (a. PCDL; Figs. 9 y 11) de Salgado et al. (2005) y la nomenclatura de las fosas vertebrales sigue a Wilson et al. (2011).

TEGUMENTO

Dientes. Se recuperaron un total de dos dientes aislados (MAU-PV-CRS-117 y MAU-PV-CRS-263; Fig. IV.1). El Índice de Compresión (CI, sensu Díez Díaz et al., 2013), calculado como el ancho máximo labiolingual dividido por el ancho máximo mesiodistal de la corona es 0,72 en MAU-PV-CRS-263 y 0,81 en MAU-PV -CRS-117. Estos índices son semejantes a los índices hallados en otros titanosaurios (e. g., *Patagotitan*, *Petrobrasaurus*, *Pitekunsaurus*, *Tapuiasaurus*, *Lirainosaurus*).

Los dientes están ligeramente más expandidos labiolingualmente que mesiodistalmente. Ambos dientes son estrechos y en su mayoría subcirculares en sección transversal como en la mayoría de los titanosaurios excepto *Malawisaurus* (Nowiński, 1971; Kues & Rigby, 1980; Calvo, 1994; Kellner, 1996; Wilson & Sereno, 1998; Cerda & García, 2010). El plano lingual (Figs. IV.1C–IV.1D) es ligeramente cóncavo apicobasalmente, mientras que el plano labial es convexo. Estos planos forman bordes afilados mesiales y distales donde se encuentran, como en *Antarctosaurus*, *Alamosaurus*, *Bonitasaura* y *Pitekunsaurus* (Huene, 1929; Kues et al., 1980; Apesteguía, 2004; Filippi & Garrido, 2008). A diferencia de *Pitekunsaurus*, estos bordes afilados son paralelos en toda su longitud y no se encuentran en la punta de la corona (Figs. IV.1B, IV.1D). En la porción más cercana a la raíz del plano lingual aparece otro borde que se disipa hacia el ápice de la corona (Figs. IV.1C–IV.1D). Debido al daño (MAU-PV-CRS-263) o la presencia de matriz (MAU-PV-CRS-117), no se pudieron identificar facetas de desgaste.

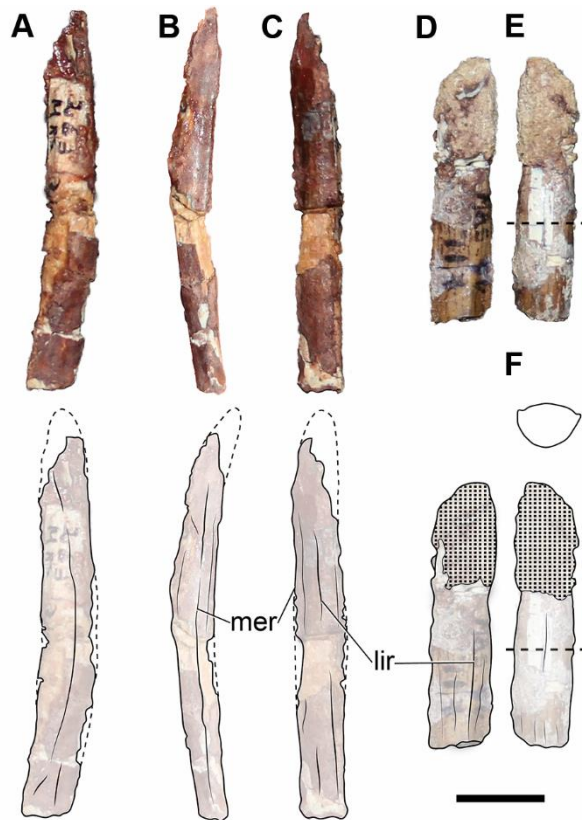


Figura IV.1. Dientes de *Rinconsaurus caudamirus*. MAU-PV-CRS-263. **A**, en labial; **B**, mesial o distal; **C**, vistas linguales. **D**, MAU-PV-CRS-117 en lingual y **E**, en vistas labiales. **F**, en la sección transversal (dibujo modificado de Calvo & González Riga, 2003). El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 1 cm.

VÉRTEBRAS

Vértebras cervicales. Se conservaron tres vértebras cervicales (MAU-PV-CRS-02; MAU-PV-CRS-03; y MAU-PV-CRS-08). Actualmente faltan las vértebras MAU-PV-CRS-04 y MAU-PV-CRS-21, incluidas en la descripción

original. Los criterios que se utilizaron para determinar la posición de cada elemento cervical se establecieron según los resultados del estudio comparativo realizado entre *Rinconsaurus* y otros titanosaurios con secuencias completas de vértebras cervicales, de las cuales destacan los ejemplares MAU-PV-AV-01 y MAU-PV-LI-595 (Calvo et al., 1997; Filippi et al., 2017). Estos ejemplares provienen de sitios cercanos a Rincón de Los Sauces y presentan una serie completa de vértebras cervicales que se articulan desde el cráneo hasta la primera vértebra dorsal. Las principales características que se consideraron son: 1) el desarrollo anteroposterior y dorsoventral de los arcos neurales, 2) el desarrollo e inclinación de las prezigapófisis, 3) la presencia y orientación de láminas, y 4) la presencia y desarrollo de pleurocelos. El índice de elongación promedio (aEI; sensu Chure et al., 2010), calculado como la longitud anteroposterior del centro (excluyendo el cotilo) dividido por el valor promedio de la longitud mediolateral de la superficie articular posterior y la altura dorsoventral, se considera aquí como la elongación (EI), ya que este puede verse influenciado por la compactación de los restos. Con base en estos criterios, se ha determinado que MAU-PV-CRS-02 es una vértebra cervical media,

caracterizada por tener espinas neurales casi tan altas como anteroposteriormente largas, prezigapófisis que sobrepasan anteriormente la superficie articular anterior del centro y están ligeramente inclinadas anterodorsalmente ($\approx 30^\circ$), pleurocelos ausentes y parapófisis dispuestas ventralmente. Por otro lado, MAU-PV-CRS-03 y MAU-PV-CRS-08 son ambas vértebras cervicales posteriores, caracterizadas por tener espinas neurales más altas que largas anteroposteriormente, prezigapófisis cortas y usualmente inclinadas anterodorsalmente ($> 30^\circ$), pleurocelos presentes y parapófisis proyectadas hacia afuera lateralmente.

Vértebras cervicales medias—El elemento MAU-PV-CRS-02 (Fig. IV.2) es una vértebra cervical media aislada. Las series articuladas y completas MAU-PV-AV-01 y MAU-PV-LI-595, compuestas por un total de 13 vértebras cervicales, muestra cinco vértebras cervicales anteriores, cuatro vértebras cervicales medias y cuatro vértebras cervicales posteriores. Si se considera este número de vértebras cervicales por zona, MAU-PV-CRS-02 podría tener una posición entre la 5ª y la 9ª vértebra cervical. Gran parte de la espina neural está dañada y todo el elemento muestra clara evidencia de haber sufrido deformación por compresión tanto lateral como dorsoventral; sin embargo, brinda información valiosa sobre zigapófisis, centro, láminas y fosas.

El centro opistocélico es largo anteroposterior y dorsoventralmente bajo (exagerado por la compresión), con un aEI de 2,17 (consulte la Tabla 4.1). A excepción de unos pocos titanosaurios, como *Saltasaurus*, *Neuquensaurus* e *Isisaurus*, el EI de las vértebras cervicales medias de la gran mayoría de los titanosaurios suele ser superior a 4 (e. g., *Malawisaurus*, *Trigonosaurus*, *Futalognkosaurus*). La superficie ventral del centro es plana a ligeramente cóncava tanto anteroposterior como transversalmente como en *Futalognkosaurus*. Sus superficies laterales carecen de pleurocelo. La falta de pleurocelos en las vértebras cervicales anterior y media es una morfología ampliamente distribuida dentro de los titanosaurios, a excepción de unos pocos taxones (e. g., *Saltasaurus*). En lugar de tener un pleurocelo marcado, el margen lateral del centro está ligeramente excavado (Fig. IV.2A). Sólo se conserva la parapófisis izquierda. Se desvía ventralmente, formando un ángulo de aproximadamente 45° con respecto al centro. Es

alargado anteroposteriormente y presenta una forma triangular en vista ventral (Fig. IV.2B). Las parapófisis con estas características son comunes entre los titanosaurios, excepto en algunos colossosaurios (e. g., *Patagotitan*, *Overosaurus*, *Puertasaurus*) en los que las parapófisis son más largas y están dirigidas más ventralmente. El margen anterior de la parapófisis es recto y orientado hacia atrás, desde el borde del cóndilo, con un ángulo aproximado de 30°. El margen posterior de las parapófisis es laminar y se extiende posteriormente a lo largo de los centros vertebrales. Esta extensión laminar del margen posterior de las parapófisis fue interpretada como una PCPL en *Mendozasaurus* y *Dreadnoughtus* (González Riga et al., 2018; Lacovara et al., 2014), sin embargo, según Wilson (2012) las crestas al frente y atrás de la parapófisis en las vértebras cervicales son láminas, pero no siguen el "movimiento" de la parapófisis dorsalmente en los elementos más posteriores de la serie. Por esta razón, estas crestas no parecen ser láminas sino simplemente el borde ventrolateral del centro. Esta lámina se continúa por todo el centro hasta llegar a la cara articular posterior (Fig. IV.2B).

La prezigapófisis derecha, ambas postzigapófisis y diapófisis, y una porción de la base de la espina neural se conservan en el arco neural de MAU-PV-CRS-02. Las láminas asociadas a estas estructuras también se conservan como en otros macronarios (Wilson, 1999). Solo se ha conservado una pequeña porción de las diapófisis orientadas ventrolateralmente. La ACDL mal conservada se extiende como una cresta visible en la cara ventral de la diapófisis, la atraviesa y se ancla al centro, justo detrás del cóndilo (Figs. IV.2B–IV.2C). Asimismo, la ACDL delimita la PRCDF de la CDF. La PCDL se extiende desde la esquina posterodorsal de la superficie articular posterior del centro hasta la cara posteroventral de la diapófisis, con un ángulo bajo. Sólo se conserva la prezigapófisis derecha, estando rota la izquierda en su base. A diferencia de *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Rapetosaurus* e *Isisaurus*, la faceta articular sobrepasa la cara articular anterior del centro. Las prezigapófisis y las diapófisis están casi a la misma altura, lo que sitúa a la PRDL en posición horizontal (Fig. IV.2A). La postzigapófisis es plana y ligeramente inclinada dorsolateralmente formando un ángulo de aproximadamente 30°. Debajo de la superficie articular de la postzigapófisis hay una CPOL única y gruesa (fig. IV.2D). Esta característica es típica de los somfospóndilos derivados (e. g.,

Ligabuesaurus, *Dreadnoughtus*, *Isisaurus*, *Trigonosaurus*). En vista lateral, la PODL se curva desde la parte más ventral de la superficie articular de la postzigapófisis hasta el borde posterior de la diapófisis. La PODL y PCDL delimitan una POCDF bien marcada (Fig. IV.2A). La espina neural está rota en su base, pero se conservan algunas láminas. Las SPRL están bien desarrolladas y discurren dorsomedialmente desde el borde posteromedial de las prezigapófisis. La SPRF resultante es una sola cavidad flanqueada por ambas SPRL lateralmente y la TPRL anteriormente. En la sección preservada no hay evidencia de PRSL (Fig. IV.2C). Por encima de la postzigapófisis hay evidencia de una SPOL gruesa y recta que se desarrolla hacia la espina neural.

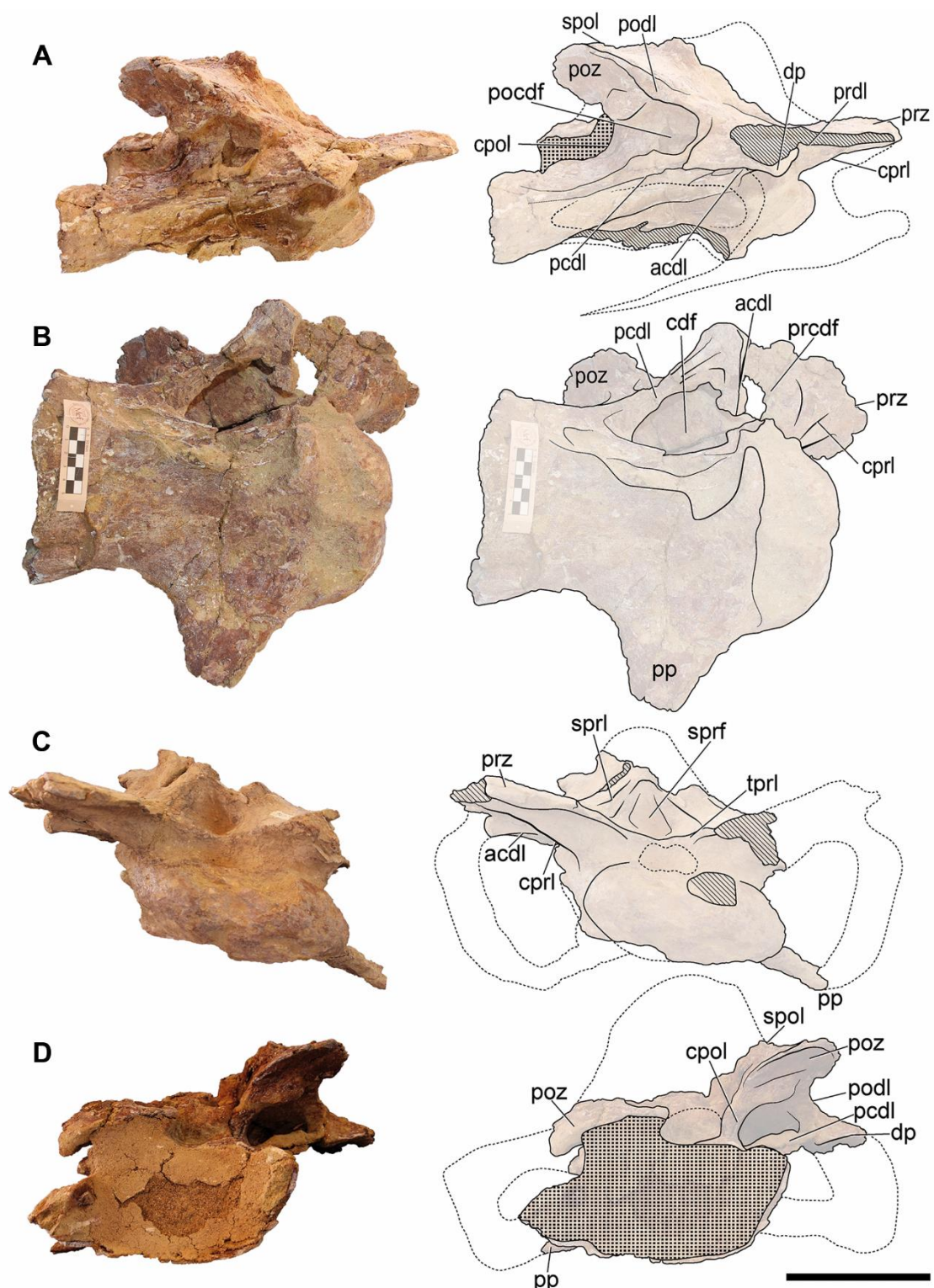


Figura IV.2. Vértebra cervical media de *Rinconsaurus caudamirus*, MAU-PV-CRS-02; **A**, vista lateral derecha; **B**, vista ventral; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. **Abreviaturas:** **acdI**, lámina centrodiapofisiaria anterior; **cdf**, fosa centrodiapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **dp**, diapófisis; **pcdI**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podI**, lámina postzigodiapofisiaria; **poz**, postzigapófisis; **pp**, parapófisis; **prcdf**, fosa centrodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prdi**, lámina prezigodiapofisiaria; **prz**, prezigapófisis; **spol**, lámina

espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisial; **spri**, lámina espinoprezigapofisiaria; **tpri**, lámina intraprezigapofisiaria. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

Vértebras cervicales posteriores—La región cervical posterior de *Rinconsaurus* está representada por dos elementos aislados, MAU-PV-CRS-03 (Fig. IV.3) y MAU-PV-CRS-08 (Fig. IV.4). Si se considera el mismo número de vértebras por zona mencionado anteriormente (basado en MAU-PV-AV-01 y MAU-PV-LI-595), MAU-PV-CRS-03 y MAU-PV-CRS-08 podrían estar entre la 9ª y 13ª vértebra cervical, siendo MAU-PV-CRS-08 la 13ª. Ambas vértebras se conservan de forma incompleta, pero, aun así, MAU-PV-CRS-03 es la única vértebra cervical referida a la especie que proporciona información valiosa sobre la espina neural y sus láminas. Los dos elementos se describen juntos, pero se perciben algunas diferencias ambos. Los centros de MAU-PV-CRS-03 y MAU-PV-CRS-08 son anteroposteriormente más cortos que el centro de MAU-PV-CRS-02, con valores de aEI de 2,5 y 1,1, respectivamente (consulte la Tabla 4.1). Se registran valores de EI similares en las vértebras cervicales posteriores de *Alamosaurus* y *Bonitasaura*. En contraste, los centros de los saltasaurinos y algunos Lognkosauria (e. g., *Saltasaurus* [1.50], *Neuquensaurus* [1.51], *Futalognkosaurus* [2.0] y *Mendozasaurus* [1.8]) son ligeramente más cortos. También hay casos como *Overosaurus*, que tiene un EI de alrededor de 3 en vértebras cervicales posteriores (de la 9ª a la 12ª), pero teniendo la última vértebra cervical (la 13ª) un EI de 1,5, mostrando un cambio marcado en relación con las dimensiones. En este sentido, *Rinconsaurus* es más similar a *Overosaurus*. Las superficies ventrales del centro son cóncavas anteroposteriormente. A diferencia de MAU-PV-CRS-02, las dos vértebras cervicales posteriores preservadas tienen pleurocelos que se estrechan posteriormente y se colocan en el medio de la cara lateral del centro (Figs. IV.3B, IV.4C–D). El pleurocelo de MAU-PV-CRS-03 es menos alargado que el de MAU-PV-CRS-08, y ambos parecen ser estructuras únicas, a diferencia de los pleurocelos divididos de los camarasauromorfos más basales (e. g., *Camarasaurus*, *Giraffatitan*). Los centros cervicales posteriores con pleurocelos como los descritos para *Rinconsaurus* están presentes en *Bonitasaura*, *Overosaurus*, *Trigonosaurus*, *Patagotitan* y *Ruyangosaurus*.

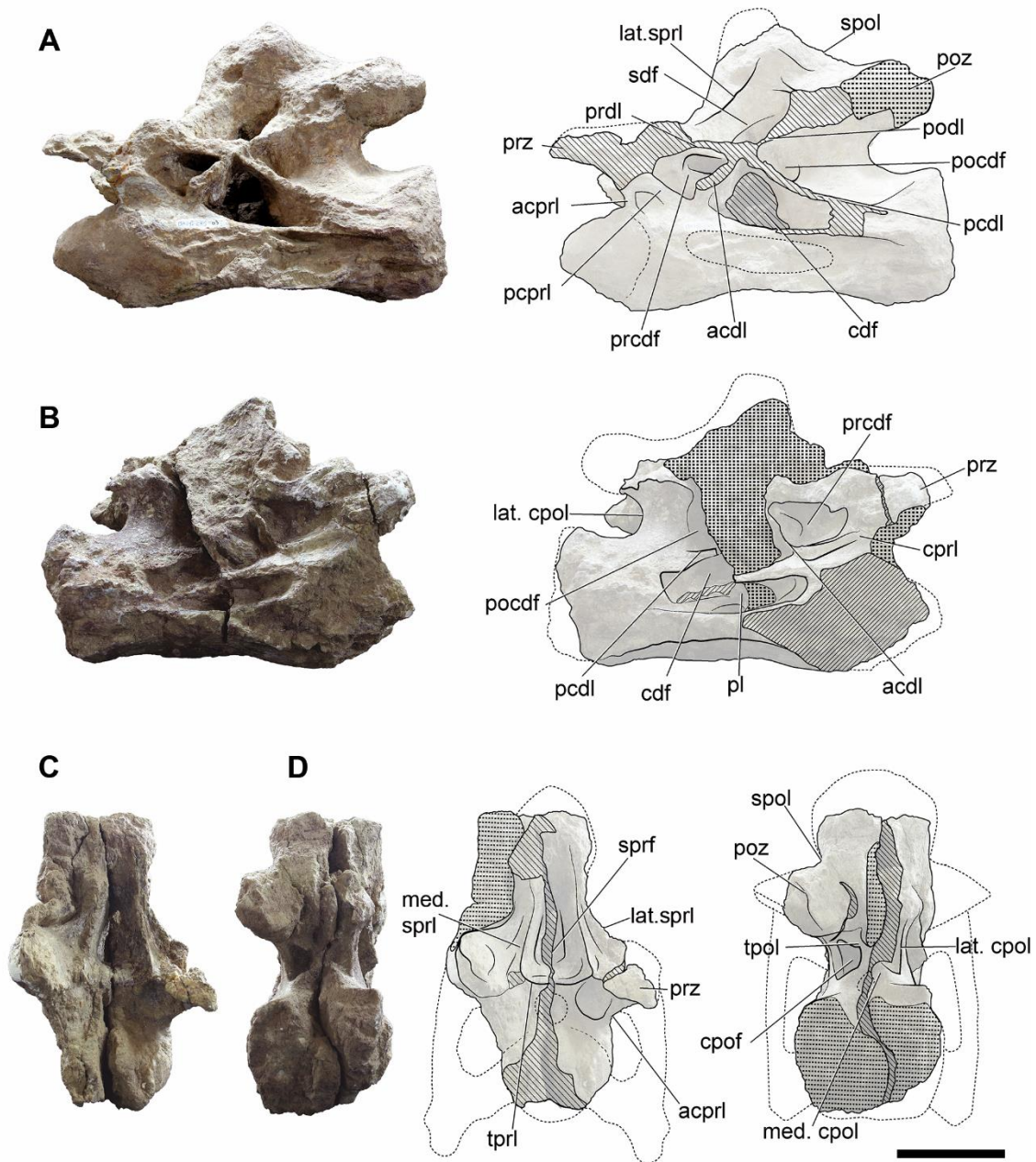


Figura IV.3. Vértabras cervicales posteriores de *Rinconsaurus caudamirus* (MAU-PV-CRS-03); **A**, vista lateral izquierda; **B**, vista lateral izquierda; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior. **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisiaria anterior; **acpri**, lámina centroprezigapofisiaria anterior; **cdf**, centrodia- fosa apofisiaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **lat. cpol**, lámina centropostzigapofisiaria lateral; **lat. spri**, lámina espinoprezigapofisiaria lateral; **med. cpol**, lámina centropostzigapofisiaria medial; **med. spri**, espinoprezigapofisiaria lámina medial; **pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pcprl**, lámina centroprezigapofisiaria posterior; **pl**, pleurocele; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **poz**, postzigapófisis; **prcdf**, fosa centrodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prdl**, lámina prezigodiapofisiaria; **prz**, prezigapófisis; **sdf**, fosa espinodiapofisiaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisiaria; **tpol**, lámina

intrapostzigapofisiaria; **tpri**, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

Las parapófisis no se conservan en MAU-PV-CRS-03, mientras que en MAU-PV-CRS-08 solo se ha conservado una pequeña porción erosionada en la cara lateral derecha (Fig. IV.4A–IV.4C). La parapófisis se encuentra entre el pleurocelo y el borde del cóndilo y se proyecta lateralmente, a diferencia de la parapófisis dirigida ventrolateralmente de la vértebra cervical media descrita anteriormente. En ambas vértebras cervicales posteriores conservadas, casi todo el lado derecho del arco neural y sus estructuras asociadas están dañados o cubiertos por sedimentos, excepto algunas fosas. Sin embargo, el lado izquierdo está expuesto y mejor conservado en ambas. Aunque roto, el arco neural de MAU-PV-CRS-03 es al menos el doble de alto que la superficie articular posterior del centro.

Las prezigapófisis de MAU-PV-CRS-03 son cortas y no exceda la superficie articular anterior del centro, a diferencia de MAU-PV-CRS-02 o MAU-PV-CRS-08. Las superficies articulares de las prezigapófisis, aunque dañadas, son claramente planas. MAU-PV-CRS-08 tiene una sola CPRL como en la mayoría de los saurópodos (Fig. IV.4D), mientras que en MAU-PV-CRS-03 la CPRL está dividida ventralmente en ramas anterior (ant. CPRL) y posterior (post. CPRL) (Figura IV.3A). Esta división de la CPRL no es la misma que la división dorsal de la CPRL registrada en varios saurópodos (ver Carballido & Sander, 2014) ni la CPRL dividida (doble lámina) registrada en varios diplodócidos (Wilson, 2002). Se considera que es solo una rama asimétrica de la CPRL, ya que esta ant.CPRL solo se encuentra en la prezigapófisis izquierda de la vértebra (Fig. IV.3B).

La única postzigapófisis conservada de las vértebras cervicales posteriores se encuentra en MAU-PV-CRS-03. Esto no difiere de las postzigapófisis descritas en MAU-PV-CRS-02. En cuanto a las láminas asociadas a las postzigapófisis, destacan las CPOL. Estas CPOL, a diferencia de las CPOL encontradas en MAU-PV-CRS-02, se dividen en lat. CPOL y un med. CPOL (Fig. IV.3D). Estas derivaciones de las CPOL, junto con las TPOL, forman una CPOF debajo de cada postzigapófisis. Las TPOL están inclinadas ventromedialmente y forman un tabique entre las CPOF, que se identifica como s.TPOL

(*single intrapostzygapophyseal lámina*). Tanto la med. CPOL como la TPOL tienen un desarrollo similar, lo que le da a las CPOF una apariencia triangular.

Las diapófisis se proyectan lateralmente en lugar de ventrolateralmente, lo que produce un cambio en el desarrollo y orientación de sus láminas asociadas. La ACDL, pobremente desarrollada en la vértebra cervical media, está bien marcada en estos elementos, así como la PCDL que se extiende desde la diapófisis hasta el borde posterior del pleurocelo (Figs. IV.3A–IV.3B, IV.4D). Las dos láminas que unen la diapófisis con las zigapófisis (PRDL y PODL) están bien desarrolladas. Mientras que la PRDL discurre ligeramente horizontal, la PODL es oblicua hacia atrás. Este sistema de láminas delimita fosas profundas. La fosa más posterior, considerada como POCDF, está delimitada dorsalmente por la PODL y ventralmente por la PCDL. Al menos en MAU-PV-CRS-03, la POCDF es profunda, pero se vuelve menos profunda en la parte posterior (Fig. IV.3A–IV.3B). La fosa más ventral por debajo de la tabla zigapofisiaria se interpreta como CDF. Esta fosa, delimitada anteriormente por la ACDL y posteriormente por la PCDL, se extiende hacia la superficie articular posterior del centro y está delimitada ventralmente por el margen dorsal del pleurocelo. Además, al igual que con la POCDF, la CDF es profunda y se vuelve poco profundo en la parte posterior. La fosa situada más anteriormente es la PRCDF. En el caso de la cara lateral izquierda de MAU-PV-CRS-03, esta fosa está delimitada dorsalmente por la PRDL y ventralmente por la PCPRL y la ACDL (Fig. IV.3B), pero en MAU-PV-CRS-08 (Fig. IV.4D) y el lateral derecho de MAU-PV-CRS-03 (Fig. IV.3A), está delimitado por la CPRL en lugar de la PCPRL (que no está presente en este elemento). La PRCDF es la más pequeña de las cuatro fosas, sin embargo, es tan profunda como las demás.

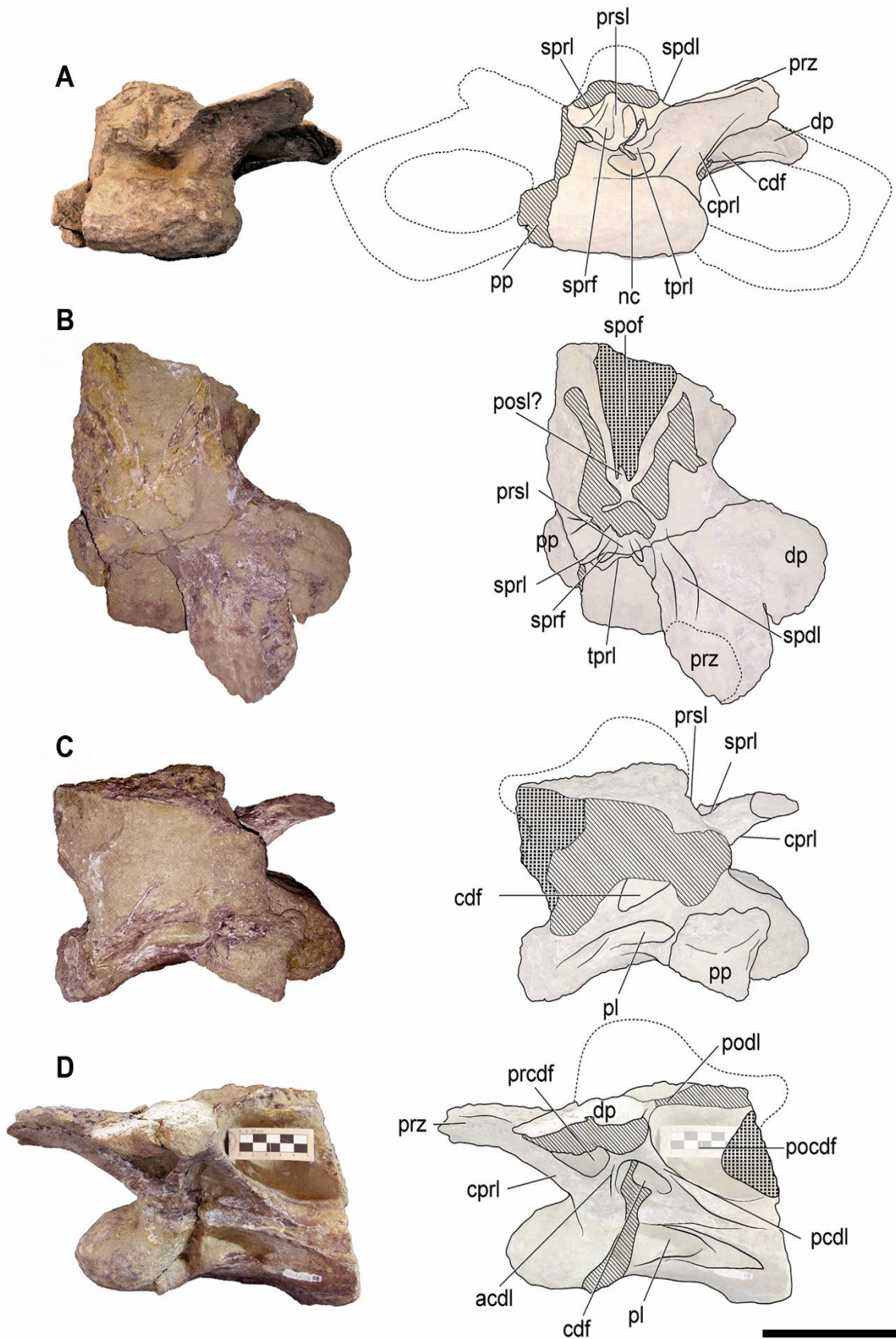


Figura IV.4. Vértebra cervical posterior de *Rinconsaurus caudamirus*, MAU-PV-CRS-08. **A**, vista anterior; **B**, vista dorsal; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista lateral izquierda. **Abreviaturas:** **acdI**, lámina centrodiapofisiaria anterior; **cdf**, fosa centrodiapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **dp**, diapófisis; **pcdi**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pl**, pleurocele; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **posl**, lámina postspinal; **pp**, parapófisis; **prcdf**, fosa centrodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **prz**, prezigapófisis; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisial; **spri**, lámina espinoprezigapofisiaria; **tpri**, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

La espina neural se conserva casi por completo en MAU-PV-CRS-03, mientras que en MAU-PV-CRS-08 solo se puede reconocer la base de ésta. Dos pares de láminas surgen cerca de las prezigapófisis y definen el borde lateral de la espina neural y los márgenes de la SPRF. La lámina más externa desciende a lo largo de la espina neural hasta la cara lateral de la prezigapófisis, mientras que la más interna desciende hasta casi contactar con la TPRL (Fig. IV.3A–IV.3C). Estas láminas corresponderían a las láminas espinoprezigapofisiarias lateral y medial (lat. SPRL y med. SPRL *sensu* Bonaparte et al., 2006) que también se observan en el somfospóndilo basal *Ligabuesaurus* y en el titanosaurio *Bonitasaura* (Gallina & Apesteguía, 2015). La med.SPRL delimita lateralmente una SPRF somera, mientras que la TPRL enmarca ventralmente esta fosa. La SPRF de MAU-PV-CRS-08 está dividida por una PRSL relativamente delgada (Fig. IV.4A), mientras que la de MAU-PV-CRS-03 parece ser única, aunque no se puede confirmar la ausencia de una PRSL debido a la mala conservación de esta zona (Fig. IV.3C). Una SDF marcada está presente en MAU-PV-CRS-03 (Fig. IV.3A). En este elemento, esta fosa está enmarcada por la lat. SPRL (anteriormente), PRDL (ventralmente) y PODL (posteriormente). Esa SDF profunda no se desarrolló en la vértebra cervical media y no se puede saber si estaba presente en la otra vértebra cervical posterior (MAU-PV-CRS-08).

El margen anterior de la espina neural es casi vertical con respecto a la superficie ventral del centro, mientras que su margen posterior tiene una inclinación aproximada de 30° con respecto al plano horizontal (Fig. IV.3A). Distalmente, la espina neural se expande lateralmente, siendo igual en ancho al centro (Fig. IV.3D). Esta característica es observable en el somfospóndilo basal *Ligabuesaurus* y entre los titanosaurios es

especialmente común dentro de Colossosauria (e. g., *Futalognkosaurus*, *Mendozasaurus*, *Puertasaurus*, *Bonitasaura*), y algunos litostrocianos derivados como *Alamosaurus* y *Trigonosaurus*.

Vértebras dorsales. La región dorsal de *Rinconsaurus* está representada por nueve vértebras aisladas mal conservadas. Las vértebras dorsales anteriores y medias están representadas solo por arcos neurales, mientras que las vértebras posteriores proporcionan información tanto sobre el arco neural como sobre el centro. De las diferencias morfológicas entre las vértebras dorsales preservadas se infiere que no hay repetición de elementos entre ellas. Por lo tanto, y con base en series vertebrales dorsales completas de titanosaurios, que comprenden un total de diez vértebras dorsales (e. g., *Overosaurus*, *Trigonosaurus*, *Futalognkosaurus*, *Alamosaurus*, *Malawisaurus*, especímenes MAU-PV-AV-01 y MAU-PV-LI-595) se puede concluir que la serie vertebral dorsal de *Rinconsaurus* está casi completa. Como resultado del estudio comparativo realizado principalmente en *Overosaurus* y los ejemplares MAU-PV-AV-01 y MAU-PV-LI-595, se vio que la serie de vértebras dorsales suele estar compuesta por cuatro vértebras dorsales anteriores, tres vértebras dorsales medias, y tres vértebras dorsales posteriores. La regionalización de la serie vertebral dorsal se basa en variaciones morfológicas como la inclinación de la espina neural, la posición de la parapófisis y el desarrollo y orientación de las láminas del arco neural principal. Por lo tanto, las vértebras dorsales anteriores se identifican como aquellas con espinas neurales verticales o sub-verticales, parapófisis ubicadas en o cerca del centro vertebral y la presencia de dos CPRF. A su vez, las vértebras de la sección vertebral dorsal media suelen ser reconocibles por una espina neural inclinada hacia atrás, parapófisis situadas sobre el arco neural colocadas anteriormente respecto a las diapófisis, CPRF reducidas y la presencia de láminas que unen la parapófisis con las diapófisis, prezigapófisis y centro (e. g., ACPL, PPD, PRPL). Finalmente, las vértebras dorsales posteriores se reconocen por una espina neural vertical, parapófisis ubicadas inmediatamente debajo de las diapófisis, presencia de una sola CPRF y complejización de las láminas que unen la parapófisis con los otros puntos de referencia.

Gallina (2011), basándose en la inclinación de la espina neural, propuso los puntos de referencia D2-3 y D9-10 como puntos en la secuencia vertebral dorsal donde las vértebras dorsales pueden dividirse en tres sectores distintos. La sectorización propuesta aquí se basa en parte en la desarrollada por Gallina (2011), pero añade otras características seriales en consideración. Así, los puntos de referencia utilizados para dividir la secuencia vertebral dorsal aquí se ajustan como D4-5 y D7-8.

Vértebras dorsales anteriores—Dos vértebras articuladas (MAU-PV-CRS-06/1 y MAU-PV-CRS-06/2; Fig. IV.5) y una vértebra aislada (MAU-PV-CRS-05/3; Fig. IV.6) representan la parte anterior de las vértebras dorsales de *Rinconsaurus*. En la descripción original de este taxón (Calvo & González Riga, 2003), estos elementos se consideraban parte de la sección media de la serie vertebral dorsal. Con base en nuevas observaciones y comparaciones con series vertebrales dorsales completas (e. g., *Overosaurus*, espécimen MAU-PV-Au-01, *Futalognkosaurus*, *Trigonosaurus*), se interpreta a MAU-PV-CRS-06/1 y MAU-PV-CRS-06/2 como 1ª y 2ª vértebra dorsal respectivamente, y MAU-PV-CRS-05/3 como 4º elemento dorsal de la serie vertebral.

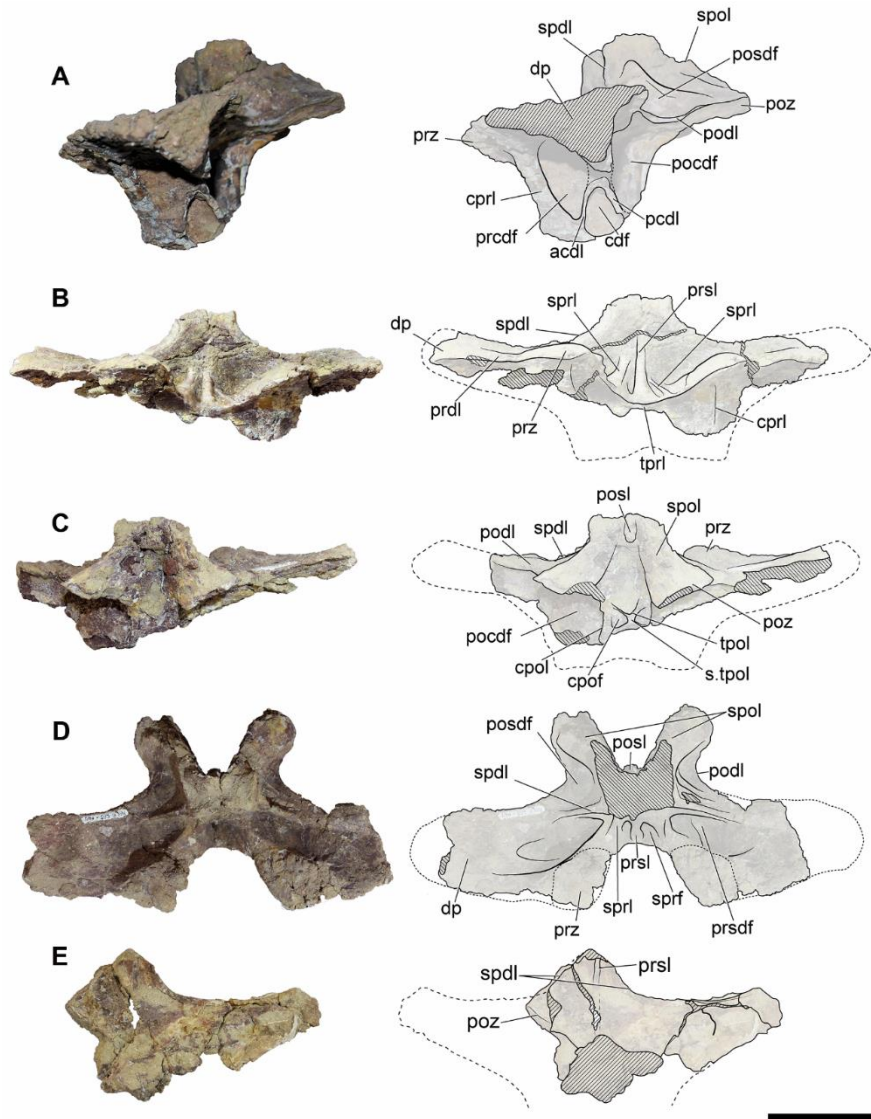


Figura IV.5. Vértabras dorsales anteriores de *Rinconsaurus caudamirus*, A–D, MAU-PV-CRS-06/1; A, vista lateral izquierda; B, vista anterior; C, vista posterior; D, vista dorsal. E, MAU-PV-CRS-06/2 en vista anterior. **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisiaria anterior; **cdf**, fosa centrodiapofisiaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **dp**, diapófisis; **pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **posdf**, fosa espinodiapofisiaria poscigoapofisiaria; **posl**, lámina postspinal; **poz**, postzigapófisis; **prcdf**, fosa centrodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prdl**, lámina prezigodiapofisiaria; **prsdfl**, fosa espinodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **prz**, prezigapófisis; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisiaria; **sprl**, lámina espinoprezigapofisiaria; **s.tpol**, lámina intrapostzigapofisiaria única; **tpol**, lámina intrapostzigapofisiaria; **tpri**, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. La barra de escala equivale a 10 cm.

El espécimen MAU-PV-CRS-06 está representado por dos arcos neurales que se encontraron articulados o estrechamente asociados. El arco neural MAU-PV-CRS-06/1 (Figs. IV.5A–IV.5D) está algo mejor conservado y más completo que MAU-PV-CRS-06/2 (Fig. IV.5E), del cual solo se ha conservado postzigapófisis, espina neural y parte de la diapófisis izquierda. Aunque ambos arcos están rotos ventralmente, el lado izquierdo de MAU-PV-CRS-06/1 (Fig. IV.5A) conserva la mayor parte preservada, evidenciando la ausencia de parapófisis en este elemento.

Las diapófisis están dirigidas lateralmente (Fig. IV.5D). Debajo de las diapófisis de MAU-PV-CRS-06/1, las láminas principales y las fosas no difieren mucho de las descritas en las vértebras cervicales. En MAU-PV-CRS-06/1 la CPRL es una lámina simple (no se reconoce la PCPRL en este ejemplar ni en otros con vértebras dorsales conservadas). Las dos láminas diapofisiarias (ACDL y PCDL) están bien desarrolladas. Estas láminas surgen como una sola lámina debajo de la diapófisis, que se divide ventralmente en la ACDL y la PCDL y encierra una sola CDF triangular y pequeña colocada debajo de la diapófisis (Fig. IV.5A). Anteriormente hay una PRCDF alargada limitada anteriormente por la CPRL y posteriormente por la ACDL y la lámina simple debajo de la diapófisis (la que se divide ventralmente en la ACDL y la PCDL). La POCDF está delimitada anteriormente por la PCDL y el proceso transversal, posteriormente por la CPOL y dorsalmente por la PODL. Estas tres fosas se alargan dorsoventralmente en comparación con las de las vértebras cervicales.

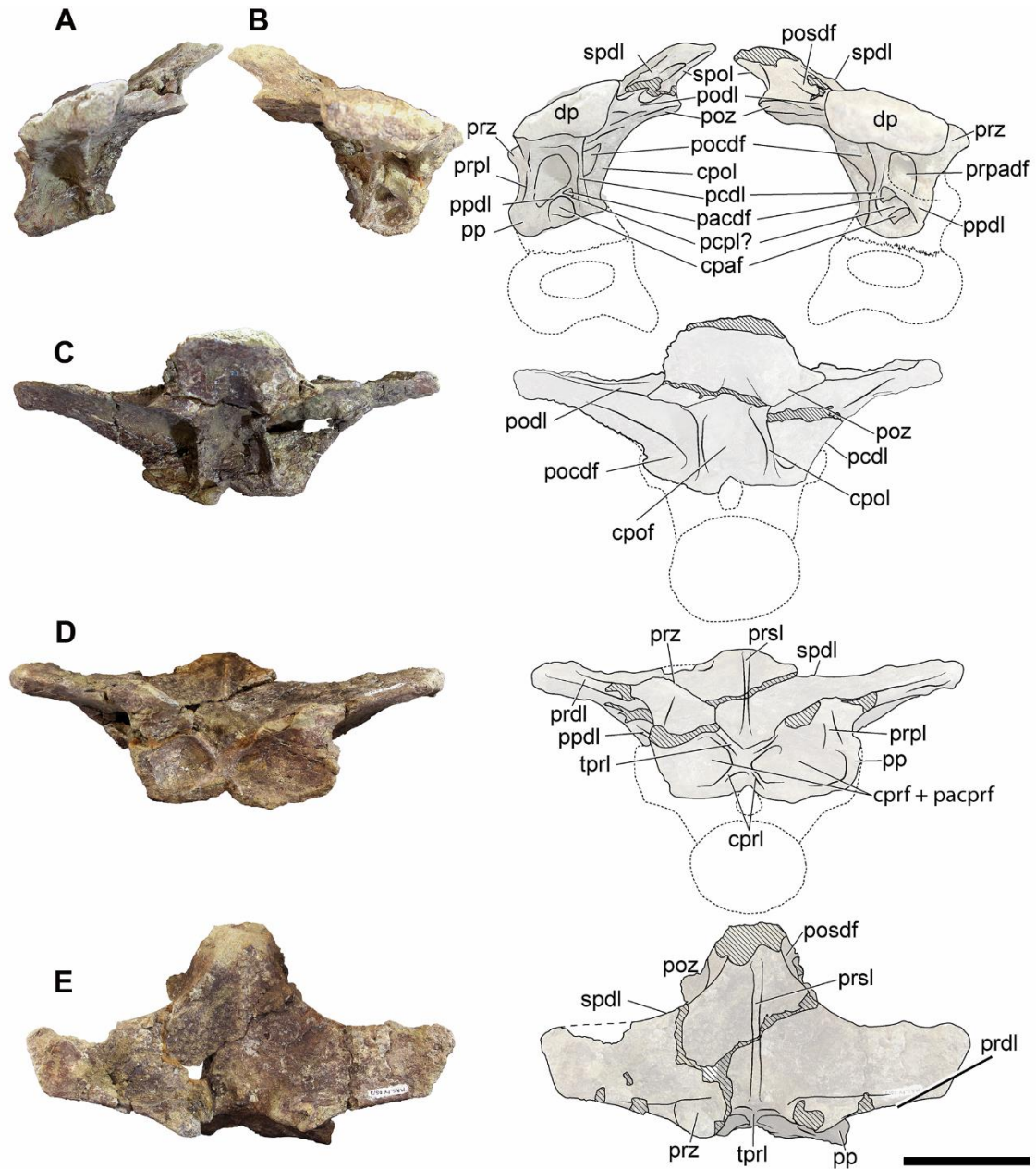


Figura IV.6. Vértebra dorsal media anterior de *Rinconsaurus caudamirus*, MAU-PV-CRS-05/3; **A**, vista lateral izquierda; **B**, vista lateral derecha; **C**, vista posterior; **D**, vista anterior; **E**, vista dorsal. **Abreviaturas:** **cpaf**, fosa centroparapofisiaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **crpf**, fosa centroprezigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **dp**, diapófisis; **pacdf**, fosa centrodiapofisiaria parapofisiaria; **pacprf**, fosa centroprezigapofisiaria parapofisiaria; **pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pcpl**, lámina centroparapofisiaria posterior; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **posdf**, fosa espinodiapofisiaria postzigapofisiaria; **poz**, postzigapófisis; **pp**, parapófisis; **ppdl**, lámina paradiapofisiaria; **prdl**, lámina prezigodiapofisiaria; **prpadf**, fosa parapodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prpl**, lámina prezigoparapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **prz**, prezigapófisis; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **spol**, lámina

espinopostzigapofisiaria; **tpri**, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

Las pre- y postzigapófisis están bien conservadas en MAU-PV-CRS-06/1. El ángulo de articulación prezigapofisiaria de MAU-PV-CRS-06/1 es de 120°. Las superficies de las prezigapófisis ovoides son rugosas (Fig. IV.5D). Las PRDL están bien desarrolladas y orientadas horizontalmente. Las postzigapófisis tienen una orientación similar a la de las prezigapófisis en vista lateral. El ángulo de articulación postzigapofisario es de 140°. Medialmente, las zigapófisis están unidas entre sí por unas delgadas TPRL (anteriormente) y TPOL (posteriormente). La TPOL, tiene forma de “V”, con un ángulo de 90° (Fig. IV.5C). Una CPOL bien desarrollada corre ventralmente desde el borde medial de la postzigapófisis. La CPOL se divide medialmente, con su división medial formando el techo del canal neural y el borde ventral de la CPOF (Fig. IV.5C). La CPOF está delimitada lateralmente por la CPOL y dorsalmente por la TPOL (también observado en *Bonitasaura*, *Mendozasaurus* y *Rapetosaurus*). La CPOF está dividida por una fina s.TPOL (*single intrapostzygapophyseal lámina*; sensu Carballido & Sander, 2014) que se extiende desde la TPOL hasta la parte medial de la CPOL.

La espina neural de MAU-PV-CRS-06/1 (Figs. IV.5A–D) es casi vertical con respecto al canal neural. La base de esta espina neural es robusta con márgenes laterales ligeramente inclinados dorsomedialmente. Estos márgenes laterales están formados anteriormente por la SPDL y posteriormente por la SPOL (Fig. IV.5D). A diferencia de las vértebras cervicales posteriores, solo hay una SPRL. Estas SPRL son pequeñas y asimétricas tanto en dimensión como en posición. La SPRL derecha es tan gruesa como la PRSL, mientras que la SPRL izquierda es más delgada y se separa de la PRSL más ventralmente que la SPRL derecha (Fig. IV.5B). La SPRF resultante es una pequeña fosa. Otros titanosaurios como *Overosaurus*, *Saltasaurus* y *Notocolossus* difieren de *Rinconsaurus* en la ausencia de SPRL en las vértebras dorsales más anteriores. La PRSL corta no llega a la punta de la espina y se encuentra entre ambas SPRL (Fig. IV.5B). En una vista dorsal se evidencia la presencia de las fosas PRSDF y SPRF, delimitadas por SPDL, SPRL y PRSL respectivamente (Fig. IV.5D). Además, detrás de la SPDL, hay una fosa

enmarcada ventralmente por la PODL y posteriormente por la SPOL. Esta fosa se reconoce como la POSDF y tiene una apariencia de riñón en vista dorsal.

El elemento MAU-PV-CRS-05/3 (Fig. IV.6) presenta una configuración diferente de las láminas del arco neural principal, producto de su posición más posterior en la serie vertebral dorsal y especialmente de la posición más dorsal de la parapófisis. La parapófisis está mejor conservada en el lado izquierdo y se sitúa lateralmente, en el borde anteroventral del arco neural, quedando completamente fuera del centro (Fig. IV.6A). Esta posición de la parapófisis es común en la última vértebra dorsal anterior y produce el desdoblamiento de la ACDL en la PPDL y ACPL (si la parapófisis está bien separada del centro; Wilson, 1999). Se observan CPRL anteriormente cortas y dirigidas dorsomedialmente. Estas láminas contactan con la TPRL formando un patrón en forma de cruz sobre el canal neural (Fig. IV.6D). Una PRPL corta va desde la prezigapófisis hasta la parapófisis, siendo esta lámina visible en vistas anterior y lateral (Figs. IV.6A, B, D). Debajo de la diapófisis hay una sola lámina que se bifurca ventralmente formando la PCDL y la PPDL (Fig. IV.6B). Se pueden reconocer dos grandes fosas debajo de las diapófisis. La anterior está delimitada posteriormente por la PCDL simple, dorsalmente por la PRDL, ventralmente por la PPDL y anteriormente por la PRPL. Esta fosa, interpretada como PRPADF, es profunda y de forma subtriangular (Fig. IV.6B). La segunda fosa diapofisiaria, de posición posterior, está delimitada por la PODL (dorsalmente), la CPOL (ventrolateralmente) y la PCDL (anteriormente). Esta fosa se interpreta como POCDF, la cual es ancha pero no muy profunda. Además de estas fosas, existe una pequeña PACDF subtriangular. Esta fosa se encuentra debajo de la PPDL, pero anterior a la PCDL. Ventralmente esta fosa está delimitada por la PCPL (Fig. IV.6B). Inmediatamente debajo, hay una CPAF profunda pero pequeña en el lado derecho de la vértebra, la CPAF tiene forma rectangular, mientras que en el lado izquierdo es grande y subcircular. Esta asimetría se debe a un menor desarrollo de la PCPL en el lado izquierdo que en el derecho (Fig. IV.6A).

Las prezigapófisis y postzigapófisis de MAU-PV-CRS-05/3 tienen las mismas características que MAU-PV-CRS-06/1, excepto que no hay CPOF y las CPOL no están divididas en dos ramas (Fig. IV.6C). No hay presencia de hiposfeno como en la mayoría

de los titanosaurios y rebaquisáuridos derivados (Salgado et al., 1997; Upchurch, 1998; Wilson, 2002; Sereno et al., 2007; Mannion & Calvo, 2011). En MAU-PV-CRS-05/3, la TPRL tiene forma de “V” en la vista anterior. Ventral a esta lámina, están presentes dos fosas complejas poco profundas (CPRF + PACPRF) (Fig. IV.6D). Estas fosas ocupan todo el ancho de los pilares del arco neural y están delimitadas ventralmente por una CPRL y lateralmente por las parapófisis. La espina neural de MAU-PV-CRS-05/3 (Fig. IV.6A–IV.6E) está completamente conservada. Al igual que en MAU-PV-CRS-06/1, la espina neural tiene márgenes laterales ligeramente dirigidos dorsomedialmente y tiene un margen dorsal plano, sin embargo, y a diferencia de las vértebras dorsales más anteriores, esta espina neural está muy inclinada hacia atrás (más de 20°), lo que le da un aspecto corto y ancho. La SPRL, bien desarrollada en las dos primeras vértebras dorsales, no está presente en este elemento (Fig. IV.6E), como se observa en *Overosaurus*, *Saltasaurus* y *Notocolossus*. En cambio, la cara anterior de la espina neural tiene una sola lámina, la PRSL, la cual no está enmarcada por ninguna lámina ni encerrada en ninguna fosa. La PRSL es una lámina fina, lisa y dorsoventralmente larga que se extiende desde la TPRL hasta la parte superior de la espina neural, a diferencia de la PRSL corta de los elementos descritos anteriormente (Fig. IV.6E). La POSL, bien desarrollada en las vértebras dorsales más anteriores, no está presente en este elemento probablemente debido a una mala conservación. La SPDL está presente (Fig. IV.6A), desde el borde dorsal de la diapófisis hasta su contacto con la SPOL, que se produce cerca de la parte superior de la espina neural. La única fosa asociada a la espina neural que se puede definir claramente es la POSDF. Esta fosa en forma de ojo está delimitada únicamente por la SPDL y la PODL (Fig. IV.6B).

Vértebras dorsales medias—Los elementos MAU-PV-CRS-05/2 (Fig. IV.7) y MAU-PV-CRS-05/1 (Fig. IV.8), aquí interpretados como 5ª y 6ª vértebra dorsal respectivamente, son muy fragmentarios y no proporcionan información sobre el centro o la espina neural. Sin embargo, las parapófisis, diapófisis y zigapófisis y sus láminas asociadas se han conservado parcialmente. El criterio principal aquí utilizado, para identificarlas como vértebras dorsales medias, es la posición relativa de las parapófisis con respecto al

centro y las diapófisis (es decir, una posición alta sobre el arco neural, pero por debajo de la diapófisis), y el hecho de que estuvieran articuladas con el elemento MAU-PV-CRS-05/3, que aquí se interpreta como la 4ª vértebra dorsal.

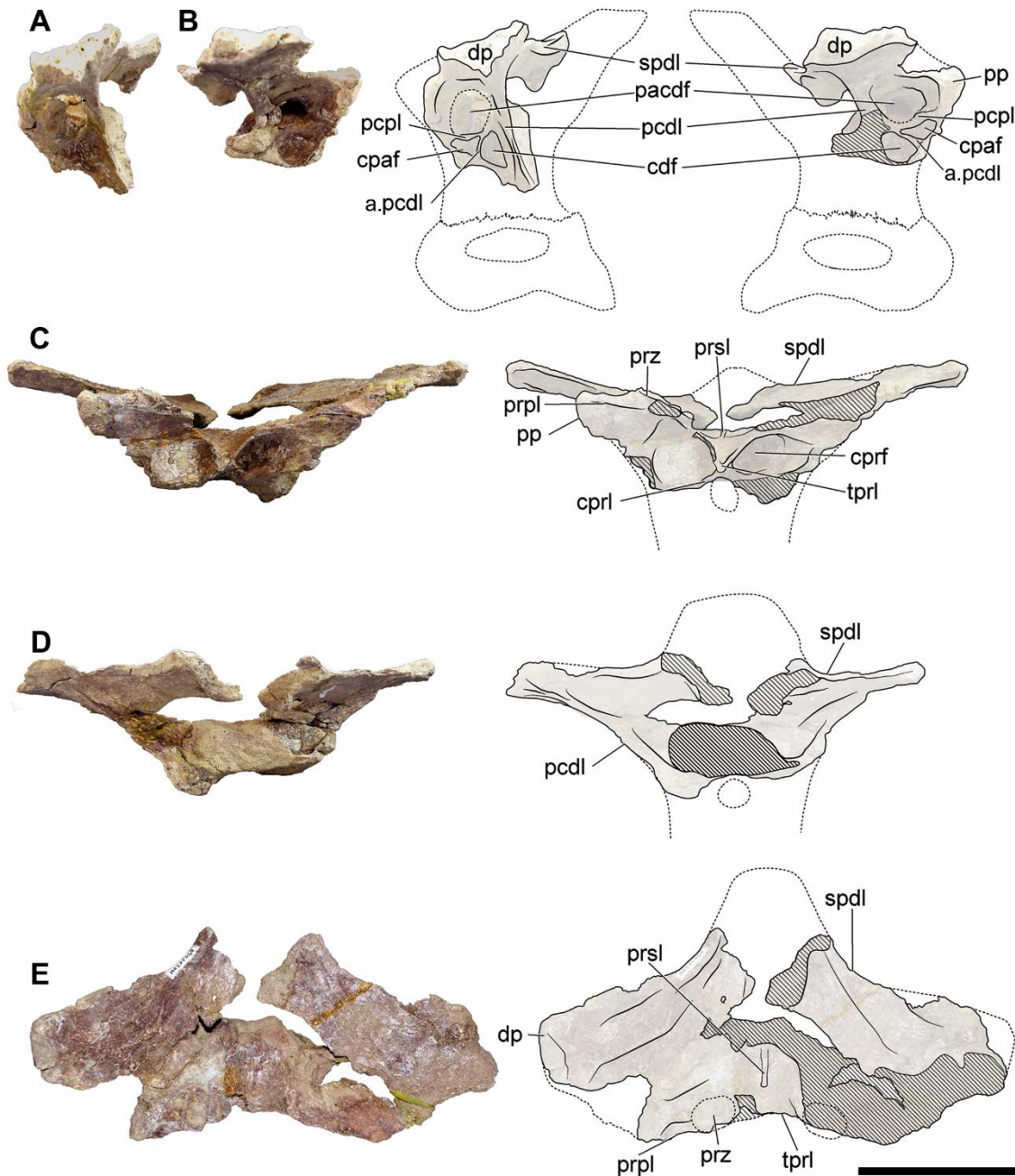


Figura IV.7. Vértebra dorsal media de *Rinconsaurus caudamirus*, MAU-PV-CRS-05/2; **A**, vista lateral izquierda; **B**, vista lateral derecha; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior; **E**, vista dorsal. **Abreviaturas:** **a.pcdl**, lámina centroparapofisiaria posterior accesoria; **cdf**, fosa centrodiapofisiaria; **cpaf**, fosa centroparapofisiaria; **cprf**, fosa centroprezigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **dp**, diapófisis; **pacdf**, fosa centrodiapofisiaria parapofisiaria; **pcdl**, lámina

centrodiapofisiaria posterior; **pcpl**, lámina centroparapofisiaria posterior; **pp**, parapófisis; **prpl**, lámina prezigoparapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **prz**, prezigapófisis; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **tprl**, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. La barra de escala equivale a 10 cm.

El cambio de posición de las parapófisis provoca una serie de cambios en las láminas que caracterizan la cara lateral de MAU-PV-CRS-05/2 y MAU-PV-CRS-05/1 con respecto a lo que se observa en MAU-PV-CRS-05/3. En ambos elementos, las parapófisis se sitúan ligeramente por debajo del nivel de las diapófisis, y anteriores a éstas. La parapófisis de MAU-PV-CRS-05/1 está ligeramente más alta en el arco neural que en MAU-PV-CRS-05/2, lo que indica la posición más posterior de la primera. Debajo de la parapófisis, dos láminas la conectan con el centro, la ACPL y la PCPL. La ACPL se dirige ventralmente desde la parapófisis hacia el centro (no preservado), mientras que el PCPL (no desarrollado en las vértebras dorsales anteriores) se dirige posteroventralmente, en un ángulo de unos 45° y contacta ventralmente con a.PCDL (PCDL accesoria; Figs. IV.7B, IV.8B). Al igual que en las vértebras dorsales anteriores, la diapófisis está sostenida ventralmente por una sola lámina que se divide en dos láminas, siendo la posterior la PCDL. La rama anterior de esta división, identificada en la cuarta vértebra dorsal como PPD, se reconoce en esta vértebra como a.PCDL, o la ACDL que reaparece en varios taxones (Wilson & Upchurch, 2009: fig. 20). La presencia de una bifurcación ventral del PCDL (ya sea que se identifique como ACDL y PCDL o a.PCDL y PCDL) es un carácter generalizado entre los camarasauromorfos derivados (e. g., *Tehuelchesaurus*, *Giraffatitan*, *Ligabuesaurus*, *Epachthosaurus*, *Malawisaurus*, *Trigonosaurus*, *Neuquensaurus*, *Overosaurus*, *Aeolosaurus*, *Futalognkosaurus*, *Bonitasaura*). Este sistema de láminas delimita cuatro fosas. La PCDL delimita anteriormente la POCDF, que está limitado dorsalmente por la PODL y posteriormente por la CPOL (Figs. IV.7B, IV.8B), como en MAU-PV-CRS-05/3. Las otras fosas se ubican anteriormente en relación con la PCDL. La más dorsal está delimitada por las diapófisis, parapófisis, PCPL y a.PCDL, y se ha reconocido aquí como PACDF (sin las prezigapófisis implicadas en su delimitación). Debajo de la PACDF hay dos fosas, la CDF y la CPAF. Esta última, está limitada anteroventralmente por la ACPL, anterodorsalmente por la PCPL y posteroventralmente por a.PCDL. Finalmente, la CDF está enmarcada por la PCDL y la a.PCDL. Mientras que

estas dos fosas tienen un tamaño similar en las otras cinco vértebras dorsales (Figs. IV.7A), en la sexta, la CPAF está muy reducida (Figs. IV.8A).

En MAU-PV-CRS-05/2 la única zigapófisis conservada es la prezigapófisis derecha (Fig. IV.7C), mientras que en MAU-PV-CRS-05/1 tanto las prezigapófisis (Fig. IV.8C) como las postzigapófisis (Fig. IV.8D) han sido mal conservadas. El ángulo entre las prezigapófisis elipsoidales en MAU-PV-CRS-05/1 es de 95°. Las prezigapófisis están conectadas con las parapófisis por una PRPL muy robusta, que tiene una orientación subhorizontal. El aspecto anterior de MAU-PV-CRS-05/2 es diferente al de MAU-PV-CRS-05/1, pero igual al de MAU-PV-CRS-05/3. En este sentido, a diferencia de las otras dos vértebras, MAU-PV-CRS-05/1 tiene una TPRL recta que forma una estructura en forma de estante y la CPRL no está dividida y es robusta (Fig. IV.8C). Estas láminas juntas enmarcan una sola CPRF poco profunda. A diferencia de MAU-PV-CRS-05/3, MAU-PV-CRS-05/1 y MAU-PV-CRS-05/2 no tienen PRDL. Las postzigapófisis no se han conservado en MAU-PV-CRS-05/2, mientras que en MAU-PV-CRS-05/1 solo se ha conservado la porción más ventral. En cuanto al ángulo interpostzigoapofisario, es cercano a los 100°. No se desarrolla ningún sistema hipósfeno-hipantro en estas vértebras dorsales medias, ni en ninguna de las vértebras dorsales más posteriores. La ausencia de tal estructura es un carácter derivado muy extendido entre los titanosaurios con pocas excepciones, como las formas más basales (e. g., *Andesaurus*, *Epachthosaurus*) y *Patagotitan* que solo desarrollan estas articulaciones en unas pocas vértebras dorsales medias (Carballido et al., 2017).

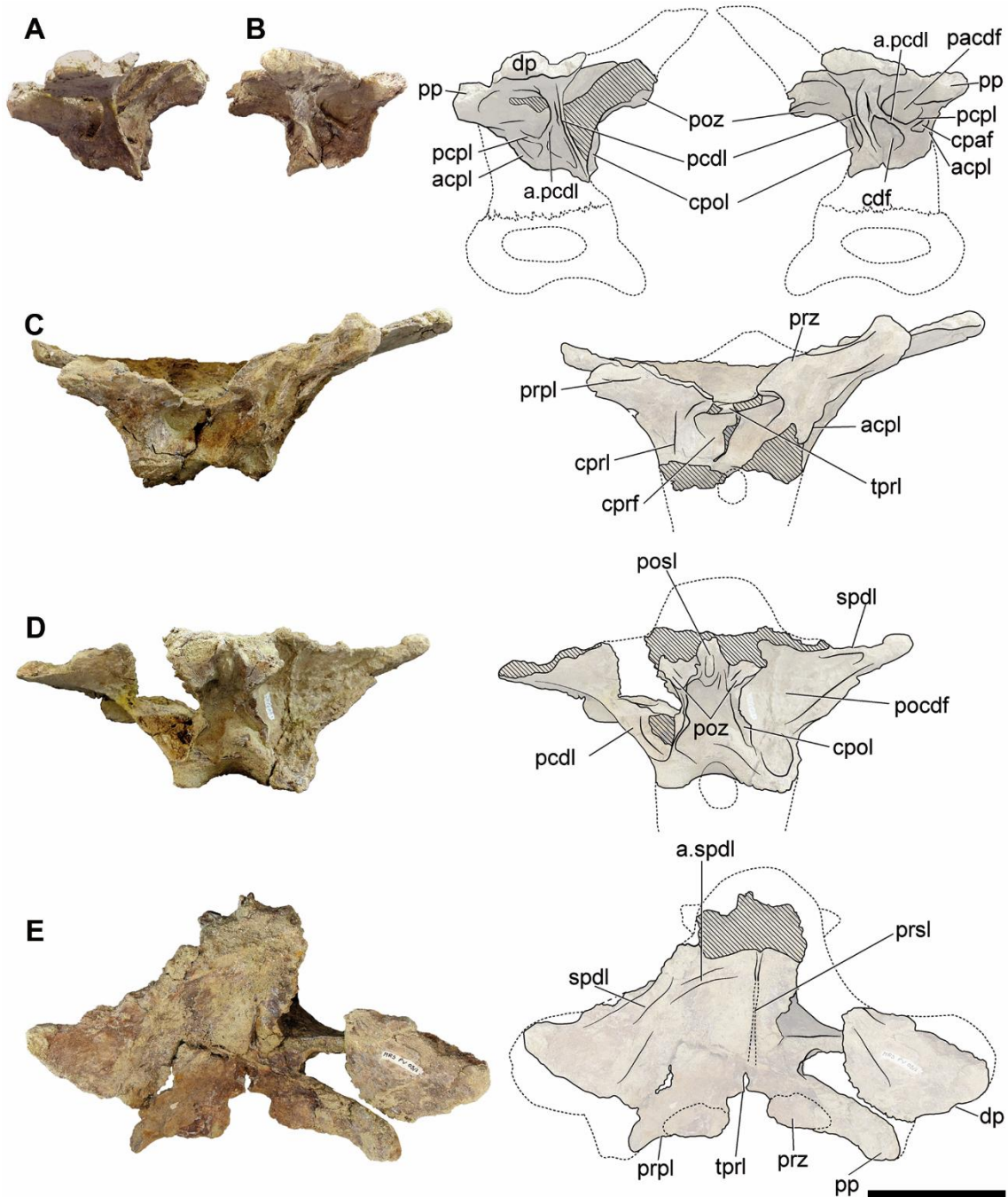


Figura IV.8. Vértebra dorsal media de *Rinconsaurus caudamirus*, MAU-PV-CRS-05/1; **A**, vista lateral izquierda; **B**, vista lateral derecha; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior; **E**, vista dorsal. **Abreviaturas:** **acpl**, lámina centroparapofisiaria anterior; **a.pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior accesoria; **a.spdl**, lámina espinodiapofisiaria accesoria; **cdf**, fosa centrodiapofisiaria; **cpaf**, fosa centroparapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **cprf**, fosa centroprezigapofisiaria; **cprl**, lámina centroprezigapofisiaria; **dp**, diapófisis; **pacdf**, fosa centrodiapofisiaria parapofisiaria; **pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pcpl**, lámina centroparapofisiaria posterior; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **posl**, lámina postspinal; **poz**, postzigapófisis; **pp**, parapófisis; **prpl**, lámina prezigoparapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **prz**, prezigapófisis; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **tprl**, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. La barra de escala equivale a 10 cm.

En ambas vértebras sólo se ha conservado la porción basal de las espinas neurales. Con base en esto, no es posible saber con certeza la inclinación de las espinas neurales. Probablemente tenían una inclinación similar a la de la vértebra contigua MAU-PV-CRS-05/3. Debido a la preservación, no es seguro si hay SPRL en MAU-PV-CRS-05/2, a diferencia de MAU-PV-CRS-05/1, que claramente no tiene SPRL (Fig. IV.8E). En ambos elementos, una PRSL delgada y alargada dorsoventralmente se extiende por toda la cara anterior conservada de la espina neural. La cara posterior de la espina neural está mal conservada en ambos elementos, por lo que no se sabe si en estos se desarrolló la SPOL. Al menos en MAU-PV-CRS-05/1 está presente la POSL (Fig. IV.8D). La POSL no se reconoce en MAU-PV-CRS-05/3, pero esto parece ser producto de una mala conservación en lugar de una ausencia real de esta lámina. El margen más posterior de las diapófisis de ambas vértebras se proyecta posterodorsalmente. Este margen se interpreta como la SPDL. Además, MAU-PV-CRS-05/1 tiene una cresta sub-horizontal que se extiende desde el lado derecho de la PRSL hasta el margen anterior de la diapófisis (Fig. IV.8E). Se ha visto una cresta muy similar en *Overosaurus* y *Bonitasaura*, donde se han interpretado como una SPDL accesorio (a. SPDL) (Coria et al., 2013; Gallina et al., 2015).

Vértebras dorsales posteriores—Se reconocen varias vértebras dorsales posteriores, incluyendo centros aislados (MAU-PV-CRS-9, 19) y vértebras relativamente completas (MAU-PV-CRS-17, 18). Actualmente faltan en la colección algunos centros con arcos neurales incompletos (MAU-PV-CRS-11, 13, 16). Estas vértebras dorsales posteriores se reconocen como tales por tener una espina neural muy vertical, diapófisis cortas y parapófisis colocadas inmediatamente debajo de las diapófisis. De los elementos enumerados originalmente como vértebras dorsales posteriores por Calvo & González Riga (2003), solo MAU-PV-CRS-18 (Fig. IV.9) y MAU-PV-CRS-17 (Fig. IV.10) pueden asignarse a una posición en la secuencia vertebral dorsal. Se considera a MAU-PV-CRS-18 como la 9ª vértebra dorsal y a MAU-PV-CRS-17 como la 10ª vértebra dorsal. En MAU-PV-CRS-18 se preservó parte del centro y la mayor parte del arco neural, pero carece de la mitad distal de la espina neural, mientras que en MAU-PV-CRS-17 se preservó

principalmente el lado lateral izquierdo. Por lo tanto, ambos elementos proporcionan la morfología completa de las vértebras dorsales posteriores. El centro es opistocélico y el borde ventrolateral del centro es marcadamente cóncavo. La superficie ventral del centro es transversalmente convexa. Los pleurocelos están ligeramente más comprimidos dorsoventralmente en su borde posterior. No se observa sutura que marque el límite entre el centro y el arco neural.

La altura dorsoventral del arco neural es alrededor de cuatro veces la altura de la superficie articular posterior del centro. Anteriormente, el alto del arco neural está enmarcado por la CPRL, que es tan alto como el centro y constituye el límite lateral de una CPRF profunda, la cual encierra el canal neural. Al menos en MAU-PV-CRS-18, dentro de la CPRF dos láminas delgadas se extienden dorsalmente, con un ángulo de aproximadamente 45°, desde el canal neural hasta el borde ventromedial de la prezigapófisis (Fig. IV.9C). Tanto en MAU-PV-CRS-18 como en MAU-PV-CRS-17, la TPRL está presente, estando mejor conservado en el primero. La TPRL es recta, formando una estructura similar a un estante idéntica a la encontrada en MAU-PV-CRS-05/1 (Figs. IV.9C, IV.10C). Las postzigapófisis están mal conservadas en ambas vértebras dorsales posteriores. Están situadas muy próximas entre sí, con una inclinación entre ellas de casi 110° y unidas por una corta TPOL. En MAU-PV-CRS-17 hay una v.TPOL (lámina intrapostzigapofisiaria ventral; *sensu* Gallina, 2011) bien desarrollada debajo de las postzigapófisis (Figs. IV.10A–IV.10B), como ocurre en la vértebra dorsal más posterior de *Bonitasaura*. La TPOL, junto con las CPOL, forma dos CPOF laterales cónicas dorsoventralmente, que están divididas medialmente por la v.TPOL (Fig. IV.10B).

Las diapófisis de MAU-PV-CRS-18 son cortas y horizontales y, al igual que en MAU-PV-CRS-17, parecen estar situadas posterodorsalmente a las parapófisis. Tanto en MAU-PV-CRS-18 como en MAU-PV-CRS-17, se observa una disposición compleja de láminas que unen diapófisis, parapófisis y centro. De la parte más posterior de la diapófisis se eleva una lámina gruesa y corta, que se bifurca en a.PCDL y una PCDL. El trayecto de la a.PCDL está interrumpido por una PCPL (figs. IV.9D, IV.10D), que tiene una disposición similar a la descrita para la vértebra dorsal media más posterior. En el caso de MAU-PV-CRS-17, el trayecto de la a.PCDL es mucho más corto que en MAU-PV-CRS-

18, hasta el punto de que parece estar ausente y la PCPL conectada directamente con la PCDL (Fig. IV.10D). La a.PCDL y PCPL limitan, respectivamente, el borde posterior y anteroventral de una gran fosa interpretada como PACDF. A diferencia de la PACDF descrito para las vértebras dorsales medias, en las vértebras dorsales posteriores, el borde anterodorsal de esta fosa está delimitado por la parapófisis, mientras que la PPDL forma su borde dorsal (Figs. IV.9D, IV.10D). Calvo et al. (2007b), propusieron como posible autapomorfia de *Rinconsaurus* una lámina centroparapofisiaria accesoria en las vértebras dorsales posteriores, que se extiende desde la base de la parapófisis hasta la base de la lámina centrodiapofisiaria. Según el criterio de landmark de Wilson (1999), esta lámina debería denominarse PCPL. La presencia de PCPL en las vértebras dorsales posteriores se puede rastrear dentro de los Neosauropoda (Wilson & Upchurch, 2009; Wilson et al., 2011; Wilson, 2012), por lo que se desaconseja su uso como autapomorfia para *Rinconsaurus*. Ventral a la PCPL, hay una CPAF que está delimitada anteroventralmente por una ACPL (Figs. IV.9D, IV.10D). Como consecuencia de los cambios mencionados en la laminación del arco neural (especialmente los relacionados con el movimiento dorsal de la parapófisis y la PCPL), la CPAF muestra un aumento posterior de tamaño relativo. La PCDL limita una fosa lateral en el arco neural; la POCDF, que está enmarcada posteriormente por la CPOL (Figs. IV.9B, IV.10A).

La espina neural en MAU-PV-CRS-18 no está completamente preservada, mientras que en MAU-PV-CRS-17 la espina neural está completa. En ambas vértebras, la espina neural es alta y transversalmente más ancha que anteroposteriormente larga, con un borde dorsal convexo. No hay signos de desarrollo de SPRL en ninguna de las vértebras dorsales posteriores (Figs. IV.9E, IV.10C). Hay una sola lámina en la cara anterior de la espina neural; la PRSL, que es estrecha y lisa, y se extiende a lo largo de la altura de la espina neural (Figs. IV.9C, IV.10C). La SPDL bien desarrollada está presente en la cara lateral de la espina neural, desde la cara dorsal de la diapófisis hasta el nivel en el que la espina neural se expande lateralmente. Esta expansión podría interpretarse como el proceso aliforme triangular presente en la mayoría de los macronarios, pero en el caso de *Rinconsaurus*, está débilmente desarrollado. Las SPOL y SPDL no se contactan dorsalmente, sino que desaparecen hacia el extremo distal de la espina neural. La SPOL

está orientada verticalmente desde la parte superior de la espina hasta el borde lateral de la postzigapófisis (Figs. IV.9A, IV.10A). Entre las postzigapófisis de ambas vértebras comienza la profunda SPOF ovoide, la cual se estrecha hacia el extremo distal de la espina neural (Figs. IV.9A, IV.10A). La POSL, bien marcada y vertical, se origina en el borde dorsal de esta fosa. En el caso de MAU-PV-CRS-17 (Figs. IV.10A), esta SPOF tiene estrías, lo que podría indicar áreas importantes de inserción de tejidos blandos.

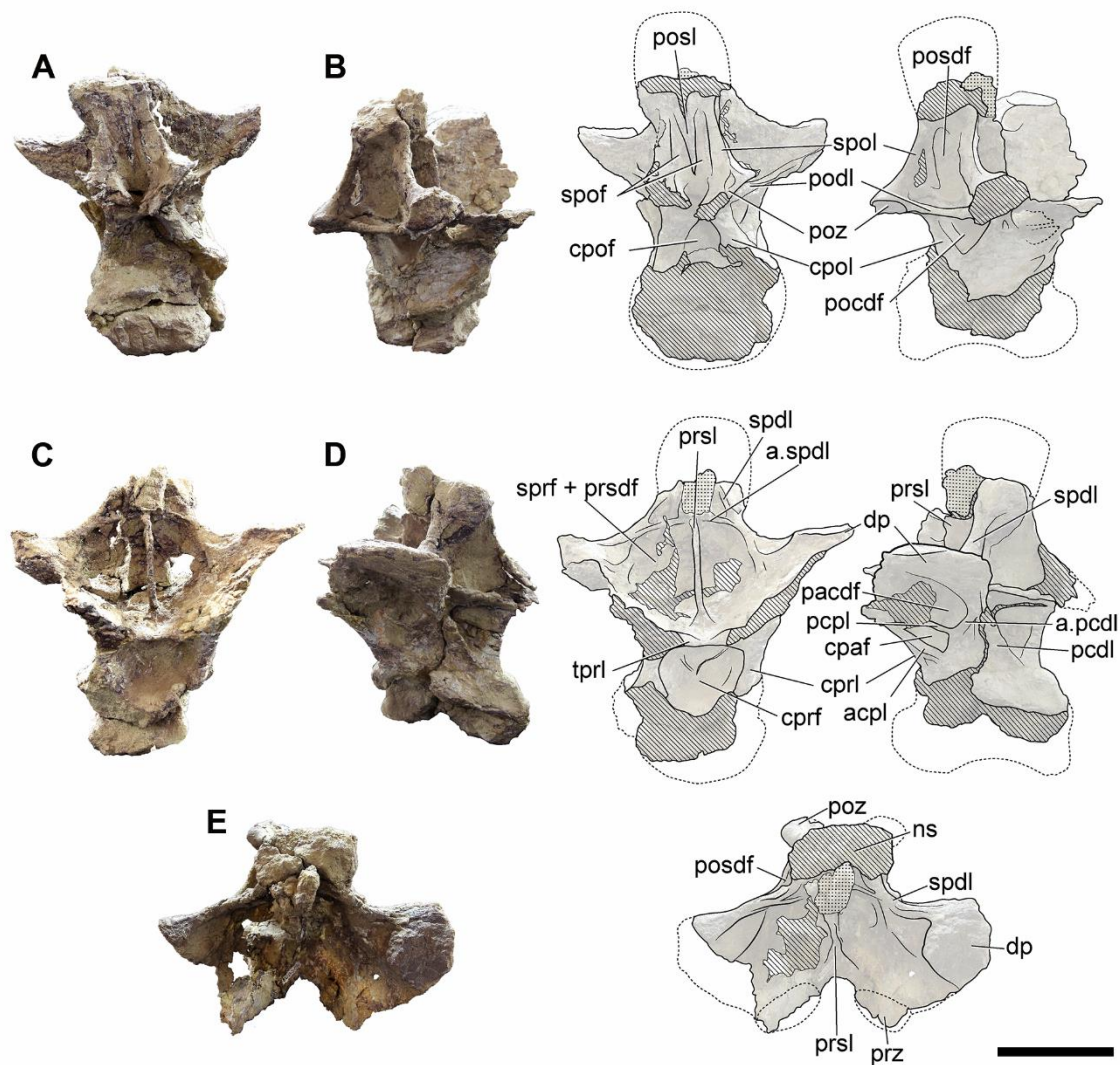


Figura IV.9. Vértebra dorsal posterior de *Rinconsaurus caudamirus*, MAU-PV-CRS-18; **A**, vista posterior; **B**, vista lateral derecha; **C**, vista anterior; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista dorsal. **Abreviaturas:** **acpl**, lámina centroparapofisiaria anterior; **a.pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior accesoria; **a.spdl**, lámina espinodiapofisiaria accesoria; **cpaf**, fosa centroparapofisiaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **dp**, diapófisis; **ns**, espina neural; **pacdf**, fosa

centrodiapofisiaria parapofisiaria; **pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pcpl**, lámina centroparapofisiaria posterior; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **posdf**, fosa espinodiapofisiaria poscigoapofisiaria; **posl**, lámina postspinal; **poz**, postzigapófisis; **prsd**, fosa espinodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **prz**, prezigapófisis; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisial; **tprl**, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

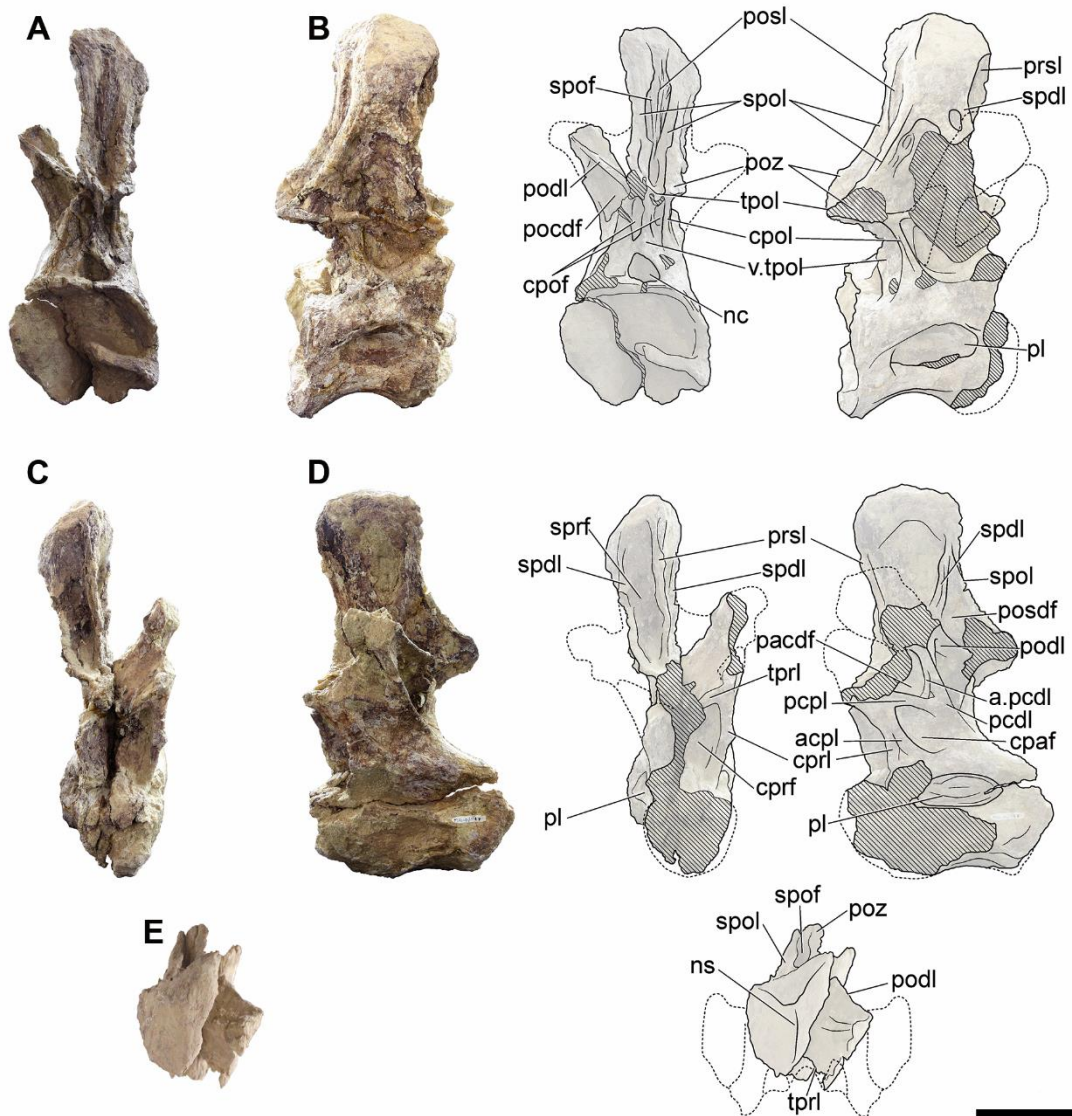


Figura IV.10. Vértebra dorsal más posterior de *Rinconsaurus caudamirus*, MAU-PV-CRS-17; **A**, vista posterior; **B**, vista lateral derecha; **C**, vista anterior; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista dorsal. **Abreviaturas:** **acpl**, lámina centroparapofisiaria anterior; **a.pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior accesoria; **cpaf**, fosa centroparapofisiaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **cprf**, fosa centroprezigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **nc**, canal neural; **ns**, espina neural; **pacdf**, fosa centrodiapofisiaria parapofisiaria; **pcdl**,

lámina centrodiapofisiaria posterior; **pcpl**, lámina centroparapofisiaria posterior; **pl**, pleurocele; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **posdf**, fosa espinodiapofisiaria poscigapofisiaria; **posl**, lámina postspinal; **poz**, postzigapófisis; **prsl**, lámina preespinal; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisiaria; **tprl**, lámina intraprezigapofisiaria; **v.tpol**, lámina intrapostzigapofisial ventral. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

Vértebras sacras. La región sacra de *Rinconsaurus* está pobremente representada, con cuatro centros vertebrales fuertemente fusionados y muy dañados (MAU-PV-CRS-41; Fig. IV.11). Solo se han conservado la superficie ventral y parte de las superficies laterales de los centros coosificados de MAU-PV-CRS-41 (Figs. IV.11A–IV.11C). El elemento MAU-PV-CRS-41/2 destaca por tener forámenes neumáticos grandes, profundos y de bordes afilados en la parte más ventral de su superficie lateral semejantes a los vistos en la vértebra sacra S1 de *Neuquensaurus* (MLP Ly 1–7). Las relaciones entre ancho y largo de los centros sacros MAU-PV-CRS-41 es 1,5. Una relación semejante se ha visto en otros titanosaurios aeolosaurinos (e. g., *Trigonosaurus*). Esta relación es mayor que lo visto en *Epachthosaurus* (0,8), pero es mucho menor que lo visto en titanosaurios como *Overosaurus* y *Saltasaurus* (2,5).

Vértebra caudosacra. El elemento MAU-PV-CRS-22 (Fig. IV.11) es un centro aislado y parcialmente completo que preserva la región ventral del arco neural. Este último elemento ha sido previamente identificado como una vértebra caudal anterior (Calvo & González Riga, 2003), pero este puede ser el último elemento sacro de *Rinconsaurus*. Dada su mala conservación, la cual no permite una interpretación fiable, se decidió describirlo como un elemento independiente del sacro y de las vértebras caudales. Su determinación exacta solo puede lograrse una vez que se haya encontrado un espécimen mejor conservado.

Aunque MAU-PV-CRS-22 presenta una cara articular posterior convexa, no es posible determinar si el centro es procélico o si presenta una cara anterior plana o convexa. La porción preservada del centro permite una estimación de su longitud, con

un EI de aproximadamente 0,81 (Tabla 4.2), el cual difiere de las proporciones del último elemento sacro de otros titanosaurios como *Neuquensaurus* (1,05), *Overosaurus* (1,15) y MLP 46- VIII-21-2 (0,95), en los cuales el centro es más alargado. En cambio, si se compara este mismo EI con el EI de las primeras vértebras caudales de algunos titanosaurios (e. g., *Epachthosaurus* [0,66]; *Patagotitan* [0,46]; *Narambuenatitan* [0,40]; *Gondwanatitan* [0,60]), el centro es más alargado anteroposteriormente. Por otro lado, tanto *Bonitasaura* como *Neuquensaurus* presentan un EI de las primeras vértebras caudales semejantes al de la vértebra MAU-PV-CRS-22 (*Bonitasaura* [0,85] y *Neuquensaurus* [0,84]). Ambos lados laterales del centro bajo el proceso transversal están seriamente dañados, lo que impide el reconocimiento de su morfología. Solo el proceso transversal izquierdo se ha conservado por completo. Este proceso está bien desarrollado dorsoventralmente en su sección proximal y está dirigido lateralmente, como en las últimas vértebras sacras de otros titanosaurios (e. g., *Panamericansaurus*, *Neuquensaurus*, *Overosaurus*, 6.^a vértebra sacra de MLP 46-VIII-21-2). La parte más distal del proceso transversal se comprime anteroposteriormente, dando un perfil rectangular. El proceso transversal en la última sacra putativo de *Rinconsaurus* se estrecha distalmente, a diferencia de la condición en *Neuquensaurus*, *Overosaurus* y MLP 46-VIII-21-2, en la que la porción distal del último elemento sacro se expande dorsoventralmente. El arco neural está dañado, conservando únicamente algún vestigio de las zigapófisis y láminas. Solo se conservaron las bases de las prezigapófisis, que están unidas por una TPRL y divergen entre sí en un ángulo de 80° (Fig. IV.11D). Entre las prezigapófisis hay una lámina única mal conservada, aquí interpretada como PRSL, que surge justo encima de la unión de las TPRL (Fig. IV.11D). Las postzigapófisis no se conservan; sin embargo, se puede identificar una TPOL en forma de "V" justo encima del canal neural (Fig. IV.11E). Por lo tanto, aunque la apariencia general del elemento MAU-PV-CRS-22 se asemeja a un elemento caudosacro, el centro relativamente corto, sugiere que la vértebra MAU-PV-CRS-22 probablemente sea una vértebra caudal anterior también podría ser su identidad.

Vértebras caudales. Se han recolectado diecisiete vértebras caudales aisladas y veintiséis vértebras caudales articuladas, proporcionando información anatómica de la mayor parte de la serie caudal de *Rinconsaurus*. Del estudio comparativo realizado principalmente en *Overosaurus*, *Trigonosaurus*, *Baurutitan*, y el ejemplar MAU-PV-AV-01, se concluye que una serie completa de vértebras caudales de titanosaurio consta de 10 a 12 vértebras caudales anteriores, 7 a 9 vértebras caudales medias y más de 20 vértebras caudales posteriores. Aunque el número de vértebras por zona no es el mismo en los taxones estudiados, da una buena idea del rango de posición de las vértebras. La distinción entre estas categorías se basó en varios cambios morfológicos y un índice numérico (EI). Algunos de los cambios morfológicos que se consideran son el desarrollo y posición del proceso transversal, la ubicación relativa del arco neural, el desarrollo relativo de la cara lateral primaria (CLP) y secundaria (CLS) del centro (Salgado & García, 2002; Ibiricu et al., 2014), la inclinación de la espina neural, presencia y desarrollo de facetas en chevron y orientación de las prezigapófisis (Mannion et al., 2013; Díez Díaz, Pereda Suberbiola, et al., 2013).

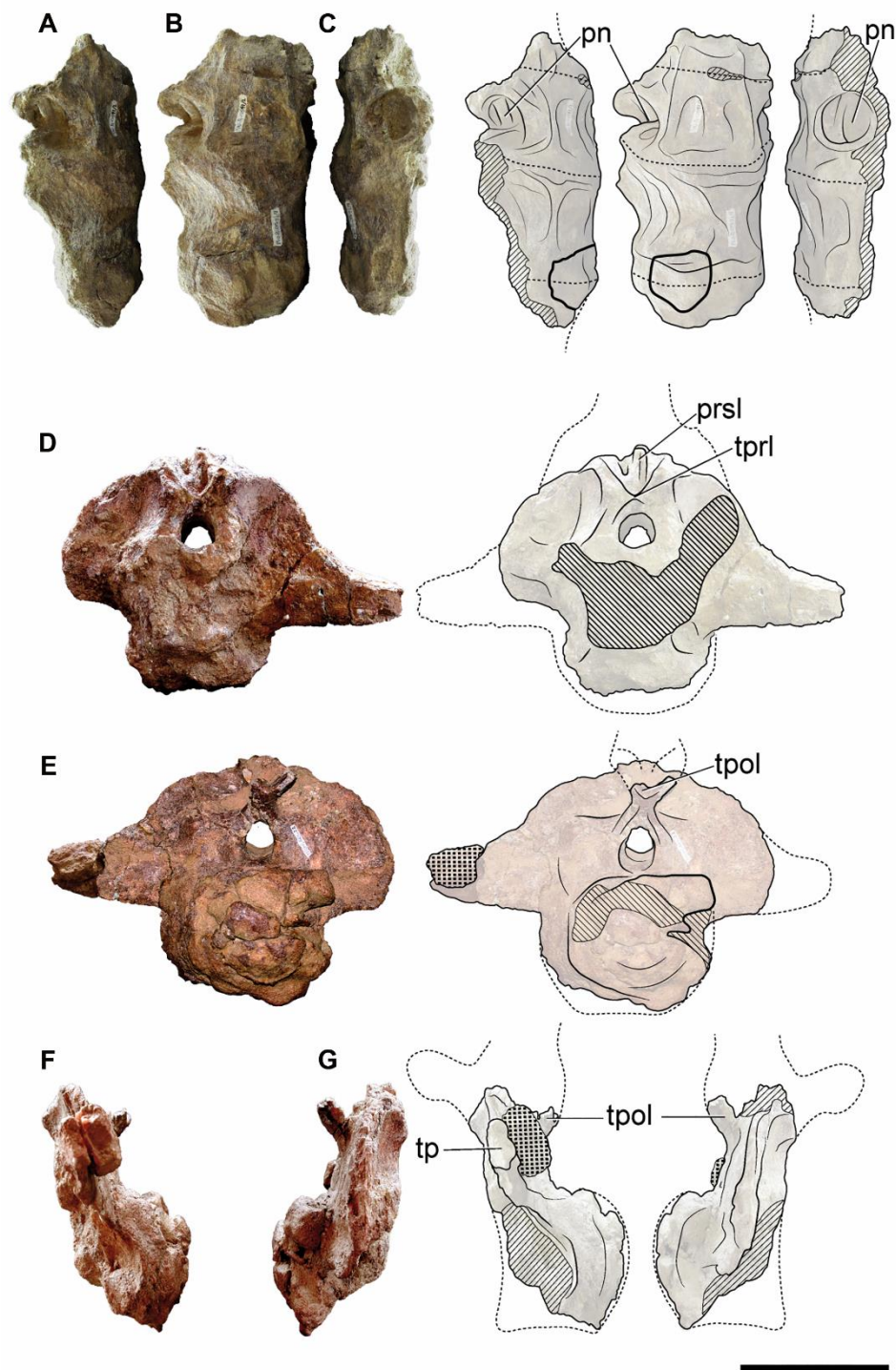


Figura IV.11. A–C, vértebras sacras de *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-41/1/2; A, vista lateral izquierda; B, vista ventral; C, vista lateral derecha. D–G, vértebra caudosacra (MAU-PV-CRS-22) de *Rinconsaurus*; D, vista anterior; E, vista posterior; F, vista lateral izquierda; G, vista lateral derecha. **Abreviaturas:** pn, cavidad neumática; prsl, lámina preespinal; tpol, lámina intrapostzigapofisiaria; tp, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

En la descripción original de *Rinconsaurus* se establecieron un total de 13 elementos vertebrales caudales para el holotipo (Calvo & González Riga, 2003: p. 335). sin embargo, a lo largo de la descripción de las vértebras, los autores enumeran cuatro vértebras caudales anteriores, ocho medias y cinco posteriores, sumando un total de 17 elementos. Actualmente, el número real de vértebras que constituyen el holotipo en la colección MAU-PV-CRS es 14. Se desconoce el motivo de esta discrepancia. Estas 14 vértebras caudales conservadas del holotipo están agrupadas en dos bloques, uno anterior con siete vértebras completas (más un trozo de arco neural) y uno posterior con seis vértebras. Según la marcada diferencia en la anatomía, faltan varias vértebras entre estos dos grupos de vértebras caudales articuladas.

Vértebras caudales anteriores—Las vértebras caudales anteriores se caracterizan por tener centros fuertemente procélicos, procesos transversos bien desarrollados, que se ubican por encima de la sutura neuro-central, una CLP extendida dorsoventralmente, un EI entre 1 y 1,5 (Tabla. 4.2), arcos neurales ubicados en la mitad anterior del centro e inclinaciones de la espina neural que varían entre 90° y 60°. Con base en esta combinación de características morfológicas, se han considerado aquí vértebras caudales anteriores la vértebra aislada MAU-PVCRS-23 (Fig. IV.12), todas las vértebras (tres) del espécimen MAU-PV-CRS-25 (Fig. IV.13), los seis elementos más anteriores del espécimen MAU-PV-CRS-26 (Fig. IV.14), las dos vértebras que componen el espécimen MAU-PV-CRS-23a/b, y cinco vértebras mal conservadas (MAU-PV-CRS-23/1/2/3/4/5). MAU-PV-CRS-23 es la vértebra caudal más anterior seguida de los elementos MAU-PV-CRS-23/1/2/3/4/5, que se superponen con las tres vértebras caudales del individuo MAU-PV-CRS-25. La sección más posterior de las vértebras caudales anteriores está representada por los primeros seis elementos del individuo holotípico MAU-PVCRS-26 (que incluye un total de 14 vértebras caudales), y dos elementos del espécimen MAU-PV-CRS-23a/b que se superpone al ejemplar MAU-PV-CRS-26 (Fig. IV.15A).

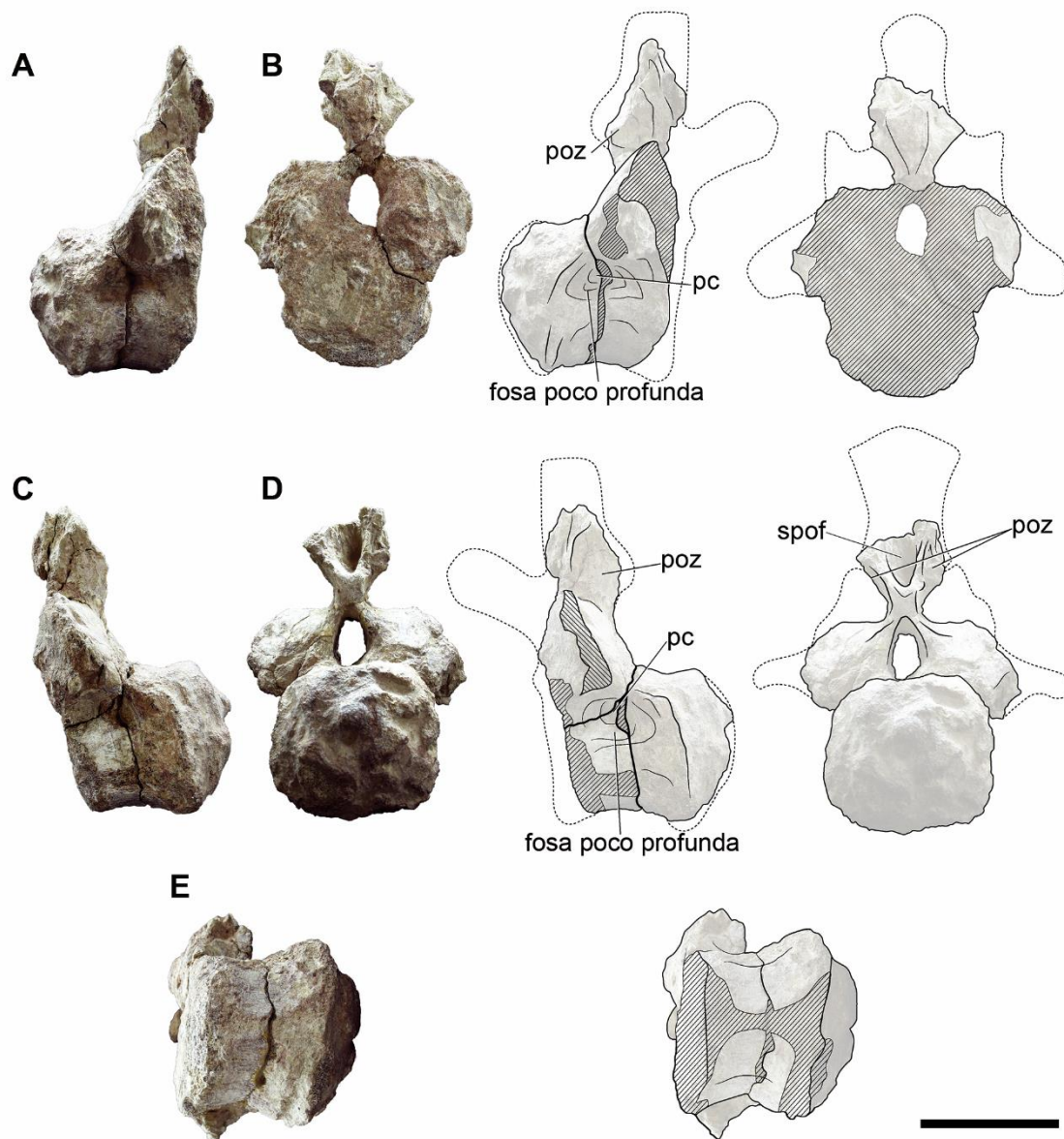


Figura IV.12. Vértebra caudal anterior de *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-23; **A**, vista lateral derecha; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral izquierda; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **pnc**, cavidad neumática; **poz**, postzigapófisis; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

Con base en las comparaciones realizadas en series caudales completas de titanosaurios relacionados (e. g., *Overosaurus*, espécimen MAU-PVAC-01, *Trigonosaurus*), se considera a MAU-PV-CRS-23 (Fig. IV.12) como una probable tercera vértebra caudal. El centro, mal conservado, es relativamente corto anteroposteriormente, con una longitud anteroposterior más corta que la altura dorsoventral de la superficie articular posterior

(EI = 0,76; Tabla 4.2). Sin embargo, comparativamente, es más larga que la del espécimen MAU-PV-CRS-22 (EI = 0,88). La superficie lateral del centro se interpreta como la CLP (*sensu* Salgado & García, 2002). Las superficies laterales del centro son anteroposteriormente cóncavas y dorsoventralmente convexas. Además, en la parte más dorsal de la cara lateral y justo debajo del proceso transversal, hay una pequeña cavidad neumática insertada en una fosa poco profunda con un contorno reniforme (Figs. IV.12A, IV.12C). Se interpreta esta fosa como una pequeña cavidad neumática, como la presente en varios braquiosáuridos (D’Emic & Wilson, 2011) y algunos titanosaurios (e. g., *Alamosaurus*, *Savannasaurus*). La superficie ventral del centro es fuertemente convexa transversalmente; sin embargo, es cóncava anteroposteriormente (Fig. IV.12E). No se ven facetas articulares anteriores ni posteriores para los arcos hemales debido a la preservación. Los procesos transversos están rotos distalmente, pero se expanden dorsoventralmente. Los mismos se colocan entre el centro y el arco neural. Además, están comprimidos anteroposteriormente y tienen una sección transversal cuadrangular.

El arco neural está mal conservado. Faltan las prezigapófisis, parte de las postzigapófisis y la mayor parte de la espina neural, sin embargo, es posible reconocer ciertas estructuras como parte de las superficies articulares postzigapófisis y la SPOF. La superficie articular de las postzigapófisis es más alta que larga anteroposteriormente (Fig. IV.12D) y están inclinadas 60° con respecto al plano horizontal, excepto las porciones más ventrales que son verticales y forman una cresta hipoesfenal (*sensu* Upchurch, 1998: carácter 139). La sección conservada de la espina neural es anteroposteriormente más larga que anchas ventrolateralmente como la vértebra MAU-PV-LL-200 de Loma del Lindero. La SPOF se encuentra entre y por encima de ambas postzigapófisis; es una fosa profunda, de contorno elíptico, siendo más alta que ancha (Fig. IV.12D). Debido al daño esta vértebra muestra que la textura de su tejido óseo es compacto y sólido sin grandes celdas internas, como se ha visto en otros titanosaurios no saltasaurinos (e. g., *Andesaurus*, *Dreadnoughtus*, *Malawisaurus*, *Aeolosaurus*, *Overosaurus*).

Como se mencionó anteriormente, en esta sección las vértebras MAU-PV-CRS-23/1/2/3/4/5 se superponen con las vértebras MAU-PV-CRS-25 y la vértebra anterior de MAU-PV-CRS-26. Dado que las vértebras MAU-PV-CRS-23/1/2/3/4/5 y las vértebras más anteriores de MAU-PV-CRS-26 están muy dañadas, la descripción de las vértebras caudales anteriores de *Rinconsaurus* se basa principalmente en las vértebras MAU-PV-CRS-25. Se asignó tentativamente una posición entre la 6ª y la 9ª caudal para el individuo MAU-PV-CRS-25 y una posición entre la 4ª y la 9ª para las vértebras MAU-PV-CRS-23/1/2/3/4/5 (Fig. IV.15A).

MAU-PV-CRS-25 (Fig. IV.13) consta de tres vértebras caudales anteriores articuladas, completamente conservadas excepto por los dos primeros procesos transversos (ver más abajo). Con base en ciertas características morfológicas, como las diferencias en el desarrollo del proceso transverso y la orientación de la espina neural, se interpreta que esta sección tiene una posición intermedia entre las vértebras caudales más anterior, MAU-PV-CRS-23, y el espécimen MAU-PV-CRS-26. Los centros son tan largos anteroposteriormente como dorsoventralmente altos; sin embargo, proporcionalmente son más largos que MAU-PV-CRS-23, con un EI que varía de 1,1 a 1,4 (Tabla 4.2). Los centros son fuertemente procélicos.

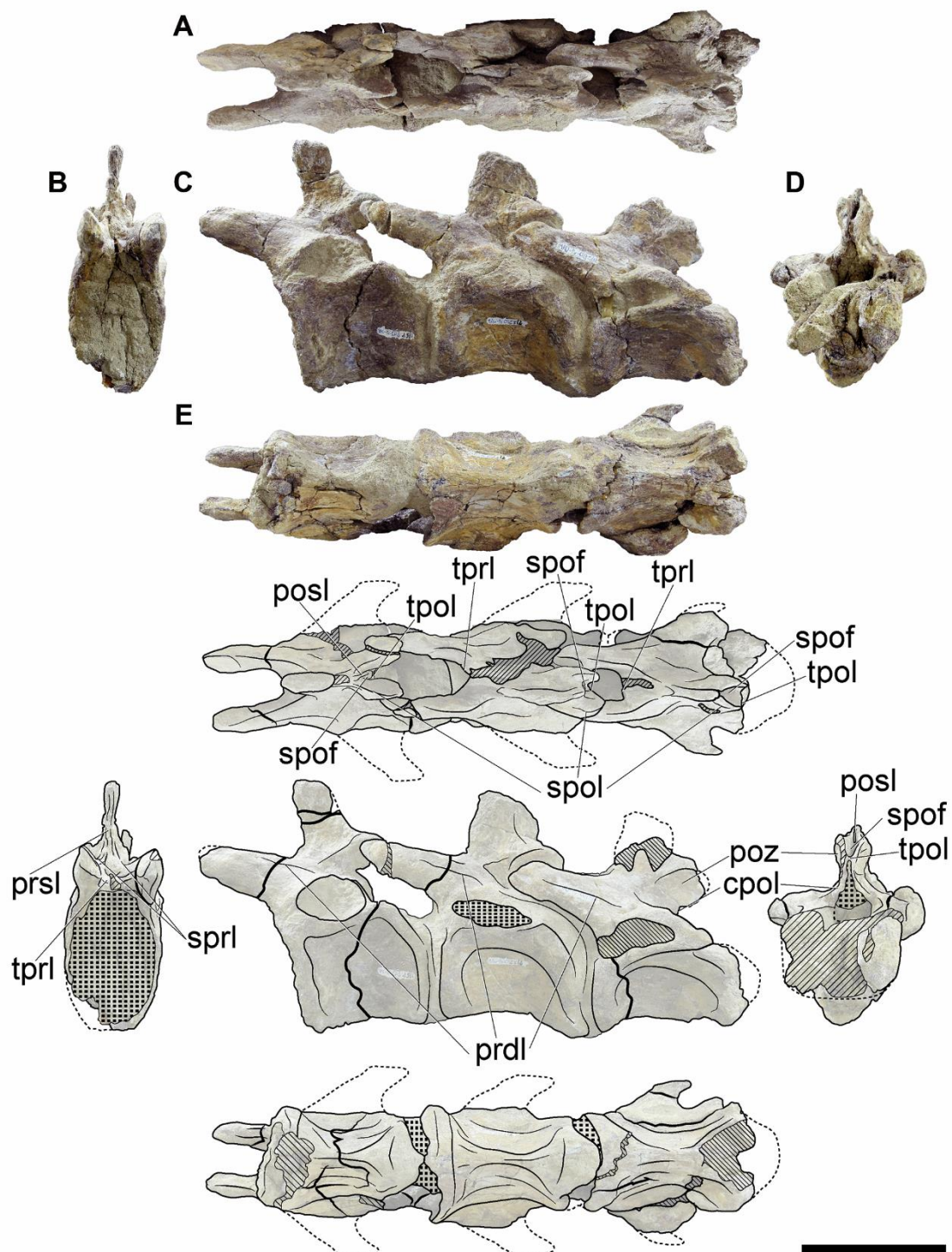
La superficie articular anterior es casi perpendicular al eje anteroposterior, con un ángulo de 100°, como la superficie inclinada de las vértebras subsiguientes (MAU-PV-CRS-23a/b y MAU-PV-CRS-26; ver más abajo). Existe una marcada diferencia entre la altura dorsoventral de las superficies articulares anterior y posterior, siendo la anterior más alta que la posterior. Esta diferencia entre las alturas de las superficies anterior y posterior medidas en las vértebras MAU-PV-CRS-25/1 y MAU-PV-CRS-25/2 es de alrededor del 25 % (consulte la Tabla 4.2).

Las caras laterales del centro son cóncavas tanto anteroposterior como dorsoventralmente. Siguiendo el criterio de Salgado & García (2002), solo se identifican superficies laterales primarias (CLP), que se extienden dorsoventralmente de tal manera que invaden la zona ventral (Fig. IV.13C). Como resultado, la superficie ventral es transversalmente estrecha, alcanzando su máxima estrechez en la mitad de su longitud, lo que le da al centro una apariencia de reloj de arena en vista ventral (Fig. IV.13E), que

no se ve en otros titanosaurios. Aunque la forma de reloj de arena es común en varios titanosaurios (e. g., *Bonitasaura*, *Pitekunsaurus*), en el caso de *Rinconsaurus*, el estrechamiento es extremo. Al igual que en MAU-PV-CRS-23, no se ven facetas para los arcos hemales anteriores ni posteriores debido a la conservación. Los procesos transversos se colocan dorsalmente en el centro, justo encima del borde dorsal de las CLP. Tienen una morfología plana dorsoventralmente, siendo más largos que anchos como en la mayoría de los Aeolosaurini y Lognkosauria, pero diferente de otros titanosaurios como *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Overosaurus*, *Notocolossus*, *Pitekunsaurus* y *Rapetosaurus*, en los cuales el proceso transverso es más redondeado en la sección transversal. Como en otros titanosauriformes, los procesos transversos están orientados posteriormente (Mannion et al., 2013; González Riga et al., 2016; Carballido et al., 2017; González Riga et al., 2018). En las dos primeras vértebras de MAU-PVCRS-25 no se conserva el proceso transverso; en cambio, se puede reconocer la cicatriz articular, lo que indica que el proceso no se fusionó en el momento de la muerte. La falta de un proceso transverso fusionado con el centro vertebral podría indicar un cierto grado de inmadurez del espécimen (e. g., Hone et al., 2016). Se describió un patrón similar, con suturas neuro-centrales cerradas y un proceso transverso no fusionado en algunos de los elementos caudales, para *Bonitasaura* (Gallina, 2011a). Este titanosaurio estrechamente relacionado con *Rinconsaurus*, puede considerarse desde un espécimen juvenil tardío hasta un adulto temprano (Gallina, 2012; Carballido & Sander, 2014). Los arcos neurales se colocan anteriormente en el centro (Fig. IV.13C). Las espinas neurales son ligeramente más altas que las superficies articulares anteriores de sus respectivos centros y están orientadas verticalmente como en *Bonitasaura* (Fig. IV.13B). Sus bordes antero-dorsales se colocan por delante del borde anterior de las postzigapófisis, pero por detrás de las superficies articulares anteriores de los centros. Los márgenes anterior y posterior de las espinas neurales, interpretados aquí como PRSL y POSL respectivamente, son paralelos entre sí. En MAU-PV-CRS-25/1, el margen dorsal de las espinas parece estar ligeramente inclinado posteroventralmente ($\approx 30^\circ$). Las espinas neurales están comprimidas mediolateralmente, siendo al menos seis veces anteroposteriormente más largas que anchas mediolateralmente (Fig. IV.13A). Desde la

base de la espina se desarrollan dos SPRL que la conectan con cada prezigapófisis (Fig. IV.13B). Las prezigapófisis se ubican inmediatamente por encima del borde dorsal de la superficie articular anterior, como en Aeolosaurini, Saltasaurinae, *Baurutitan* y *Mendozasaurus* (Franco-Rosas et al., 2004; Powell, 1992). Estas están dirigidas anterodorsalmente con una inclinación de aproximadamente 20° con respecto a la horizontal. Las prezigapófisis se extienden paralelas entre sí (Fig. IV.13A), a diferencia de las vértebras caudales posteriores, en las cuales las prezigapófisis divergen entre sí con un ángulo de al menos 30°; esto constituye otro cambio de serie que apoya la posición más anterior de MAU-PV-CRS-25 en relación con MAU-PV-CRS-23a/b y MAU-PV-CRS-26. Entre ambas prezigapófisis se observa una TPRL poco desarrollada (Fig. IV.13B). Esta lámina junto con las SPRL encierra una SPRF, que está presente en titanosaurios como *Bonitasaura*, *Gondwanatitan* y *Pitekunsaurus*. Las PRDL se extienden desde el borde superior de la prezigapófisis hasta los procesos transversos. Las superficies articulares de las postzigapófisis son ligeramente cóncavas, con la porción más dorsal inclinada 50° con respecto a la horizontal y la porción más ventral casi vertical, lo que se considera una cresta hipoesfenal. Una TPOL corta las conecta (Fig. IV.13D), delimitando ventralmente una SPOF similar a la descrita en vértebras más anteriores de MAU-PV-CRS-22 y MAU-PV-CRS-23. Dorsolateralmente, la SPOF está delimitada por ambas SPOL, que son cortas y ligeramente proyectadas postero-lateralmente como se ve en *Gondwanatitan*, *Bonitasaura* y *Aeolosaurus*.

Figura IV.13. Vértebras caudales anteriores de *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-25/1/2/3; **A**, vista dorsal; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral izquierda; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **posl**, lámina postespinal; **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria; **sprl**, lámina espinoprezigapofisiaria; **tpol**, lámina intrapostzigapofisiaria; **tprl**, lámina intraprezigapofisiaria. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm. →



La sección más posterior de las vértebras caudales anteriores está representada por los primeros seis elementos del espécimen holotípico MAU-PV-CRS-26 y dos elementos del espécimen MAU-PV-CRS-23a/b que se superpone al espécimen MAU-PV-CRS-26. Como ya se mencionó, MAU-PV-CRS-26 está formado por 14 vértebras caudales,

aunque la más anterior está representada únicamente por un fragmento pequeño, dañado y sin marcar de un arco neural por lo cual no se tiene en consideración (Fig. IV.14C, 5ª). Con base en su morfología y proporciones, se interpreta que los dos elementos articulados del espécimen MAU-PV-CRS-23-a/b tienen una posición similar a las tres primeras vértebras caudales del holotipo (MAU-PV-CRS-26/1-3). Juntos, MAU-PV-CRS-23-a/b y MAU-PV-CRS-26 representan las vértebras caudales 6 a 12 (Figs. IV.14C, IV.15A). Los centros son relativamente cortos (EI 1,2 a 1,4; Tabla 4.2) y fuertemente procélicos, como se observa en otros titanosaurios (e. g., *Alamosaurus*, *Dreadnoughtus*, *Gondwanatitan*). Las superficies articulares anteriores están inclinadas anterodorsalmente, formando un ángulo que varía de 100° a 105°, como se describe para las vértebras caudales más anteriores (e. g., MAU-PV-CRS-25; véase más arriba). La cara anterior fuertemente inclinada anteriormente es una característica compartida por *Overosaurus* y Aeolosaurini, diferente de otros titanosaurios cuyas superficies articulares anteriores caudales están orientadas verticalmente y paralelas a la posterior (e. g., Saltasaurini, *Bonitasaura*, *Patagotitan*, *Elaltitan*, *Malawisaurus*). La altura de los centros, medida en las superficies articulares posteriores, es significativamente inferior a la altura medida en las superficies articulares anteriores, estando esta diferencia en torno al 20% tanto en MAU-PV-CRS-23-a/b como en MAU-PV-CRS-26. En contraste con *Rinconsaurus*, las superficies articulares caudales de la mayoría de los titanosauriformes presentan alturas similares en sus superficies articulares (e. g., *Aeolosaurus colhuehuapensis*, *Aeolosaurus rionegrinus*, *Arrudatitan*, *Gondwanatitan*, *Overosaurus*, *Notocolossus*). Las superficies laterales no tienen fosa neumática; sin embargo, son cóncavos en dirección anteroposterior (Figs. IV.14A, IV.14C). La cara lateral de las vértebras MAU-PV-CRS-26/2, MAU-PV-CRS-26/3 y MAU-PV-CRS-26/4 se consideran una superficie lateral primaria, como en MAU-PV-CRS-25 (Figura IV.14C). En MAU-PV-CRS-26/5 se pueden distinguir dos orientaciones diferentes de la superficie lateral, que aquí se interpretan como las caras laterales primaria (CLP) y secundaria (CLS) de Salgado & García (2002). En esta vértebra se observa que la CLP representa un tercio de toda la extensión dorsoventral de la cara lateral. En los individuos MAU-PV-CRS-23-a/b, es difícil determinar la existencia de una CLS debido a problemas de preservación, pero es

probable que sea una superficie similar a la presente en MAU-PV-CRS- 25 y MAU-PV-CRS-26/1–3. La superficie ventral es mediolateralmente convexa como en la mayoría de los somfospóndilos derivados (e. g., *Dreadnoughtus*, *Malawisaurus*, *Baurutitan*, *Alamosaurus*, *Bonitasaura*, *Notocolossus*, *Mendozasaurus*, *Patagotitan*), y no presenta ninguna cresta ventrolateral, difiriendo de los saltasauridos (e. g., *Saltasaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Alamosaurus*) y *Arrudatitan*. En comparación con la condición de las vértebras caudales más anteriores, la superficie ventral es más ancha, pero sigue siendo relativamente estrecha en comparación con el ancho lateromedial máximo del centro. MAU-PV-CRS-26/5 parece tener articulaciones posteriores para los arcos hemales.

Los procesos transversos son similares en morfología a los de las vértebras anteriores (MAU-PV-CRS-25/1/2/3/4/5 y MAU-PV-CRS-25), pero ligeramente diferentes en sus proporciones y menos desarrollados. Los procesos mal conservados en MAU-PV-CRS-26/3, MAU-PV-CRS-26/4 y MAU-PV-CRS-26/5 son anchos anteroposteriormente y cortos transversalmente. Los arcos neurales de la mayoría de los elementos están completos y, como en las restantes vértebras caudales anteriores, están posicionados anteriormente en el centro. Las espinas neurales se conservan tanto en MAU-PV-CRS-23-a/b como en MAU-PV-CRS-26; sin embargo, las espinas de MAU-PV-CRS-23-a/b están mal conservadas y parcialmente cubiertas por sedimento.

El proceso de prezigapófisis se inicia inmediatamente por encima del borde dorsal de la cara articular anterior del centro (Figs. IV.14A–IV.14D), de tal forma que en toda su longitud anteroposterior sobrepasa la cara articular del centro, como puede verse en *Bonitasaura*, *Futalognkosaurus*, *Mendozasaurus*, *Overosaurus* y Aeolosaurini. Su inclinación con respecto a la horizontal es, en promedio, de 15° tanto en MAU-PV-CRS-23-a/b como en las primeras siete vértebras de MAU-PV-CRS-26 (Fig. IV.14A). Aunque menos marcadas que en las vértebras caudales más anteriores, las PRDL discurren directamente desde la porción posterior de las prezigapófisis hasta los procesos transversos. Como en MAU-PV-CRS-25, hay una SPRF enmarcada ventrolateralmente por la SPRL y ventralmente por una pequeña TPRL. Estas postzigapófisis son cóncavas. La inclinación de sus facetas articulares en su porción más dorsal es de aproximadamente 50° con respecto al eje medial y de 10° en su porción

más ventral. La porción más ventral se interpreta como una cresta hipoesfenal. Dorsalmente, estas postzigapófisis están unidas a la espina neural por las SPOL cortas y ligeramente salientes mencionadas anteriormente (ver MAU-PV-CRS-25). Junto con la TPOL, enmarcan una SPOF larga y estrecha.

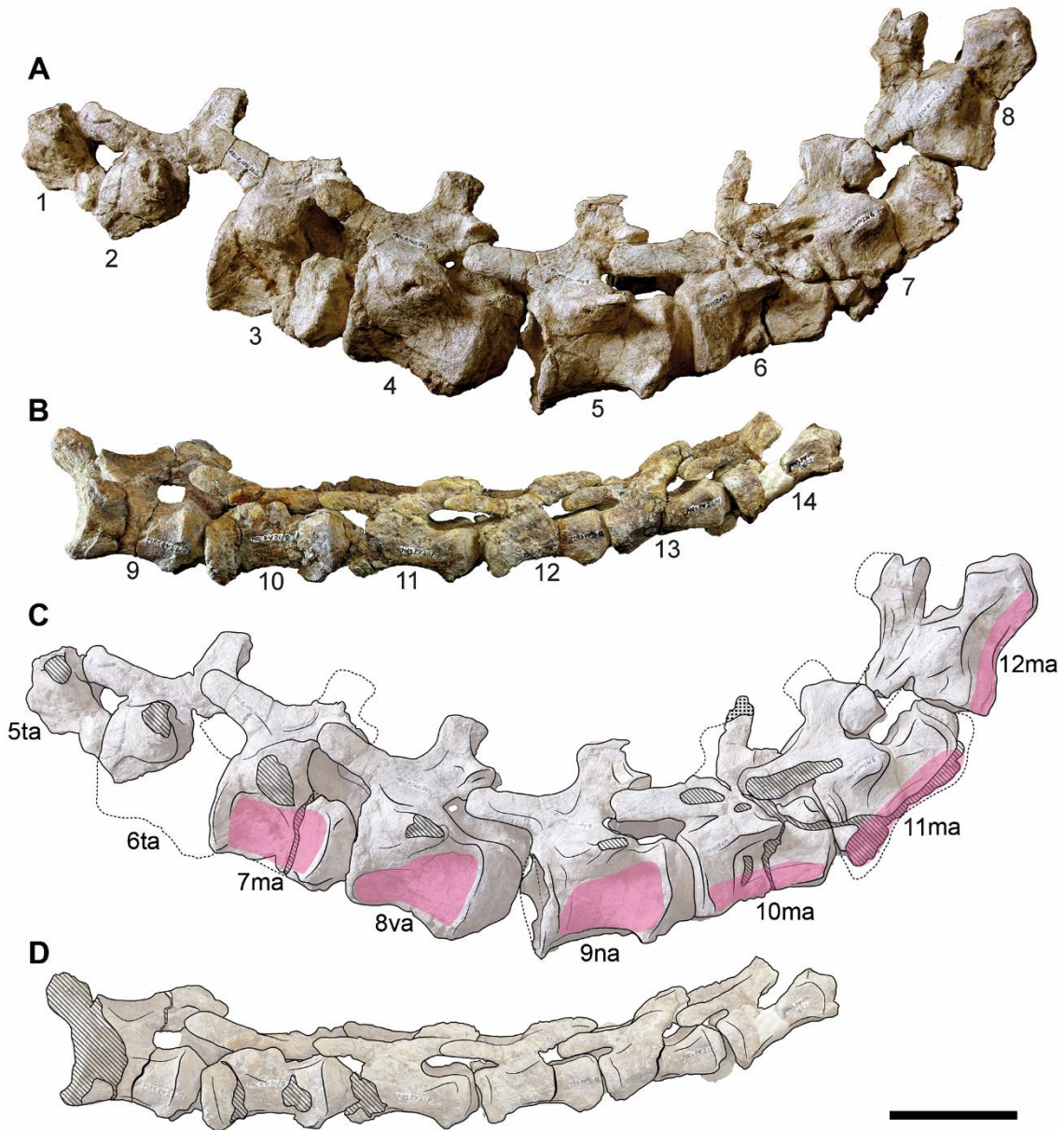


Figura IV.14. Vértabras caudales anterior, media y posterior de *Rinconsaurus*, holotipo: MAU-PV-CRS-26/1–13; **A–D**, vista lateral izquierda; **C–D**, dibujo lineal. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

Las espinas neurales preservadas en MAU-PV-CRS-26/3, MAU-PV-CRS-26/4 y MAU-PV-CRS-26/5 están orientadas verticalmente (Figs. IV.14A, IV.14C), como en algunas de las vértebras caudales más anteriores (e. g., MAU-PV-CRS-23/1/2, MAU-PV-CRS-25/1/2). En el resto de las vértebras de este individuo y del individuo MAU-PV-CRS-23-a/b, las espinas neurales no se han conservado o están cubiertas por matriz. Su altura dorsoventral, medida desde la base de las postzigapófisis, es la mitad de la altura del centro, estando comprimidos mediolateralmente con un desarrollo anteroposterior, que es similar a la extensión dorsoventral. Por lo tanto, en la sección transversal a media altura, las espinas neurales son rectangulares y cuatro veces más largas que anchas. Las esquinas anterodorsales de las espinas neurales se ubican anteriores al borde anterior de las postzigapófisis, pero posteriores a la superficie articular anterior de los centros. PRSL y POSL corren casi paralelas entre sí. El margen dorsal de las espinas neurales es ligeramente convexo a recto.

Vértebras caudales medias—Las vértebras caudales medias tienen procesos transversos débilmente desarrollados, que se ubican por encima o ligeramente por debajo de la sutura neuro-central. La cara lateral primaria está ausente o muy reducida (en la vértebra caudal media más anterior), y las espinas neurales tienen una inclinación posterodorsal entre 60° y 40°. El EI varía de 1,5 a 2 (Tabla 4.2), y el arco neural se encuentra en la mitad anterior del centro, pero dejando un pequeño escalón anterior entre la superficie articular anterior y los pedicelos del arco neural. Teniendo en cuenta estas características, se identificaron varias (Figs. IV.14, IV.16 y IV.17) vértebras caudales medias, dispuestas en el siguiente orden: MAU-PV-CRS-26/6–7 (Fig. IV.14A) como la vértebra caudal media más anterior, MAU-PV-CRS-27/3 (Figs. IV.17A–IV.17E) superpuesta con MAU-PV-CRS-26/6, MAU-PV-CRS-27/1 (Figs. IV.16F–IV.16J) superpuesta con MAU-PV-CRS-26/7 y finalmente MAU-PV-CRS-27/2 (Figs. IV.16K–IV.16O) ligeramente más posteriores que las del individuo holotípico.

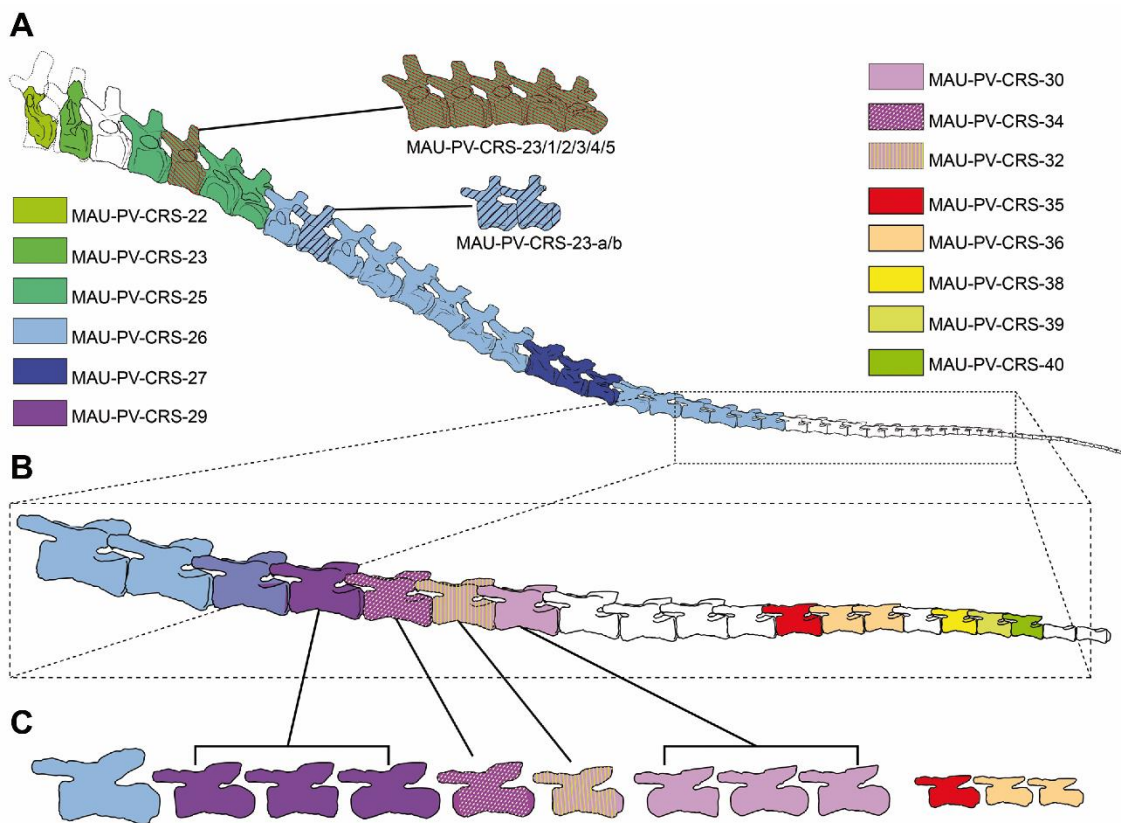
Las caras anterior y posterior son casi perpendiculares a la superficie ventral del centro difiriendo de *Aeolosaurus* y *Overosaurus*. La diferencia de altura entre las caras articulares anterior y posterior, aunque menos marcada que en las vértebras caudales

anteriores (entre el 5% y el 10%; Tabla 4.2), sigue presente. Las caras laterales del centro no tienen ninguna excavación neumática, sino que son muy cóncavas anteroposteriormente. Como se ha mencionado anteriormente, las superficies laterales de los elementos MAU-PV-CRS-26/6 y MAU-PV-CRS-26/7 tienen una pequeña CLP, que ronda el 25% de la altura de la CLS situada encima (Figs. IV.14A, IV.14C). Por el contrario, en las otras vértebras caudales medias, como MAU-PV-CRS-27/3, MAU-PV-CRS-27/2 y MAU-PV-CRS-27/1, no hay distinción entre una CLP y una CLS (Figs. IV.16C, IV.16H, 16M). Por tanto, y siguiendo el criterio de Salgado & García (2002), las caras laterales del ejemplar MAU-PV-CRS-27 se interpretan como CLS.

Los procesos transversos de MAU-PV-CRS-26/6 y MAU-PV-CRS-27/3 están reducidos y se asemejan a una protuberancia ovoide con su eje mayor apuntando hacia atrás (Figs. IV.14A). Por otro lado, MAU-PV-CRS-26/7, MAU-PV-CRS-27/2 y MAU-PV-CRS-27/1 carecen de procesos transversos (Figs. IV.16C). En cambio, en ese lugar, es posible ver una cresta cuyo eje mayor está orientado anteroposteriormente. La superficie ventral se asemeja a las que se observan en las vértebras caudales anteriores, que son transversalmente estrechas y convexas, pero anteroposteriormente cóncavas. A diferencia de las vértebras caudales anteriores, la estrechez que se observa en estas vértebras es ligeramente inferior (Figs. IV.16E). Debido a la preservación, solo en MAU-PV-CRS-27/1 se aprecia la presencia de facetas articulares posteriores para los arcos hemales.

El arco neural se encuentra en la mitad anterior del centro. Hay una muesca que interrumpe la conexión entre el margen más ventral de las prezigapófisis y los límites de la cara articular anterior (Figs. IV.16C). Esta característica distingue a *Rinconsaurus* de los Aeolosaurini, ya que una de las características que identifica a este último grupo es la continuidad de los bordes de la cara articular anterior con los márgenes ventrales de las prezigapófisis. Las prezigapófisis están dirigidas anterodorsalmente, formando un ángulo de unos 15° (MAU-PV-CRS-26/6 y MAU-PV-CRS-27/3) y 20° (MAU-PV-CRS-26/7 y MAU-PV-CRS-27/2). Las prezigapófisis divergen antero-lateralmente entre sí con un ángulo que varía de 20° (en la vértebra caudal media más anterior) a 35° (en la vértebra caudal media conservada más posterior; Figs. IV.16A). Este cambio de ángulo

probablemente se deba a que las prezigapófisis de la vértebra caudal media más anterior se articulan con las postzigapófisis de las vértebras caudales anteriores, las cuales no tienen un proceso óseo, mientras que las prezigapófisis de las vértebras caudales medias más posteriores se articulan con postzigapófisis que tienen un proceso óseo típico de las vértebras caudales medias de *Rinconsaurus*. La longitud de las prezigapófisis es entre el 40% y el 50% de la longitud de su centro, como en *Trigonosaurus*, *Overosaurus* y *Aeolosaurini*, pero difiere respecto a algunos Saltosaurini, que tienen prezigapófisis aún más cortas (e. g., *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*,



Alamosaurus).

Figura IV.15. Reconstrucción de la secuencia vertebral caudal preservada; **A**, posible posición de las vértebras articuladas y aisladas en la serie caudal de *Rinconsaurus*; **B**, detalle de la posible posición de las vértebras caudales posteriores en la serie caudal de *Rinconsaurus*; **C**, variabilidad morfológica de la articulación de los centros caudales posteriores de *Rinconsaurus*.

Las prezigapófisis están conectadas por una TPRL bien desarrollada (Figs. IV.16B, IV.16G, IV.16L), que junto con las SPRL delimitan una SPRF como la observada en

Trigonosaurus, *Neuquensaurus*, *Baurutitan*, *Bonitasaura* y *Gondwanatitan*. A diferencia de las vértebras caudales anteriores, no hay PRDL ya que no hay procesos transversos. Las postzigapófisis de las vértebras caudales medias difieren considerablemente de las que se observan en las vértebras caudales anteriores (figs. IV.16D, IV.16I, IV.16N). En primer lugar, las facetas articulares no son cóncavas, sino planas con una inclinación con respecto a la horizontal de 65°. En segundo lugar, no hay rastro de una cresta hipoesfenal asociada con las postzigapófisis. Finalmente, existe un proceso óseo formado principalmente por las SPOL, las cuales se proyectan fuertemente lateralmente (MAU-PV-CRS-27/2 y MAU-PV-CRS-27/1). Esta proyección de las SPOL, que sostiene las facetas articulares de las postzigapófisis, hace que se alejen considerablemente de la línea media. La presencia de este proceso óseo en las vértebras caudales medias es una característica diagnóstica tanto de *Rinconsaurus caudamirus* como del clado Rinconsauria (Calvo & González Riga, 2003: pág. 336; Calvo, et al., 2007: pág. 487). Ventralmente, las postzigapófisis están unidas por una TPOL y, junto con las SPOL, delimitan una SPOF, tan ancha como alta, a diferencia de las SPOF de las vértebras caudales anteriores (Figs. IV.16D).

Las espinas neurales son laminares, anteroposteriormente alargadas, pero transversalmente delgadas, y su longitud es cuatro veces su altura (Figs. IV.16A). Su margen anterodorsal se sitúa en el punto medio entre las caras articulares anterior y posterior. Los márgenes anterior y posterior de las espinas neurales, consideradas PRSL y POSL respectivamente, están marcadamente inclinados; sin embargo, el margen dorsal es casi horizontal, dando a la espina neural una forma de paralelogramo en vista lateral (Figs. IV.16C). Las espinas neurales están orientadas posteriormente, al igual que en otros titanosaurios como *Mendozasaurus*, *Overosaurus* y *Baurutitan*.

Vértebras caudales posteriores—Como en otros saurópodos, las vértebras caudales posteriores son relativamente simples, carecen de procesos transversos, tienen superficies laterales simples perpendiculares a la superficie ventral, arcos neurales ubicados en la mitad anterior del centro y espinas neurales que están posterodorsalmente inclinadas con un ángulo que varía de 30° a 15°. Los centros de las

vértebras caudales posteriores, en comparación con las vértebras caudales anterior y media, son más bajas dorsoventralmente; sin embargo, su longitud anteroposterior es la misma que la de las vértebras anterior y media. Como resultado, su EI es igual o mayor a 2 (Tabla 4.2).

Las vértebras caudales posteriores están representadas por 20 elementos. Según su morfología y proporciones, el orden probable para estas vértebras es el siguiente (Fig. IV.15B): primero, el bloque posterior de vértebras caudales articuladas del holotipo (MAU-PV-CRS-26/8–13); luego las vértebras del individuo MAU-PV-CRS-29 superpuestas con MAU-PV-CRS-26/12/13, MAU-PV-CRS-30, MAU-PV-CRS-34 y MAU-PV-CRS-32; MAU-PV-CRS-35 y MAU-PV-CRS-36 se ubican más posteriormente en la secuencia y finalmente, la serie vertebral caudal termina con MAU-PV-CRS-39 superpuesta con MAU-PV-CRS-36, MAU-PV-CRS-38 y MAU-PV-CRS-40.

Las vértebras caudales posteriores de *Rinconsaurus* se caracterizan por ser una secuencia de centros vertebrales fuertemente procélicos interrumpida por centros anficélicos, opistocélicos y biconvexos (Calvo & González Riga, 2003; González Riga et al., 2009). Esta variación en la morfología articular de los centros es un rasgo autapomórfico de *Rinconsaurus* (Calvo & González Riga, 2003: pág. 336). Las vértebras fuertemente procélicas son MAU-PV-CRS-26/8 a 13, MAU-PV-CRS-29/1, MAU-PV-CRS-30/3, MAU-PV-CRS-32, MAU-PV-CRS-35, y ambas MAU-PV-CRS-36. Las vértebras biconvexas son MAU-PV-CRS-29/3, MAU-PV-CRS-30/2 y MAU-PV-CRS-34. La vértebra MAU-PV-CRS-29/2 es la única vértebra anficélica y MAU-PV-CRS-30/1 es la única vértebra opistocélica (Fig. IV.15C). En el resto de las vértebras caudales posteriores no es posible conocer su morfología articular debido a la preservación. El reemplazo de vértebras caudales posteriores fuertemente procélicas a vértebras biconvexas en la porción más distal de la cola es una característica ampliamente distribuida dentro de los neosaurópodos (e. g., *Lavocatisaurus*, *Giraffatitan*, *Wintonotitan*, *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, *Bonitasaura*); sin embargo, no se ha informado la sustitución de morfologías articulares como las de *Rinconsaurus* en otro titanosaurio estrechamente relacionado.

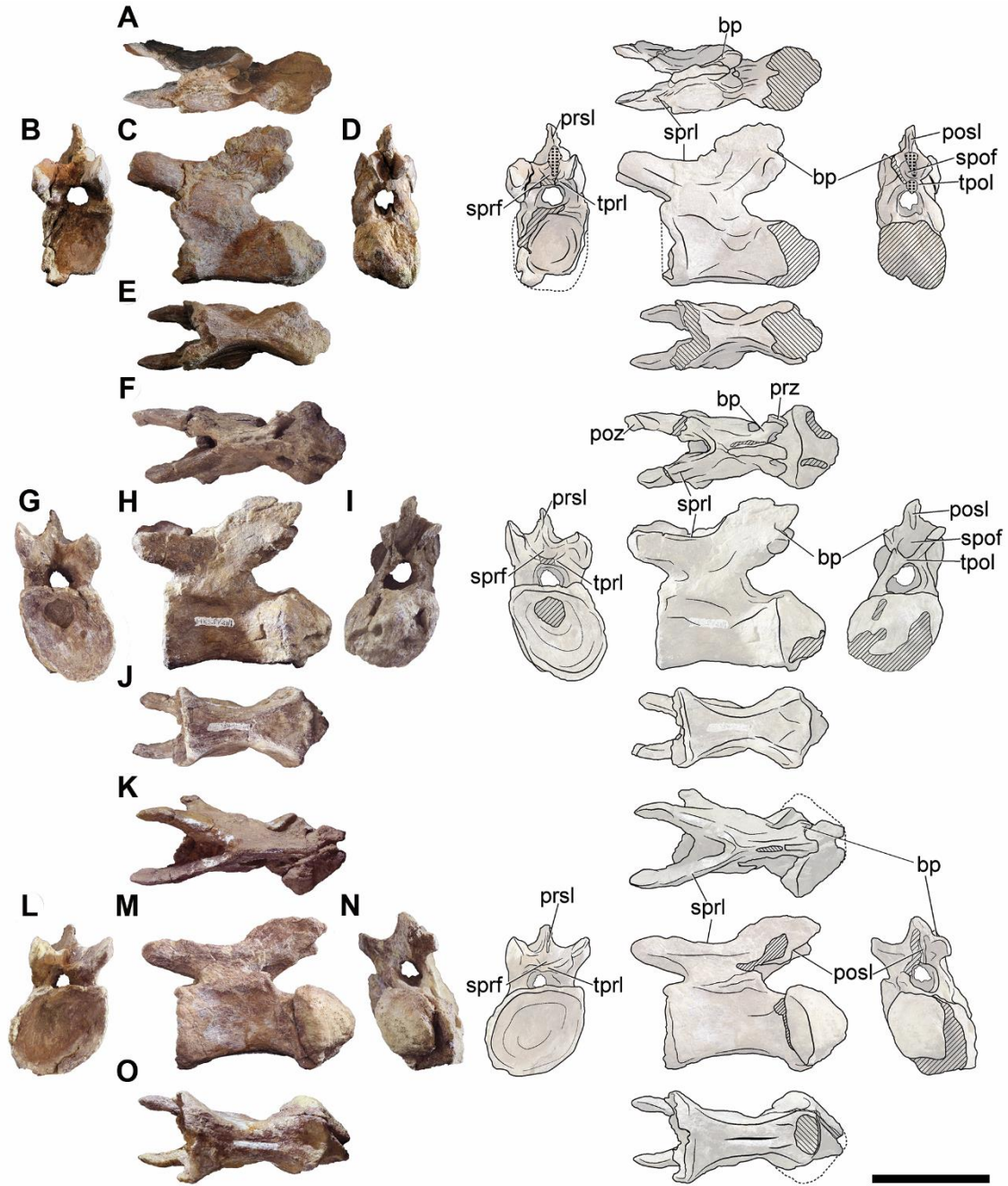


Figura IV.16. Vértabras caudales medias de *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-27/1/2/3; **A–E**, MAU-PV-CRS-27/3 (invertida) en **A**, vista dorsal; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral; **F–J**, MAU-PV-CRS-27/1 en **F**, vista dorsal; **G**, vista anterior; **H**, vista lateral izquierda; **I**, posterior; **J**, vista ventral; **K–O**, MAU-PV-CRS-27/2 (invertido) en **K**, vista dorsal; **L**, vista anterior; **M**, vista lateral derecha; **N**, vista posterior; **O**, vista ventral. **Abreviaturas:** **pb**, proceso óseo; **posl**, lámina postspinal; **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **prz**, prezigapófisis; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria; **sprl**, lámina espinoprezigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisiaria; **tpol**, lámina intrapostzigapofisiaria; **tpri**, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

La descripción de las vértebras caudales posteriores se basa principalmente en el individuo MAU-PV-CRS-26, ya que son las mejor preservadas y no han sufrido deformación dorsoventral, como las pertenecientes a las muestras MAU-PV-CRS-29 y MAU-PV-CRS-30. Tanto la cara articular anterior como la posterior son perpendiculares a la cara ventral, independientemente del tipo de articulación que tengan. A lo largo de la secuencia vertebral posterior, la diferencia de altura entre las caras articulares anterior y posterior es de aproximadamente un 10%. Las superficies laterales son ligeramente cóncavas anteroposteriormente y planas dorsoventralmente. En MAU-PV-CRS-29 y MAU-PV-CRS-30, las vértebras son fuertemente anteroposteriormente cóncavas y dorsoventralmente convexas debido a la compactación. Según el criterio de Salgado & García (2002), todas las caras laterales se interpretan como secundarias. Hay un reborde liso al nivel de la sutura neuro-central que discurre anteroposteriormente (Figs. IV.14C, D; IV.17C). Las superficies ventrales son anchas, anteroposteriormente cóncavas y no hay facetas articulares para los arcos hemales. En los especímenes MAU-PV-CRS-29 y MAU-PV-CRS-30 (Fig. IV.17E) es difícil conocer su estado ya que se encuentran fuertemente comprimidas. En las vértebras caudales posteriores más anteriores, la inclinación de sus prezigapófisis es de aproximadamente 20° con respecto a la horizontal, pero hacia el final de la cola, las prezigapófisis se vuelven casi horizontales (Figs. IV.14C, D; IV.17C). Las prezigapófisis divergen con un ángulo de 30° en los elementos más anteriores y con un ángulo de 10° en los elementos más posteriores (Figs. IV.17A). Como se mencionó anteriormente para las vértebras caudales medias, este cambio en el ángulo de divergencia entre las prezigapófisis se debe al hecho de que las prezigapófisis de las vértebras caudales posteriores más anteriores se articulan con las postzigapófisis con un proceso óseo (vértebras caudales medias), mientras que las prezigapófisis de las vértebras caudales posteriores más posteriores se articulan con la postzigapófisis sin un proceso óseo (vértebras caudales posteriores). Las únicas láminas asociadas con las prezigapófisis son las SPRL, cuya prominencia disminuye posteriormente (Figs. IV.17A). Las postzigapófisis están orientadas casi verticalmente y no están soportadas por ningún proceso óseo, ya que son solo una superficie debajo de la espina neural. No hay SPOL, TPOL o SPOF (Figs. IV.17D, N). Las

espinas neurales son laminares, dorsoventralmente cortas (casi completamente irreconocibles de las vértebras caudales más posteriores) y anteroposteriormente alargadas, siendo su longitud casi igual a la longitud anteroposterior de las prezigapófisis (Figs. IV.17A, F, K). Dorsoventralmente, las espinas neurales son la mitad del desarrollo dorsoventral de las prezigapófisis. Su margen anterodorsal está al nivel del margen posterior de los pedicelos neurales. En los elementos más anteriores, la PRSL tiene un trayecto horizontal y se extiende a lo largo de toda la espina neural hasta unirse a la POSL, la cual tiene un trayecto fuertemente reducido. En cambio, en los elementos más posteriores estas láminas han desaparecido.

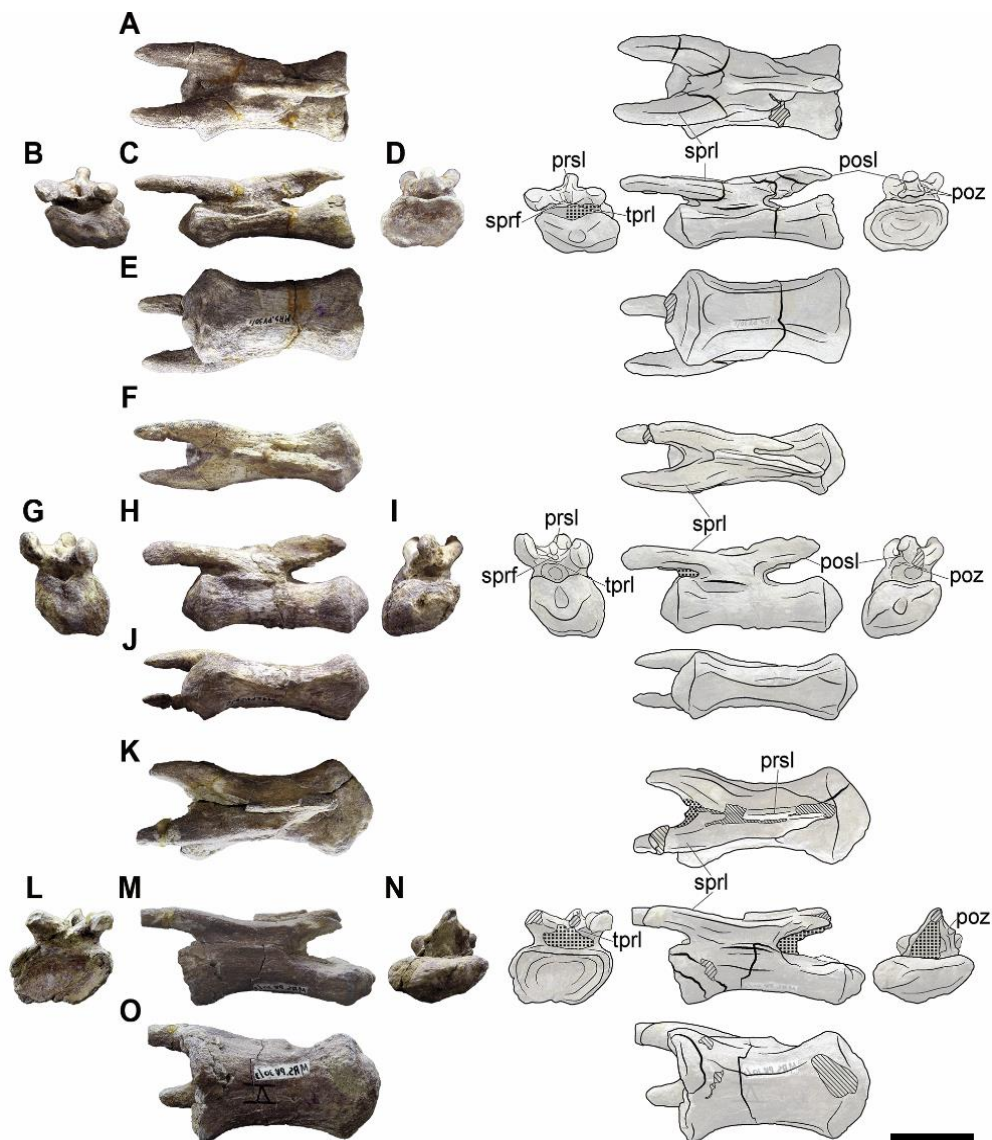


Figura IV.17. Vértebra caudales posteriores de *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-30/1/2/3; **A–E**, MAU-PV-CRS-30/1 en **A**, vista dorsal; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral izquierda; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral; **F–J**, MAU-PV-CRS-30/2 en **F**, vista dorsal; **G**, vista anterior; **H**, vista lateral izquierda. **I**, vista posterior y **J**, vista ventral. MAU-PV-CRS-30/3 (invertido) en **K**, dorsal; **L**, anteriores; **M**, lateral derecho. **N**, posteriores; y **O**, vistas ventrales. **Abreviaturas:** **posl**, lámina postespinal; **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **spri**, lámina espinoprezigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisiaria; **tpri**, lámina intraprezigapofisiaria. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 5 cm.

COSTILLAS Y HEMAPÓFISIS

Costillas dorsales. El elemento MAU-PV-CRS-112, previamente reconocido como un fragmento angular y surangular por Calvo & González Riga (2003), se interpreta aquí como un extremo proximal de una costilla dorsal anterior media izquierda (Fig. IV.18). Los principales atributos que sustentan esta determinación son el gran tamaño de la pieza, su robustez y la falta de suturas entre ambos supuestos huesos. La región proximal está dañada, pero se puede reconocer un capítulo corto. El tubérculo no se ha conservado, sin embargo, como en la mayoría de las costillas de titanosauriformes, hay una fosa neumática profunda en la superficie posterior debajo del capítulo. La sección de la costilla es ovoide proximalmente y se vuelve subcircular distalmente.

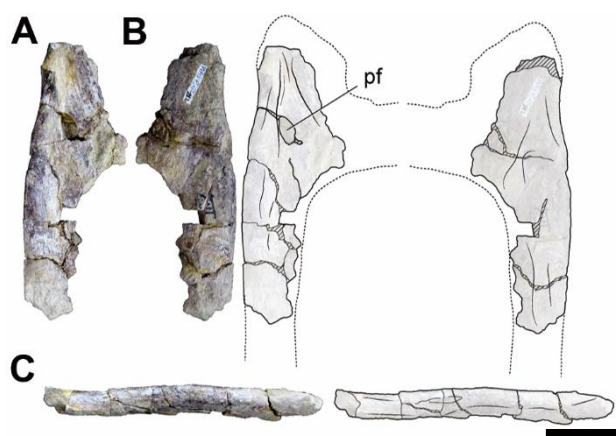


Figura IV.18. Costilla dorsal de *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-112; **A**, vista posterior; **B**, vista anterior; **C**, vista exterior. **Abreviaturas:** pf, agujero neumático. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. La barra de escala equivale a 10 cm.

Arcos hemales. Cuatro arcos hemales casi completos (MAU-PV-CRS-20, MAU-PV-CRS-42, MAU-PV-CRS-99, MAU-PV-CRS-109), y algunos fragmentos aislados (MAU-PV-CRS-110) se conservaron (Fig. IV.19). Los elementos MAU-PV-CRS-93 y MAU-PV-CRS-113, al momento de esta contribución, están perdidos. Al igual que en otros saurópodos, como *Shunosaurus*, miembros basales de Diplodocoidea, la mayoría de los macronarios y varios titanosaurios (e. g., *Andesaurus*, *Malawisaurus*, *Isisaurus*, *Epachthosaurus*, *Saltasaurus*, *Bonitasaura*), todos los arcos hemales de *Rinconsaurus* son del tipo OY (en forma de 'Y' abierta; Otero et al., 2012), siendo MAU-PV-CRS-20 y MAU-PV-CRS-42 del subtipo SOY (recta y en forma de Y abierta; Otero et al., 2012) y MAU-PV-CRS-99 y MAU-PV-CRS-113 del subtipo COY (en Y curva y abierta; Otero et al., 2012). Según la morfología de estos subtipos MAU-PV-CRS-20, MAU-PV-CRS-42 correspondería a la región más anterior de la cola, mientras que MAU-PV-CRS-99 y MAU-PV-CRS-109 son ubicados en la región media posterior de la cola. Se piensa que MAU-PV-CRS-110 es un fragmento de un chevrón equivalente a MAU-PV-CRS-42.

En ambos arcos hemales pertenecientes al subtipo SOY no se ha conservado su lámina distal, por lo que es difícil saber con exactitud la profundidad del canal hemal con respecto a la longitud total del chevrón; sin embargo, parece profundo. Las ramas proximales están fuertemente comprimidas anteroposteriormente y esta compresión se vuelve más pronunciada distalmente como en *Andesaurus*. Además, las ramas proximales no son una estructura diferente de la hoja, sino que corren suavemente hasta el extremo distal. Las cabezas articulares están engrosadas transversalmente y tienen una superficie articular simple y plana, como en *Malawisaurus*, *Saltasaurus* y *Bonitasaura*. En MAU-PV-CRS-20, las superficies articulares están inclinadas ventromedialmente en un ángulo de aproximadamente 45°, mientras que en MAU-PV-CRS-42, las superficies articulares son sub-horizontales.

Los arcos hemales que pertenecen al subtipo COY son estrechos lateralmente, con el canal hemal más del 50% de la longitud de todo el hueso, mientras que en MAU-PV-CRS-99 tanto las ramas proximales como la hoja distal se comprimen lateralmente, en MAU-PV-CRS-109, solo se comprime el extremo distal del proceso distal. En vista lateral, la hoja distal se expande anteroposteriormente y se dirige hacia atrás. En MAU-

PC-CRS-99 solo se ha conservado la rama derecha y no es posible identificar claramente una cara articular ya que está fuertemente comprimida. En MAU-PV-CRS-109 sus caras articulares no difieren del resto de las ramas. Al igual que en MAU-PV-CRS-20 y MAU-PV-CRS-42, estas caras articulares son ovaladas y están ligeramente inclinadas posteromedialmente.

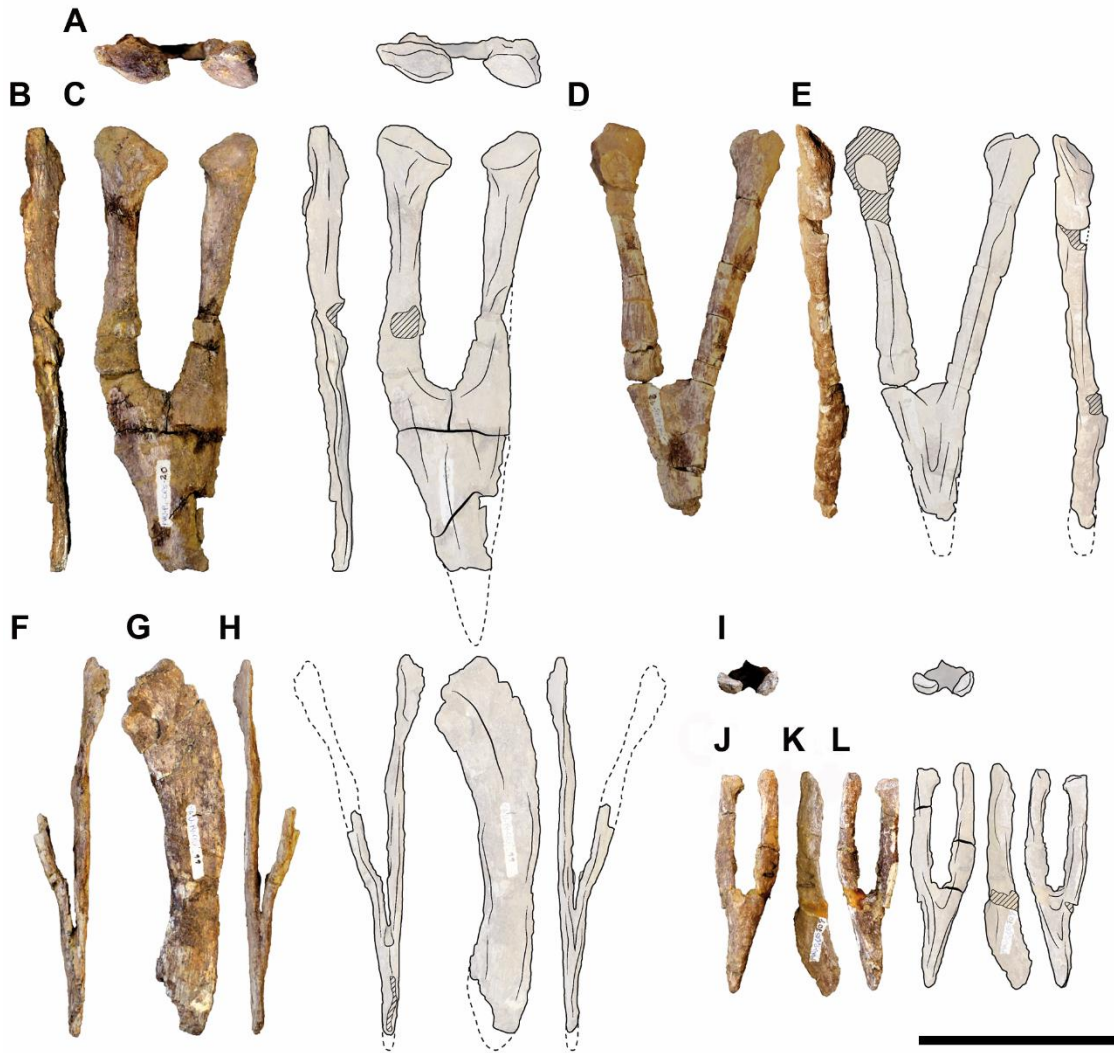


Figura IV.19. Arcos hemales anteriores a medios de *Rinconsaurus*; A-C, MAU-PV-CRS-20; A, vista proximal; B, vista lateral derecha; C, vista anterior; D-E, MAU-PV-CRS-42; D, vista anterior; E, vista lateral izquierda; F-H, MAU-PV-CRS-99; F, vista posterior; G, vista lateral derecha; H, vistas anteriores; I-L, MAU-PV-CRS-109; I, vista proximal; J, vista anterior; K, vista lateral izquierda; y L, vista posterior. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. La barra de escala equivale a 10 cm.

CINTURA PECTORAL

En el sitio Cañadón Río Seco se recuperaron la escápula y coracoides derechas (Fig. IV.20), y ambas placas esternales (Fig. IV.21). La escápula y el coracoides están fuertemente fusionados. La cavidad glenoidea tiene contribuciones desiguales del coracoides y la escápula. La amplitud de la cavidad glenoidea es de unos 80°. La escápula derecha (MAU-PV-CRS-43) se describirá con la hoja orientada horizontalmente y, por lo tanto, su margen anterodorsal se denomina margen dorsal. Si bien el esternón no es parte de la cintura escapular, sino del esqueleto axial, las placas esternales se describirán en esta sección ya que está comprometido funcionalmente con la cintura pectoral.

Escápula. Debido a su fragilidad y posición de almacenamiento, solo se pudo estudiar las vistas lateral y ventral. La placa acromial escapular está bien desarrollada con una altura dorsoventral máxima de aproximadamente tres veces la altura dorsoventral mínima de la hoja escapular y un ancho anteroposterior similar a un tercio de la longitud total de la escápula (Fig. IV.20A). Sin embargo, su punto más alto es más bajo que el punto más alto del extremo distal de la hoja escapular. Un acromion ancho (más del 150% del ancho mínimo de la hoja escapular) es un carácter generalizado en los saurópodos (Upchurch, 1998: car. 150; Wilson y Sereno, 1998: car. 109). La fosa acromial es ovoide y ocupa la mayor parte de la placa proximal; se extiende desde la parte más alta del acromion hasta el eje medio de la hoja escapular. Esta fosa está delimitada distalmente por una cresta acromial muy desarrollada, que se extiende desde el proceso acromial hacia abajo hasta la parte laterodistal de la cavidad glenoidea. Esta cresta se inclina posterodorsalmente en un ángulo de aproximadamente 80° con respecto al eje largo de la hoja escapular. No se ha conservado ningún proceso acromial; sin embargo, es posible ver que este estaría ubicado más cerca del nivel glenoideo que del punto medio del cuerpo escapular.

La cavidad glenoidea de la escápula mira casi perpendicular al eje longitudinal de la lámina escapular (Fig. IV.20C) y, a su vez, la superficie articular escápula-coracoidea forma un ángulo de 70° con respecto al eje longitudinal de la lámina escapular. Como en

la mayoría de los somfospóndilos, la orientación glenoidea está biselada medialmente (Wilson y Sereno, 1998: car. 104; D'Emic, 2012: car. 68; Mannion et al., 2013: car. 213; Carballido & Sander, 2014: car. 240), formando un ángulo de unos 20° con respecto a la superficie lateral acromial. La hoja escapular tiene forma de D en sección transversal. Dentro de Camarasauromorpha, la hoja en forma de D es un carácter generalizado (e. g., *Tehuelchesaurus*, *Giraffatitan*, *Chubutisaurus*, *Patagotitan*, *Lirainosaurus*). En la superficie lateral de la hoja escapular, hay una cresta marcada que se extiende distalmente desde el borde más ventral de la hoja escapular, pero como se dirige hacia la parte más distal de la hoja escapular, migra hacia el eje medio y luego desaparece gradualmente. Esta cresta está presente en varios neosaurópodos, especialmente diplodocoideos y macronarios basales (e. g., *Camarasaurus*, *Europasaurus*, *Giraffatitan*; Carballido et al., 2020). El tercio más proximal del margen dorsal de la lámina escapular (inmediatamente posterior a la cresta acromial) tiene una inclinación posteroventral de aproximadamente 35°, mientras que el segundo tercio es paralelo al margen ventral y el tercio más distal tiene una inclinación posterodorsal de aproximadamente 20°, dando una aparente apariencia cóncava a toda la extensión del margen dorsal. Por otro lado, la mitad más proximal del margen ventral de la hoja escapular es recta mientras que la mitad más distal tiene una inclinación aproximada de 15°, provocando un ensanchamiento dorsoventral de la porción más distal de la hoja escapular, como se observa en otros titanosaurios (e. g., *Patagotitan*, *Narambuenatitan*, *Drusilasaura* y *Rukwatitan*).

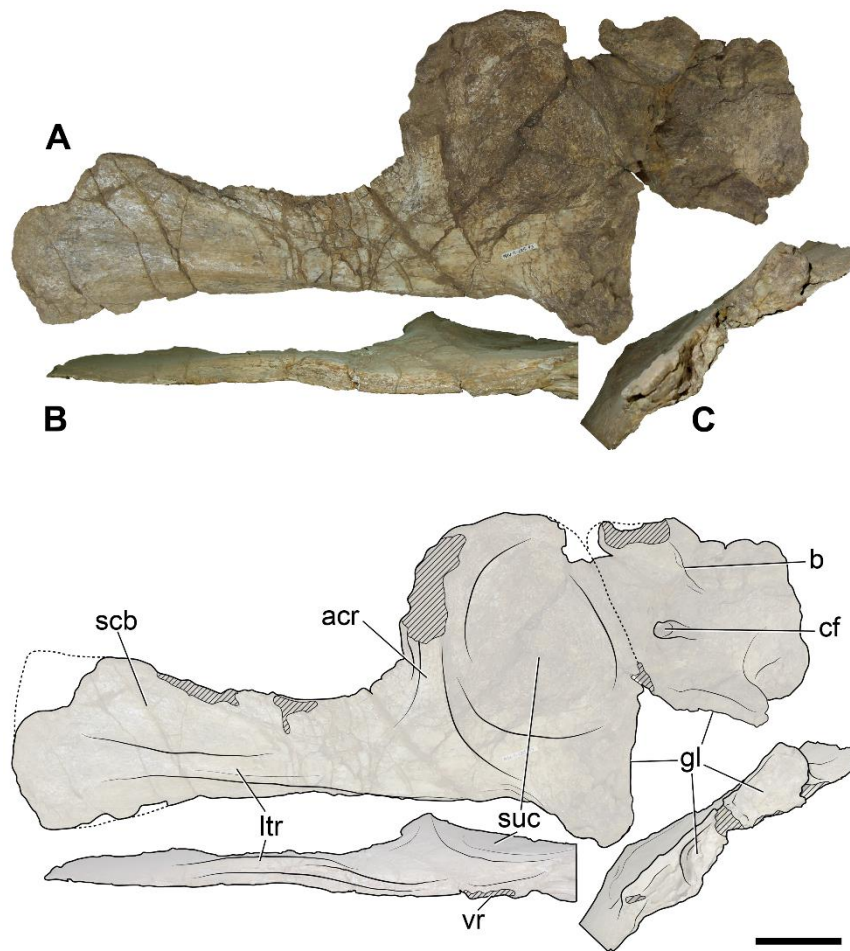


Figura IV.20. *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-43, escápula derecha y coracoides en vistas **A**, lateral, **B**, ventral y **C**, anteroventral. **Abreviaturas:** *acr*, cresta acromial; *b*, cicatriz de origen del bíceps; *cf*, foramen coracoides; *gl*, labio glenoideo; *ltr*, crestas laterales; *suc*, fosa supracoracoidea; *vr*, cresta ventral. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

El margen ventral de la lámina escapular está roto posteriormente al labio glenoideo escapular (Fig. IV.20B). Se informó la presencia de al menos un proceso ventral en la lámina escapular en varios titanosauriformes (Carballido et al., 2011), incluidos los braquiosáuridos *Giraffatitan* y *Vouivria* (ver Mannion et al., 2017).

Coracoides. Actualmente, se conoce un solo coracoides derecho, que está completamente fusionado con la escápula MAU-PV-CRS-43 (Fig. IV.20A–C). Al igual que con la escápula, la descripción del coracoides comprenderá el margen anterodorsal como el margen dorsal. El coracoides de *Rinconsaurus* es cóncavo dorsoventralmente

en su vista medial. El perfil general del coracoides parece cuadrangular (Fig. IV.20A), pero esto podría estar influenciado por su mala conservación. Su margen dorsal alcanza el margen dorsal de la placa acromial de la escápula, como es común en titanosaurios como *Dreadnoughtus*, *Alamosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*. Su longitud anteroposterior es equivalente a la altura de la articulación escápulo-coracoide y es aproximadamente el 30% de la longitud total de la escápula. Dentro de Macronaria, la longitud anteroposterior de la articulación coracoides/escapular muestra proporciones de 1 o más (e. g., *Giraffatitan*= 0,8, *Quetecsaurus*= 1,2, *Rapetosaurus*= 1, *Neuquensaurus*= 1,2). Como en la mayoría de los titanosaurios, los bordes dorsal y anterior no forman una línea convexa continua, como en *Camarasaurus* (Osborn & Mook, 1921), sino que encierra un ángulo de unos 102°, similar al de *Saltasaurus*. El foramen coracoides está atravesado por una fisura, aunque está completamente encerrado por el hueso. La orientación del foramen coracoides se evidencia por una pequeña muesca ovoide con dirección anteroventral. Este agujero perfora el coracoides justo a la mitad de la altura del hueso y notablemente cerca de la superficie articular del coracoides a la escápula. La posición de este foramen en el cuadrante posteroventral del hueso es una condición muy extendida en los saurópodos (Otero et al., 2020). La cavidad glenoidea está bien marcada, como en la mayoría de los saurópodos (Fig. 2 C; Poropat et al., 2016; Mannion et al., 2017), y orientada posterodorsalmente con un ángulo de unos 20°. La superficie ventral del coracoides, entre la cavidad glenoidea y el margen proximal del coracoides, no tiene surcos, a diferencia de muchos titanosaurios en los que hay un surco ventral marcado en esta posición (e. g., *Uberabatitan*, *Quetecsaurus*, *Patagotitan*, *Alamosaurus* y *Opisthocoelicaudia*). El coracoides de *Rinconsaurus* también carece del labio infraglenoideo, un proceso en forma de gancho colocado posteroventralmente observado en *Uberabatitan*, *Quetecsaurus*, *Patagotitan*, *Dreadnoughtus*, *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*.

Placas externas. Se han recuperado tres placas externas, dos de ellas mal conservadas y la más grande ligeramente dañada. Dos de las placas externas son derechas (MAU-PV-CRS-46 y MAU-PV-CRS-103; Fig. IV.21A–B; Fig. IV.21E–F) y una

izquierda (MAU-PV-CRS-104; Fig. IV.21C–D). No se pueden detectar diferencias entre los tres elementos, por lo que la siguiente descripción se basa principalmente en el espécimen MAU-PV-CRS-46, el cual está completo (Fig. IV.21). El contorno de la placa esternal es semilunar, como en otros Titanosauria (Salgado et al. 1997; Wilson 2002; Curry Rogers 2005), con márgenes laterales fuertemente cóncavos y mediales fuertemente convexos. Anteriormente y anterolateralmente, la placa esternal es robusta y se vuelve más delgada hacia sus bordes medial y posterior. La superficie anterodorsal (interna) no presenta cresta como en una gran variedad de titanosaurios, mientras que la superficie anteroventral (externa) es ligeramente convexa, con presencia de una cresta que se extiende desde el ángulo ventrolateral hasta el margen posterolateral. Suponiendo que la placa esternal MAU-PV-CRS-46 es del mismo individuo que el húmero (MAU-PV-CRS-43), la relación entre su longitud máxima y la longitud proximodistal del húmero es de aproximadamente 0,75. como la mayoría de los colossosaurios (e. g., *Narambuenatitan*, *Uberabatitan*, *Petrobrasaurus*, *Patagotitan*).

MIEMBRO ANTERIOR

Actualmente, no hay restos del zeugopodio o basipodio para *Rinconsaurus*, por lo que la extremidad anterior está representada principalmente por el estilopodio y metapodio. El estilopodio de *Rinconsaurus* está representado por un húmero izquierdo y el metapodio está representado por cuatro metacarpianos derechos y un metacarpiano izquierdo.

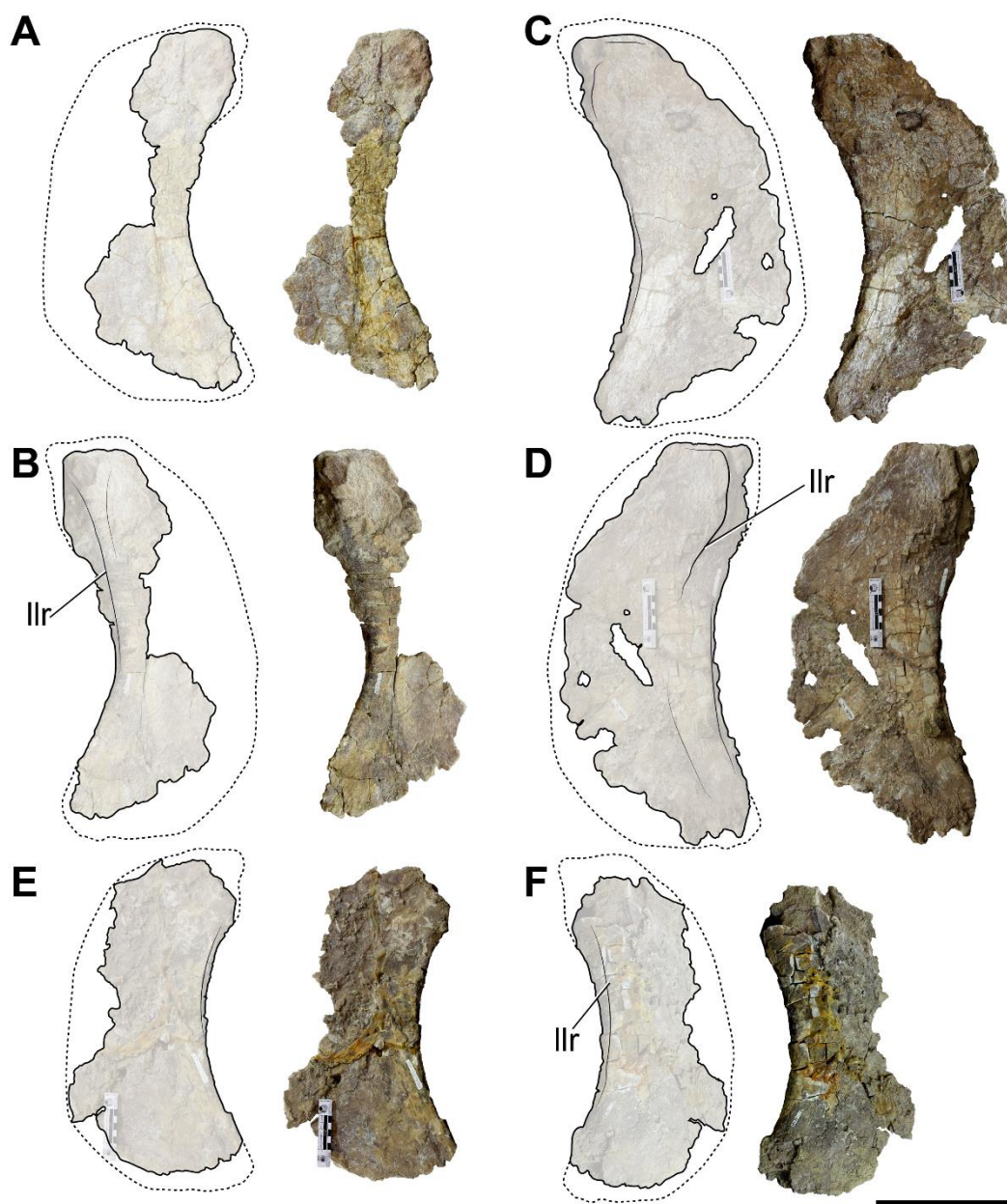


Figura IV. 21. Placa esternal derecha de *Rinconsaurus* MAU-PV-CRS-103 en **A**, en vistas dorsal (interna) y **B**, ventral (externa). Placa esternal derecha MAU-PV-CRS-46 en **C**, en vistas dorsal (interna) y **D**, ventral externa). Placa esternal izquierda MAU-PV-CRS-104 en **E**, en vistas dorsal (interna) y **F**, ventral externa). **Abreviaturas:** *llr*, cresta lateral longitudinal. La barra de escala equivale a 20 cm.

Húmero. El elemento izquierdo MAU-PV-CRS-47 (Fig. IV.22) es el único húmero conservado para *Rinconsaurus*. Carece de la porción más proximal y el cóndilo distal está dañado. El índice de robustez aproximado de este húmero (RI *sensu* Wilson & Upchurch, 2003) de 0,26. Si este valor se compara con el RI entre titanosaurios colossosaurios (e. g., *Nambuenatitan* [0,22], *Gondwanatitan* [0,25], *Aeolosaurus rionegrinus* [0,30], *Petrobrasaurus* [0,25], *Mendozasaurus* [0,25], *Patagotitan* [0,28], *Notocolossus* [0,28]) y saltasauridos (e. g., *Opisthocoelicaudia* [0,37], *Saltasaurus* [0,35] y *Neuquensaurus* [0,305-0,339]) se puede concluir que el húmero de *Rinconsaurus*, a pesar de no estar completamente conservado, califica como grácil, recordando en este aspecto a los de los colossosaurios. Si los fémures MAU-PV-CRS-49 y MAU-PV-CRS-92 son considerados del mismo individuo que el húmero, entonces *Rinconsaurus* tiene una relación de longitud húmero-fémur intermedia de entre 0,70 y 0,80, similar a los eusaurópodos basales y un pequeño número de titanosaurios derivados, como *Epachthosaurus*, *Dreadnoughtus*, *Jainosaurus* y *Opisthocoelicaudia*. Tanto los márgenes laterales como medial del húmero son curvos, siendo el margen medial el más cóncavo de los dos y el margen lateral casi recto (Fig. IV.22B; D). La mayoría de los titanosauriformes, incluidos algunos braquiosáuridos y la mayoría de los somfospóndilos, tienen un margen lateral recto. Los márgenes curvados lateral y medialmente del húmero de *Rinconsaurus* se asemejan a la morfología de otros titanosaurios, como *Aeolosaurus rionegrinus* y *Mendozasaurus*.

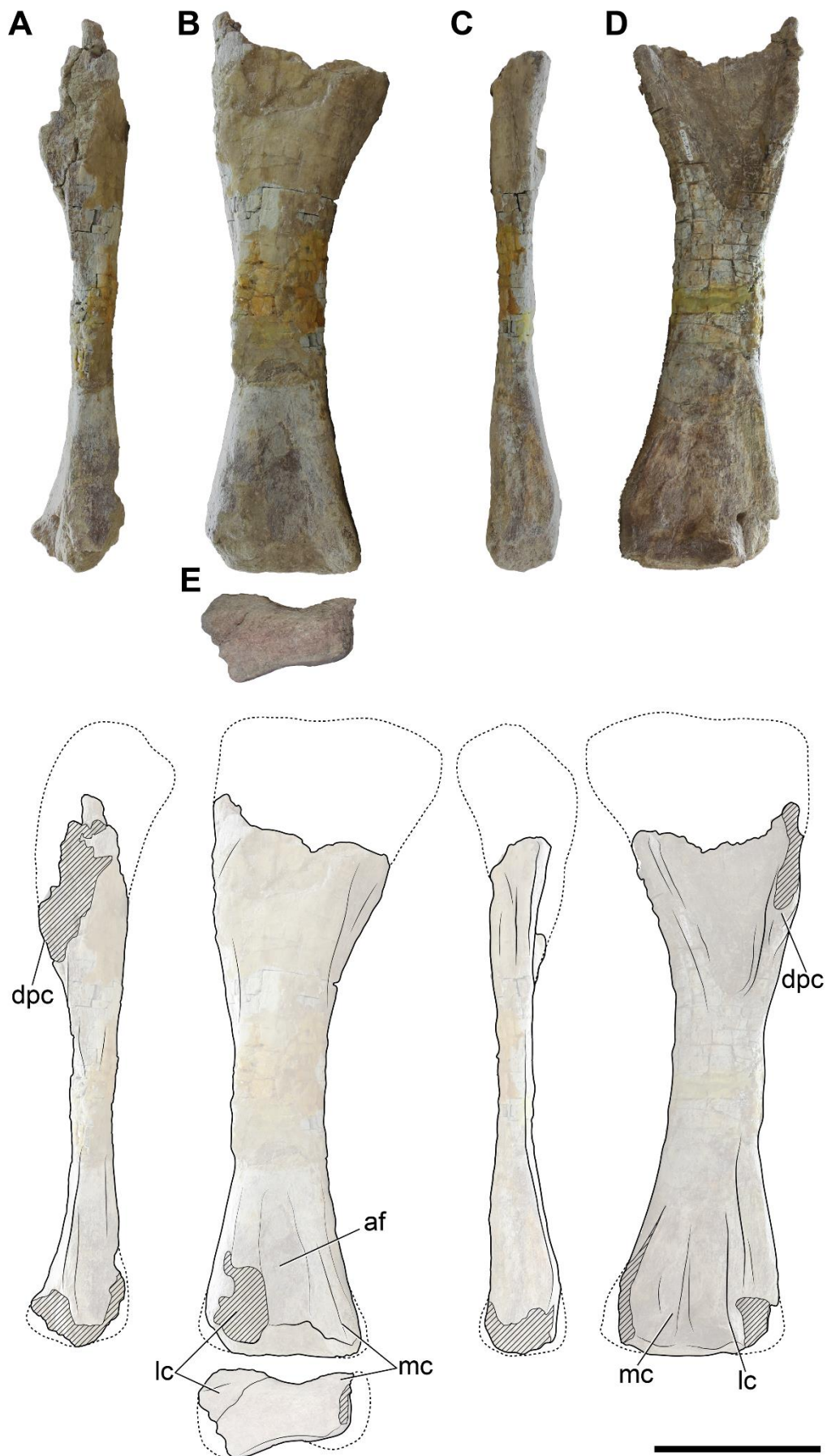


Figura IV. 22. *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-47, húmero izquierdo en **A**, lateral; **B**, posteriores; **C**, medio; **D**, anterior y **E**, vistas distales. **Abreviaturas:** **af**, fosa anconeal; **dpc**, cresta deltopectoral; **lc**, cóndilo lateral; **mc**, cóndilo medial. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 20 cm.

No se conserva la parte más proximal de la cresta deltopectoral. La cresta deltopectoral parece proyectarse anteromedialmente (Fig. IV.22A). La mayoría de los titanosauriformes tienen una cresta deltopectoral orientada medialmente (Mannion et al., 2013). El grosor distal de la cresta deltopectoral duplica su grosor mediolateral, una característica previamente reconocida en algunos saltosauridos (Wilson, 2002), y varios otros titanosaurios colossosaurios, como *Narambuenatitan*, *Gondwanatitan* y *Mendozasaurus* (González Riga et al., 2018). Una fosa anterior marcada y profunda (Fig. IV.22D) está delimitada por la cresta deltopectoral (lateralmente) y una cresta mediana marcada, que se considera el sitio de unión de *M. coracobranchialis* (Borsuk-Białynicka, 1977; Meers, 2003; Poropat et al., 2015; Otero, 2018). La superficie posterior del húmero (Fig. IV.22B) es suavemente convexa hasta la mitad de la diáfisis y luego continúa cóncava hasta el extremo distal. La cara lateral del margen lateral a la altura de la cresta deltopectoral también está dañada y no hay signos de que haya algún bulto (Fig. IV.22A). En la mitad de la diáfisis, el húmero tiene una sección transversal elíptica, con una relación de longitud mediolateral a anteroposterior de aproximadamente 3,5, un valor acentuado por el aplastamiento. El margen lateral de la diáfisis media es recto tanto en la vista anterior como en la posterior.

El extremo distal del húmero está erosionado, sin embargo, la superficie articular es plana e indivisa (Fig. IV.22E). Posteriormente, los cóndilos se dividen y desarrollan de manera similar (Fig. IV.22B), a diferencia de los titanosaurios derivados, en los que el cóndilo ulnar se desarrolla más que el radial (D’Emic et al., 2016). Ambos cóndilos no se proyectan anteriormente (Fig. IV.22A; C; D; E), a diferencia del cóndilo indiviso de algunos somfospóndilos derivados (*Rapetosaurus*, *Isisaurus* + Saltosauridae). La fosa anconeal (supracondilar) está tan marcada como en *Narambuenatitan* y *Mendozasaurus* (Fig. IV.22D).

Metacarpo. Hay un total de seis metacarpianos referidos a *Rinconsaurus*, cinco de ellos derechos (MAU-PV-CRS-98/1/2/3/4 y MAU-PV-CRS-111; Fig. IV.23) y uno de ellos izquierdo (MAU-PV-CRS-98/5; Fig. IV.24). La morfología de los elementos metacarpianos está fuertemente alterada debido al aplastamiento. Siguiendo a Poropat, et al. (2015) los metacarpianos se describen como si estuvieran colocados uno al lado del otro sobre una superficie plana con el eje largo de la articulación distal orientada transversalmente. Esto significa que cada elemento tiene su superficie palmar orientada ventralmente, su superficie externa orientada dorsalmente. Así, la superficie externa se denominará dorsal, y la palmar, ventral.

Metacarpiano I—MAU-PV-CRS-98/4 (Fig. IV.23A–F) y MAU-PV-CRS-98/3 (Fig. IV.23G–L) son metacarpianos I derechos; sin embargo, la descripción se basa principalmente en MAU-PV-CRS-98/4 debido a su mejor conservación. El metacarpiano I derecho es largo (Tabla 4.3), con un extremo distal dorsoventralmente delgado y un extremo proximal igualmente delgado. En la vista proximal (Fig. IV.23E), el margen dorsal es convexo, mientras que el margen ventrolateral es cóncavo como se ve en *Choconsaurus*. Esta concavidad está ubicada en el extremo proximal de una fosa estriada poco profunda que, en vida, probablemente se articuló con el metacarpiano II (Fig. IV.23C–D). Mientras que los extremos distal y proximal son un poco más anchos que el eje, el grosor de todo el elemento MAU-PV-CRS-98/4 es uniforme, aunque esto puede deberse a un aplastamiento severo. El tercio proximal de la superficie dorsal es convexo transversalmente (Fig. IV.23A, G). Hay una cresta longitudinal en la superficie ventral, que comienza desde el margen ventral de la fosa estriada hasta el tercio distal y luego se desvanece (Fig. IV.23C, I). El extremo distal se expande dorsoventralmente, especialmente desde el lado ventral. La superficie articular distal es rugosa y fuertemente convexa transversal y dorsoventralmente (Fig. IV.23F, L). No es posible identificar ninguno de los cóndilos distales. Sin embargo, en la vista dorsal del extremo distal se aprecia una pequeña depresión en la línea media del metacarpiano I, y dos pequeños abultamientos en la cara ventral. La protuberancia más robusta está en la línea media y la más delgada en el borde del margen medial (Fig. IV.23F). El elemento MAU-PV-CRS-98/5 es un metacarpiano I izquierdo completo, pero el

elemento está fracturado en varias partes. La superficie articular del extremo proximal está dañada; sin embargo, se puede apreciar su contorno subtriangular (Fig. IV.24A). El margen dorsal es el más ancho y convexo, el margen lateral es el más corto y ligeramente convexo, y el margen medial es de tamaño intermedio y bien cóncavo (Fig. IV.24B). En el lado ventral se observa que, desde el punto de intersección de los márgenes lateral y medial del extremo proximal, se eleva una robusta cresta que se extiende oblicuamente hacia el margen medial similar a la que se observa en la porción proximal del metacarpiano I izquierdo de *Witonotitan* y *Diamantinasaurus* (Fig. IV.24D). Antes de llegar al segundo tercio de la longitud total del metacarpiano, esta cresta adquiere una dirección vertical y continúa hasta la porción más distal donde desaparece (Fig. IV.24D). La mitad distal de la superficie ventral es, por lo tanto, transversalmente plana como en la mayoría de los titanosaurios (e. g., *Rapetosaurus*, *Choconsaurus*). La cresta antes mencionada define el margen ventral de la articulación con el metacarpiano II. La superficie dorsal del metacarpiano MAU-PV-CRS-98/5 es similar a la superficie dorsal vista en MAU-PV-CRS-98/4. Es transversalmente convexo en el tercio proximal, plano en el segundo tercio y cóncavo en la porción más distal. El extremo distal del elemento MAU-PV-CRS-98/5 se expande transversalmente, probablemente exagerado por el aplastamiento. La superficie articular distal está muy aplastada, por lo que tiene un aspecto ovoide y los cóndilos no se identifican fácilmente (Fig. IV.24E). Esta superficie es rugosa y plana transversalmente, pero está muy proyectada hacia el lado dorsal, lo que da como resultado el aspecto cóncavo de la superficie dorsal del metacarpiano, mencionado anteriormente.

Metacarpiano II—MAU-PV-CRS-111 (Fig. IV.23M–R), anteriormente considerado un metatarsiano III por Calvo & González Riga (2003), se reconsidera aquí como un metacarpiano II derecho completamente conservado. El extremo proximal es subtriangular. Este perfil está formado por un margen lateral largo y ligeramente convexo, un margen dorsal recto de longitud intermedia y un margen medial largo y cóncavo; sin embargo, la superficie articular del extremo proximal está dañada (Fig. IV.23Q). En el lado ventral, una delgada cresta se extiende a lo largo de la parte ligeramente más lateral de la superficie ventral desde el extremo más proximal hasta

aproximadamente la mitad de su longitud donde se disipa (Fig. IV.23O). La mitad distal de la superficie ventral es, por tanto, transversalmente plana similar a lo que ocurre con el metacarpiano II de *Neuquensaurus*, *Wintonotitan* y *Diamantinasaurus*. El citado reborde define el margen ventral de la zona que articula con el metacarpiano I (Fig. IV.23N). La superficie dorsal del metacarpiano es plana. Como resultado de este cambio en la orientación de las superficies proximal y distal, se define una cresta redondeada baja que se extiende desde la esquina dorsolateral del extremo distal hacia el eje medio. La superficie lateral (Fig. IV.23N) es ligeramente convexa dorsoventralmente cerca del extremo proximal. La parte media es extremadamente cóncava y la parte distal es convexa. En la mitad de la longitud, el eje tiene una protuberancia, que se ve más claramente en una vista dorsal (Fig. IV.23M), similar a la que se ve en *Neuquensaurus*. La superficie medial (Fig. IV.23P) es similar a la superficie lateral, pero sin la protuberancia. La superficie articular distal se expande dorsoventralmente, creando una forma oblonga estrecha cuando se ve desde el extremo distal (Fig. IV.23R). Como resultado, el extremo distal tiene la misma anchura transversal que el extremo proximal en la vista dorsal. Esta forma inusual se debe a la compactación. La presencia de cóndilos definidos no se puede distinguir claramente también debido al aplastamiento.

Metacarpiano III—MAU-PV-CRS-98/1 es un metacarpiano III derecho completo pero dañado en la región proximal (Fig. IV.23S–W). A diferencia de los metacarpianos restantes, este hueso no parece haber sido aplastado. En vista dorsal, este elemento es fuertemente convexo transversalmente y cóncavo a lo largo de su eje mayor (Fig. IV.23S). Tanto el extremo proximal como el distal se expanden dorsalmente, y al menos el extremo distal se ensancha transversalmente. La superficie articular proximal tiene un perfil subtriangular (Fig. IV.23W), con un margen dorsal y medial ligeramente convexo y un margen lateral ligeramente cóncavo como se ve en *Argyrosaurus*, *Wintonotitan*, *Diamantinasaurus* y *Choconsaurus*. Debido a su daño, no ha sido posible reconocer facetas de articulación con los metacarpianos II y IV. La superficie lateral (Fig. IV.23V) es plana o ligeramente cóncava dorsoventralmente y cóncava a lo largo del eje principal del metacarpiano como en la mayoría de los titanosaurios (e. g., *Rapetosaurus*, *Neuquensaurus*, *Argyrosaurus*, *Epachthosaurus*, *Bonitasaura*, *Opisthocoelicaudia*). La

superficie medial (Fig. IV.23T) es similar a la superficie lateral. En el último cuarto del metacarpiano, la superficie lateral comienza a tomar una orientación más ventral, y algo similar sucede con la cara dorsal. Esta cara adquiere una disposición mucho más medial hacia el extremo distal. Esto se debe a la torsión entre el extremo distal y el extremo proximal. El extremo distal está inclinado 115° hacia el lado medial con respecto al extremo proximal. La cara articular del extremo distal es convexa tanto dorsoventral como transversalmente, lo que le da un aspecto fuertemente ovalado. El margen ventral produce una proyección en forma de cuña que, hacia la mitad del metacarpiano, gira medialmente y se convierte en el margen medial del extremo distal (Fig. IV.23U).

Metacarpiano IV—MAU-PV-CRS-98/2 es un metacarpiano IV derecho completo, pero mal conservado (Fig. IV.23Y-AC). En vista dorsal (Fig. 5Y), el extremo proximal destaca por su ancho transversal, en comparación con el estrecho eje medio y el extremo distal. El metacarpiano tiene un extremo proximal subtriangular (Fig. IV.23AC). Los márgenes lateral y medial son largos y subparalelos, lo que le da un aspecto laminar a la superficie articular como en *Neuquensaurus*, *Rapetosaurus* y *Diamantinasaurus*. Los márgenes lateral y dorsal son convexos, mientras que el margen medial es ligeramente cóncavo hacia el lado ventral (Fig. IV.23AC). Como tal, el metacarpiano tiene el extremo proximal en forma de chevrón en varios titanosauriformes (D’Emic, 2012; Mannion et al., 2013). En la vista medial (Fig. IV.23Z), aproximadamente a un tercio del camino desde el extremo proximal hasta el extremo distal, hay una protuberancia. Este bulto es más largo dorsoventralmente que proximodistalmente. Por encima y por debajo de la protuberancia, la superficie medial es plana, sin embargo, desde el extremo distal, una cresta longitudinal robusta se extiende hacia el extremo proximal como se ve en *Diamantinasaurus*. El proceso ventral del extremo proximal da como resultado una cresta larga que se extiende distal y lateralmente a lo largo de la superficie ventral (Fig. IV.23AA). En vista lateral, hay un hueco que se extiende a lo largo del eje medio, cuyo contorno es triangular, siendo la porción más proximal la más larga dorsoventralmente y la más profunda. Ventralmente este hueco está limitado por el borde ventral y dorsalmente por un borde robusto (Fig. IV.23AB). El extremo distal está destruido, lo que hace imposible identificar estructuras como los cóndilos y la superficie articular.

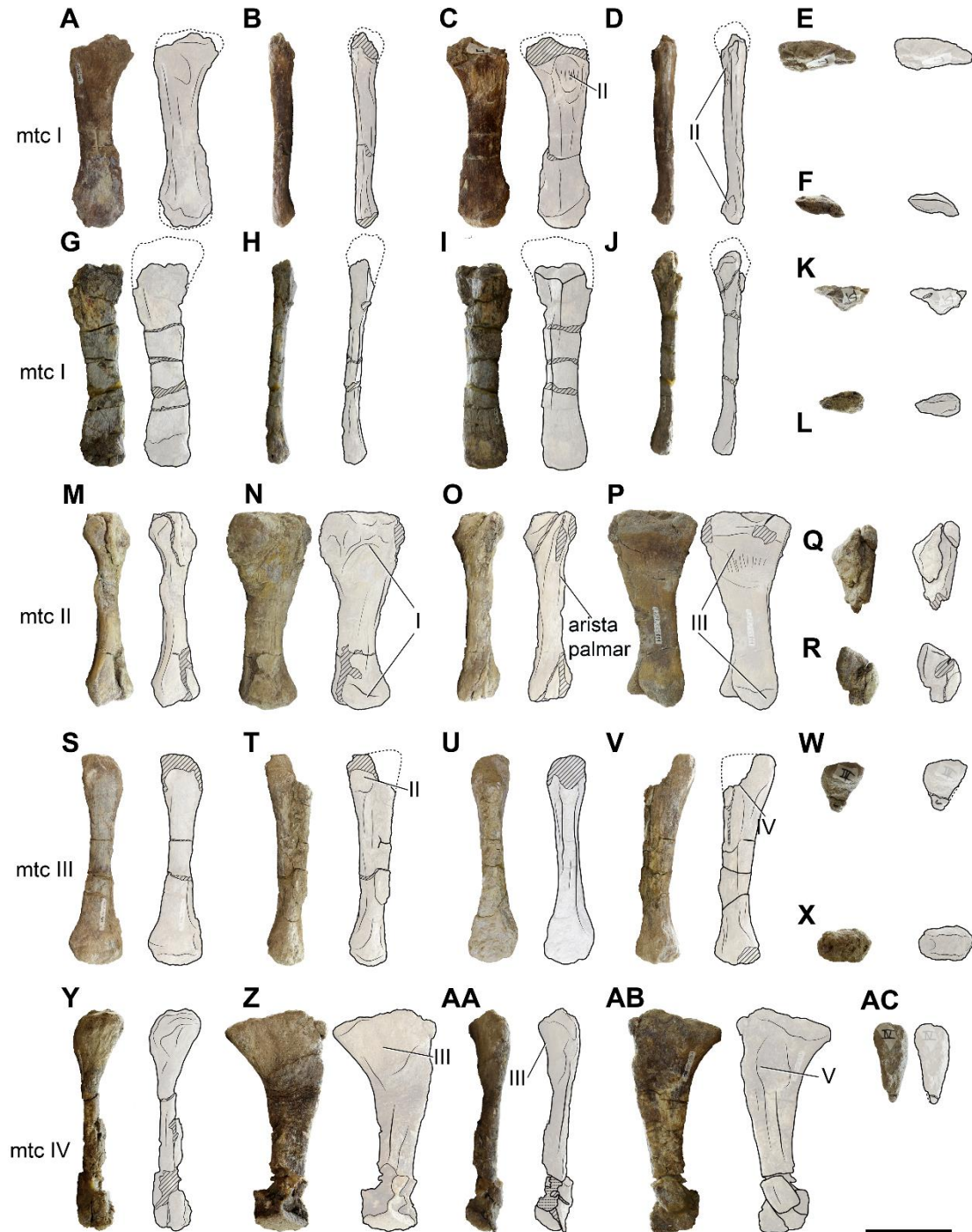


Figura IV. 23. Elementos de la mano derecha de *Rinconsaurus*: MAU-PV-CRS-98/4 en vista **A**, dorsal; **B**, medio; **C**, ventral; **D**, laterales; **E**, proximal y **F**, distal. MAU-PV-CRS-98/3 en vista **G**, dorsal; **H**, medio; **I**, ventral; **J**, laterales; **K**, proximal y **L**, distal. MAU-PV-CRS-111 en vista **M**, dorsal; **N**, medio; **O**, ventral; **P**, laterales; **Q**, proximal y **R**, distal. MAU-PV-CRS-98/1 en vista **S**, dorsal; **T**, medio; **U**, ventral; **V**, laterales; **W**, proximal y **X**, distal. MAU-PV-CRS-98/2 en vista **Y**, dorsal; **Z**, medio; **AA**, ventral; **AB**, lateral y **AC**, proximal. **Abreviaturas:** I, contacto para metacarpiano I; II, contacto para metacarpiano II; III, contacto para metacarpiano III; IV, contacto para metacarpiano IV; V, contacto para metacarpiano V. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

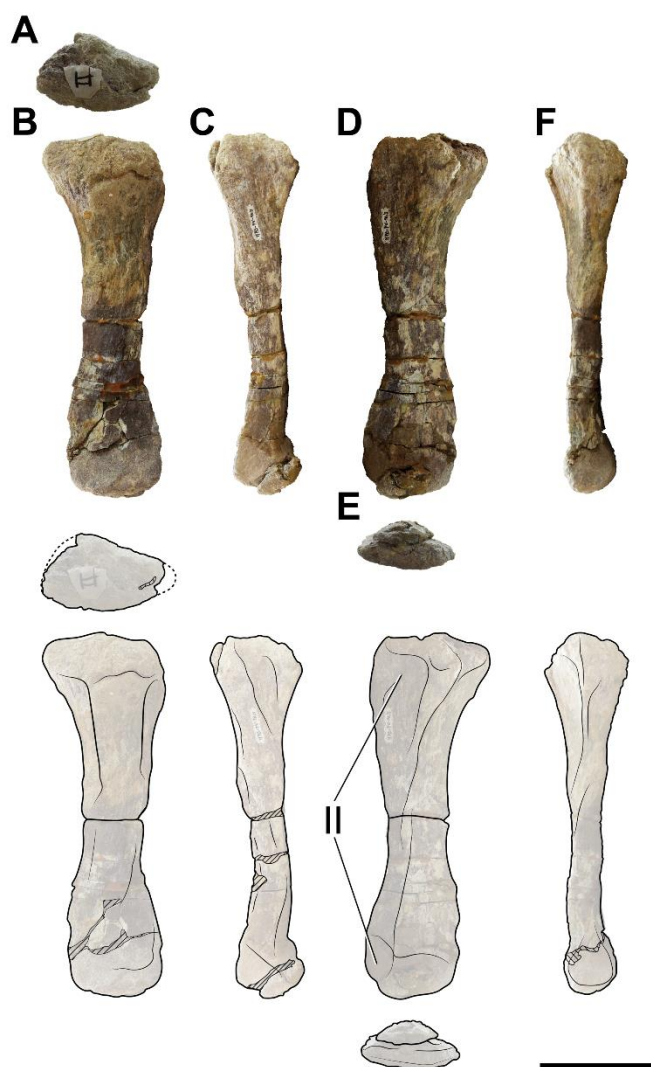


Figura IV. 24. Metacarpiano I izquierdo de *Rinconsaurus*: MAU-PV-CRS-98/5 en vista A, proximal; B, dorsal; C, lateral; D, ventral; E, distal y F, medial. **Abreviaturas:** II, contacto para metacarpiano II. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 5 cm.

CINTURA PÉLVICA

La cintura pélvica está representada por ambos iliones (MAU-PV-CRS-96/a, MAU-PV-CRS-275/1, MAU-PV-CRS-96/b y MAU-PV-CRS-275/2), ambos huesos púbicos (MAU-PV-CRS-97/a, MAU-PV-CRS-97/b y MAU-PV-CRS-100) y un isquion derecho (MAU-PV-CRS-101). También existe un fragmento de hueso interpretado como isquion (MAU-PV-CRS-94) por Calvo & Gonzalez Riga (2003). El acetábulo consiste principalmente en el ilion y el pubis, con contribuciones isquiádicas más pequeñas.

Ilion. Cuatro iliones parcialmente conservados, dos izquierdos (MAU-PV-CRS-96/a y MAU-PV-CRS-275/1; Fig. IV.25F; Fig. IV.26A–E) y dos derechos (MAU-PV-CRS-96/b y MAU-PV-CRS-275/2 Fig. IV.25A–E; Fig. IV.26F) fueron recuperados del sitio Cañadón Río Seco y aquí se asignan a *Rinconsaurus*. Para cada ilion se ha conservado una porción diferente, sin embargo, existen porciones comunes en todos los elementos que permiten la comparación entre ellos, dando como resultado la reconstrucción casi total de la anatomía ilíaca de *Rinconsaurus*.

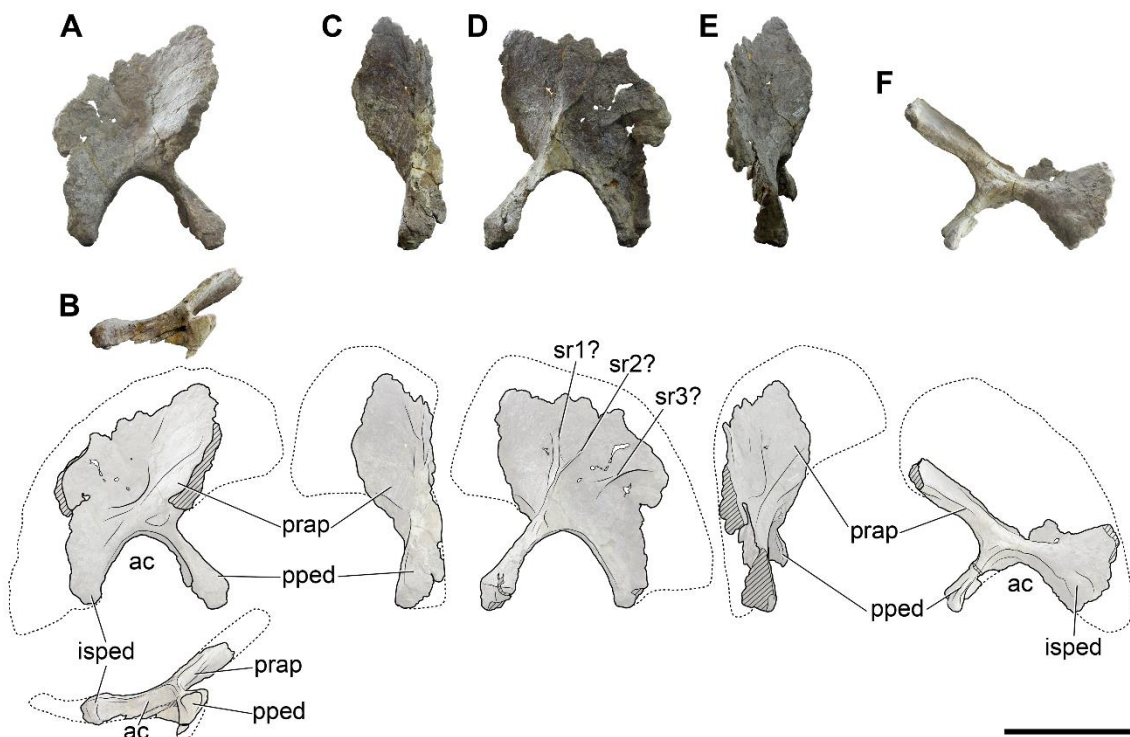


Figura IV.25. *Rinconsaurus*, par de iliones MAU-PV-CRS-275. Ilion derecho MAU-PV-CRS-275/2 en **A**, lateral (externo); **B**, ventral; **C**, anteriores; **D**, vistas medial (interna) y **E**, posterior. Ilion izquierdo MAU-PV-CRS-275/1 en **F**, vista lateral (externa). **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **isped**, pedúnculo isquiádico; **pped**, pedúnculo púbico, **prap**, proceso preacetabular; **sr**, faceta de la costilla sacra. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. La barra de escala equivale a 20 cm.

Calvo & González Riga (2003), expresaron que los iliones se encontraban en pares. Uno de los pares es el grupo MAU-PV-CRS-96, cuyos elementos conservan el acetábulo, gran parte del proceso preacetabular y la porción ventral del proceso postacetabular. El otro par es el MAU-PV-CRS-26 (actualmente reenumerado como MAU-

PV-CRS-275), del cual se aclara que fue encontrado en asociación con la serie caudal definida como holotipo de *Rinconsaurus*. Estos elementos preservan el acetábulo y los procesos pre y postacetabulares. Se detecta alguna diferencia de tamaño entre los iliones, siendo el ilion MAU-PV-CRS-96/a el mayor y el MAU-PV-CRS-275/1 el menor de todos. MAU-PV-CRS-96/b y MAU-PV-CRS-275/2 son de tamaño similar y tendrían un tamaño intermedio entre MAU-PV-CRS-275/1 y MAU-PV-CRS-96/a (ver Tabla 4.4). Además de eso, no hay otras diferencias morfológicas en los iliones conservados.

El proceso preacetabular está completamente preservado en el par MAU-CRS-PV-96 y parcialmente preservado en MAU-PV-CRS-275. El proceso preacetabular está dirigido lateralmente, lo cual es un carácter típico entre los titanosaurios (e. g., *Futalognkosaurus*, *Neuquensaurus*, Salgado et al., 2005, Calvo et al., 2007; Otero, 2010). En MAU-PV-CRS-96/a, el proceso preacetabular está fuertemente curvado lateralmente, divergiendo de la línea media en un ángulo de 60° (Fig. IV.26B). En el otro ilion, el proceso preacetabular también está orientado lateralmente, pero el ángulo de divergencia es la mitad del observado en MAU-PV-CRS-96/a (aprox. 30°; Fig. IV.25B). Por lo tanto, la superficie lateral (externa) es fuertemente cóncava y la superficie medial (interna) es convexa. Aunque la esquina anteroventral del proceso preacetabular tiene un perfil ligeramente cuadrangular, su forma es similar a la de la mayoría de los titanosauriformes (Wilson, 2002). En la vista medial (interna) de MAU-CRS-PV-96/a (Fig. 9B) y MAU-CRS-PV-275/2 (Fig. IV.25D) hay una cresta bien visible bifurcada en su extremo dorsal. La rama más anterior está orientada anteriormente desde el pedúnculo púbico y marca el punto de inflexión de la curvatura del proceso preacetabular. La rama posterior tiene una orientación dorsal distinta y diverge de la rama anterior con un ángulo de alrededor de 45°. Solo en el elemento MAU-CRS-PV-275/2 se aprecia otra cresta en vista medial. Esta cresta, que está detrás de la cresta antes descrita y justo encima del acetábulo, tiene la misma orientación que la rama posterior de la cresta más anterior (Fig. IV.25D). Juntas se interpretan como facetas de costillas sacras, como las que se ven en *Rapetosaurus*. El borde ventral del proceso preacetabular es recto. Esta morfología es la más común entre los saurópodos titanosauriformes (e. g.,

Rapetosaurus, *Overosaurus*, Curry Rogers & Forster, 2001, Calvo et al., 2007, Coria et al., 2013).

El pedúnculo púbico está mejor conservado en MAU-CRS-PV-275/2 (MAU-CRS-PV-26), siendo largo y grácil. El extremo distal de este proceso se expande de modo que sea al menos el doble de ancho transversalmente que anteroposteriormente. En la sección transversal, el pedúnculo púbico tiene un aspecto en forma de coma, siendo anteriormente convexo y posteriormente cóncavo (Fig. IV.25B). Al menos en MAU-CRS-PV-96/a y MAU-CRS-PV-275/1, el margen medial del pedúnculo púbico se curva posteromedialmente para que sea visible en una vista lateral detrás del resto del pedúnculo. Sobre la base del pedúnculo púbico en la superficie lateral existe una morfología de cresta y hueco triangular, como en *Cetiosaurus* (Upchurch & Martin, 2003), *Rocasaurus* (García & Salgado, 2013: fig. 8b) y *Lirainosaurus*. Como en otros saurópodos, el acetábulo está formado principalmente por el ilion. En vista lateral, el acetábulo tiene forma ovalada, como resultado de la orientación anteroventral del pedúnculo púbico. El pedúnculo isquiádico del ilion solo está bien conservado en el elemento MAU-CRS-PV-275/2 (Fig. IV.25A–B). El pedúnculo isquiádico está muy reducido como en otros saurópodos (Upchurch, 1998), siendo al menos cuatro veces más corto que el pedúnculo púbico. El pedúnculo isquiádico se dirige posteroventralmente, lo que contribuye a la forma ovoide del acetábulo.

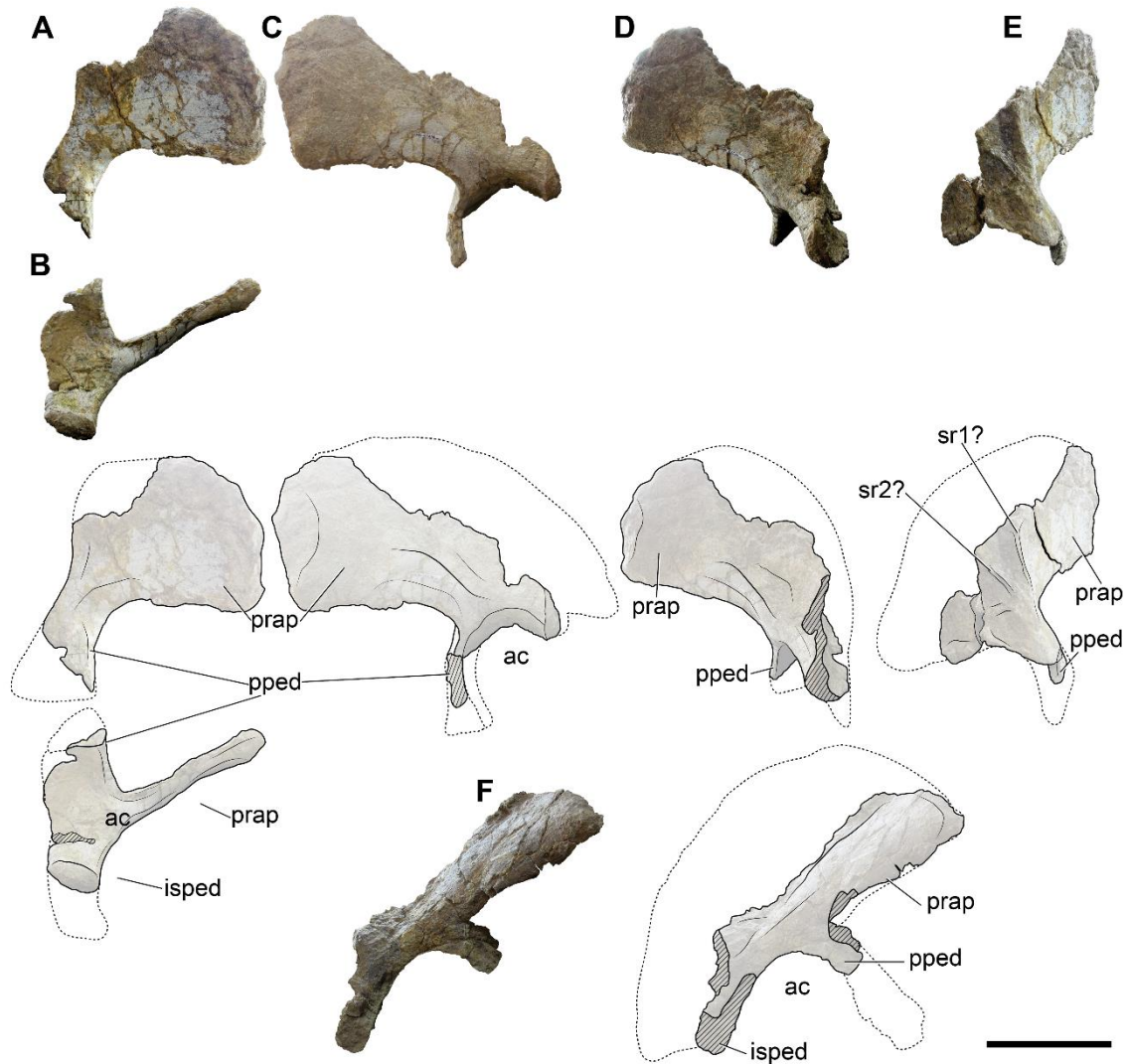


Figura IV.26. Par de iliones de *Rinconsaurus* MAU-PV-CRS-96. Ilion izquierdo MAU-PV-CRS-96/a en **A**, anterior; **B**, ventral; **C**, lateral (externo); **D**, posterior y **E**, vistas medial (interna). Ilion derecho MAU-PV-CRS-96/b en **F**, vista lateral (externa). **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **isped**, pedúnculo isquiádico; **pped**, pedúnculo púbico; **prap**, proceso preacetabular; **sr**, faceta de la costilla sacra. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. La barra de escala equivale a 20 cm.

Pubis. Se han recuperado un total de tres pubis relativamente completos (Fig. IV.27), dos de ellos encontrados en asociación (MAU-PV-CRS-97) y uno aislado (MAU-PV-CRS-100). La mayor parte de la morfología externa del pubis puede describirse a partir de los pubis derechos MAU-PV-CRS-97/a (Fig. IV.27C) y MAU-PV-CRS-100 (Fig. IV.27D), y la morfología interna sobre la base del pubis izquierdo MAU-PV-CRS-97/b (Fig. IV.27B) ya que la vista interna de los pubis MAU-PV-CRS-97/a y MAU-PV-CRS-100 aún están en sus sobrecubiertas de yeso.

El pubis es un hueso plano, como en la mayoría de los saurópodos, con márgenes dorsales continuos, en los que el proceso ambiens no es evidente. La longitud proximodistal del hueso es el 70% de la longitud femoral y el 200% de la longitud isquiática, como en la mayoría de los somfospóndilos (Carballido y Sander, 2014: car. 285; Mannion et al., 2013: car. 60; ver también Salgado et al., 1997: car. 24). En (MAU-PV-CRS-97/a), la articulación isquiática se ha conservado (Fig. IV.27C) y su longitud de contacto pubo-isquial es tan larga como la mitad de la longitud total del pubis, como en *Qiaowanlong*, *Dreadnoughtus*, el espécimen MAU-PV-LL-88, y *Futalognkosaurus*. Como en la mayoría de los saurópodos, el pedúnculo isquiádico es continuo, a diferencia de la condición presente en *Europasaurus*, en la que hay dos secciones anguladas diferentes (Carballido et al., 2020: fig. 9e). La articulación ilíaca conservada en MAU-PV-CRS-97/a está cubierta por la cubierta de yeso, lo que impide calcular sus proporciones. Cerca de la articulación isquiática, la articulación con el otro pubis está marcada por superficies expandidas y desviadas ventromedialmente. El margen acetabular está bien marcado y representa un tercio de la superficie articular total (Fig. IV.27C). El foramen obturador, de forma ovoidal, está completamente encerrado y rodeado de hueso, como en la mayoría de los saurópodos adultos, a excepción de *Europasaurus* y *Bonitasaura*. Se encuentra entre el pedúnculo ilíaco y el pedúnculo isquiádico, justo debajo del acetábulo, con su eje mayor orientado hacia el final de la rama distal. Como en todos los eusaurópodos, el apron púbico está inclinado anteromedialmente (Wilson y Sereno, 1998: car. 46; Wilson, 2002: car. 190; Carballido y Sander, 2014: car. 287). El eje púbico se dirige anteroventralmente, en un ángulo de unos 80° con respecto a la horizontal. Transversalmente, la diáfisis es dorsolateralmente robusta y casi laminar ventromedialmente. Su cara lateral (externa) es fuertemente convexa en toda su longitud. Desde una vista medial (interna), se puede ver que el margen anterior del eje púbico es fuertemente cóncavo, y su extremo distal está expandido, formando la expansión más fuerte que forma la bota anteriormente expandida observada en algunos titanosauriformes (Mannion et al., 2013).

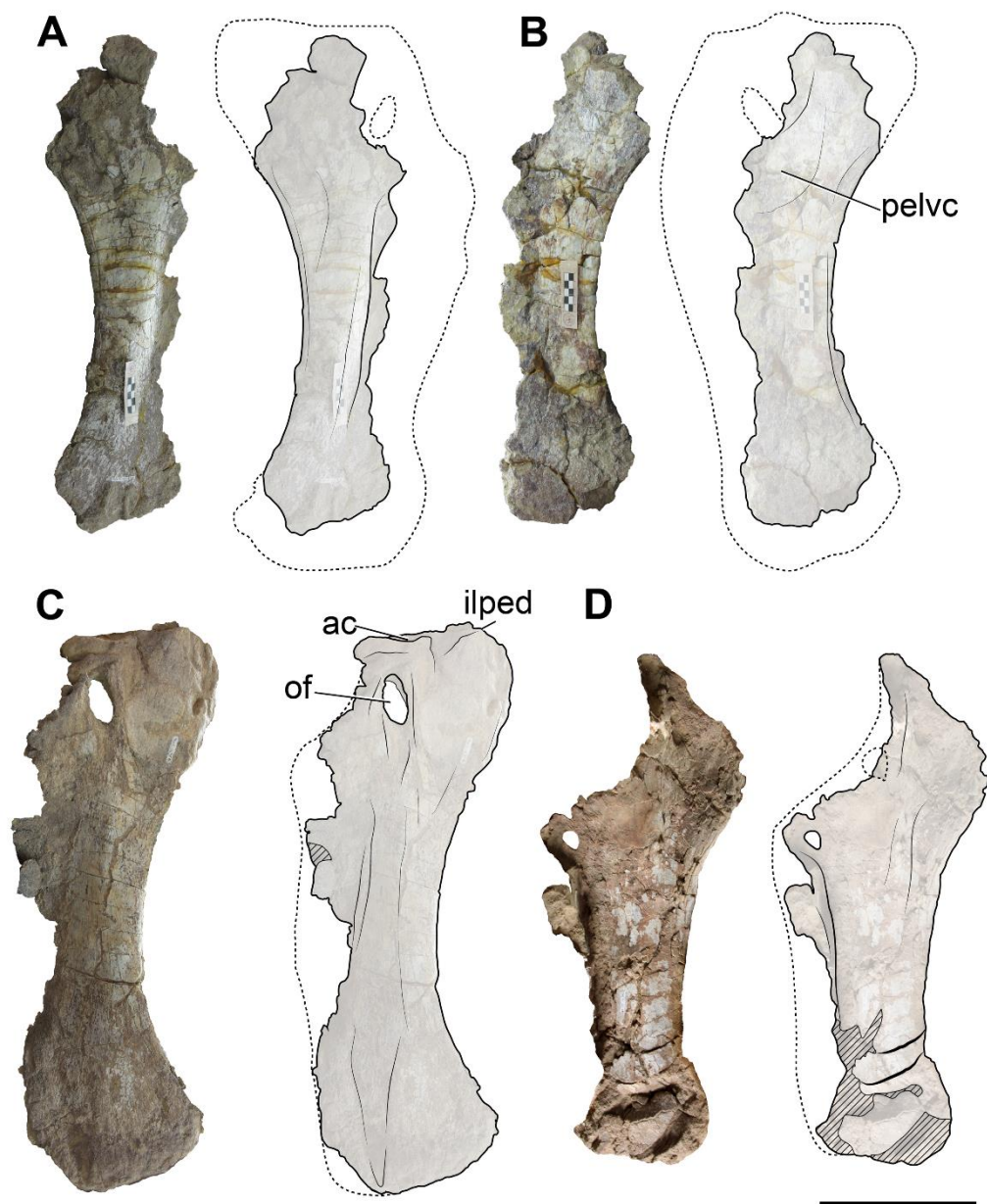


Figura IV.27. *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-97/B, pubis izquierdo en **A**, vista lateral (externa) y **B**, vista anterior. MAU-PV-CRS-97/A, pubis derecho en **C**, vista lateral (externa). MAU-PV-CRS-100, pubis derecho en **D**, vista posterolateral. **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **of**, agujero obturador; **ilped**, pedúnculo iliaco; **pelvc**, cavidad pelvica. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 20 cm.

Isquion. Se han recuperado dos isquiones, siendo MAU-CRS-PV-101 el mejor conservado (Fig. IV.28). El isquion restante (MAU-CRS-PV-94) es fragmentario. El elemento MAU-CRS-PV-101 es un isquion derecho, casi en perfecto estado de conservación. Como se ha

señalado anteriormente, el isquion es más corto que el pubis, siendo el 45% de la longitud total de este último y representando el 35% de la longitud femoral.

El pedúnculo ilíaco de este isquion es grácil y largo (Fig. IV.28A–D). La relación entre la longitud anteroposterior del pedúnculo ilíaco y la longitud anteroposterior de la placa proximal es de 0,51. Esta relación es similar a la observada en muchos titanosaurios lognkosaurinos y aeolosaurinos (e. g., *Futalognkosaurus*, *Bonitasaurus*, *Arrudatitan*), pero mucho más grande que en los titanosaurios litostrotios (*Dreadnoughtus*, *Isisaurus*, *Neuquensaurus*, *Saltasaurus*). Según Mannion et al., (2013), un cociente inferior a 0,7 indicaría una marcada contribución al acetábulo, lo que concuerda con el contorno del pedúnculo ilíaco observado en el elemento MAU-CRS-PV-101 (Figs. IV.28B, D).

El ancho del acetábulo es uniforme en toda su longitud (Fig. IV.28A). En comparación, la articulación púbica es dos veces y media más larga que la articulación ilíaca del isquion (Fig. IV.28A). La superficie articular del pubis es ligeramente más larga que la longitud anteroposterior de la placa proximal, una morfología generalizada entre los titanosaurios (e. g., *Narambuenatitan*, *Aeolosaurus rionegrinus*, *Uberabatitan*, *Futalognkosaurus*, *Bonitasaura*). En su posición natural (acetábulo dorsal y apuntando hacia el cráneo, contacto puboisquiádico apuntando hacia el cráneo y ligeramente oblicuo lateromedialmente), el eje isquiádico de *Rinconsaurus* está fuertemente inclinado posteroventralmente, formando un ángulo recto con respecto a la línea acetabular, a diferencia de los titanosaurios derivados. como *Opisthocoelicaudia* e *Isisaurus*; (Carballido et al., 2017: car. 298).

La tuberosidad isquiática lateral (Fig. IV.28B), aunque dañada, está presente como en la mayoría de los titanosaurios (Wilson, 2002: car. 193; D'Emic, 2012: car. 106; Carballido y Sander, 2014: car. 292). El eje isquiádico es corto, grueso y fuertemente curvado, formando un ángulo de 130° con respecto a la vertical (Figs. IV.28B, D). Los márgenes ventral y dorsal del eje son paralelos excepto en la parte más distal, donde el margen dorsal se aleja y se ensancha ligeramente como se ve en *Alamosaurus*. Al igual que en otros titanosaurios, la lámina isquiática no tiene emarginación distal al pedúnculo púbico (Wilson, 2002: car. 193; D'Emic, 2012: car. 106; Carballido y Sander,

2014: car. 292). La relación entre la longitud anteroposterior de la placa isquiática proximal y la longitud total del isquion es de aproximadamente 0,4, como en la mayoría de los colossosaurios (e. g., *Narambuenatitan*, *Aeolosaurus rionegrinus*, *Uberabatitan*, *Futalognkosaurus*, *Bonitasaura*). El borde lateralodorsal del eje distal comienza en el pedúnculo ilíaco como una cresta baja, que se proyecta lateralmente y se extiende posteroventralmente hasta el extremo distal del eje.

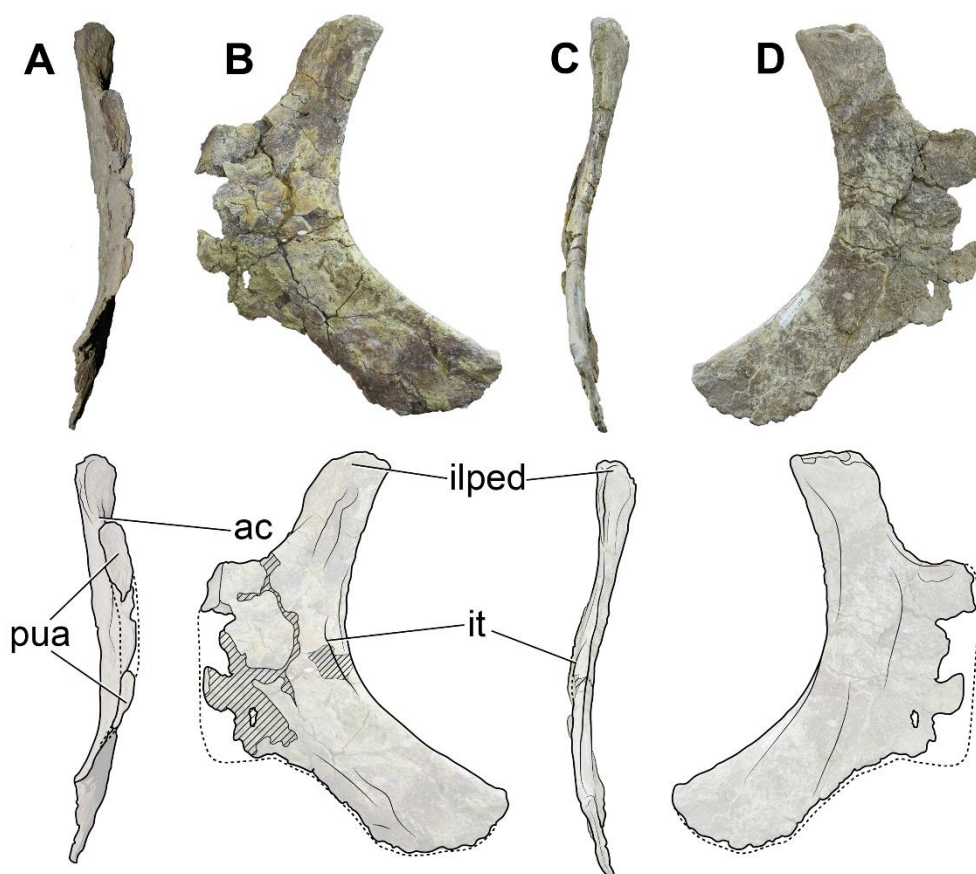


Figura IV.28. *Rinconsaurus*, MAU-PV-CRS-101, isquion izquierdo en **A**, anterior; **B**, lateral (externo); **C**, posterior y **D**, medial (interna). **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **ilped**, pedúnculo ilíaco; **it**, tuberosidad isquiática; **pua**, articulación púbica. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 10 cm.

MIEMBRO POSTERIOR

Solo se ha conservado el estilopodio posterior de *Rinconsaurus*, representado por dos fémures izquierdo y derecho que no son pares.

Fémur. Se han recuperado dos fémures casi completos del sitio Cañadon Río Seco, los cuales son izquierdo (MAU-PV-CRS-92) y derecho (MAU-PV-CRS-49) pero no son del mismo individuo (Fig. IV.29). Se observa una pequeña diferencia de robustez entre los fémures, siendo el fémur MAU-PV-CRS-92 más corto proximodistalmente y más ancho mediolateralmente en la diáfisis media (ver Tabla 4.6). Además de eso, no hay otras diferencias morfológicas en los fémures conservados. La siguiente descripción se basa principalmente en el elemento MAU-PV-CRS-49 (Fig. IV.29G, H). El fémur es un hueso relativamente robusto ($RI = 0,22$), similar al de *Arrudatitan* y *Petrobrasaurus*, aunque no tan robusto como en los titanosaurios saltasaurinos *Neuquensaurus* (MLP-CS 1480) y *Opisthocoelicaudia*, con valores en torno a 0,27. La cabeza femoral está ligeramente dirigida mediodorsalmente, con alrededor de la mitad de la cabeza femoral por encima de la altura del trocánter mayor (Fig. IV.29G). Como en la mayoría de los titanosauriformes, la cabeza femoral se eleva muy por encima del nivel del trocánter mayor, a diferencia de la condición presente en las formas más tempranas, en las que la cabeza femoral es más bien perpendicular a la diáfisis (Upchurch et al., 2004: car. 263; Carballido & Sander, 2014: car. 304). También está presente una protuberancia lateral prominente (Fig. IV.29B–G), desarrollada entre el nivel de la cabeza femoral y el comienzo del cuarto trocánter, como es común en macronarios más derivados que *Tehuelchesaurus* (Mannion et al., 2013: car. 255; Carballido y Sander, 2014: car. 302; Salgado et al., 1997: car. 19).

Rinconsaurus no presenta la pronunciada cresta en la superficie posterior entre el trocánter mayor y la cabeza que, dentro de los titanosaurios, está presente en *Rapetosaurus*, *Uberabatitan* y *Patagotitan* (Fig. IV.29G, F). Al igual que con la cresta antes mencionada, *Rinconsaurus* carece de la cresta longitudinal anterior descrita para *Diamantinasaurus*, *Alamosaurus* y saltasaurinos (Fig. IV.29B, Powell, 2003: 37; Otero, 2010; D'Emic, 2012: car. 108; Mannion et al., 2013: car. 257). El cuarto trocánter se reduce a una cresta bien desarrollada en el margen posteromedial del eje (Fig. IV.29A, F, G), como en la mayoría de los saurópodos, y se coloca casi en la mitad del fémur, una condición también compartida con *Petrobrasaurus*, *Mendozasaurus*, y algunos otros no-

lognkosaurios, como *Dreadnoughtus* y *Opisthocoelicaudia*. Como en todos los saurópodos, la diáfisis del fémur es elíptica (Fig. IV.29D; I), aunque el diámetro transversal del eje en *Rinconsaurus* es alrededor del 185% del diámetro anteroposterior, que es la condición generalizada dentro de Titanosauria (Wilson, 2002: car. 198; Carballido & Sander, 2014: car. 301). En el caso del fémur MAU-PV-CRS-49, la relación entre el diámetro transversal y anteroposterior es ligeramente superior debido al aplastamiento (Fig. IV.29I).

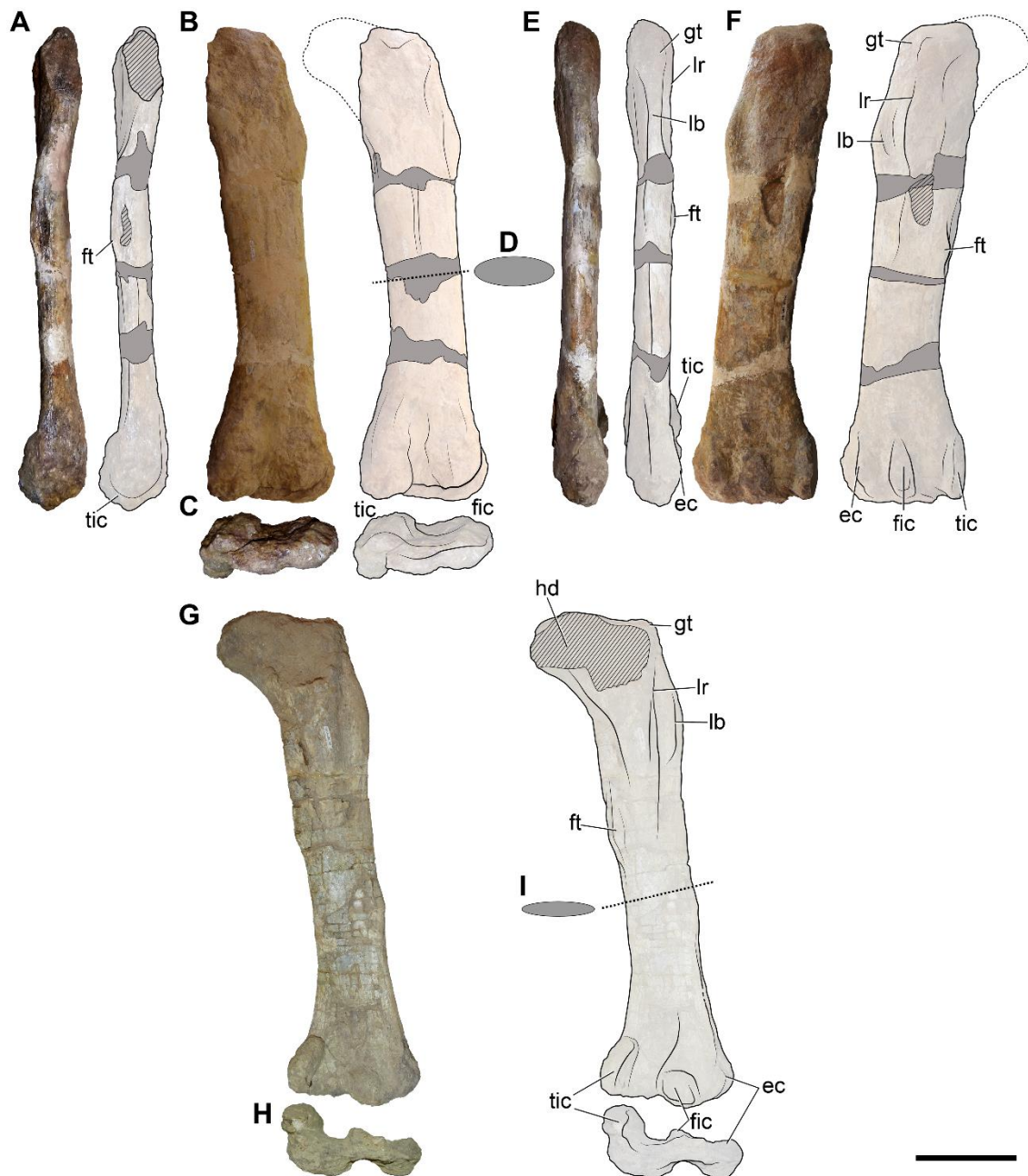


Figura IV. 29. Fémur de *Rinconsaurus*. **A–F**, MAU-PV-CRS-92, fémur izquierdo en vistas **A**, medial; **B**, anterior; **C**, distal; **D**, sección de la diáfisis; **E**, lateral y **F**, posteriores. **G–I**, MAU-PV-CRS-49, fémur derecho en vistas **G**, posterior y **H**, anterior; **I**, sección de la diáfisis. **Abreviaturas:** **ec**, epicóndilo; **fic**, cóndilo fibular; **ft**, cuarto trocánter; **gt**, trocánter mayor; **lb**, protuberancia lateral; **lc**, cóndilo lateral; **lr**, cresta longitudinal; **tic**, cóndilo tibial. Las líneas rayadas representan áreas dañadas. El patrón de puntos representa la matriz. La barra de escala equivale a 20 cm.

Los cóndilos distales están restringidos a la porción distal del fémur (Fig. IV.29C; H) como en la mayoría de los colossosaurios (e. g., *Arrudatitan*, *Uberabatitan*, *Bonitasaura*, *Petrobrasaurus*, *Patagotitan*, *Mendozasaurus*); sin embargo, están biselados dorsolateralmente unos 10 ° como en la mayoría de los saltasauridos (e. g., *Alamosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*). Como en *Bonitasaura* y *Rapetosaurus*, el cóndilo fibular es al menos la mitad de largo que el cóndilo tibial (Fig. IV.29F; G). Además, el cóndilo fibular de *Rinconsaurus* tiene una anchura reducida en comparación con el cóndilo tibial, una característica que también se presenta en *Epachthosaurus*, *Uberabatitan*, *Bonitasaura* y algunos saltasauridos (e. g., *Alamosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*). En *Rinconsaurus*, el epicóndilo está extremadamente desarrollado y es prominente en las vistas posterior y distal, como un escalón menor proyectado lateralmente (Fig. IV.29C, H). Por el contrario, en algunos titanosaurios el epicóndilo es casi inexistente, como es el caso de *Dreadnoughtus*, *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*.

TESTEO DE HIPÓTESIS

En esta sección se discuten los principales resultados que se desprenden del estudio anatómico de los restos de *Rinconsaurus caudamirus* con el fin de confirmar las hipótesis planteadas anteriormente (ver Cap. II – Objetivos). A continuación, se ofrece una discusión de los caracteres diagnósticos y de los materiales que componen el holotipo. En el Capítulo VI se detalla la sistemática paleontológica.

La completa reexaminación de los restos de *Rinconsaurus* demuestra una congruencia morfológica entre los distintos huesos recuperados de la localidad de Cañadon Río Seco y respalda la hipótesis de monoespecificidad para dicha asociación. Por otro lado, las comparaciones de *Rinconsaurus* con otros titanosaurios conocidos mostraron la presencia de caracteres únicos, así como una combinación única de caracteres, lo que ha permitido validar la especie y enmendar su diagnóstico con base en la nueva información anatómica.

En lo que respecta al esqueleto axial, se proponen tres nuevas autapomorfias descritas a continuación.

Vértebra dorsal anterior media con lámina accesorio "parapofisiaria varada" ubicada entre la PPDL y la PCDL (Fig. IV. 30). Esta lámina accesorio no contacta con ningún *landmark* de láminas propuestas por Wilson (1999), sino que discurre entre dos láminas, la PPDL y la PCDL. Según los criterios de Wilson (1999) una lámina como ésta no debería ser nombrada. Por otro lado, según Wilson (2012), las "láminas varadas" suelen ser variantes en serie de láminas que contactan solo con un *landmark*, pero que, en vértebras adyacentes, sus homólogos en serie contactan con dos *landmarks*. En este sentido, esta lámina accesorio tampoco correspondería a la clasificación definida por Wilson (2012), ya que la lámina se extiende desde la PPDL hasta la PCDL de forma rectilínea, sin curvarse de ninguna manera para contactar con algún *landmark* y no hay forma de saber si sus homólogos en serie contactan con dos puntos de referencia en las vértebras inmediatamente anteriores. Sin embargo, se ve que en las vértebras posteriores de la secuencia vertebral dorsal, su homólogo serial contacta al menos con un *landmark* (parapófisis) y posteriormente contacta con la ACDL (o APCDL), lo cual es muy común en las vértebras dorsales medias de varios titanosaurios (e. g., *Baurutitan*, *Trigonosaurus*, *Rapetosaurus*, *Futalognkosaurus*, *Uberabatitan*, *Gondwanatitan*, *Overosaurus*, *Epachthosaurus*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*) y tienen una posición y dirección similar a las láminas accesorias vistas en MAU-PV-CRS-5/3. Por estas razones, se interpreta que el caso de las láminas vistas en MAU-PV-CRS-5/3, es una condición extrema de "lámina varada" diferente a la descrita por Wilson (2012), y se piensa que

podría denominarse como “PCPL”, aunque no entra en contacto con ningún *landmark*. A pesar de ser la PCPL una lámina común entre los saurópodos, la configuración de esta lámina en la vértebra dorsal anterior media de *Rinconsaurus* es un carácter único de esta forma.

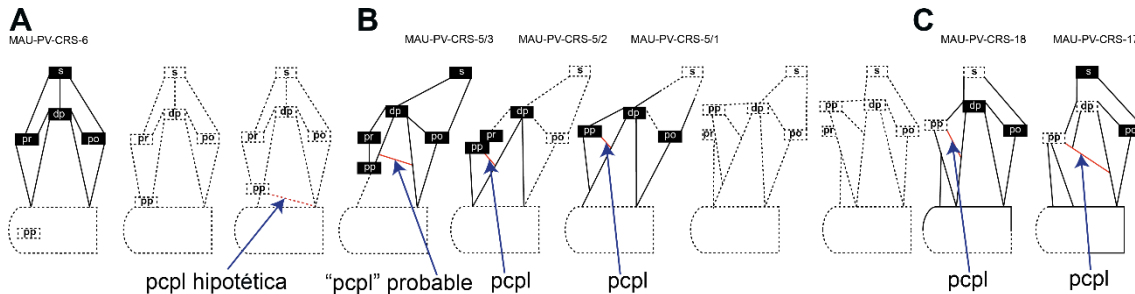


Figura IV.30. Una posible configuración de láminas vertebrales en vértebras dorsales de *Rinconsaurus*. **A**, vértebras dorsales anteriores, en la que se ve como las parapófisis migran desde el centro hacia el arco neural arrastrando la PCPL. **B**, vértebras dorsales medias en la que la parapófisis ha migrado al arco neural y se conecta a la diapófisis y al centro a través de dos láminas complementarias (ACPL, PDDL). En MAU-PV-CRS-5/03, la PCPL es arrastrada dorsalmente por las parapófisis hasta el punto de perder la conexión con el centro. En MAU-PV-CRS-5/02 y MAU-PV-CRS-5/01, el PCPL se desconecta del centro y se vuelve a conectar con la lámina ACDL/APCDL. **C**, vértebras dorsales posteriores en las que desciende la parapófisis. En MAU-PV-CRS-18 la parapófisis desciende ligeramente y provoca un acortamiento de la PCPL. En la última vértebra dorsal (MAU-PV-CRS-17), la parapófisis desciende más y se conecta a la PCDL, lo que hace que la APCDL se desconecte del centro y se vuelva a conectar a la PCPL. La línea punteada representa una reconstrucción hipotética.

Vértebras caudales con superficies articulares posteriores marcadamente más bajas que las de las superficies articulares anteriores. Tradicionalmente, se piensa que la mayoría de los titanosaurios tienen una relación de 1 entre las alturas de las caras articulares anterior y posterior de sus centros vertebrales caudales (e. g., *Aeolosaurus*, *Andesaurus*, *Baurutitan*, *Bonitasaura*, *Epachthosaurus*, *Narambuenatitan*, *Neuquensaurus*, *Overosaurus*, *Pitekunsaurus*, *Saltasaurus*, *Trigonosaurus*, *Uberabatitan*). En *Rinconsaurus*, esta relación es diferente de 1 (ver Tabla 4.2). Asimismo, se observó que esta relación no es necesariamente constante a lo largo de toda la cola y que puede tener una variación entre las secciones anterior, media y posterior. En el caso de *Rinconsaurus*, la relación entre ambas alturas de las caras

articulares en la sección anterior es inferior a 0,80. En la sección media, la relación varía entre 0.8 y 0.9, mientras que en la región posterior la relación es igual o superior a 0,9.

Vértebras caudales con superficies ventrales comprimidas lateromedialmente en su zona media (Fig. IV.31). A partir del análisis anatómico comparativo realizado en esta

tesis, se observó que las superficies ventrales de las vértebras caudales de los titanosaurios se estrechan transversalmente hacia la mitad de la serie vertebral caudal (e. g., *Bonitasaura*, *Epachthosaurus*, *Wintonotitan*, *Andesaurus*, *Epachthosaurus*, *Malawisaurus*, *Rapetosaurus*, *Trigonosaurus*, *Overosaurus*, *Futalognkosaurus*, *Aeolosaurus*). Sin embargo, existen diferentes grados de estrechez entre los taxones.

Asimismo, se observó que la relación entre la sección más ancha y la más estrecha de la cara ventral es un buen indicador para medir esta variación morfológica entre taxones. Tal variación da como resultado una disparidad morfológica en la superficie ventral entre las vértebras caudales anterior, media y posterior dentro de un solo taxón, siendo la más anterior la más angosta y la posterior la más pareja. En la mayoría de los titanosaurios, esta proporción suele ser de 2 o más para las vértebras caudales anteriores, menos de 2 para las vértebras medias y cercana a 1 para las posteriores. (e. g., *Bonitasaura*, *Epachthosaurus*). Sin embargo, en *Rinconsaurus*, esta relación es superior a 4 para las vértebras caudales anteriores, inferior a 4 pero superior a 2 para las vértebras medias e igual a 2 o inferior para las vértebras caudales posteriores (ver Tabla 4.2).

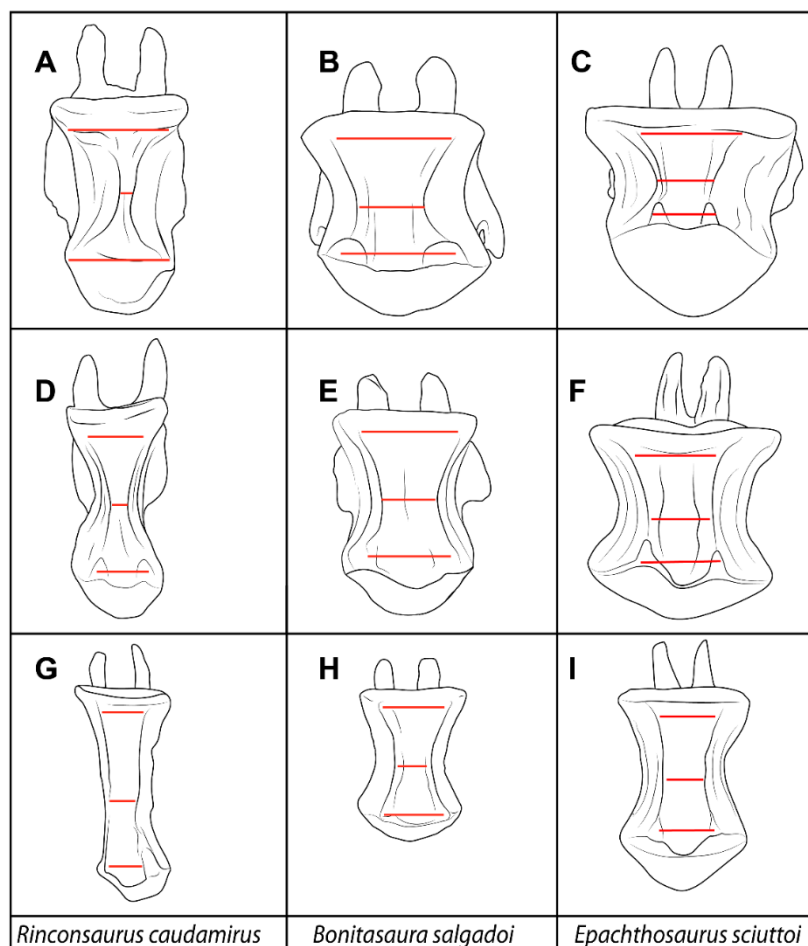


Figura IV.31. Comparación morfológica de las vértebras caudales de las secciones anterior (A-C), media (D-F) y posterior (G-I) de titanosaurios en vista ventral. Las líneas rectas horizontales rojas comparan el ancho de la superficie ventral entre la porción más anterior, media y posterior del centro. Sin escala.

Además de los caracteres autapomórficos, previamente discutidos, el esqueleto apendicular presenta una combinación única de estados de carácter diagnósticos de *Rinconsaurus caudamirus*. Los caracteres más informativos del esqueleto apendicular de *Rinconsaurus* provienen de la escápula, coracoides, húmero y fémur.

La escápula se caracteriza por la presencia de un proceso acromial que se encuentra casi al nivel de la cavidad glenoidea como en *Giraffatitan*, *Phuwiangosaurus* y la mayoría de los titanosaurios. Además, como en *Ligabuesaurus* y *Lirainosaurus*, la escápula de *Rinconsaurus*, tiene una superficie glenoidea escapular que está fuertemente biselada medialmente. La orientación de la hoja escapular con respecto a la articulación coracoides en *Rinconsaurus* no es ni perpendicular ni oblicua a 45°, como lo señalaron González Riga et al. (2019) para la mayoría de los titanosaurios, sino que es oblicua con un ángulo de aproximadamente 66°. *Dreadnoughtus* y *Bellusaurus* comparten esta condición con *Rinconsaurus*, lo que indica esta característica como una

posible “autapomorfia” de *Rinconsaurus* adquirida independientemente también por *Dreadnoughtus* y *Bellusaurus*.

A diferencia de *Malawisaurus*, *Isisaurus* y *Rapetosaurus*, el coracoides de *Rinconsaurus* tiene una longitud proximodistal de aproximadamente el doble de la longitud de la articulación escapular, sin embargo, comparte con estos taxones y *Narambuenatitan* la ausencia de un surco profundo infraglenoideo. Otro atributo digno de mención del coracoides de *Rinconsaurus* es su forma rectangular, condición compartida con *Quetecsaurus*, *Uberabatitan* y saltasauridos derivados como *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*.

Como en la mayoría de los titanosaurios (e. g., *Gondwanatitan*, *Mendozasaurus*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Alamosaurus*, *Opisthocoelicaudia*), el húmero de *Rinconsaurus* tiene cóndilos radial y ulnar indivisos, sin embargo, posee otras características compartidas con los lognkosaurios y aeolosaurinos como *Narambuenatitan*, *Aeolosaurus rionegrinus*, *Bravasaurus*, y *Uberabatitan*. Por ejemplo, comparte con *Gondwanatitan*, *Patagotitan*, *Mendozasaurus* y *Notocolossus* la presencia de una cresta deltopectoral relativamente estrecha en toda su longitud. Además, el índice de robustez estimado para el húmero de *Rinconsaurus* indicaría una robustez media. Esta condición es compartida por *Epachthosaurus* y titanosaurios lognkosaurianos como *Patagotitan* y *Mendozasaurus*. Otro carácter aeolosaurino que presenta el húmero de *Rinconsaurus* es la presencia de un margen lateral casi recto hasta el tercio proximal de la longitud total del húmero. A excepción de *Bravasaurus*, todos los aeolosaurinos, tanto patagónicos como brasileños, comparten esta característica.

La cintura pélvica de *Rinconsaurus* presenta características típicas de titanosaurio, como un ilion con un proceso preacetabular perpendicular al eje del cuerpo y un isquion con la lámina isquiática que no emarginado distalmente al pedúnculo púbico. Sin embargo, su fémur tiene similitudes con varios taxones de filiación distinta. A diferencia de *Narambuenatitan*, *Alamosaurus*, *Rapetosaurus*, *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*, la superficie articular de los cóndilos distales del fémur de *Rinconsaurus* no se expande sobre la porción anterior de la diáfisis femoral, pero

comparte con Saltasaurini la presencia de cóndilos distales biselados dorsomedialmente aproximadamente 10° en relación con la diáfisis femoral. Por otro lado, *Rinconsaurus* comparte con *Epachthosaurus*, *Petrobrasaurus*, *Mendozasaurus* y *Dreadnoughtus* la presencia de un cuarto trocánter ubicado casi en el eje medio del fémur, diferenciándose de otros titanosaurios como *Patagotitan*, *Futalognkosaurus*, *Bonitasaura*, *Rapetosaurus* y *Saltasaurus* cuyo cuarto trocánter está situado en el tercio proximal del fémur. A pesar de no compartir la característica antes mencionada, *Rinconsaurus* comparte con *Patagotitan*, *Rapetosaurus* y *Bonitasaura* la presencia de un cóndilo fibular mucho más corto que el cóndilo tibial.

COMENTARIOS SOBRE EL HOLOTIPO DE *RINCONSAURUS CAUDAMIRUS*

El estudio realizado revela algunas inconsistencias relacionadas con los elementos que constituyen el espécimen holotipo, así como el número mínimo de individuos referidos a este taxón. Calvo & González Riga (2003) reconocieron dos pares de iliones los paratipos MAU-PV-CRS-96 y el par asociado a la serie caudal del holotipo, bajo el número de colección MAU-PV-CRS-26, implicando tácitamente que eran del mismo tamaño. No obstante, un examen detallado de los iliones preservados mostró que todos ellos tienen diferentes tamaños. Por razones de preservación, las principales medidas consideradas para comparar los tamaños relativos de cada ílion fueron: 1) Profundidad del acetábulo; 2) Longitud mediolateral del acetábulo; 3) Distancia entre los pedúnculos púbico e isquiádico; 4) Longitud anteroposterior del pedúnculo púbico del ilion; 5) Longitud mediolateral del pedúnculo púbico del ilion; 6) Longitud anteroposterior del pedúnculo isquiádico del ilion; 7) Longitud mediolateral del pedúnculo isquiádico del ilion (ver Tabla 4.4). MAU-PV-CRS-96/B no se tuvo en cuenta para esta comparación debido a su mala preservación, pero tiene unas dimensiones muy similares a MAU-PV-CRS-26 (MAU-PV-CRS-275/2). En el caso de MAU-PV-CRS-96/A, solo se consideraron las medidas 2 y 7 para la comparación, ya que el resto son medidas aparentes tomadas de partes dañadas del espécimen. Con base en estas dos mediciones, se pudo ver que MAU-PV-CRS-96/A es aproximadamente una vez y media más grande que MAU-PV-CRS-275/2 y dos veces y media más grande que MAU-PV- CRS-

275/1. Entre los integrantes del par MAU-PV-CRS-275 se pudo observar que MAU-PV-CRS-275/2 es una vez y media más grande que MAU-PV-CRS-275/1 en las medidas 1, 4 y 6, pero una vez y media más pequeño que MAU-PV-CRS-275/1 en la medida 3. Teniendo en cuenta estas diferencias de tamaño, se concluye que todos los iliones pertenecen a diferentes especímenes y representan cuatro individuos.

En cuanto a los elementos que constituyen el holotipo, el escenario presentado por Calvo, y González Riga (2003) difiere del escenario actual. Calvo & González Riga (2003) indicaron que había dos pares de iliones (izquierdo y derecho cada uno) asignados a *Rinconsaurus*: 1) uno asociado a una secuencia vertebral caudal formando el holotipo MAU-PV-CRS-26 y 2) el par MAU - PV-CRS-96 formando parte del paratipo (Fig. IV.32A). Actualmente hay un ilion derecho con el número MAU-PV-CRS-26, pero también con el número MAU-PV-CRS-275/2 marcado, un íleon izquierdo con el número MAU-PV-CRS-275/1 y el par MAU-PV-CRS-96 (Fig. IV.32B).

Como afirman Calvo & González Riga (2003), el par MAU-PV-CRS-96 sigue perteneciendo al paratipo. En cuanto al par MAU-PV-CRS-275, la situación es más confusa. Tras la publicación de Calvo & González Riga (2003), y sin saber por qué, se introdujo en el paratipo la pareja MAU-PV-CRS-275. Como se mencionó anteriormente, estos dos iliones difieren significativamente en tamaño y uno de ellos está etiquetado dos veces, lo que genera muchas dudas sobre si este par es correcto o es producto de alguna confusión.

En la presente se piensa que el ilion con los dos números de colección debe ser considerado como parte del espécimen tipo, por lo que su número actual se considera MAU-PV-CRS-26. En cuanto al ilion izquierdo MAU-PV-CRS-275/1, se piensa que debe ser considerado como parte del paratipo. Por lo tanto, actualmente el holotipo está representado por un solo ilion.

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

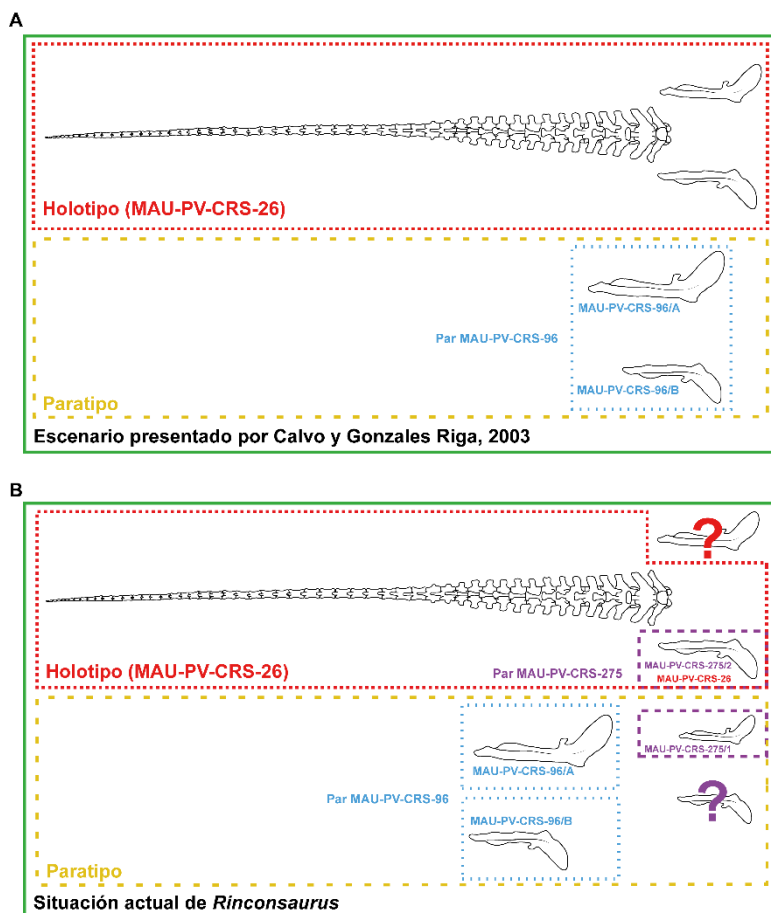


Figura IV.32. Comparación entre la situación del holotipo de *Rinconsaurus* descrito por Calvo & González Riga (2003) (**A**) y su situación actual (**B**). El dibujo de los huesos es solo esquemático. No refleja la anatomía exacta de *Rinconsaurus*. La diferencia en el tamaño de los iliones se exagera con fines explicativos, no reflejan las dimensiones reales.

TABLAS GENERALES DE MEDIDAS

Elementos	CL	CHaf	CHpf	CWaf	CWpf	TH	NSH	NSW	NSL
MAU-PV-CRS-02	28	6,4	7,7	16,2	18	15	*	*	*
MAU-PV-CRS-03	31,5	9,2	13,2	10,5	12,1	31,5	11*	6*	*
MAU-PV-CRS-08	13,1	6	8,7	17,5	17,5	11,7	*	*	*
MAU-PV-CRS-06	*	*	*	*	*	10,1	6,2*	6,2	3,4
MAU-PV-CRS-05/1	*	*	*	*	*	11,6*	3,8*	6,7	2,9
MAU-PV-CRS-05/2	*	*	*	*	*	14*	*	*	*
MAU-PV-CRS-05/3	*	*	*	*	*	13*	4,6	10	2,6
MAU-PV-CRS-09	16	11*	11,8	8,35	9,8	*	*	*	*
MAU-PV-CRS-17	12,8	11*	12,5	*	13	35,5	19	6,5	7,9
MAU-PV-CRS-18	14*	8*	7,45*	10,5*	10,1*	25*	12,5	8,8	7,4

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

MAU-PV-CRS-19	15,5	12,4	12,9	8,7	9,65	25*	*	*	*
MAU-PV-CRS-22	9*	12*	11*	13*	13,2*	21*	*	*	*
MAU-PV-CRS-41/1	7,4	*	*	13,1	12,2	*	*	*	*
MAU-PV-CRS-41/2	10,7	*	*	12,2	11	*	*	*	*

Tabla 4.1. Principales medidas (en cm) de las vértebras pre-sacrales de *Rinconsaurus*. Abreviaturas de medidas: **CHaf**, altura del centro en la cara anterior; **CHpf**, altura del centro en la cara posterior; **CL**, longitud central; **CWaf**, ancho del centro en la cara frontal; **CWpf**, ancho del centro en la parte posterior; **NSH**, alto de la espina neural; **NSL**, longitud de la espina neural; **NSW**, ancho de la espina neural; **TH**, altura total. *Roto

Elementos	CL	CHaf	CHpf	CWaf	CWpf	TH	Dafna	Dpfna
MAU-PV-CRS-23	8*	9,3*	10,5	11*	10,9	26*	*	4,5
MAU-PV-CRS-25/1	8,25	10	7,5	7,5	5,25	18	0	4,35
MAU-PV-CRS-25/2	9,5	8,5	7,4	8,1	6,1	17	0	3,8
MAU-PV-CRS-25/3	9*	6,8	*	6,6	*	13,1*	0	*
MAU-PV-CRS-26/1	*	*	*	*	*	10*	*	*
MAU-PV-CRS-26/2	9	7	6,5	4,4*	5*	16*	0,33	4,2
MAU-PV-CRS-26/3	9,4	7,5	7	5*	4,3*	15	0,3	3,8
MAU-PV-CRS-26/4	8,9	7	6,5	4,3*	4*	13,6	0,7	3,6
MAU-PV-CRS-26/5	9,1	6,55	6,3	4*	4*	13,6	0,9	*
MAU-PV-CRS-26/6	9	6	5,5	4*	4,2*	10,8*	1*	3,7
MAU-PV-CRS-26/7	9,5	6,3	5,1	4,2*	3,7*	10*	1,4	3,3
MAU-PV-CRS-26/8	9,5	6,5	5,55	5,45	5,6	10	*	2,7
MAU-PV-CRS-26/9	10	5,8	5	5,5	5	6,5*	1,3	2,6
MAU-PV-CRS-26/10	9,5*	5,25	4,8	4,6	4,7	8,5	1,3	2,9
MAU-PV-CRS-26/11	9	4,89	4,5	3,75	4	5,3	2,4	3,6
MAU-PV-CRS-26/12	9	4,6	4,2	4,1	4,4	7	1,7	3,4
MAU-PV-CRS-26/13	9*	4,9	4,4	3,7	4	6,5*	2,7	*
MAU-PV-CRS-27/1	8,25	5,62	5,35	5,71	6,1	11,15	1	2,31
MAU-PV-CRS-27/2	8,5	5,85	5	6,3	6,6	9,7	1,3	2,5*
MAU-PV-CRS-27/3	9,85*	6*	5,3*	4,6*	5,25*	12,5	0,8*	2,9
MAU-PV-CRS-29/1	9,4	4,8	1,6	8,9	8,85	7,7	1,1	2,6
MAU-PV-CRS-29/2	9,65	3,6	3,5	6,6	6	5,7	1,1	2,5

Tabla 4.2. Principales medidas (en cm) de las vértebras post-sacrales de *Rinconsaurus*. Abreviaturas de medidas: **CHaf**, altura del centro en la cara anterior; **CHpf**, altura del centro en la cara posterior; **CL**, longitud del centro; **CWaf**, ancho

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

del centro en la cara frontal; **CWpf**, ancho del centro en la parte posterior; **Dafna**, distancia entre la cara articular anterior y el arco neural; **Dpfna**, distancia entre la cara articular posterior y el arco neural; **TH**, altura total. * Roto.

Medidas principales	Escápula	Coracoides	Placa esternal	Húmero	Mt I	Mt II	Mt III	Mt IV
Largo proximodistal	–	27	–	68*	25	15.8	25	24
Largo anteroposterior	82	25	55,5	–	–	–	–	–
Ancho mediolatera	–	–	23	–	–	–	–	–
Ancho anteroposterior del extremo proximal	–	–	–	–	2,5	7	5,5	10
Ancho mediolateral del extremo proximal	–	–	–	–	8	4	4,5	5,4
Ancho anteroposterior a mitad de la diáfisis	–	–	–	3,5	2	1,8	3,4	4,8
Ancho mediolateral a mitad de la diáfisis	–	–	–	12,25	4,5	3,6	2,5	1,5
Ancho anteroposterior del extremo distal	–	–	–	10*	2,5	4	4,6	–
Ancho mediolateral del extremo distal	–	–	–	21,5*	7	4	5,5	–
Largo proximodistal de la fosa supracoracoidea	30	–	–	–	–	–	–	–
Largo anteroposterior de la fosa supracoracoidea	21	–	–	–	–	–	–	–
Largo de la cavidad glenoidea	20	13,5	–	–	–	–	–	–
Ancho anteroposterior del cóndilo medial del húmero	–	–	–	7,3*	–	–	–	–
Ancho lateromedial del cóndilo medial del húmero	–	–	–	5,5*	–	–	–	–
Ancho anteroposterior del cóndilo lateral del húmero	–	–	–	10*	–	–	–	–
Ancho lateromedial del cóndilo lateral del húmero	–	–	–	9*	–	–	–	–
Distancia desde el extremo proximal hasta el punto más prominente de la cresta deltopectoral	–	–	–	17	–	–	–	–
Proyección de la cresta deltopectoral desde la superficie anterior	–	–	–	7,3	–	–	–	–
Circunferencia del húmero a mitad de la diáfisis	–	–	–	29,9	–	–	–	–

Tabla 4.3. Principales medidas (en cm) de la Cintura escapular y miembro anterior de *Rinconsaurus*. * Medición incompleta debido a daños

Principales medidas	Iliones			
	MAU-PV-CRS-96/a	MAU-PV-CRS-96/b	MAU-PV-CRS-275/1	MAU-PV-CRS-275/2
Longitud proximodistal	36*	23.5*	24*	43*
Longitud anteroposterior	37*	55*	47	32*
Longitud dorsoventral de la lámina preacetabular	24	24	20*	–
Longitud entre el borde ventral del pedúnculo púbico y el borde más anterior del ilion	32	25.5*	26	29.5*
Distancia entre los pedúnculos púbico e isquiádico	18.5*	23*	26	23
Longitud mediolateral del acetábulo en el ilion	12	–	5.5	8.5
Profundidad del acetábulo en el ilion	10.5*	15.5*	13.5	16
Longitud anteroposterior del pedúnculo púbico del ilion	3*	–	5*	5.75
Longitud mediolateral del pedúnculo púbico del ilion	6*	–	4*	10*
Longitud anteroposterior del pedúnculo isquiádico del ilion	4*	7	3	6.5
Longitud mediolateral del pedúnculo isquiádico del ilion	8	3.5*	3	5

Tabla 4.4. Principales medidas (en cm) de los iliones de *Rinconsaurus*. * Medición incompleta debido a daños

Principales medidas	Pubis			Ischium
	MAU-PV-CRS-97/a	MAU-PV-CRS-97/b	MAU-PV-CRS-100	MAU-PV-CRS-101
Longitud proximodistal	30	19*	30*	34
Longitud anteroposterior	60	63*	55*	31
Distancia entre los pedúnculos púbico e isquiádico	13.5	–	–	–
Longitud anteroposterior del pedúnculo ilíaco	13*	–	–	7
Longitud mediolateral del pedúnculo ilíaco	–	–	–	3
Longitud dorsoventral de la articulación puboisquiática	35	25*	30*	17
Diámetro máximo del foramen obturador	7.25	–	–	–
Diámetro mínimo del foramen obturador	4	–	–	–

Tabla 4.5. Principales medidas (en cm) de los pubis e isquion de *Rinconsaurus*. * Medición incompleta debido a daños

Principales medidas	Fémures	
	MAU-PV-CRS-92	MAU-PV-CRS-49
Longitud proximodistal	98	102
Longitud anteroposterior	–	–
Ancho anteroposterior en el eje medio	6	3
Ancho mediolateral en la diáfisis media	16	14,5
Ancho anteroposterior del extremo distal	10	7
Ancho mediolateral del extremo distal	28	26
Distancia del cuarto trocánter a la cabeza femoral	35	36
Distancia del cuarto trocánter desde el lado lateral del fémur	13,5	12
Circunferencia en la mitad del eje	37	38
Ancho a la altura de la protuberancia	20	18
Ancho del cóndilo medial	16	9
Ancho del cóndilo lateral	12	14

Tabla 4.6. Principales medidas (en cm) de los fémures de *Rinconsaurus*. * Medición incompleta debido a daños

CAPÍTULO V - LA ANATOMÍA DE LOS RESTOS DE LOMA DEL LINDERO

Al igual que en la mayoría de las descripciones pioneras de los saurópodos de Patagonia (e. g., "*Titanosaurus*" (= *Neuquensaurus*) *australis*, *Antarctosaurus wichmannianus* y *Laplatasaurus araukanicus*) las descripciones realizadas durante la década de los 90s se basaron en abundante material recolectado durante varias expediciones. Asimismo, en esa época todavía era común que la mayoría de los trabajos no incluyeran mapas del yacimiento que precisaran las asociaciones esqueléticas o trabajos tafonómicos detallados. Por tanto, la situación taxonómica de muchos saurópodos se volvió problemática con el devenir del tiempo. *Muyelensaurus pecheni* representa un posible ejemplo de este tipo de incógnitas paleontológicas.

Siguiendo a Calvo et al. (2007) todos los restos fósiles de *Muyelensaurus* se encontraron desarticulados pero asociados en el mismo sitio e incluyen restos craneanos, vértebras cervicales, dorsales, caudales y huesos apendiculares. A su vez, estos autores consideran que el holotipo y los paratipos de *Muyelensaurus pecheni* corresponden a cuatro especímenes adultos y uno juvenil cuyos huesos duplicados, representados principalmente por huesos apendiculares, exhiben los mismos caracteres morfológicos evidenciando la monoespecificidad del ensamble hallado.

El conocimiento que se ha ganado en los últimos 15 años, sobre la anatomía, pero especialmente sobre la evolución de los titanosaurios y sus relaciones filogenéticas permite poner nuevamente a prueba estas aseveraciones dentro de un contexto actualizado y con un marco taxonómico más amplio que el disponible en 2007.

En este capítulo, se realiza un estudio anatómico de detalle que incluye una descripción e ilustración minuciosa de cada elemento óseo correspondiente al ensamble conocido como *Muyelensaurus pecheni*, acompañada de figuras basadas en fotografías en todas sus vistas relevantes. Al final del capítulo se incluyen tablas con las medidas principales de todos los elementos óseos. La realización de este análisis, dentro de un

marco comparativo amplio, permitió poner a prueba la monoespecificidad de la asociación y la revisión sistemática de *Muyelensaurus*.

DESCRIPCIÓN DE LOS RESTOS ASIGNADOS A *MUYELENSAURUS PECHENI*

En este apartado se realizará una descripción del holotipo (MUA-PV-LL-207), los diferentes paratipos y el material referido a *Muyelensaurus pecheni* comparando cada elemento con otros titanosaurios. Asimismo, se comparará entre sí cada uno de los elementos repetidos dentro del paratipo para dilucidar si existen diferencias morfológicas significativas entre estos restos producto de la presencia de más de un taxon en el yacimiento.

Al igual que en el capítulo anterior (ver Cap. II), la terminología anatómica utilizada aquí sigue los términos direccionales tradicionales o "romerianos". Las descripciones de huesos largos se realizaron tomando el eje mayor horizontal, sin considerar las orientaciones de desarrollo ni funcional.

La nomenclatura de las láminas vertebrales sigue a Wilson (1999) con modificaciones de Salgado et al. (2005) y la nomenclatura de las fosas vertebrales sigue a Wilson et al. (2011).

TEGUMENTO

Dientes. Dentro de los premaxilares MAU-PV-LL-59, MAU-PV-LL-60 y MAU-PV-LL-337 se han conservado los dientes de reemplazo erupcionados alojados en sus respectivos alveolos. Estos dientes son considerados de reemplazo, no funcionales, ya que no muestran ninguna faceta de desgaste en las coronas. En el caso de MAU-PV-LL-59 se han preservado todos los dientes de reemplazo menos el del extremo lateral. En MAU-PV-LL-60, solo se conservó el diente más medial, mientras que en MAU-PV-LL-337 se puede observar que se han preservado los dos dientes más laterales y solo uno en el extremo medial, sin embargo, es probable que se hayan preservado todos pero que el diente restante este cubierto por sedimento. En total se han preservado siete dientes. El índice de Esbeltez y el Índice de Compresión no pueden ser calculados debido a que, al estar

los dientes alojados profundamente en el hueso, no se ven sus coronas de manera completa. Los dientes son cilíndricos y en su mayoría subcirculares en sección transversal como en la mayoría de los titanosaurios, aparte de *Malawisaurus* y *Sarmientosaurus* (Nowinski, 1971; Kues et al., 1980; Calvo, 1994; Kellner, 1996; Wilson & Sereno, 1998; García & Cerda, 2010; Martínez et al., 2016). El plano lingual (Figs. V.1B, C y V.2B) es ligeramente cóncavo apicobasalmente, mientras que el plano labial es convexo como en *Rinconsaurus*. Estos planos forman bordes mesiales y distales afilados, como en *Antarctosaurus*, *Alamosaurus*, *Bonitasaura*, *Pitekunsaurus* y *Rinconsaurus* (Huene, 1929; Kues et al., 1980; Apesteguía, 2004; Filippi, 2008). Al igual que en *Rinconsaurus*, estos bordes afilados son paralelos en toda su longitud y no se encuentran en la punta de la corona (Figs. V.1B, C y V.2A).

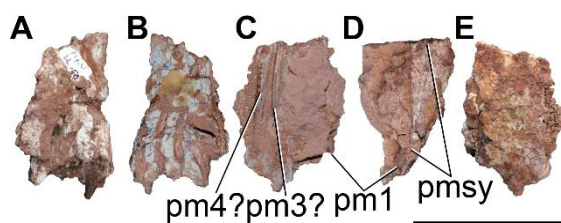


Figura V.1. Premaxilares atribuidos a *Muyelensaurus pecheni*. **A–B**, Premaxilar MAU-PV-LL-60 en vistas **A**, rostral y **B**, lingual. **C–E**, Premaxilar MAU-PV-LL-337 en vistas **C**, lingual; **D**, medial; **E**, rostral. **Abreviaturas:** **pm1–4**, dientes premaxilares; **pmsy**, sínfisis premaxilar. La barra de escala equivale a 5 cm.

ESPLACNOCRÁNEO

Los elementos craneanos hallados en el yacimiento de Loma del Lindero están representados por un neurocráneo, cuadrado derecho y algunos premaxilares muy dañados. Los elementos conservados en el neurocráneo incluyen: el occipital (basioccipital, exoccipitales-opistóticos, supraoccipital), basiesfenoides, paredes laterales de la caja craneana (proóticos), parietales, frontal izquierdo. Además, se han conservado siete dientes (Figs. V.1 y V.2) no funcionales.

Premaxilar. Existen tres piezas identificadas como premaxilares (MAU-PV-LL-59, MAU-PV-LL-60 y MAU-PV-LL-337). Todas ellas se encuentran muy mal preservadas y contienen al menos un diente de reemplazo alojado dentro de su alvéolo. Tanto MAU-PV-LL-59

como MAU-PV-LL-337 son premaxilares izquierdos, mientras que MAU-PV-LL-60 es un premaxilar derecho. Las tres piezas tienen un tamaño pequeño semejante, pero difieren en su coloración. Mientras que MAU-PV-LL-60 y MAU-PV-LL-337 son rojizos con un veteado blanco y dientes también rojizos, MAU-PV-LL-59 es de color blanquecino con dientes de tono gris oscuro. Es difícil saber si esto se deba a diferentes procesos diagenéticos de preservación o a algún otro motivo, como podría ser una mayor exposición a los agentes meteorizantes previo a su recuperación. De los tres premaxilares solo se ha conservado el cuerpo de estos. El cuerpo principal del premaxilar tiene un aspecto robusto, es más alto que ancho y rostralmente convexo como en *Narambuenatitan*. La cara medial es una superficie plana que corresponde a la sínfisis entre ambos premaxilares. En vista medial, el premaxilares alcanza su grosor máximo un centímetro por encima del borde alveolar (Figs. V.1D y V.2B), donde se alojan los dientes de reemplazo, y se vuelve más delgado hacia el dónde estaría el proceso nasal (no preservado). Cada premaxilar tiene cuatro alvéolos, como es típico en los sauropodomorfos (Powell, 1979; Bonaparte, 1986; Britt & Naylor, 1994; Chatterjee & Zheng, 2002, 2005; Upchurch et al., 2004; Wilson, 2005) y en dos de ellos (MAU-PV-LL-59 y MAU-PV-LL-60) se pueden observar preservados los forámenes de nutrición por encima de ellos.

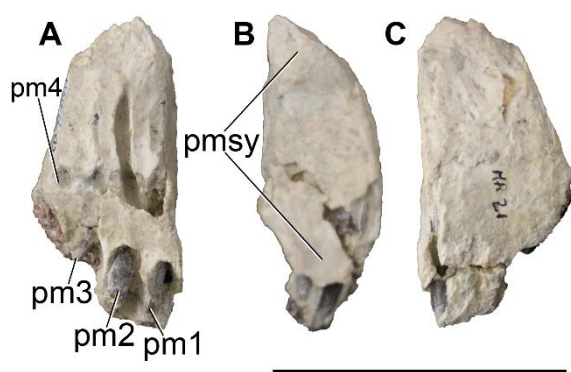


Figura V.2. Premaxilar MAU-PV-LL-60 en vistas **A**, lingual; **B**, medial. **C**, vista rostral. **Abreviaturas:** pm1-4, dientes premaxilares; pmsy, sínfisis premaxilar. La barra de escala equivale a 5 cm.

Cuadrado. Solo se ha preservado un cuadrado derecho (Fig. V.3). El cuadrado MAU-PV-LL-209 está bien conservado y su forma general recuerda a los cuadrados de otros titanosaurios (e. g., *Narambuenatitan*, *Sarmientosaurus*, *Malawisaurus*).

La apófisis dorsal lleva la cabeza condilar, que se articula con la apófisis paroccipital y el escamoso. El cuadrado es corto y fuertemente curvado, con su margen anterior fuertemente convexo y su margen posterior fuertemente cóncavo a diferencia de *Narambuenatitan*, el cual solo en su extremo distal se aprecia una ligera inclinación posteromedial. En vista posterior, el cuerpo principal del cuadrado posee una fosa muy profunda, ubicada en el punto medio dorsorventral del eje, de contorno en forma ovoide, de 3,8 cm de ancho (mediolateralmente) por 5,2 cm de alto (dorsoventral). Esta fosa es semejante a la de la mayoría de los titanosaurios (e. g., *Narambuenatitan*, *Nemegtosaurus*, *Quaesitosaurus*, *Rapetosaurus*, *Sarmientosaurus*), pero aparentemente es más corta dorsoventralmente que en *Malawisaurus* o *Phuwiangosaurus*.

El cuerpo principal del cuadrado en vista lateral se expande rostralmente y su longitud total máxima es de 5,39 cm. Esta porción corresponde al proceso de la articulación pterigoidea, y este proceso tiene forma arqueada y su espesor mediolateral es muy delgado. El proceso pterigoideo se ubica medialmente en el eje del cuadrado. Ventralmente a la fosa, este elemento se proyecta, formando el cóndilo articular, que se encuentra comprimido mediolateralmente, con una superficie articular convexa tanto mediolateralmente como anteroposteriormente.

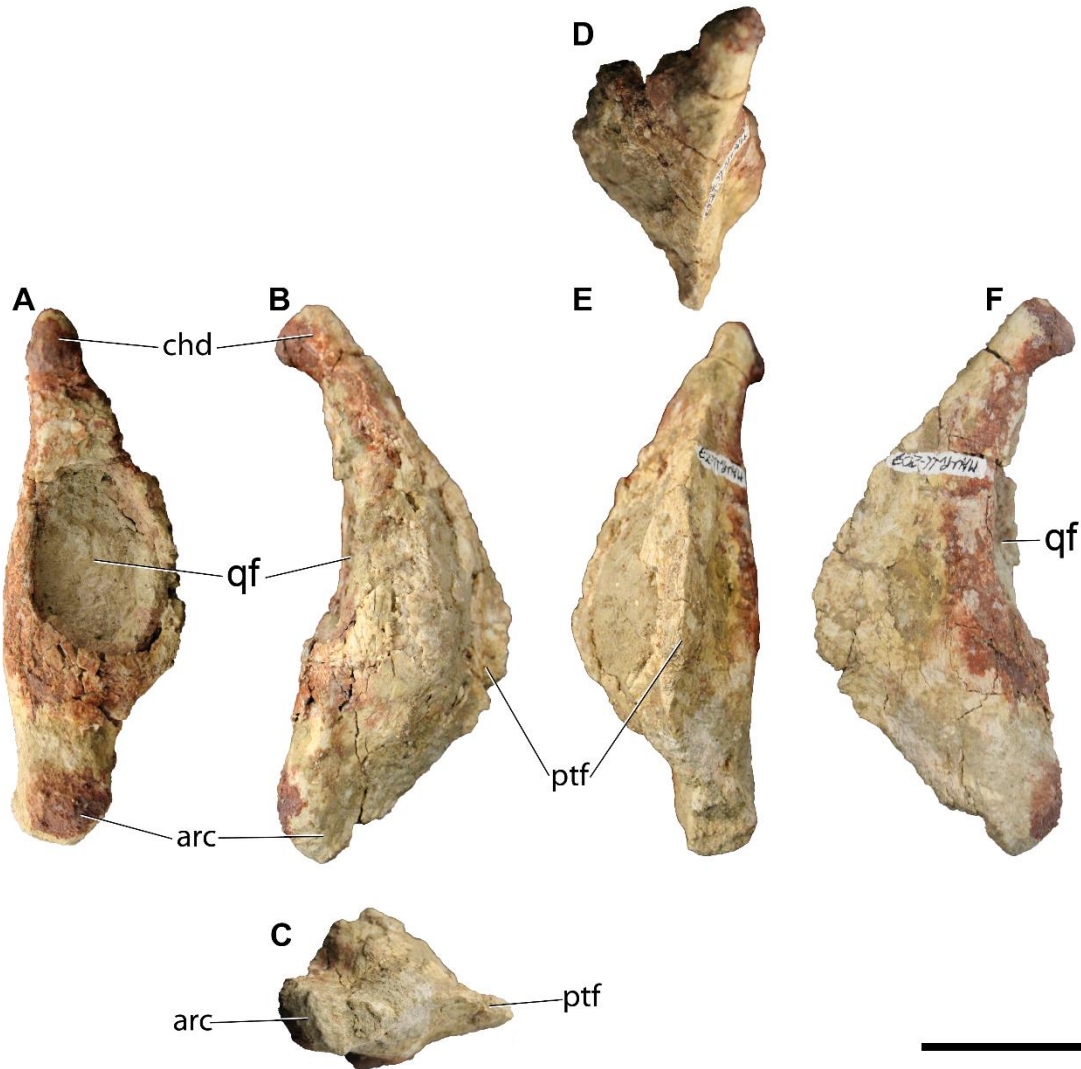


Figura V.3. Cuadrado MAU-PV-LL-209, en vistas **A**, posterior; **B**, lateral; **C**, ventral; **D**, dorsal; **E**, anterior; **F**, medial. **Abreviaturas:** **arc**, condilo articular; **chd**, cabeza condilar **qf**, fosa del cuadrado; **ptf**, faceta pterigoidea. La barra de escala equivale a 5 cm.

NEUROCRÁNEO

Las estructuras craneanas preservados en el espécimen MAU-PV-LL-207 (Fig. V.4) incluyen el complejo proótico-exoccipital-opistótico, y complejo basioccipital-basiesfenoides. También se han podido identificar parcialmente el laterosfenoides, parietal y frontal izquierdo, pero se encuentran muy meteorizados y no se puede reconocer rasgos anatómicos propios de estos huesos. La imposibilidad de reconocer

suturas claras entre los diferentes elementos óseos que lo componen indica un estado ontogenético adulto del ejemplar.

Supraoccipital. el supraoccipital (Figs. V.4A y D) está completamente fusionado con los exoccipitales, formando, como en otros saurópodos, el margen posterodorsal de la caja craneana y el margen dorsal del foramen *magnum*. El foramen *magnum* tienen un contorno subcircular, similar a otros saurópodos (e. g., *Shunosaurus*, *Europasaurus* y *Giraffatitan*). El foramen *magnum* es más alto que ancho al igual que en otros titanosaurios como *Antarctosaurus*, *Saltasaurus*, *Bonatitan*, *Pitekunsaurus*, *Narambuenatitan*, *Rapetosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Vahiny*, sin embargo, en MAU-PV-LL-207 el diámetro dorsoventral de esta estructura es semejante a el diámetro transversal. Distinto de *Saltasaurus* y *Jainosaurus*, en los cuales la altura del supraoccipital es el doble de la altura del foramen *magnum*, en MAU-PV-LL-207 la altura del supraoccipital es prácticamente igual al diámetro dorsoventral de dicha estructura. La protuberancia supraoccipital se encuentra dañada en su extremo más dorsal, pero de todas formas se puede apreciar que es baja y ancha como en *Kaijutitan* difiriendo de titanosaurios como *Bonatitan*, *Narambuenatitan*, *Sarmientosaurus*. El borde dorsal de la protuberancia supraoccipital es ligeramente superior que la altura de los bordes dorsales de los parietales. A diferencia de *Jainosaurus* y *Phuwiangosaurus*, la protuberancia supraoccipital es amplia y poco prominente. El supraoccipital carece de una cresta en la línea media, pero presenta un surco medial presente en titanosaurios como *Quaesitosaurus*, *Saltasaurus*, *Rapetosaurus*, *Bonatitan*.

Complejo proótico-exoccipital-opistótico. El proótico está completamente fusionado con el complejo exoccipital-opistótico. El cóndilo occipital (Fig.V.4A) está dañado, sin embargo, se aprecia que es más ancho que el foramen *magnum*, una condición presente en *Turiasaurus*, *Shunosaurus* y *Nemegtosaurus*. Por el contrario, en titanosaurios como *Bonatitan*, *Pitekunsaurus* y *Antarctosaurus*, el ancho del cóndilo occipital es semejante al ancho del foramen *magnum*. Al igual que en *Bonatitan*, *Pitekunsaurus* y *Antarctosaurus* el alto del cóndilo occipital es el mismo que el alto del foramen *magnum*.

Sólo se ha conservado la apófisis paraoccipital derecha, incompleta distalmente; es grácil, delgada y curvada lateroventralmente.

En vista lateral (Fig. V.4C y F), anteriormente a la salida del par de nervios craneano XII, se desarrolla la *crista interfenestralis*. La misma desciende del proceso paraoccipital hacia los procesos basipterigoides, desapareciendo progresivamente. En muchos titanosaurios (Powell, 2003; Martinelli & Forasiepi, 2004; Paulina Carabajal & Salgado, 2007; García et al., 2008), esta cresta separa el foramen metótico de la ventana (o fenestra) oval. El foramen metótico corresponde a la salida de los nervios craneanos IX, X, XI y la vena yugular (Chatterjee & Zheng, 2002; 2005). Típicamente en titanosaurios, el foramen metótico es grande y elíptico, pero en el caso de MAU-PV-LL-207 es pequeño y de contorno irregular, diferencia que se interpreta como producto de la mala preservación y no de una diferencia anatómica. Por otro lado, la ventana oval suele ser elíptica y tiene la mitad del tamaño del foramen metótico. En MAU-PV-LL-207, no se ha podido identificar claramente la ventana oval en el lado derecho y en el lado izquierdo se presume que está fusionada al foramen metótico sin saber con claridad si se debe a cuestiones propias del taxón, como sucede en *Saltasaurus* (Powell, 2003), o a razones de preservación.

Al igual que la *crista interfenestralis*, desde los procesos paraoccipitales desciende otra lámina de hueso más grueso y anterior a la región de la ventana oval + foramen metótico. Esta lámina es reconocida como la *crista proótica* (Figs. V.4A, B y F) y se extiende hasta casi el extremo más ventral de los procesos basipterigoideos sin sufrir ningún estrechamiento. En muchos titanosaurios (e. g., *Antarctosaurus*, *Bonatitan*, *Pitekunsaurus*, *Narambuenatitan*), es sobre esta lámina donde se suele hallar el foramen correspondiente al nervio craneano VII, sin embargo, en MAU-PV-LL-207 parece no haberse preservado.

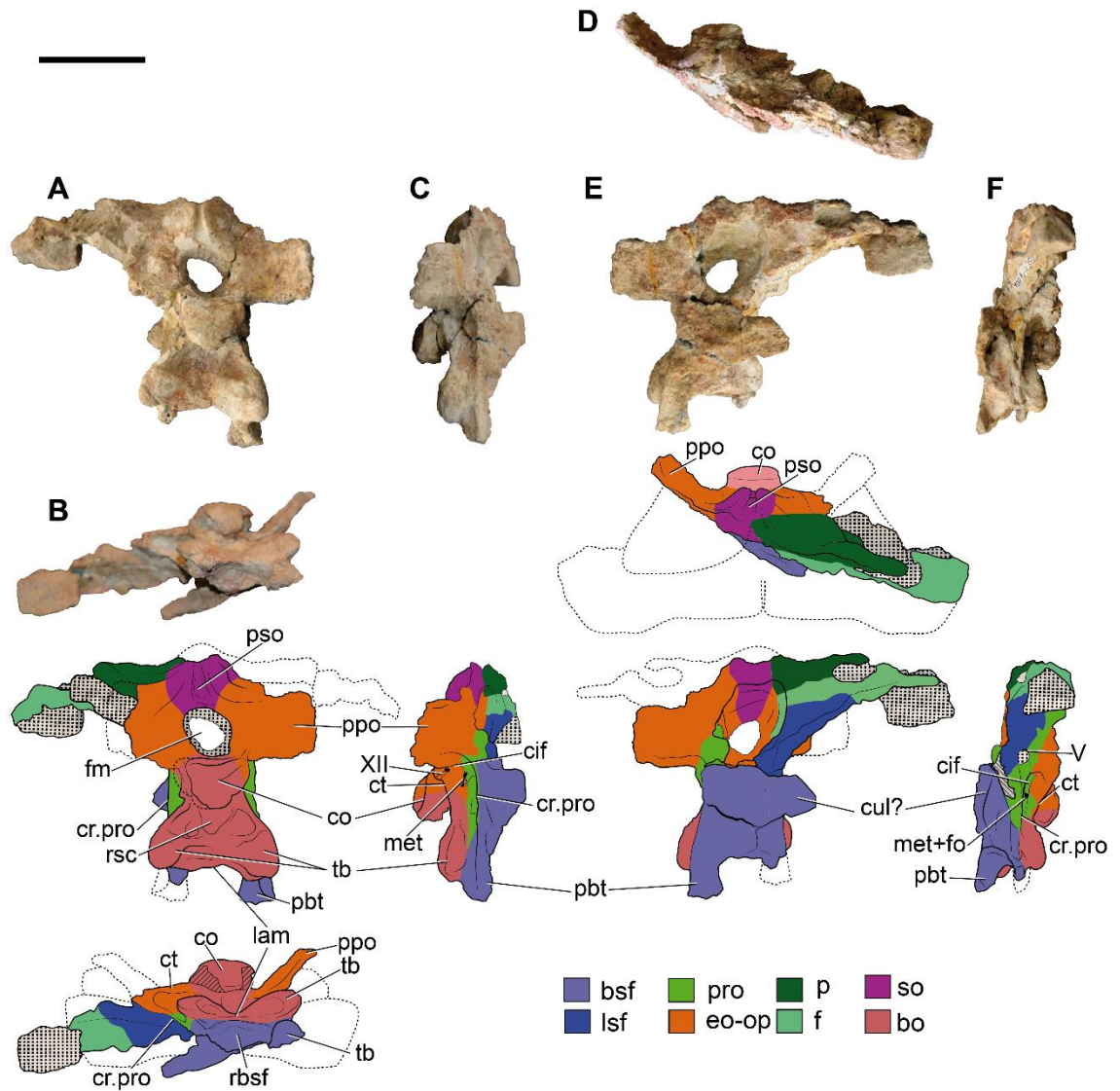


Figura V.4. Caja craneana MAU-PV-LL-425 (holotipo) del saurópodo titanosaurio *Muyelsaurus pecheni*, en vistas **A**, posterior; **B**, ventral; **C**, lateral derecha; **D**, dorsal; **E**, anterior y **F**, lateral izquierda. **Abreviaturas:** bo, basioccipital; bsf, basiesfenoides; cif, crista interfenestralis; cn, cresta nugal; co, cóndilo occipital; cr.pro, crista proótica; ct, crista tuberalis; cul, proceso cultriforme; eo, exoccipital; f, frontal; fm, foramen magno; fo, fenestra ovalis; lsf, lateroesfenoides; met, foramen metótico (salida nervios craneanos IX–XI); op, opistótico; p, parietal; pbt, proceso basipterigoideo; ppo, protuberancia supraoccipital; ppo, proceso paraoccipital; rbsf, receso basiesfenoidal; so, supraoccipital; tb, tubérculo basal; I–XII, forámenes para la salida de los respectivos nervios craneanos. La barra de escala equivale a 5 cm.

La mala conservación en el sector entre el proótico y el laterosfenoides dificulta la localización del orificio de salida del nervio V. Sin embargo, en el lateral izquierdo del neurocráneo entre el laterosfenoides y el proótico, por delante de la *crista proótica* (Fig.

V.4F), existe un resto de matriz sedimentaria delimitado rostralmente por una lámina de hueso. Este hueco relleno de matriz se interpreta como la posible fenestra obturada, por el cual saldría el nervio craneano V. La cresta que delimita anteriormente el hueco relleno de matriz se reconoce como *crista antótica*.

Complejo basioccipital-basiesfenoides. Este complejo forma el piso de la caja craneana (Fig. V.4A-B) y está compuesto por el cóndilo occipital, las tuberosidades basales y los procesos basipterigoideos. A la misma altura que el cóndilo occipital, pero en la cara rostral, existe una estructura laminar puntiaguda fuertemente volcada hacia la izquierda que por su ubicación y estrecha vinculación con los procesos basipterigoideos se interpreta como un posible proceso cultriforme, aunque no se descarta que sea otra estructura. El cóndilo occipital es subcircular, y tiene una muesca prominente en su cara dorsal, a la altura del borde ventral del foramen *magnum*, lo que le confiere una apariencia de riñón (Fig. V.4A). Si el supraoccipital está orientado verticalmente y si el foramen *magnum* está ubicado en el mismo plano, el cóndilo occipital se inclina posteroventralmente, como en la mayoría de los saurópodos (Salgado & Calvo, 1997). El ángulo entre el cóndilo occipital y dicho plano es de aproximadamente 125°. También en esta orientación, los procesos basipterigoideos se proyectan ventralmente, al igual que en *Pitekunsurus* y *Sarmientosaurus*, pero diferente a *Antarctosaurus*, *Bonatitan* y *Narambuenatitan*, en los cuales se proyectan rostroventralmente. Al igual que en *Pitekunsaurus*, la porción proximal de los procesos basipterigoideos presenta una forma subcircular en sección transversal. Asimismo, los procesos basipterigoideos están ampliamente separados y proyectados paralelamente entre ellos. Las tuberosidades basales en MAU-PV-LL-207 son ligeramente más grandes dorsoventralmente que mediolateralmente, y se diferencian claramente de los procesos basipterigoideos. La porción más proximal de las tuberosidades basales es más angosta que el ancho lateromedial del cóndilo occipital. Esta condición no se ha visto en otros titanosaurios y al igual que lo propuesto por Calvo et al., (2007), aquí se piensa que podría ser una característica autapomórfica de *Muyelensaurus*. Ventralmente están unidas por una lámina delgada y cóncava, como en *Sarmientosaurus*, *Pitekunsaurus* y

Narambuenatitan. Originalmente Calvo et al., (2007) propusieron la presencia de esta lámina como una autapomorfía de *Muyelensaurus*. Al estar presente en otros titanosaurios quizás debería ser descartada como tal. La superficie posterior de las tuberosidades basales es ligeramente cóncava, como en *Giraffatitan*, *Phuwiangosaurus*, *Malawisaurus*, *Tapuiasaurus*, *Pitekunsaurus*, *Antarctosaurus*, *Bonatitan* y *Narambuenatitan*, y diferente de *Camarasaurus* y diplodocoides, donde esta superficie es convexa. Como en *Narambuenatitan*, *Pitekunsaurus*, *Nemegtosaurus* y *Saltasaurus*, las tuberosidades basales presentan forma laminar, siendo su profundidad anteroposterior casi el 20% de su altura dorsoventral, a diferencia de *Brachiosaurus*, *Rapetosaurus* y *Lirainosaurus*, en los cuales la profundidad anteroposterior de las tuberosidades basales es casi la mitad de la altura dorsoventral. El ancho transversal de las tuberosidades basales de MAU-PV-LL-207 representa aproximadamente lo mismo que el diámetro del cóndilo occipital, como en *Pitekunsaurus*, aunque en este último son más prominentes y se proyectan lateralmente al igual que en *Narambuenatitan* y *Saltasaurus*. El ancho de ambas tuberosidades basales (Fig. V.4A) es ligeramente mayor al doble del ancho del foramen *magnum*, como en los titanosauriformes basales *Giraffatitan*, *Phuwiangosaurus*, y muchos titanosaurios como *Pitekunsaurus*, *Narambuenatitan*, *Bonatitan*, *Antarctosaurus*, *Sarmientosaurus*, *Saltasaurus* y *Malawisaurus*. En MAU-PV-LL-207, se puede observar que las tuberosidades basales forman un ángulo recto (90°) entre sí. Esta condición no se ha visto en otros titanosaurios. En la mayoría de los titanosaurios que preservan este tipo de restos craneanos (e. g., *Pitekunsaurus*, *Antarctosaurus*, *Rapetosaurus*, *Sarmientosaurus*, *Tapuiasaurus*) el ángulo que se forma entre las tuberosidades basales es de 70°, por lo cual un ángulo de 90° podría ser considerada como una autapomorfía propia de MAU-PV-LL-207. Calvo et al., (2007) consideraron como una autapomorfía de *Muyelensaurus* la divergencia de 70° grados entre las tuberosidades basales. Aunque el ángulo de divergencia entre las tuberosidades basales sea ligeramente mayor, aún se conserva la condición autapomórfica de esta característica en *Muyelensaurus*. La razón entre la altura dorsoventral del cóndilo occipital dividida por la altura dorsoventral del cóndilo occipital más la altura dorsoventral de las tuberosidades basales (Mannion et al., 2013,

carácter 7) es 0,44, como en *Narambuenatitan* y *Pitekunsaurus*, mientras que en *Malawisaurus* es igual a 0,6. Entre las tuberosidades basales y debajo del cóndilo occipital, existe una depresión basiesfenoidal, similar a la presente en *Narambuenatitan*, *Antarctosaurus*, el espécimen MML-194 (García y Carabajal, 2008), la cual se interpreta como el receso sub-condilar. El foramen de la arteria carótida interna no se ha localizado probablemente debido a la pobre preservación del material óseo.

VÉRTEBRAS

Vértebras cervicales. La serie de vértebras cervicales asignada a *Muyelensaurus pecheni* está compuesta por catorce vértebras cervicales aisladas (MAU-PV-LL-65, 66, 121, 122, 204, 230, 232, 229, 279, 391, 392, 420, 422, 428), de las cuales cuatro se encuentran perdidas al momento de esta contribución (MAU-PV-LL-121, 229, 420, 422) y una fue re-etiquetada posteriormente a la publicación del taxón como MAU-PV-LL-413. Los criterios utilizados para determinar la posición de cada elemento cervical fueron los mismos utilizados con el taxón *Rinconsaurus*.

En función de los mismos atributos señalados para las vértebras cervicales de *Rinconsaurus*, se reconocen a MAU-PV-LL-65, 232, 391, 392 y 428 como vértebras cervicales medias (Fig. V.5). Por otro lado, MAU-PV-LL-66, MAU-PV-LL-122, MAU-PV-LL-230, MAU-PV-LL-279 y MAU-PV-LL-413 son reconocidas como vértebras cervicales posteriores (Fig. V.6).

Vértebras cervicales medias—Cuando se comparan las cervicales medias anteriores con la serie cervical completa de *Futalognkosaurus*, se puede sugerir que estas vértebras se encuentran entre la 5ª y 9ª posición en la serie vertebral cervical. El espécimen MAU-PV-LL-65 se encuentra en un excelente estado de preservación, mientras que las restantes vértebras cervicales medias se encuentran muy dañadas, conservando principalmente sus centros. Por lo tanto, y teniendo en cuenta que no se encuentran mayores diferencias entre las regiones preservadas de estos elementos, la descripción esta principalmente basada en MAU-PV-LL-65.

Los centros son opistocélicos, largos anteroposteriormente y dorsoventralmente bajos, con un IE que varía desde 6 hasta 4 (ver Tabla 5.1). El IE de las vértebras cervicales medias de la gran mayoría de los titanosaurios (e. g., *Malawisaurus*, *Trigonosaurus*, *Futalognkosaurus*) suele ser 4 o superior a excepción de titanosaurios muy derivados, como *Saltasaurus*, en los cuales el IE de las vértebras cervicales medias es 3. La superficie ventral de los centros es plana en la porción más posterior y fuertemente cóncava tanto anteroposteriormente como transversalmente, como en *Overosaurus*. Sus superficies laterales carecen de pleurocelos. La falta de pleurocelos en las vértebras cervicales anterior y media es una morfología ampliamente distribuida dentro de los titanosaurios, a excepción de unos pocos taxones (e. g., *Saltasaurus*).

Al igual que en *Rinconsaurus*, las parapófisis se desvían ventralmente, formando un ángulo de aproximadamente 45° con respecto al centro. La parapófisis es alargada anteroposteriormente y presenta una forma rectangular en vista ventral a diferencia de lo que sucede con la parapófisis de *Rinconsaurus* (Figs. V.5D y G). Las parapófisis son semejantes a las parapófisis de lognkosaurios como *Patagotitan* y *Puertasaurus*. El margen anterior de la parapófisis se interpreta como el ACPL, que es robusta y orientada posteriormente, desde el borde del cóndilo. El margen posterior de las parapófisis es laminar y se extiende posteriormente a lo largo del centro vertebral y, al igual que en *Rinconsaurus* se interpreta como una PCPL. En la mayoría de los titanosaurios, esta lámina es continua a lo largo del centro y llega a la cara articular posterior (e. g., *Uberabatitan*, *Patagotitan*, *Futalognkosaurus*, *Mendozasaurus*, *Trigonosaurus*, *Aeolosaurus*).

La diapófisis y la parapófisis están fusionadas con las costillas cervicales, las cuales tienen procesos anteriores bien desarrollados, que son triangulares en vista dorsal y semilunares en sección transversal semejantes a las costillas cervicales vistas en *Overosaurus*. Los procesos posteriores, aunque se conservan solo en su extremo proximal, son largos y en forma de cinta. Estas costillas cervicales se ubican ventralmente a una distancia ligeramente inferior a la altura del centro. El tubérculo es notablemente delgado anteroposteriormente en comparación con el capítulo, pero se ensancha progresivamente en su porción más dorsal, adquiriendo así un aspecto

trapezoidal en vista lateral. La ACDL no se puede ver con claridad debido a la presencia de las costillas cervicales fusionadas.

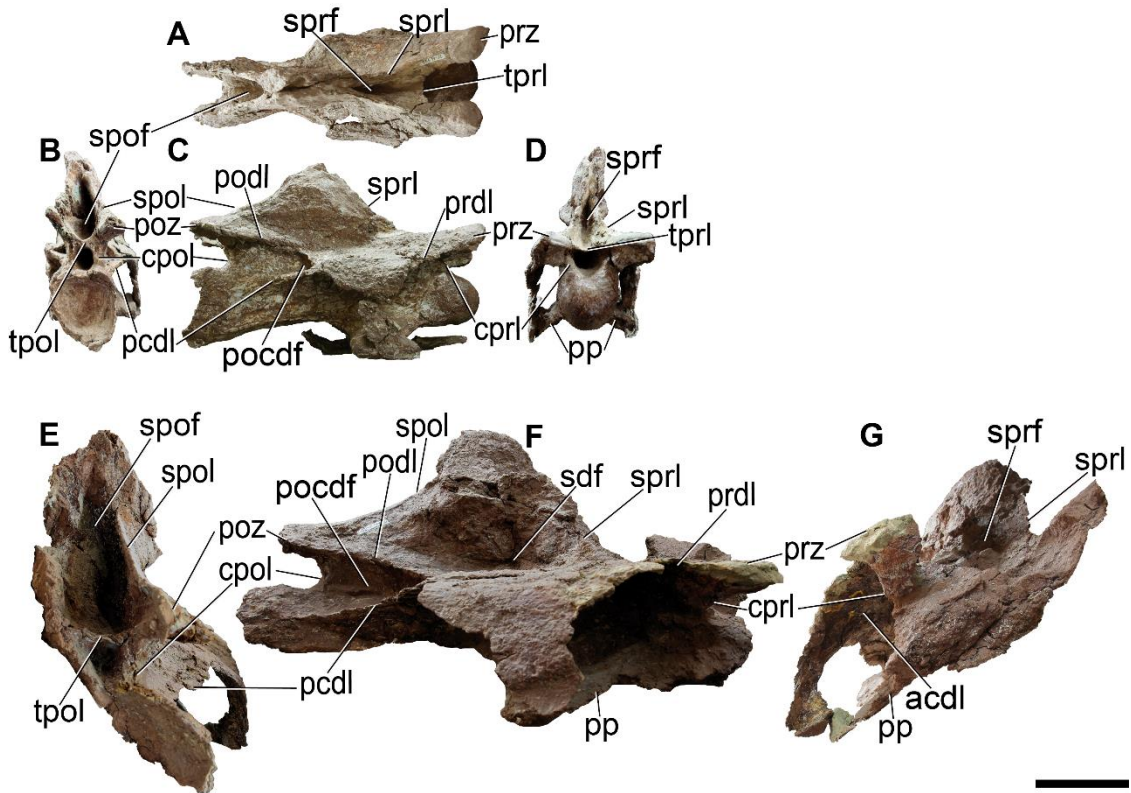


Figura V.5. Vértabras cervicales medias. A–D, MAU-PV-LL-65 en vistas A, dorsal; B, posterior; C, lateral derecha; y D, anterior. E–G, MAU-PV-LL-232 en vistas E, posterior; F, lateral derecha; y G, anterior. **Abreviaturas:** acdl, lámina centrodiapofisiaria anterior; acprl, lámina centroprezigapofisiaria anterior; cdf, fosa centrodiapofisiaria; cpo, fosa centropostzigapofisiaria; cpol, lámina centropostzigapofisiaria; cpri, lámina centroprezigapofisiaria; sprl, espinoprezigapofisiaria; pcdl, lámina centrodiapofisiaria posterior; pcprl, lámina centroprezigapofisiaria posterior; pl, pleurocele; pocdf, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; podl, lámina postzigodiapofisiaria; poz, postzigapófisis; pp, parapófisis; prcdf, fosa centrodiapofisiaria prezigapofisiaria; prdl, lámina prezigodiapofisiaria; prz, prezigapófisis; sdf, fosa espinodiapofisiaria; spol, lámina espinopostzigapofisiaria; spof, fosa espinopostzigapofisiaria; sprf, fosa espinoprezigapofisiaria; sprf, fosa espinoprezigapofisiaria; tpol, lámina intrapostzigapofisiaria; tpri, lámina intraprezigapofisiaria. La barra de escala equivale a 10 cm.

Al igual que en algunos titanosaurios (e. g., *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Rapetosaurus* e *Isisaurus*), las prezigapófisis no sobrepasan la cara articular anterior del centro. Asimismo, las prezigapófisis están inclinadas 14° con respecto al centro vertebral y se ubican ligeramente por encima de las diapófisis, provocando que la delgada PRDL

esté inclinada posteroventralmente (Figs. V.5C y F). Existe una TPRL delgada que une ambas prezigapófisis entre sí. Las facetas articulares de las prezigapófisis son plana y casi horizontales. Ventrolateralmente a éstas, se encuentra un proceso anterior que une a la CPRL y la PRDL. La CPRL es una lámina gruesa y sin divisiones y junto a la TPRL rodean al orificio del canal neural. Las postzigapófisis son planas y ligeramente inclinadas dorsolateralmente formando un ángulo de aproximadamente 20°. Por debajo de la superficie articular de la postzigapófisis se encuentran presentes unas CPOL sin dividir y gruesas (Fig. V.5B y F), que junto a una TPOL robusta, delimitan el orificio del canal neural. Esta condición es característica de los somfospóndilos derivados (e. g., *Ligabuesaurus*, *Dreadnoughtus*, *Isisaurus*, *Trigonosaurus*). En vista lateral, la PODL se extiende desde el borde lateral de la superficie articular de las postzigapófisis, hasta el borde posterior de las diapófisis. El PODL y el PCDL delimitan una POCDF bien profunda que se vuelve más somera posteriormente (Fig. V.5C y F).

La espina neural es dos veces más larga anteroposteriormente que alta y cuatro veces más larga que ancha. Las SPRL están bien desarrolladas y corren dorsomedialmente desde el borde posteromedial de las prezigapófisis hasta unirse en el extremo más dorsal de la espina. La SPRF resultante es una sola cavidad flanqueada por ambas SPRL lateralmente y la TPRL ventralmente. No hay presencia de PRSL (Fig. V.5A, D y G). En vista lateral, la espina neural presenta una excavación somera por encima de la diapófisis y la PODL, lo cual provoca que la parte más dorsal de que la espina parezca ensanchada lateralmente. Por encima de las postzigapófisis hay evidencia de una SPOL gruesa y recta que se desarrolla hacia el punto más alto de la espina neural. Por encima de la TPOL, ambas SPOL delimitan una SPOF con forma de gota, la cual es cuatro veces más alta que ancha.

Vértebras cervicales posteriores—La región cervical posterior está representada por cinco elementos aislados, MAU-PV-LL-66, MAU-PV-LL-279, MAU-PV-LL-413 MAU-PV-LL-122 (Fig. V.6D–F), MAU-PV-LL-413 (o MAU-PV-LL-204; Fig. V.6G–J) y MAU-PV-CRS-230 (Fig. V.6A–C). MAU-PV-LL-66, esta únicamente representado por un centro vertebral dorsoventralmente compactado pero que aún conserva articulada la costilla cervical

izquierda. En cambio, MAU-PV-LL-279, es una vértebra cervical relativamente completa, cuyos centro y arco neural se encuentran muy dañados. La vértebra MAU-PV-LL-122 es una vértebra prácticamente completa y en buen estado de conservación excepto por su lateral derecho, el cual aún está contenido en su protección de yeso. MAU-PV-LL-413 (o MAU-PV-LL-204) es prácticamente igual en morfología a MAU-PV-LL-122, pero está peor preservada. Por otro lado, MAU-PV-CRS-230 está representado únicamente por un arco neural muy bien conservado. Las comparaciones con *Futalognkosaurus* y *Overosaurus* sugieren que estas vértebras estaban ubicadas entre la novena y decimotercera posición de la serie. Las principales diferencias entre MAU-PV-LL-122 y MAU-PV-LL-413 con MAU-PV-LL-230 son la orientación de la diapófisis, y la distancia entre prezigapófisis y postzigapófisis. En MAU-PV-LL-122 y MAU-PV-LL-413 la diapófisis esta inclinada ventralmente, mientras que en MAU-PV-LL-230 es horizontal y lateralmente extendida. Con respecto a la distancia entre prezigapófisis y postzigapófisis, en MAU-PV-LL-122 y MAU-PV-LL-413 es relativamente mayor que en MAU-PV-LL-230. Estas diferencias se deben a un cambio serial visto en otros titanosaurios (e. g., *Overosaurus*, espécimen MAU-PV-AU-01, *Futalognkosaurus*). Teniendo en cuenta que no se observan mayores diferencias, además de las mencionadas y relacionadas con un cambio serial, la descripción se basa en MAU-PV-LL-122, el cual muestra mayor cantidad de atributos anatómicos.

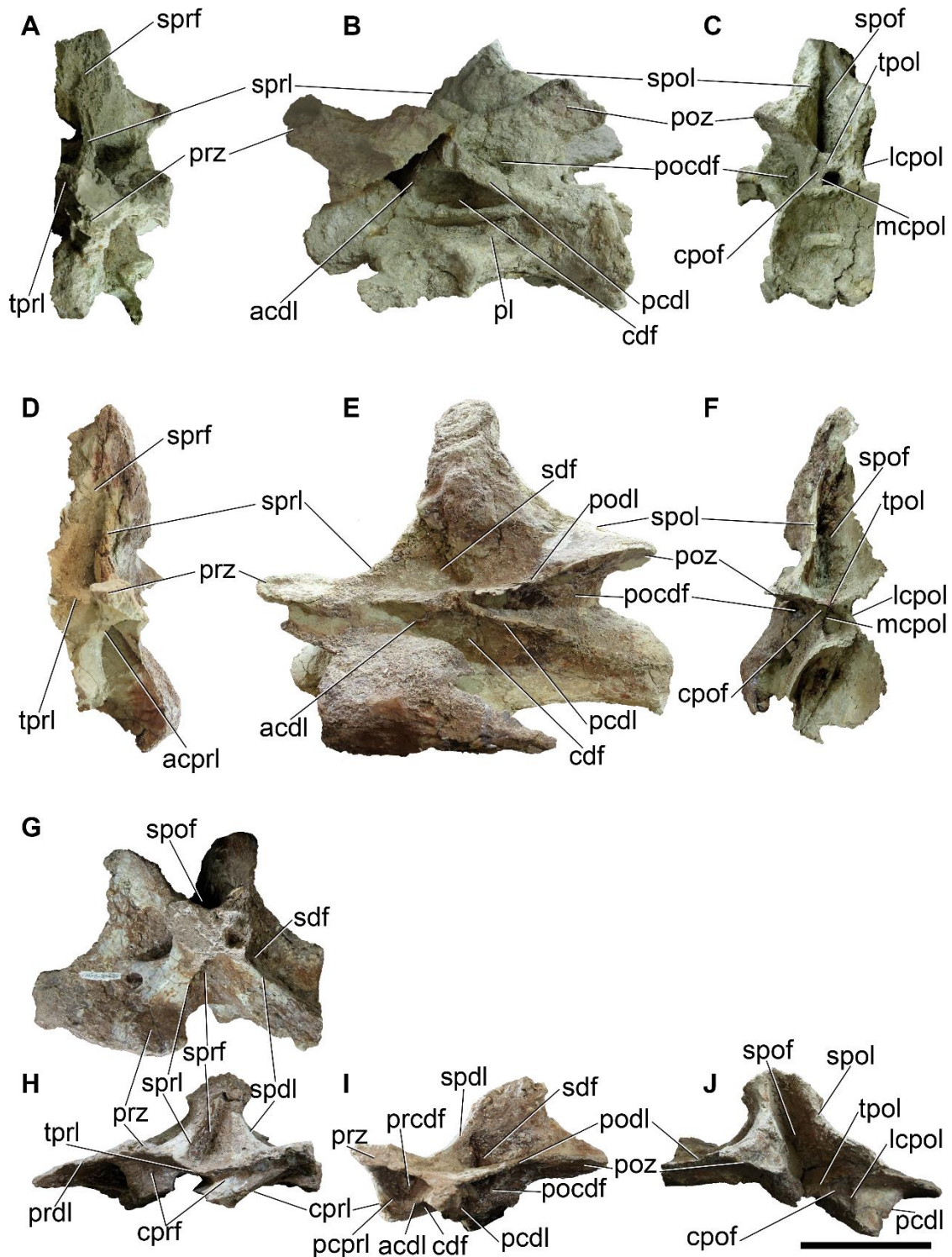


Figura V.6. Vértebras cervicales posteriores. **A–C**, MAU-PV-LL-413 en vistas **A**, anterior; **B**, lateral; y **C**, posterior. **D–F**, MAU-PV-LL-122 en vistas **D**, anterior; **E**, lateral; y **F**, posterior. **G–J**, MAU-PV-LL-230 en vistas **G**, dorsal; **H**, anterior; **I**, lateral; y **J**, posterior. **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisiaria anterior; **acppl**, lámina centroprezigapofisiaria anterior; **cdf**, fosa centrodiapofisiaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **cppl**, lámina centroprezigapofisiaria; **sprl**, lámina espinoprezigapofisial; **pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior;

pcprl, lámina centroprezigapofisiaria posterior; **pl**, pleurocelo; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **poz**, postzigapófisis; **prcdf**, fosa centrodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prdl**, lámina prezigodiapofisiaria; **prz**, prezigapófisis; **sdf**, fosa espinodiapofisiaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisiaria; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisiaria; **tpol**, lámina intrapostzigapofisiaria; **tprl**, lámina intraprezigapofisiaria. La barra de escala equivale a 10 cm.

El centro de MAU-PV-LL-122 es anteroposteriormente más cortos que el centro de vértebras más anteriores como MAU-PV-CRS-65, con valores de EI que varían entre 3,5 y 2 (Tabla 5.1). Otros titanosaurios como *Alamosaurus*, *Bonitasaura* y *Overosaurus* tienen un IE de alrededor de 3 en las vértebras cervicales posteriores al igual que estas vértebras (MAU-PV-LL-122). Las superficies ventrales del centro no se pueden ver con claridad debido a la protección de yeso, pero parecen cóncavas a ligeramente planas. MAU-PV-LL-122 no tiene pleurocelos, al igual que en las vértebras cervicales 10, 11 y 12 de *Overosaurus* (Fig. V.6E).

Debido a la preservación y la falta de preparación del espécimen, las parapófisis no se ven claramente en MAU-PV-LL-122 (Fig. V.6E). El arco neural de MAU-PV-LL-122 es dos veces y media más alto que la superficie articular posterior del centro, mientras que en vértebras más anteriores (MAU-PV-LL-65 y MAU-PV-LL-232), el arco neural es apenas una vez y media más alto que la superficie articular posterior del centro.

Las prezigapófisis de MAU-PV-LL-122 superan ligeramente la superficie articular anterior del centro, como en MAU-PV-LL-232. Las superficies articulares de las prezigapófisis, aunque dañadas, son claramente planas. A diferencia de MAU-PV-LL-232, éstas no son horizontales, pero tampoco están tan inclinadas como en MAU-PV-LL-65. La inclinación de las prezigapófisis no supera los 5°. MAU-PV-LL-122 tiene una sola CPRL, como en la mayoría de los saurópodos (Fig. V.6F), la cual está unida a la PRDL a través de un proceso ventrolateral de la prezigapófisis de la misma manera que se describió para MAU-PV-LL-65.

La única postzigapófisis conservada de MAU-PV-LL-122 es la izquierda. Esta no difiere de las postzigapófisis vista en vértebras cervicales más anteriores. En cuanto a las láminas asociadas a las postzigapófisis, las que destacan son las CPOL. Estas CPOL, a diferencia de las CPOL que se encuentran en las vértebras cervicales medias, se dividen

en una CPOL lateral vertical y una CPOL media inclinada dorsomedialmente hacia la línea media (Fig. V.6C y F). Estas derivaciones de los CPOL, junto con la TPOL, forman una CPOF debajo de cada postzigapófisis. La TPOL está inclinada ventromedialmente y forman un tabique entre las CPOF, que se identifica como s.TPOL. Ambas CPOL y la TPOL tienen un desarrollo similar, lo que le da a las CPOF una apariencia triangular como se ve en *Rinconsaurus*.

Las dos láminas que unen las diapófisis con las zigapófisis (PRDL y PODL) están bien desarrolladas. Tanto la PRDL como la PODL corren ligeramente horizontal, pero posteriormente la PODL se curva dorsalmente hasta llegar a la postzigapófisis. Este sistema de láminas delimita unas fosas profundas. La fosa más posterior, considerada como POCDF, está delimitada dorsalmente por la PODL y ventralmente por la PCDL. La POCDF tiene una forma triangular y no es muy profunda (Figs. V.6B–C y E–F). La fosa más ventral por debajo de la tabla cigapofisiaria se interpreta como la CDF. Esta fosa, delimitada anteriormente por el ACDL y posteriormente por el PCDL, se extiende hacia la superficie articular posterior. La diapófisis y parapófisis están fusionadas con las costillas cervicales. El tubérculo es notablemente robusto anteroposteriormente. La ACDL y la PRCDF no se pueden ver debido a la presencia de matriz sedimentaria en el espacio comprendido entre las costillas cervicales fusionadas y el centro vertebral.

La espina neural es dos veces más alta que larga anteroposteriormente e igual de alta que ancha (Tabla 5.1). Comparada con las vértebras cervicales medias, la espina neural de MAU-PV-LL-122 es más vertical. Las SPRL en MAU-PV-LL-122 son casi verticales con una inclinación de 75°. Producto del ensanchamiento lateral de la espina neural, las SPRL de MAU-PV-LL-122 se han dispuesto paralelas entre sí, difiriendo de las SPRL de MAU-PV-LL-232, las cuales son convergentes dorsalmente. En vista lateral, la SPRL delimita anterodorsalmente una SDF profunda. Ventralmente esta SDF está delimitada por la diapófisis y la PODL y posterodorsalmente por la SPOL. Asimismo, en vista anterior, las SPRL delimitan lateralmente una SPRF, mientras que la TPRL la enmarca ventralmente. En vista posterior, las SPOL y la TPOL delimitan una profunda SPOF, la cual es dos veces más alta que ancha.

Vértebras dorsales. El conjunto de vértebras dorsales halladas en Loma del Lindero está representado por diez vértebras aisladas con un grado de conservación que varía desde muy bueno a muy dañado, pero todas están completas. Estas vértebras dorsales presentan repetición de elementos y una gran variedad de formas.

En función de la complejidad de láminas en los arcos neurales, morfología de los centros vertebrales y las proporciones de los centros vertebrales de cada vértebra dorsal, se organizaron estas vértebras dorsales en cuatro morfotipos diferentes de vértebras dorsales. A su vez, en algunos morfotipo se pudo observar características que daban cuenta de una relación serial (anteriores, medias y posteriores) entre los elementos dentro de un morfotipo. A continuación, se describen en detalle los cuatro morfotipos dorsales (MD) en los cuales se organizaron todas las vértebras dorsales.

Morfotipo Dorsal 1 (MD1). Para este morfotipo se reconoce solo una vértebra dorsal posterior relativamente completa (MAU-PV-LL-136) para este morfotipo. Este morfotipo se diferencia de los otros morfotipos por la presencia de centro con margen dorsal del pleurocelo ubicado al nivel del margen dorsal del centro, centro con superficie ventral convexa transversalmente, espina neural con lámina PRSL rugosa y ancha ubicada en la parte más dorsal de la espina neural, espina neural con márgenes laterales subparalelos, lámina PCDL con una punta ventral no expandida, procesos transversos dirigidos dorsolateralmente, extremo distal del proceso transversal se destaca del margen dorsal, y procesos transversos ubicados verticalmente por encima de la parapófisis.

El elemento MAU-PV-LL-136 (Fig. V.7A–D) conserva solo la diapófisis izquierda y tiene dañadas ambas parapófisis y prezigapófisis. El centro opistocélico es dos veces más alto que largo anteroposteriormente y dos veces más ancho transversalmente que largo anteroposteriormente. La superficie ventral del centro es transversalmente convexa. Los pleurocelos son fuertemente subcirculares con los márgenes redondeados (Fig. V.7B y D) a diferencia de los pleurocelos en las vértebras de los otros morfotipos, los cuales

tienen una forma más ovoide. No se observa ninguna sutura que marque el límite entre el centro y el arco neural.

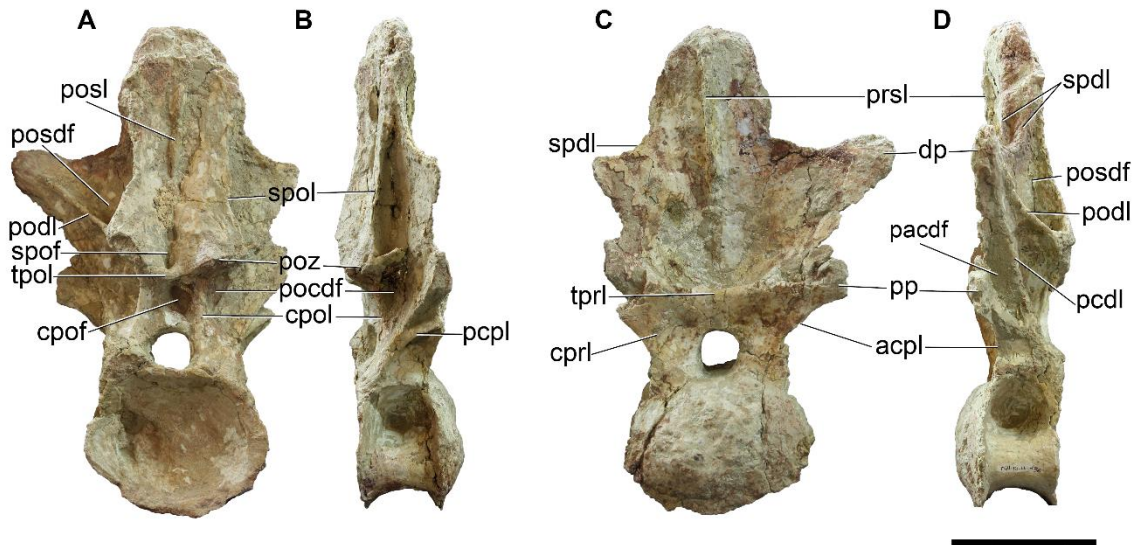


Figura V.7. Vértabras dorsales posteriores del morfotipo MD1. A–D, MAU-PV-LL-136 en vistas A, posterior; B, lateral derecha; C, anterior; y D, lateral izquierda. **Abreviaturas:** acpl, lámina centroparapofisiaria anterior; a.pcdl, lámina centrodiapofisiaria posterior accesoria; cpaf, fosa centroparapofisiaria; cpof, fosa centropostzigapofisiaria; cpol, lámina centropostzigapofisiaria; cprf, fosa centroprezigapofisiaria; cprl, lámina centroprezigapofisiaria; nc, canal neural; ns, espina neural; pacdf, fosa centrodiapofisiaria parapofisiaria; pcdl, lámina centrodiapofisiaria posterior; pcpl, lámina centroparapofisiaria posterior; pl, pleurocelo; pocdf, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; podl, lámina postzigodiapofisiaria; posdf, fosa espinodiapofisiaria poscigoapofisiaria; posl, lámina postspinal; poz, postzigapófisis; prsl, lámina preespinal; spdl, lámina espinodiapofisiaria; spof, fosa espinopostzigapofisiaria; spol, lámina espinopostzigapofisiaria; sprf, fosa espinoprezigapofisial; tpol, lámina intrapostzigapofisiaria; tpri, lámina intraprezigapofisiaria; v.tpol, lámina intrapostzigapofisial ventral. La barra de escala equivale a 10 cm.

Anteriormente, el arco neural está enmarcado por las CPRLs, las cuales son tan altas como el centro y constituyen el límite lateral de una CPRF amplia y poco profunda que encierra el canal neural. A su vez, hay dos pequeñas excavaciones por encima del orificio del canal neural que por su poca profundidad y límites difusos no se consideran fosas (Fig. V.7C). La TPRL en MAU-PV-LL-136, es recta y robusta. Las prezigapófisis están dañadas, sin embargo, se puede apreciar que en MAU-PV-LL-136 las prezigapófisis están alejadas entre sí y la inclinación entre las mismas es de 105° (Fig. V.7C). Por el contrario, las postzigapófisis están bien conservadas y se observa que las mismas se encuentran muy próximas entre sí, con una inclinación entre ellas de 147° , como en *Saltasaurus* (Fig. V.7A). La TPOL en MAU-PV-LL-136 es corta y recta sin ninguna proyección ventral. La

TPOL, junto con las CPOL, forma una CPOF. La CPOF es pequeña y subcircular como en *Saltasaurus*.

La diapófisis izquierda de MAU-PV-LL-136 es corta, está dirigida dorsalmente y se ubica justo por encima de la parapófisis (Fig. V.7D). El margen dorsal de la diapófisis destaca ligeramente por sobre el la SPDL y es ligeramente aplanado. En MAU-PV-LL-136, la PCDL, la cual no se ensancha ventralmente para formar una aPCDL, se contacta posteroventralmente con la PCPL y luego descienden juntas hacia el extremo posterior del centro (Fig. V.7B y D). Estas dos láminas junto a la PPDL, delimitan una PACDF estrecha y alta. Por otro lado, la PCDL delimita otra fosa triangular en el arco neural; la POCDF, que está enmarcada posteriormente por la CPOL (Fig. V.7B) y dorsalmente por la PODL. Por encima de la POCDF, se halla una POSDF delimitada por la SPDL y la SPOL (Fig. V.7D).

La altura dorsoventral del arco neural de MAU-PV-LL-136 es aproximadamente tres veces la altura de la superficie articular posterior del centro. Esta característica es compartida por algunos saltasauroideos (e. g., *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*). La espina neural se caracteriza por presentar un borde dorsal convexo y márgenes laterales prácticamente paralelos entre sí. Asimismo, la espina neural es una vez y media más alta que ancha transversalmente y tres veces más ancha transversalmente que larga anteroposteriormente. La PRSL en MAU-PV-LL-136 es recta y rugosa. Si bien esta lámina está poco desarrollada anteroposteriormente es ancha transversalmente (Fig. V.7C). La PRSL se extiende desde el punto más dorsal de la espina y desaparece a medida que se acerca a la TPRL.

MAU-PV-LL-136 presenta un par de láminas SPDL por cada diapófisis; una más anterior que contacta directamente con la espina neural y otra más posterior que contacta con la SPOL. Las SPDLs de MAU-PV-LL-136 son subhorizontales en el margen dorsal de las diapófisis y rápidamente se verticalizan a medida que se acercan a la espina neural. Las SPOLs y las SPDLs más posteriores, se contactan dorsalmente y conformar un proceso aliforme poco desarrollado. A diferencia de las SPDL, MAU-PV-LL-136 solo tiene una SPOL por postzigapófisis, la cual está orientada verticalmente y se desarrolla desde la parte superior de la espina hasta el borde lateral de las postzigapófisis (Fig. V7A

y B). Entre las postzigapófisis comienza una profunda SPOF ovoide, que se estrecha hacia el extremo distal de la espina neural (Fig. V.7A y E). La POSL de MAU-PV-LL-136, es delgada, vertical, y se origina en el borde dorsal de la espina (Fig. V.7C).

Morfotipo Dorsal 2 (MD2). Este morfotipo está representado por dos vértebras dorsales medias (MAU-PV-LL-67 y 412-B; Fig. V8) y dos vértebras dorsales posteriores (MAU-PV-LL-68 y 124, Fig. V9) muy bien preservadas. Estas vértebras se diferencia de los otros morfotipos dorsales por la presencia de centros compactos anteroposteriormente, centros con bordes del cotilo y cóndilo laminar, arcos neurales con laminación simple, arcos neurales dorsales medios (en vista lateral) con borde anterior de la espina neural proyectada posteriormente a la diapófisis, espinas neurales posteriores con SPRL, espinas neurales media y posterior verticalmente orientadas, la presencia de un borde dorsal en forma de flecha en la espina neural de las vértebras dorsales posteriores, y presencia de apófisis aliformes triangulares tan proyectados lateralmente como las postzigapófisis en espina neural de las vértebras dorsales media y posterior.

Anteriormente, las CPRLs divididas enmarcan ventralmente dos CPRF (Figs. V.8B y F). Todas las vértebras de este morfotipo tienen una TPRL recta, corta y delgada, sin embargo, presentan una variación serial a medida que se acercan al sacro. En MAU-PV-LL-67 hay una estructura piramidal que cuelga de la TPRL y sirve como tabique entre las CPRFs (Fig. V.8B). En MAU-PV-LL-412 el tabique entre las dos CPRF tiene una pequeña excavación triangular delimitada dorsalmente por la TPRL y ventrolateralmente por delgadas láminas indeterminadas (Fig. V.8F). Por el contrario, en MAU-PV-LL-68 y MAU-PV-LL-124 no existe ningún tabique (Fig. V.9B y F), por lo cual solo hay una gran CPRF como en la mayoría de los titanosaurios (e. g., *Epachthosaurus*, *Neuquensaurus*, *Rapetosaurus*, *Trigonosaurus*, *Gondwanatitan*, *Overosaurus*, *Futalognkosaurus*). Las prezigapófisis se encuentran muy próximas entre sí, con una inclinación entre ellas de 100° en MAU-PV-LL-67 y de 80° en MAU-PV-LL-68, MAU-PV-LL-124 y MAU-PV-LL-412. Las postzigapófisis están inclinadas 77° con respecto al eje vertical. La TPOL es corta y recta. Las CPOL simples, junto a la TPOL, enmarcan lateralmente una gran CPOF, que

encierra al orificio del canal neural. Dorsalmente al canal neural, existe una serie de excavaciones sujetas a una variación serial.

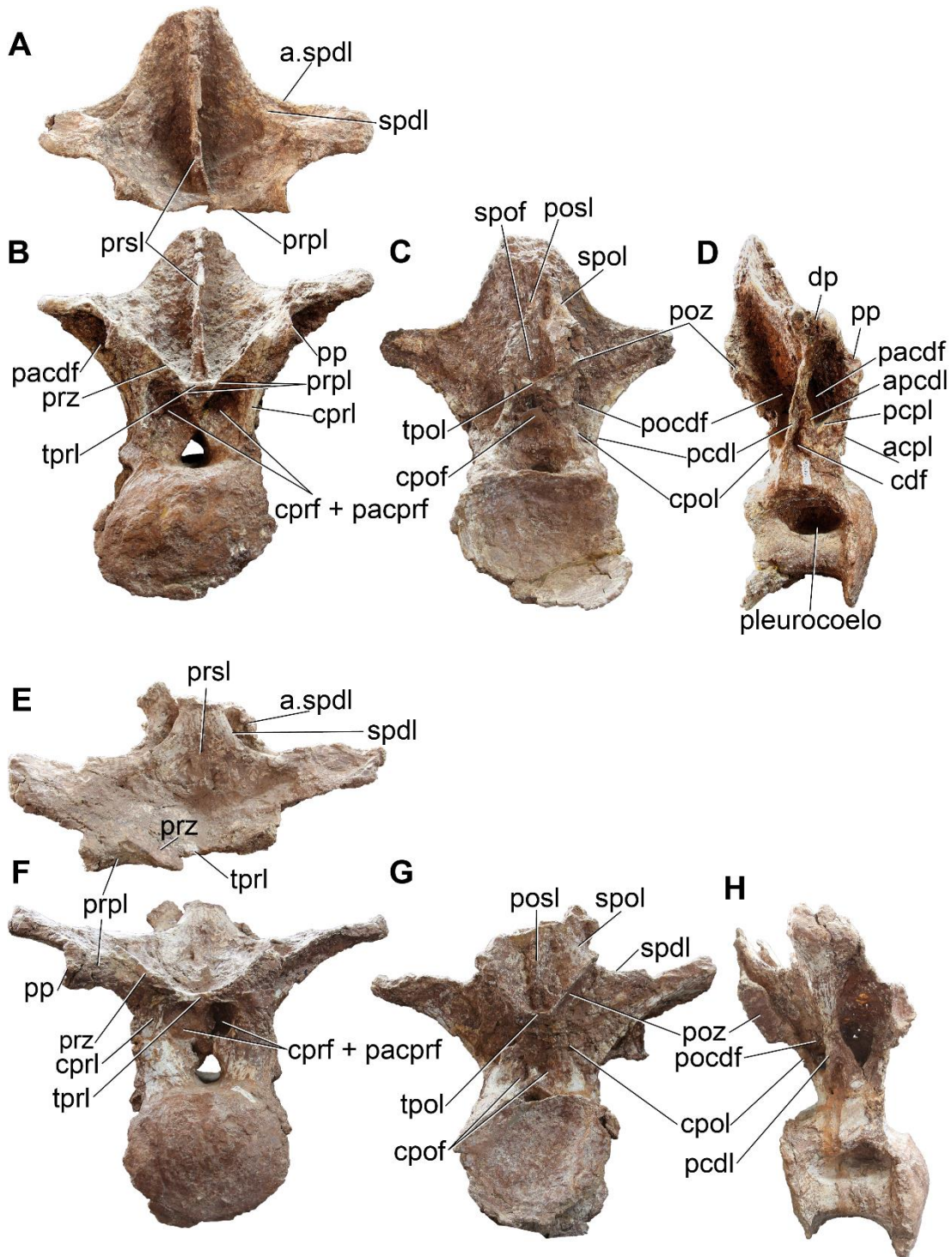


Figura V.8. Vértebras dorsales medias del morfotipo MD2. A–D, MAU-PV-LL-412-B en vistas A, dorsal; B, anterior; C, posterior; y D, lateral. E–H, MAU-PV-LL-67 en vistas E, dorsal; F, anterior; G, posterior; y H, lateral. **Abreviaturas:** acpl, lámina centroparapofisiaria anterior; a.pcdl, lámina centrodiapofisiaria posterior accesoria; cpaf, fosa

centroparapofisiaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **cprf**, fosa centroprezigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **nc**, canal neural; **ns**, espina neural; **pacdf**, fosa centrodiapofisiaria parapofisiaria; **pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pcpl**, lámina centroparapofisiaria posterior; **pl**, pleurocelo; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **posdf**, fosa espinodiapofisiaria poscigapofisiaria; **posl**, lámina postspinal; **poz**, postzigapófisis; **prsl**, lámina preespinal; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisiaria; **tpri**, lámina intraprezigapofisiaria; **v.tpol**, lámina intrapostzigapofisial ventral. La barra de escala equivale a 10 cm.

En MAU-PV-LL-67, se ven dos excavaciones someras separadas por un tabique robusto y corto (Fig. V.8F). En MAU-PV-LL-68 y MAU-PV-LL-124, el tabique ha desaparecido y solo se ve una excavación cuya profundidad es desconocida producto de la presencia de matriz sedimentaria (Fig. V.9B y F).

El aspecto lateral, por debajo de la diapófisis, es sencillo y es el mismo para todas las vértebras de este morfotipo. Hay una gran PRCDF delimitada anteriormente por la PCPL, posteroventralmente por la APCDL y dorsalmente por la PRDL. Excepto en MAU-PV-LL-68, en todas las vértebras hay una estrecha CDF entre la PCDL y la APCDL. Posteriormente a la PCDL, se extiende una enorme POCDF delimitada posteroventralmente por la CPOL y dorsalmente por la SPDL y la SPOL lateral.

La altura dorsoventral del arco neural de MAU-PV-LL-67 y MAU-PV-LL-412-b es aproximadamente una vez y media la altura de la superficie articular posterior del centro, mientras que en MAU-PV-LL-68 y MAU-PV-LL-124 es dos veces y media. La espina neural es alta y transversalmente más ancha que larga anteroposteriormente, con un borde dorsal convexo. La PRSL es recta y por lo menos en MAU-PV-LL-67 está poco marcada anteroposteriormente (Fig. V.8A). Esta lámina se extiende desde el punto más dorsal de la espina hasta la TPRL. Las PRSL están reforzadas por dos láminas pequeñas que se interpretan como las láminas SPRL derecha e izquierda (Figs. V.8A, V.9A y E). Calvo et. al. (2007), en cambio, interpretaron estas estructuras como “láminas accesorias”, considerándolas un carácter autapomórfico del taxón *Muyelensaurus*. Hoy día, se puede constatar que esta condición está ampliamente distribuida entre otros titanosaurios (e. g., *Andesaurus*, *Epachthosaurus*, *Malawisaurus*, *Punatitan* y *Patagotitan*). Las SPDLs son sub-horizontales en la cara dorsal de las diapófisis y

rápidamente se verticalizan a medida que se acercan a la espina neural. Las SPDL contactan con las SPOL dorsalmente y la lámina compuesta resultante forma el margen lateral del proceso aliforme (Figs. V.8E–H y V.9A–D). En MAU-PV-LL-67 y MAU-PV-LL-412 (vértebras dorsales medias) hay un par de SPDLs por cada diapófisis. Entre ellas está delimitada una POSDF (Fig. V.8A y E). La POSDF en MAU-PV-LL-67 es grande y bien dorsal, mientras que en MAU-PV-LL-412 es pequeña y se encuentra en el margen más dorsal de la diapófisis. En las otras dos vértebras más posteriores hay una SPDL accesoria, pero solo en el lado izquierdo de la espina neural. Por lo tanto, solo hay una POSDF por espina, la cual es semejante a las POSDF vistas en las vértebras dorsales medias (Fig. V. 9A y E). Esta diferencia bilateral no se debe a temas de preservación, sino a cuestiones intrínsecas de las vértebras. Esta particularidad se ha visto en otros titanosaurios (e. g., *Patagotitan*). MAU-PV-LL-67 solo tiene una SPOL por postzigapófisis, la cual está orientada verticalmente y se desarrolla desde la parte superior de la espina hasta el borde lateral de las postzigapófisis (Figs. V.8G). En cambio, en las otras tres vértebras de este morfotipo, hay un par de SPOL por postzigapófisis. La rama medial de la SPOL contacta la POSL mientras que la rama lateral tiene un aspecto como el descrito para MAU-PV-LL-67. Excepto en MAU-PV-LL-67, en ambos lados de la POSL existen pequeñas excavaciones enmarcadas por ambas ramas de las SPOL (Figs. V.8C, V.9D y H). La POSL es robusta, recta y bien marcada en todas las vértebras de este morfotipo, excepto en MAU-PV-LL-124, en la cual no hay presencia de esta lámina (Fig.V.9H). La POSL en MAU-PV-LL-412, se extiende hasta contactar con el margen dorsal de la fosa SPOF (Fig.V.8C). En cambio, la misma lámina en MAU-PV-LL-67, se extiende hasta contactar con la TPOL provocando así que no haya SPOF (Fig.V.8G). En MAU-PV-LL-68, la POSL se extiende hasta casi contactar con la TPOL, provocando así que la SPOF esté dividida en dos fosas diferentes (Fig. V.9D). Este diferente grado de desarrollo de la POSL en las distintas vértebras, podría deberse a modificaciones seriales, sin embargo, no se descartan otras explicaciones.

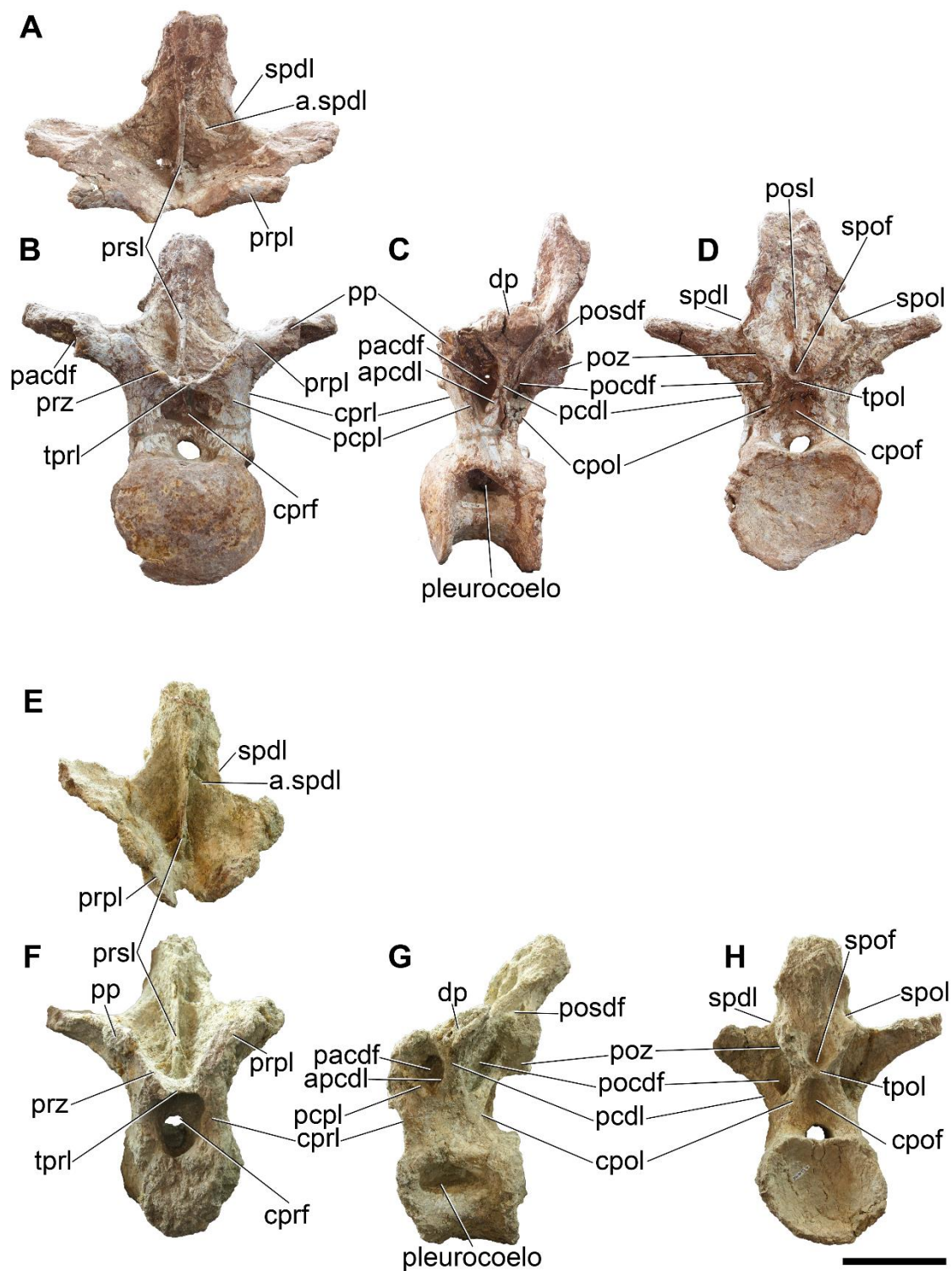


Figura V.9. Vértabras dorsales posteriores del morfotipo MD2. A–D, MAU-PV-LL-68 en vistas A, dorsal; B, anterior; C, posterior; y D, lateral. E–H, MAU-PV-LL-124 en vistas E, dorsal; F, anterior; G, posterior; y H, lateral.

Morfotipo Dorsal 3 (MD3). Este morfotipo está representado por una vértebra dorsal anterior (MAU-PV-LL-404), dos vértebras dorsales medias (MAU-PV-LL-130 y MAU-PV-LL-194) y tres vértebras dorsales posteriores (MAU-PV-LL-129, MAU-PV-LL-133 y MAU-PV-LL-224) muy bien preservadas (Fig. V.10). Las vértebras de este morfotipo se diferencian de los otros morfotipos por la presencia centros vertebrales tres veces más largos anteroposteriormente que anchos, centro con superficie ventral convexa transversalmente, arcos neurales dorsales medios con borde anterior de la espina neural proyectado posteriormente a la diapófisis, espinas neurales dorsales media y posterior fuertemente inclinadas con un ángulo aproximado de 40°, arcos neurales medios con lámina TPOL que soportan la postzigapófisis, arcos neurales posteriores sin lámina TPOL, y arcos neurales medios y posteriores sin lámina SPDL accesoria.

Vértebra dorsal anterior—El centro es opistocélico y ligeramente más largo que alto. La superficie ventral es cóncava a lo largo del eje longitudinal y convexa transversalmente. La superficie lateral del centro exhibe un pleurocelo anteroposteriormente alargado que se estrecha posteriormente (Fig. V.10C), una característica frecuente en los saurópodos macronarios. La parapófisis se encuentra en la unión del arco neural y el centro, lo que sugiere una posición anterior dentro de la serie vertebral dorsal. La diapófisis es redondeada y mira ventrolateralmente. La prezigapófisis mira dorsomedialmente y la faceta articular es subcircular. La postzigapófisis tiene un ángulo ventrolateral y la faceta articular es elíptica. La espina neural de MAU-PV-LL-404 está inclinada posteriormente aproximadamente 20° con respecto al eje vertical. La parapófisis es dorsal a la unión del centro vertebral con el arco neural y anterior al pleurocelo del centro. Esta parapófisis es dos veces más alta que larga anteroposteriormente. El aspecto lateral por debajo de la diapófisis está conformado principalmente por dos fosas (Fig. V.10C). La fosa más grande, identificada como CDF, está delimitada anteriormente por la PPD, ventralmente por la parapófisis, posteriormente por la PCDL y dorsalmente por la diapófisis. La PCDL es gruesa, recta y está dirigida posteriormente. La PPD es fina y se dirige anteriormente. Dentro de la CDF existe una ramificación anteroventral de la PCDL (aPCDL) que divide a la CDF en dos fosas sub-triangulares, siendo una de ellas pequeña

y dorsal, mientras que la otra es grande y ventral. La fosa restante está delimitada anteriormente por la PRPL, dorsalmente por la PRDL, ventralmente por la parapófisis y posteriormente por la PPDL. Esta fosa, interpretada como una PRCDF, es semejante a la fosa PDF de *Mnyamawamtuka*. En vista anterior se observa que la lámina PRSL corre a lo largo de la porción distal de la espina neural y se estrecha proximalmente. En la porción más distal de la PRSL se observan un par de SPRL cortas y gruesas que llegan hasta las prezigapófisis (Fig. V.10A). La TPRL no se ha conservado, sin embargo, se puede observar que ventralmente a las prezigapófisis se encuentran presentes dos fosas ligeramente profundas (CPRF + PACPRF) semejantes a las fosas presentes en las vértebras dorsales medias de *Mnyamawamtuka* (Fig. V.10B). En vista posterior no se observa la presencia de POSL. Entre las postzigapófisis existe una POSF delimitada ventralmente por una corta y fina lámina que se proyecta ventralmente para formar una TPOL vertical (v. TPOL). A ambos lados de la v. TPOL se encuentran las CPOLs. Y en conjunto definen dos CPOF alargada dorsoventralmente y estrechas lateralmente (Fig. V.10D).

Vértebras dorsales medias— El centro de las vértebras medias es exactamente igual que el centro de la vértebra anterior. La parapófisis, mal conservadas, se encuentra ligeramente o al mismo nivel de la prezigapófisis y justo debajo del nivel de la diapófisis (Fig. V.10F). La TPRL de MAU-PV-LL-194 (Fig. V.10E–H) tiene forma de "V", semejante a la lámina anterior medial de *Mnyamawamtuka*. Ventral a esta lámina, se encuentran presentes dos fosas ligeramente profundas (CPRF + PACPRF) semejantes a las fosas presentes en las vértebras dorsales medias de *Mnyamawamtuka* y *Rinconsaurus* (Fig. V.10F). Estas fosas ocupan todo el ancho de los pilares del arco neural y están delimitadas lateralmente por una CPRL y medialmente por el canal neural. La espina neural está muy inclinada hacia atrás (más de 20°), lo que le da una apariencia corta y amplia.

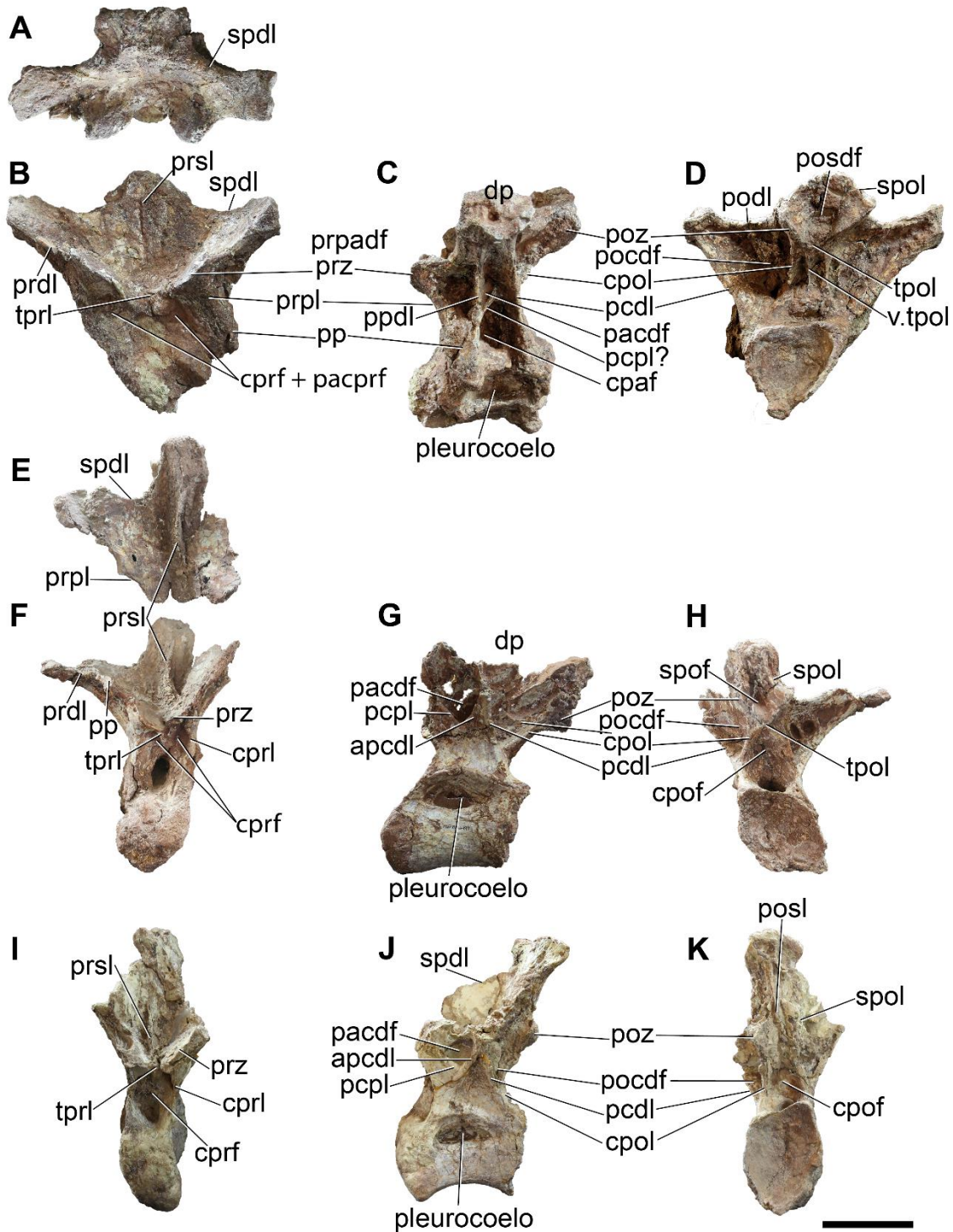


Figura V.10. Vértebras dorsales del morfotipo MD3. **A–D**, MAU-PV-LL-404 (vértebra anterior) en vistas **A**, dorsal; **B**, anterior; **C**, lateral; y **D**, posterior. **E–H**, MAU-PV-LL-194 (vértebra media) en vistas **E**, dorsal; **F**, anterior; **G**, lateral; y **H**, posterior. **I–K**, MAU-PV-LL-133 (vértebra posterior) en vistas **I**, anterior; **J**, y lateral; y **K**, posterior. **Abreviaturas:** **acpl**, lámina centroparapofisiaria anterior; **a.pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior accesoria; **a.spdl**, lámina espinodiapofisiaria accesoria; **cpaf**, fosa centroparapofisiaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **dp**, diapófisis; **ns**, espina neural; **pacdf**, fosa

centrodiapofisiaria parapofisiaria; **pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pcpl**, lámina centroparapofisiaria posterior; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **posdf**, fosa espinodiapofisiaria poscigoapofisiaria; **posl**, lámina postspinal; **poz**, postzigapófisis; **prsd**, fosa espinodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **prz**, prezigapófisis; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisial; **tprl**, lámina intraprezigapofisiaria. La barra de escala equivale a 10 cm.

Las diapófisis de MAU-PV-LL-194, al igual que en las vértebras dorsales posteriores de *Rinconsaurus* (e. g., MAU-PV-CRS-18) y *Mnyamawamtuka*, son cortas y se ubican posterodorsalmente a las parapófisis (Fig. V.10G). El aspecto lateral por debajo de la diapófisis de MAU-PV-LL-194 es sencillo. Desde la parte más posterior de la diapófisis se eleva una lámina gruesa y corta que se bifurca en una aPCDL y una PCDL. A diferencia de las vértebras dorsales medias de algunos titanosaurios (e. g., *Rinconsaurus* y *Mnyamawamtuka*), en MAU-PV-LL-194 no hay CDF entre la aPCDL y PCDL. La trayectoria de la aPCDL converge con la PCPL (Fig. V.10G). Entre la PCPL y la aPCDL se observa una gran PACDF de aspecto romboidal. Posteriormente a la PCDL hay una POCDF, que está enmarcada posteriormente por la CPOL y dorsalmente por la PODL (Fig. V.10H). Al igual que en la POCDF de la vértebra de *Narambuenatitan*, se observa cavidades neumáticas alineadas dentro de esta fosa (Fig. V.10H).

Hay una sola lámina en la cara anterior de la espina; la PRSL, que es estrecha y lisa, se extiende a lo largo de la espina neural (Fig. V.10F). Las SPDL se desarrollan desde la margen dorsal de las diapófisis hasta el ápice de la espina neural. Las postzigapófisis tienen un ángulo recto entre sí. Las láminas SPOL y SPDL no se contactan dorsalmente, sino que desaparecen hacia la punta distal de la espina. Entre estas dos láminas, se observa una POSDF estrecha (Fig. V.11G). La SPOL está orientada verticalmente desde la parte superior de la espina hasta el borde lateral de las postzigapófisis. Entre las postzigapófisis, comienza una SPOF ovoide profunda, que se estrecha hacia el extremo distal de la espina neural (Fig. V.11H). No se observa ninguna POSL, probablemente debido a la preservación.

Vértebras dorsales posteriores—Los centros de las vértebras MAU-PV-LL-129, MAU-PV-LL-133 (Fig. V.10I–K) y MAU-PV-LL-224 son prácticamente iguales que en las vértebras anteriores y medias. En ninguna de las vértebras dorsales posteriores se ha preservado la parapófisis y la diapófisis, sin embargo, por la disposición de las láminas relacionadas a estas estructuras se puede deducir que están ubicadas dorsolateral en relación con la prezigapófisis. El aspecto lateral por debajo de la diapófisis es prácticamente el mismo que el descrito para las vértebras dorsales medias. En una vista anterior, se puede apreciar que, a diferencia de las vértebras más anteriores (e. g., MAU-PV-LL-194), en estas vértebras la TPRL es recta y en conjunto con las CPRLs delimitan una gran CPRF muy profunda (Fig. V.10I) como se ha visto en las vértebras dorsales posteriores de *Rinconsaurus* (e. g., MAU-PV-CRS-18 y MAU-PV-CRS-17). Las facetas articulares de las prezigapófisis mira dorsomedialmente. La espina neural está orientada verticalmente (Figs. 11B y 11E), como se esperaba en esta región de la columna vertebral en su transición a la serie vertebral sacra. La espina neural se expande transversalmente, a diferencia de la condición estrecha en las vértebras dorsales más anteriores. La lámina PRSL es dañada, pero de todas formas permite observar que es semejante a aquella vista en las vértebras medias. La lámina POSL es robusta y se extiende desde el ápice de la espina neural hasta prácticamente el canal neural ininterrumpidamente (Fig. V.10K). A diferencia de las vértebras medias no se observa la presencia de una fosa SPOF ni de la lámina TPOL, pero si se observa la presencia de una lámina SPOL poco preservada. Las postzigapófisis, pobremente preservadas, guardan una relación angular de unos 60°.

Morfotipo Dorsal 4 (MD4). Este morfotipo está representado por una vértebra dorsal anterior (MAU-PV-LL-419) muy mal preservada, una vértebra dorsal media (MAU-PV-LL-123) relativamente bien preservada y dos vértebras dorsales posteriores (MAU-PV-LL-203 y MAU-PV-LL-431) muy bien preservadas (Fig. V.11). Este morfotipo de vértebras dorsales se diferencia de los otros tres morfotipos por la presencia de vértebras dorsales anteriores con espina neural cuyos márgenes laterales divergen fuertemente dorsalmente, vértebras dorsales anteriores con borde dorsal de la espina neural convexo, vértebras dorsales anteriores con la espina neural ligeramente más alta que el centro, vértebras dorsales medias a posteriores con espina neural con márgenes

laterales dorsomedialmente inclinados acercándose entre sí, espina neural de las vértebras dorsales media y posterior con procesos aliformes triangulares ligeramente proyectados, y centros con superficie ventral aplanada.

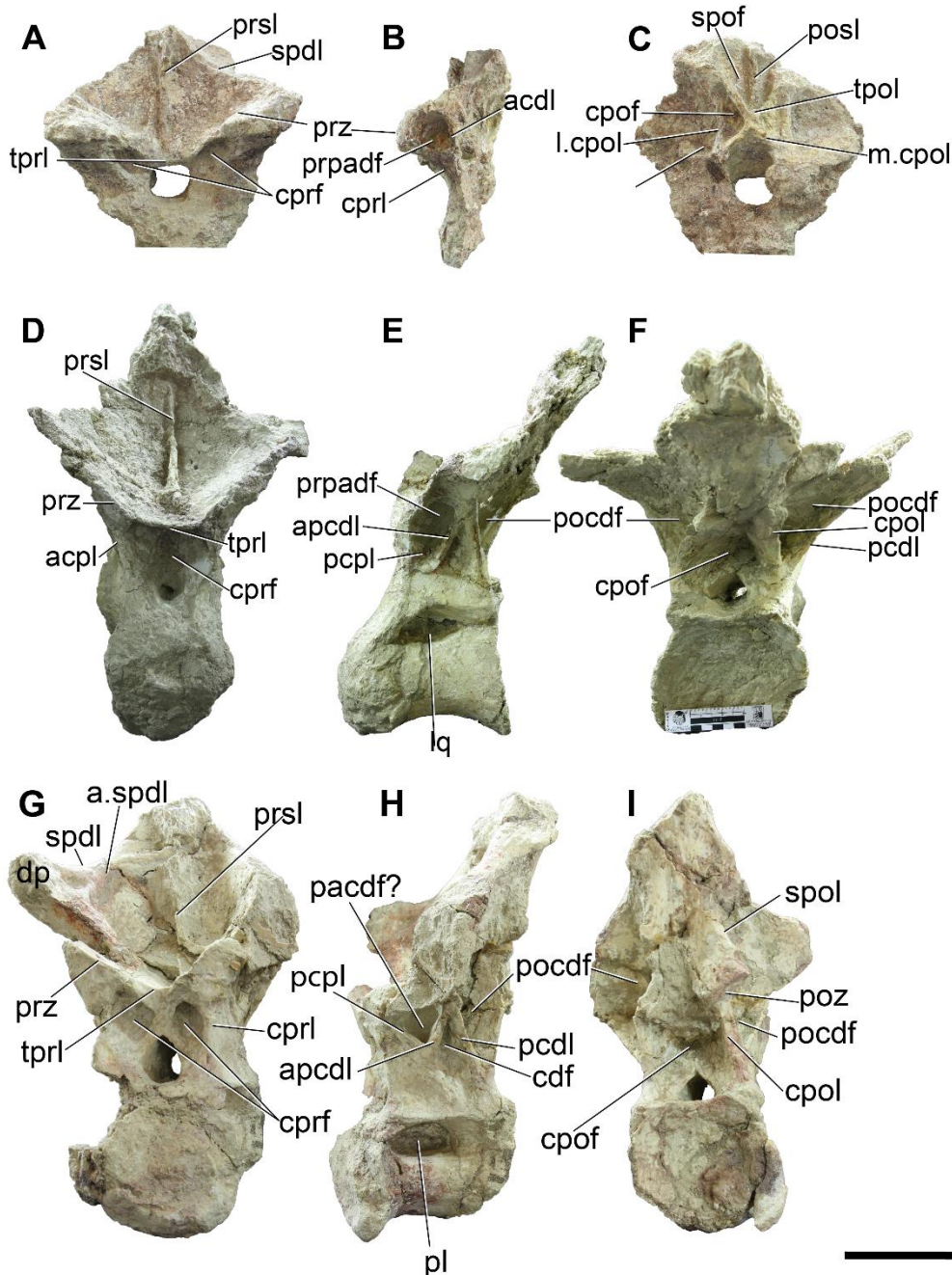


Figura V.11. Vértebras dorsales del morfotipo MD4. **A–C**, MAU-PV-LL-419 (vértebra anterior) en vistas **A**, anterior; **B**, lateral izquierdo; y **C**, posterior. **D–F**, MAU-PV-LL-123 (vértebra media) en vistas **D**, anterior; **E**, lateral derecho (invertido); y **F**, posterior. **D–F**, MAU-PV-LL-431 (vértebra posterior) en vistas **G**, anterior; **H**, lateral izquierdo; e **I**, posterior. **Abreviaturas:** **acpl**, lámina centroparapofisiaria anterior; **a.pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior

accesoria; **a.spdl**, lámina espinodiapofisiaria accesoria; **cpaf**, fosa centroparapofisiaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisiaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisiaria; **cpri**, lámina centroprezigapofisiaria; **dp**, diapófisis; **pacdf**, fosa centrodiapofisiaria parapofisiaria; **pcdl**, lámina centrodiapofisiaria posterior; **pcpl**, lámina centroparapofisiaria posterior; **pocdf**, fosa centrodiapofisiaria postzigapofisiaria; **podl**, lámina postzigodiapofisiaria; **posdf**, fosa espinodiapofisiaria poscigoapofisiaria; **posl**, lámina postspinal; **poz**, postzigapófisis; **prsd**, fosa espinodiapofisiaria prezigapofisiaria; **prsl**, lámina preespinal; **prz**, prezigapófisis; **spdl**, lámina espinodiapofisiaria; **spof**, fosa espinopostzigapofisiaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisiaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisiaria; **tpri**, lámina intraprezigapofisiaria. La barra de escala equivale a 10 cm.

Vértebra dorsal anterior—En vista anterior MAU-PV-LL-419 (Fig. V.11A–C) recuerda mucho a las vértebras dorsales anteriores de *Uberabatitan* (e. g., CPPLIP-1077), pero con algunas diferencias en cuanto a proporciones, presencia de fosas y robustez de láminas. En MAU-PV-LL-419, el orificio del canal neural es sub-cuadrangular, a diferencia de *Uberabatitan* donde es sub-triangular. Dorsalmente a este orificio, se ven dos fosas de forma ovoide delimitadas dorsalmente por TPRL y ventralmente por la CPRL, las cuales se interpretan como CPRF (Fig. V.11A). En *Uberabatitan* no se observa ninguna fosa con estas características. Si bien MAU-PV-LL-419 y *Uberabatitan* comparten la presencia de las láminas SPDL, SPRL y PRSL, en MAU-PV-LL-419, las láminas SPRL y PRSL son más delgadas y paralelas entre sí que en *Uberabatitan*, lo que da como resultado unas PRSDF amplias y unas SPRF estrechas con aspecto de surcos (Fig. V.11A). El aspecto lateral de MAU-PV-LL-419 está muy dañado, sin embargo, se puede observar una pequeña PRCDF profunda y de contorno subcircular, difiriendo de la vista en *Rinconsaurus*, la cual es subtriangular y de gran tamaño (Fig. V.11B). En vista posterior solo se puede reconocer un arreglo de láminas conformado por la TPOL, dos pares de CPOL y la POSL. La TPOL tiene forma de V y junto a las CPOL medias y laterales encierran dos grandes CPOF triangulares. De la intersección entre las CPOL medias y la TPOL nace una marcada POSL recta (Fig. V.11C).

Vértebras dorsales media y posterior—La vértebra dorsal media MAU-PV-LL-123 (Fig. V.11D–F) tiene un aspecto general semejante a la vértebra dorsal posterior MAU-PV-LL-431 excepto por algunas diferencias morfológicas seriales.

MAU-PV-LL-123 tiene una gran fosa única identificada como CPRF, la cual se encuentra delimitada lateralmente por CPRLs no ramificadas y dorsalmente por una TPRL recta y delgada. Dentro de esa CPRF existe un incipiente tabique que cuelga ventralmente desde la TPRL (Fig. V.11D). Por otro lado, el arco neural de MAU-PV-LL-431 está enmarcado por CPRLs divididas, las cuales enmarcan ventralmente dos CPRF. Las ramas laterales de las CPRLs son tan altas como el centro. MAU-PV-LL-431 tiene una TPRL convexa ventralmente y delgada, la cual encierra dorsalmente las dos CPRF. Las CPRF tienen un contorno romboidal y son profundas (Fig. V.11G). En las vértebras dorsales posteriores de la mayoría de los titanosaurios no suele haber dos CPRF. Por lo general solo hay una gran CPRF, la cual encierra en su interior al orificio del canal neural y alguna excavación poco profunda. Las prezigapófisis están mal conservadas, sin embargo, se puede apreciar que se encuentran muy próximas entre sí, con una inclinación entre ellas de casi 90° (Fig. V.11G). En MAU-PV-LL-431 solo se ha preservado la postzigapófisis derecha. Esta postzigapófisis está inclinada 55° con respecto al eje vertical. No hay rastro de una TPOL, sin embargo, las CPOL simples enmarcan una gran CPOF, que encierra al orificio del canal neural (Fig. V.11F, I).

El aspecto lateral de las vértebras (Fig. V.11E y H) por debajo de la diapófisis recuerda mucho al aspecto lateral de las vértebras posteriores de varios Aeolosaurini (e. g., *Trigonosaurus*, *Overosaurus*). Existen tres fosas delimitadas por cuatro láminas; la CPOL, la PCDL, la aPCDL y la PCPL. La fosa más anterior es identificada como PRPADF y está delimitada anteroventralmente por la PCPL y posteroventralmente por la aPCDL. Dorsalmente se encuentra delimitada por la parapófisis, la diapófisis y una delicada PPDL que une a las apófisis. La siguiente fosa está comprendida entre la aPCDL y la PCDL y es identificada como la CDF. Ventralmente no está delimitada por ninguna lámina y pierde profundidad a medida que se desarrolla hacia el centro. La fosa más posterior está delimitada anteroventralmente por la PCDL y posteroventralmente por la CPOL. Dorsalmente esta fosa está delimitada por las láminas SPDL y SPOL, por lo cual es la fosa más grande de todas. En MAU-PV-LL-123, el esquema de fosas es semejante al de las vértebras dorsales posteriores, pero difiere en el desarrollo de las láminas partícipes. En

MAU-PV-LL-123 la aPCDL corta a la PCDL, en cambio en las vértebras dorsales posteriores, ambas láminas convergen en un mismo punto.

La altura dorsoventral del arco neural es aproximadamente dos veces y media la altura de la superficie articular posterior del centro. La espina neural es alta y transversalmente más ancha que larga anteroposteriormente, con un borde dorsal convexo (Fig. V.11D y G). La PRSL es recta y poco desarrollada anteroposteriormente (Fig. V.11D y G). Esta lámina se extiende desde el punto más dorsal de la espina hasta la TPRL. No se ve rastro de una SPRL. Las SPDLs son subhorizontales en la cara dorsal de las diapófisis y rápidamente se verticalizan a medida que se acercan a la espina neural. En MAU-PV-LL-431 las SPDL contactan con las SPOL dorsalmente y forman un proceso aliforme poco desarrollado y mal preservado. En MAU-PV-LL-431 solo hay una SPOL, la cual está orientada verticalmente y se desarrolla desde la parte superior de la espina hasta el borde lateral de las postzigapófisis (Fig. V.11I). La POSL de MAU-PV-LL-431 está poco marcada y desaparece llegando a la postzigapófisis (Fig. V.11I).

Vértebras sacras. El espécimen MAU-PV-LL-355 consiste en cinco vértebras sacras articuladas. Este ejemplar aún no se encuentra totalmente preparado para su estudio y se encuentra muy dañado, sin embargo, se pueden identificar sus espinas neurales y sus costillas sacras. Entre la segunda y tercera vértebra se puede ver con claridad que sus espinas están unidas entre sí por una lámina medial inter espinal. El resto de las espinas no se encuentran unidas entre sí, probablemente debido a la preservación. Las costillas sacras son laminares y dorsalmente expandidas alcanzando el nivel de las espinas neurales.

Vértebras caudales. El conjunto de vértebras caudales halladas en Loma del Lindero está representado por 21 vértebras aisladas con un grado de conservación que varía desde muy bueno a muy dañado. MAU-LL-PV-189, 190, 193, 209 y 408 se encuentran perdidas al momento de esta investigación. Al igual que con las vértebras dorsales, las variaciones morfológicas en cuanto a complejidad de láminas en los arcos neurales, morfología de los centros vertebrales y las proporciones de los centros vertebrales sugieren la

presencia de más de un morfotipo. Los morfotipos observados son cuatro y se referirá a ellos como Morfotipo Caudal 1 (MC1), Morfotipo Caudal 2 (MC2), Morfotipo Caudal 3 (MC3) y el Morfotipo Caudal 4 (MD4). Son cinco las vértebras que no pudieron ser designada a un morfotipo. Estas vértebras (MAU-PV-LL-186, 191, 192, 245 y 252) son muy variadas en forma, tamaño y se encuentran demasiado dañadas como para poder ser asignadas a uno u otro morfotipo.

Morfotipo Caudal 1 (MC1). Se han reconocido un total de nueve vértebras caudales aisladas para este morfotipo (Fig. V.12). De éstas, dos son vértebras caudales anteriores (MAU-PV-LL- 173 y 214), dos medias (MAU-PV-LL- 164 y 193) y cinco posteriores (MAU-PV-LL-170, 171, 172, 175 y 176). La distinción entre estas categorías se basó en los mismos criterios utilizados para las vértebras caudales de *Rinconsaurus* (ver Cap. IV. - La anatomía de *Rinconsaurus*).

Vértebras caudales anteriores—Los centros vertebrales procélicos, son dos veces más anchos que altos y dos veces más largos anteroposteriormente que altos dorsoventralmente (ver Tabla. 5.2). La superficie articular anterior esta ligeramente inclinada anteriormente, con un ángulo de 100°. Este rasgo es compartido por *Rinconsaurus* y algunos Aeolosaurini (e. g., *Gondwanatitan*). Las caras laterales del centro son cóncavas tanto anteroposterior como dorsoventralmente (Fig. V.12C y G). Ventralmente poseen una superficie cóncava tanto anteroposteriormente como transversalmente (Fig. V.12E) y no se ven facetas articulares para los arcos hemales. Los procesos transversos se colocan dorsalmente en el centro. Tienen una morfología plana dorsoventralmente, siendo más largos que anchos como en la mayoría de los Aeolosaurini y Lognkosauria, pero diferente de otros titanosaurios como *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Overosaurus*, *Notocolossus*, *Pitekunsaurus* y *Rapetosaurus*, en los cuales el proceso transverso es más redondeado en la sección transversal. Como en otros titanosauriformes, los procesos transversos están orientados posteriormente (Mannion et al., 2013; González Riga et al., 2016; Carballido et al., 2017; González Riga et al., 2018). Los arcos neurales se colocan anteriormente en el centro (Fig. V.12C y G). Las espinas neurales son ligeramente más altas que las superficies articulares anteriores

de los centros y están orientadas, verticalmente en MAU-PV-LL-214 (Fig. V.12C), e inclinada posteriormente en MAU-PV-LL-173 (Fig. V.12G). El borde antero-dorsal de la espina se colocan por delante del borde anterior de las postzigapófisis como en la gran mayoría de los titanosaurios (e. g., *Rinconsaurus*, *Bonitasaura*, *Mendozasaurus*) y difiriendo de los Aeolosaurini. Los márgenes anterior y posterior de las espinas neurales, interpretados aquí como PRSL y POSL respectivamente, son paralelos entre sí. Desde la base de la espina se desarrollan dos SPRL que la conectan con cada prezigapófisis (Fig. V.12H). Las prezigapófisis se ubican inmediatamente por encima del borde dorsal de la superficie articular anterior, como en los Aeolosaurini, los Saltosaurinae, *Baurutitan* y *Mendozasaurus* (Franco-Rosas et al., 2004; Powell, 1992). Estas están dirigidas anterodorsalmente con una inclinación de aproximadamente 20° con respecto a la horizontal. Las prezigapófisis se extienden paralelas entre sí (Fig. V.12H). Las superficies articulares de las postzigapófisis son ligeramente cóncavas, con la porción más dorsal inclinada 50° con respecto a la horizontal y la porción más ventral casi vertical, lo que se considera una cresta hiposfenal (Fig. V.12B y F).

Vértebras caudales medias—Las caras anterior y posterior son perpendiculares a la superficie ventral del centro difiriendo de los Aeolosaurini (e. g., *Aeolosaurus* y *Overosaurus*). Las caras laterales del centro no tienen ninguna excavación neumática, sino que son ligeramente cóncavas anteroposteriormente y muy planas dorsoventralmente. Las caras laterales planas sumadas a la superficie ventral, también plana, les da a los centros un aspecto cuadrangular como se ha visto en *Narambuenatitan*, difiriendo de *Rinconsaurus* y la mayoría de los Aeolosaurini, los cuales poseen centros trapezoidales. La superficie ventral es transversalmente estrechas y convexas, pero anteroposteriormente cóncava (Fig. V.12M y S). En ambas vértebras se pueden apreciar la presencia de facetas articulares posteriores para los arcos hemales. Estas facetas son planas y de contorno triangular. Los procesos transversos están reducidos y se asemejan a una protuberancia ovoide (Fig. V.12K y Q).

El arco neural se encuentra en la mitad anterior del centro. Hay una muesca que interrumpe la conexión entre el margen más ventral de las prezigapófisis y los límites

dorsales de la cara articular anterior (Figs. V.12L y R). Esta desconexión entre el arco neural y el borde dorsal de la cara articular anterior se debe a la presencia de pedicelos del arco neural altos. La continuidad de los bordes dorsales de la cara articular anterior con los márgenes ventrales de las prezigapófisis es un rasgo que caracteriza a los Aeolosaurini (Franco-Rosas, 2004). Por otro lado, la presencia de pedicelos altos es característico de titanosaurios como *Narambuenatitan*, *Mendozasaurus*, *Shingopana* y *Rukwatitan*.

Las prezigapófisis están dirigidas anterodorsalmente, formando un ángulo de unos 15° con respecto al centro. La longitud de las prezigapófisis representan menos del 50% de la longitud de su centro, como en *Narambuenatitan* y algunos Aeolosaurini (e. g., *Trigonosaurus* y *Overosaurus*) y, difiriendo de algunos Saltosaurini, los cuales tienen prezigapófisis aún más cortas (e. g., *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Alamosaurus*). Las prezigapófisis están conectadas por una TPRL bien desarrollada (Figs. V.12L y R), que junto con las SPRL delimitan una SPRF como la observada en diferentes titanosaurios (e. g., *Trigonosaurus*, *Neuquensaurus*, *Baurutitan*, *Bonitasaura* y *Gondwanatitan*). A diferencia de las vértebras caudales anteriores, no hay PRDL ya que no hay procesos transversos. Las facetas articulares de las postzigapófisis son planas con una inclinación con respecto a la horizontal de 65°. Al igual que en *Rinconsaurus* y *Bonitasaura*, en las postzigapófisis existe un proceso óseo formado principalmente por las SPOL, las cuales se proyectan fuertemente lateralmente (Fig. V.12I, J, O y P). Esta proyección de las SPOL que sostiene las facetas articulares de las postzigapófisis hace que se alejen considerablemente de la línea media. La presencia de este proceso óseo en las vértebras caudales medias es una característica diagnóstica del clado Rinconsauria (Calvo & González Riga, 2003: pág. 336; Calvo, et al., 2007: pág. 487). En ambas vértebras, las espinas neurales están pobremente preservadas. Solo en MAU-PV-LL-164 se ha preservado la porción más posterior de la espina. Esta espina es laminar, anteroposteriormente alargada, y transversalmente delgadas (Fig. V.12K y J).

Vértebras caudales posteriores— Los centros de estas vértebras son procélicos. Estos centros, son aproximadamente igual de anchos que altos y dos veces más largos

anteroposteriormente que altos dorsoventralmente (ver Tabla. 5.2). Tanto la cara articular anterior como la posterior son perpendiculares a la cara ventral. La superficie ventral es transversalmente convexa y anteroposteriormente cóncava. No se observan facetas articulares para los arcos hemales (Fig. V.12V). Las prezigapófisis son prácticamente horizontales (Fig. V.12V). Las mismas, divergen con un ángulo de 20° en promedio (Fig. V.12T). Las únicas láminas asociadas con las prezigapófisis son las SPRL. Las postzigapófisis están orientadas casi verticalmente y no están soportadas por ningún proceso óseo, ya que son solo una superficie debajo de la espina neural. No hay SPOL, TPOL o SPOF (Fig. V.12U). Las espinas neurales son laminares, dorsoventralmente cortas y anteroposteriormente alargadas, siendo su longitud casi igual a la longitud anteroposterior de las prezigapófisis (Fig. V.12V y T). Su margen anterodorsal está al nivel del margen anterior de los pedicelos neurales. En las vértebras caudales posteriores más anteriores (e. g., MAU-PV-LL-171), existe una pequeña SPRF de forma triangular. Esta fosa está delimitada por una pequeña TPRL ventralmente y ambas SPRLs anterodorsalmente. Dorsal a la SPRF, comienza la PRSL. Esta lámina tiene un trayecto horizontal y se extiende a lo largo de toda la espina neural hasta unirse a la POSL, la cual tiene un trayecto fuertemente reducido. En las vértebras caudales posteriores más posteriores, la SPRF desaparece (Fig. V.12W) y la espina se curva dorsalmente (Fig. V.12V y U).

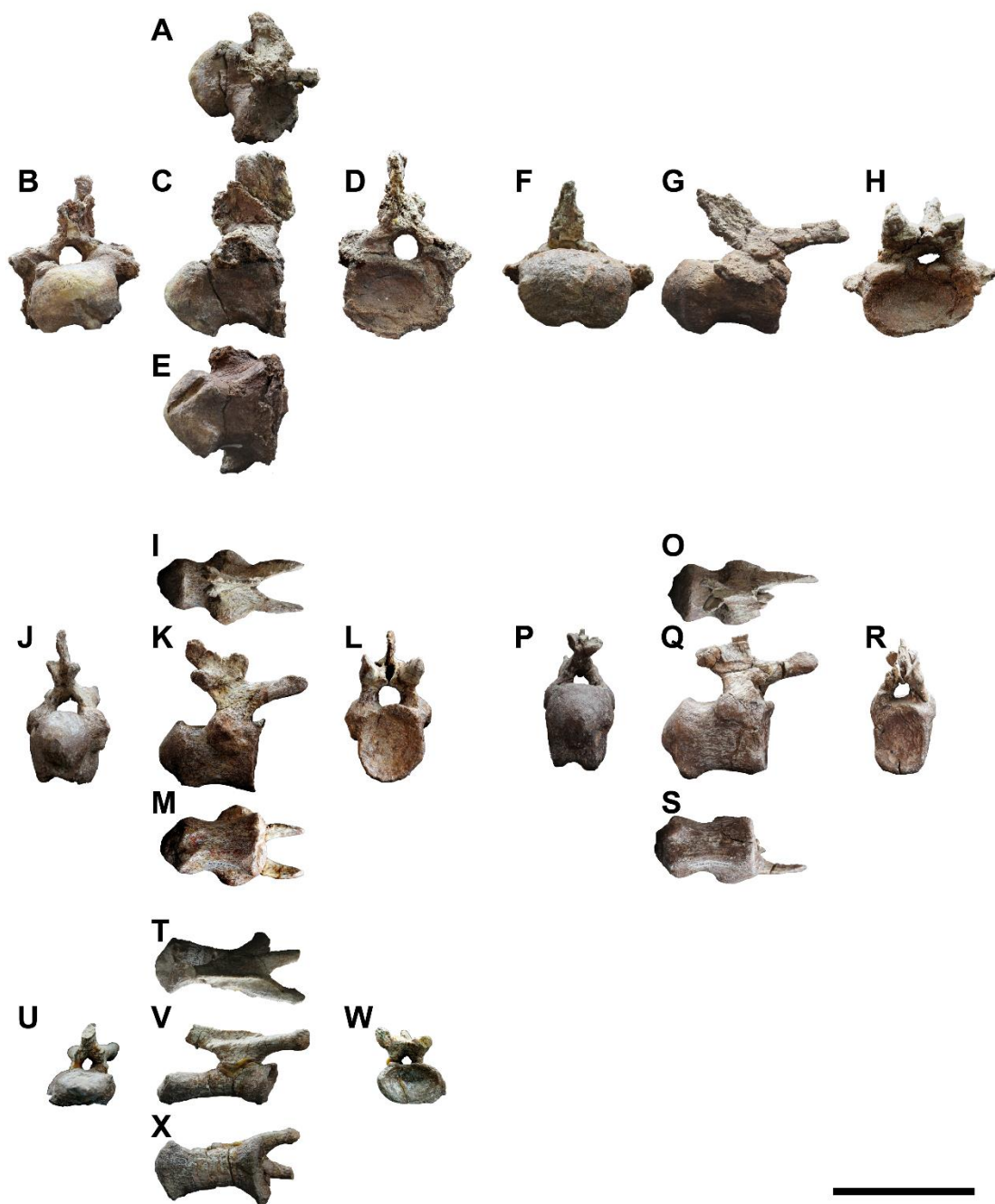


Figura V.12. Vértebras caudales del morfotipo **MC1**. **A–E**, MAU-PV-LL-214 (vértebra anterior) en **A**, vista dorsal; **B**, vista posterior; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista anterior; y **E**, vista ventral; **F–H**, MAU-PV-LL-173 (vértebra anterior) en **F**, vista posterior; **G**, vista lateral; y **H**, vista anterior. **I–M**, MAU-PV-LL-164 (vértebra media) en **I**, vista dorsal y **J**, vista posterior; **K**, vista lateral; **L**, vista anterior; y **M**, vista ventral. **O–S**, MAU-PV-LL-193 (vértebra media) en **O**, vista dorsal; **P**, vista posterior; **Q**, vista lateral. **R**, vista anterior; y **S**, vista ventrales. **T–X**, MAU-PV-LL-172 (vértebra posterior) en **T**, vista dorsal; **U**, vista posterior; **V**, vista lateral. **W**, vista anterior; y **X**, vista ventrales. La barra de escala equivale a 10 cm.

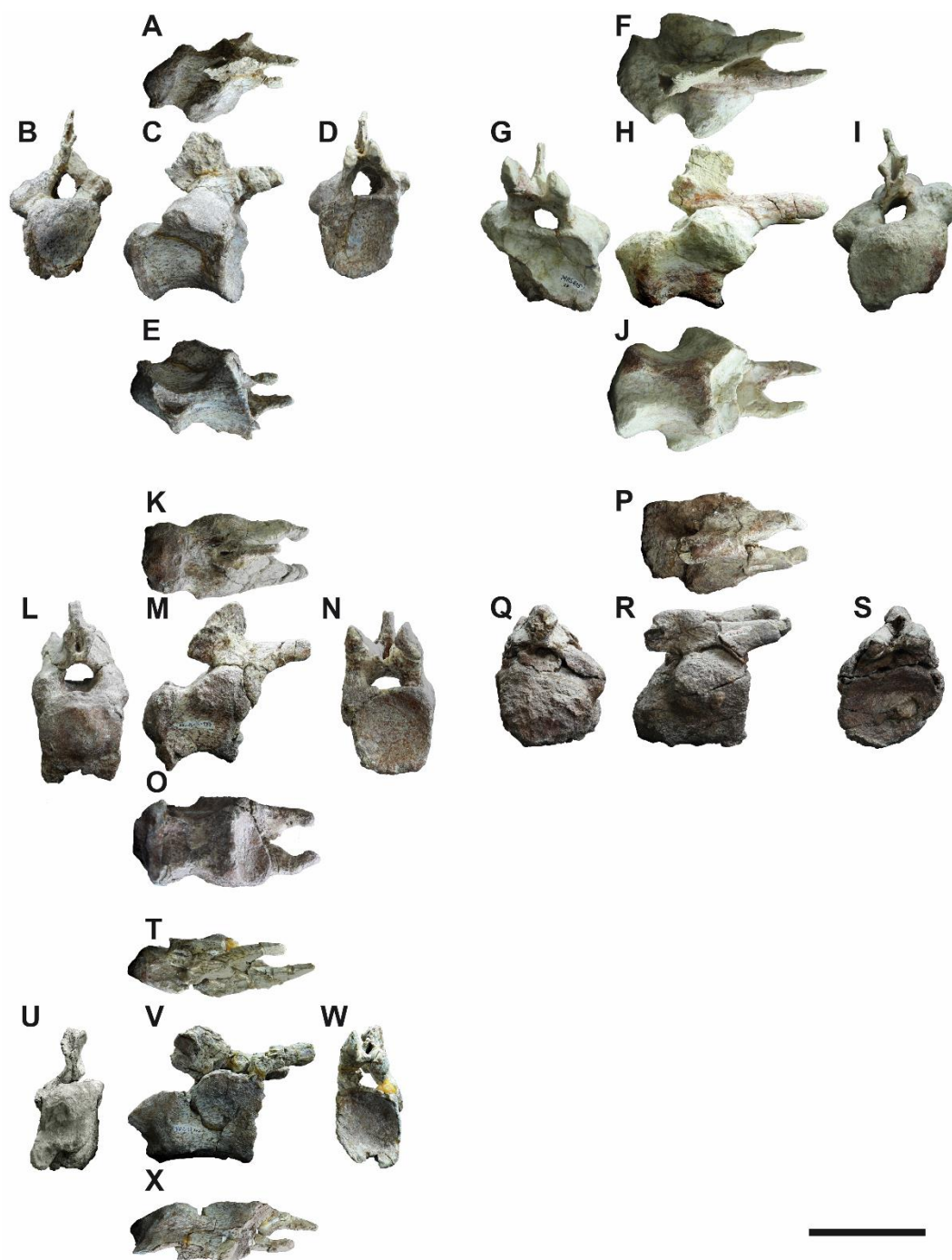
Morfotipo Caudal 2 (MC2). Se han reconocido un total de cinco vértebras caudales aisladas para este morfotipo (MAU-PV-LL- 137, 174, 252, 377 y 405). Todas estas vértebras son consideradas vértebras caudales anteriores según los criterios utilizados para las vértebras caudales de *Rinconsaurus* (ver Cap. IV. - La anatomía de *Rinconsaurus*). Este morfotipo está caracterizado por poseer vértebras caudales anteriores con superficies ventrales cóncavas transversalmente, vértebras caudales más anteriores con prezigapófisis curvadas hacia abajo, vértebras caudales anterior con postzigapófisis localizadas en la mitad anterior del centro y prezigapófisis con un largo mayor al 50% de la longitud del centro.

Vértebras caudales anteriores—Todas las vértebras de este morfotipo son muy procélicas, con el vértice de la convexidad de la cara posterior ligeramente desplazado por encima de la línea media del centro (Fig. V.13C, H, M y V). El desplazamiento de la convexidad de la cara posterior es un rasgo común dentro de los Aeolosaurini (e. g., *Aeolosaurus rionegrinus*, *Gondawantitan*, y *Arrudatitan*). El centro en estas vértebras es dos veces más largo anteroposteriormente que alto e igual de alto que de ancho. La cara ventral es ligeramente cóncava anteroposterior y lateralmente comprimidas, con crestas ventrolaterales incipientes como en las vértebras anteriores de *Arrudatitan*. El área articular de los arcos hemales está bien desarrollada, formando una protuberancia con aspecto piramidal. Las caras laterales son cóncavas anteroposteriormente. En una vista posterior, la cara articular posterior tienen una forma aproximadamente hexagonal o “acorazonada” como se ha visto en *Gondwanatitan*.

El arco neural de estas vértebras, ubicado en la mitad anterior del centro, es anteroposteriormente largo, pero bajo. Los procesos transversos, principalmente preservados en MAU-PV-LL-174 y MAU-PV-LL-405 son robusto y dirigidos hacia atrás (Fig. V.13A–J). Las prezigapófisis son robustas, dirigidas hacia adelante y ligeramente curvadas hacia abajo cuando se ve en una vista lateral (Fig. V.13C, H, M y V). Asimismo, el largo anteroposterior de las prezigapófisis representa el 50% o más del largo anteroposterior del centro. La presencia de prezigapofisis largas y curvadas ventralmente es común en algunos Aeolosaurini (e. g., *Arrudatitan* y *Aeolosaurus rionegrinus*). Las láminas SPRL están bien desarrolladas y forman una fosa profunda en

la base de la espina neural interpretada como una SPRF (Fig. V.13D, G, N y W). Las postzigapófisis son grandes, están ubicadas en la mitad más anterior del centro con facetas articulares cóncavas y láminas SPOL robustas. La presencia de postzigapófisis ubicadas en la primera mitad del centro es una condición compartida por aeolosaurinos como *Trigonosaurus*, *Uberabatitan*, *Overosaurus*, *Arrudatitan*, *Gondwanatitan* y *Aeolosaurus*. La porción más ventral de las postzigapófisis están unidas por una pequeña y robusta TPOL. Por encima de la TPOL y entre las postzigapófisis, se observa una pequeña y profunda fosa interpretada como SPOF (Fig. V.13B, I, L y U). Las espinas neurales están lateralmente comprimidas y son tan altas como largas anteroposteriormente. Se dirigen hacia adelante, principalmente en MAU-PV-LL-405. Las láminas PRSL y POSL están incipientemente desarrolladas (Fig. V.13A, F, K y P).

Figura V.13. Vértebra caudales del morfotipo MC2. **A–E**, MAU-PV-LL-174 en **A**, vista dorsal; **B**, vista posterior; **C**, vista lateral derecha; **D**, vista anterior; y **E**, vista ventral; **F–J**, MAU-PV-LL-405 en **F**, vista dorsal; **G**, vista anterior; **H**, vista lateral; **I**, vista posterior y **J**, vista ventral. **K–O**, MAU-PV-LL-137 en **K**, vista dorsal y **L**, vista posterior; **M**, vista lateral; **N**, vista anterior; y **O**, vista ventral. **P–S**, MAU-PV-LL-252 en **P**, vista dorsal; **Q**, vista posterior; **R**, vista lateral; y **S**, vista anterior. **T–X**, MAU-PV-LL-377 en **T**, vista dorsal; **U**, vista posterior; **V**, vista lateral. **W**, vista anterior; y **X**, vista ventrales. La barra de escala equivale a 10 cm.→



Morfotipo Caudal 3 (MC3). Se han reconocido un total de dos vértebras caudales aisladas para este morfotipo, siendo una de ellas una vértebra caudal anterior (MAU-PV-LL-412-A; Fig. V.14A–E) y las otra una vértebra caudal media (MAU-PV-LL-135 Fig. V.14F–J). La distinción entre estas categorías se basó en los mismos criterios utilizados para las vértebras caudales de *Rinconsaurus* (ver Cap. IV. - La anatomía de

Rinconsaurus). Este morfotipo de vértebras caudales se diferencia de los otros morfotipos por la presencia de los caracteres autapomórficos definidos para *Rinconsaurus caudamirus* (ver Cap. IV. – Estatus taxonómico de *Rinconsaurus*). Estos caracteres autapomórficos son; relación entre el ancho de la superficie ventral en el borde anterior y su ancho en la línea media en los centros vertebrales caudales mayor a 4 en las anteriores y entre 4 y 2 en las medias y vértebras caudales anteriores y medias con diferencia de altura muy desarrollada entre la cara articular anterior y posterior.

Vértebra caudal anterior—El centro, fuertemente procélico, es el doble de largo anteroposteriormente que dorsoventralmente. La superficie articular anterior es casi perpendicular al eje anteroposterior, con un ángulo de 100°, como en *Rinconsaurus* (MAU-PV-CRS-25 y MAU-PV-CRS-26). Al igual que en *Rinconsaurus*, existe una marcada diferencia entre la altura dorsoventral de las superficies articulares anterior y posterior, siendo la anterior más alta que la posterior. Las caras laterales del centro son cóncavas tanto anteroposterior como dorsoventralmente (Fig. V.14C). Como resultado, la superficie ventral es transversalmente estrecha, alcanzando su máxima estrechez en la mitad de su longitud, lo que le da al centro una apariencia de reloj de arena en vista ventral, como se ve en *Rinconsaurus*.

Los procesos transversos se colocan dorsalmente en el centro, justo encima del borde dorsal de las caras laterales. Tienen una morfología plana dorsoventralmente, siendo más largos que anchos como en la mayoría de los Aeolosaurini y Lognkosauria, pero diferente de otros titanosaurios como *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Overosaurus*, *Notocolossus*, *Pitekunsaurus* y *Rapetosaurus*, en los cuales el proceso transverso es más redondeado en la sección transversal. Como en otros titanosauriformes, los procesos transversos están orientados posteriormente (Fig. V.14A y C).

La espina neural esta dañada en su porción más dorsal, sin embargo, se puede observar que están orientadas verticalmente como en *Rinconsaurus* (Fig. V.14C). Esta espina está comprimida mediolateralmente y sus márgenes anterior y posterior, interpretados aquí como PRSL y POSL respectivamente, son paralelos entre sí (Fig. V.14B y D). Desde la base de la espina se desarrollan dos SPRL que la conectan con cada

prezigapófisis (Fig. V.14C). Las prezigapófisis se ubican inmediatamente por encima del borde dorsal de la superficie articular anterior, como en Aeolosaurini, Saltosaurinae, *Baurutitan* y *Mendozasaurus* (Franco-Rosas et al., 2004; Powell, 1992). Estas están dirigidas anterodorsalmente con una inclinación de aproximadamente 20° con respecto a la horizontal. Las prezigapófisis se extienden paralelas entre sí (Fig. V.14A). Entre ambas prezigapófisis se observa una TPRL poco desarrollada (Fig. V.14B). Esta lámina junto con las SPRL encierra una SPRF, que está presente en titanosaurios como *Rinconsaurus*, *Bonitasaura*, *Gondwanatitan* y *Pitekunsaurus*. Las PRDL se extienden desde el borde superior de la prezigapófisis hasta el proceso transversal. Las superficies articulares de las postzigapófisis son ligeramente cóncavas, con la porción más dorsal inclinada 50° con respecto a la horizontal y la porción más ventral casi vertical, lo que se considera una cresta hiposfenal. Una TPOL corta las conecta (Fig. V.14D), delimitando ventralmente una SPOF similar a la descrita en vértebras anteriores de *Rinconsaurus*. Dorsolateralmente, la SPOF está delimitada por ambas SPOL, que son cortas y ligeramente proyectadas postero-lateralmente como se ve en *Rinconsaurus*, *Gondwanatitan*, *Bonitasaura* y *Aeolosaurus*.

Vértebra caudal media—La cara anterior y la posterior son paralelas entre sí, pero debido a temas de deformación por compactación están inclinada anteroventralmente. La diferencia de altura entre las caras articulares anterior y posterior, aunque menos marcada que en la vértebra caudal anterior, sigue presente. Las caras laterales del centro no tienen ninguna excavación neumática, sino que son muy cóncavas anteroposteriormente (Fig. V.14H). La superficie ventral se asemeja a la que se observa en la vértebra caudal anterior, la cual es transversalmente estrecha y anteroposteriormente cóncava. Los procesos transversos están reducidos y se asemejan a una protuberancia ovoide con su eje mayor apuntando hacia atrás (Fig. V.14F y H).

El arco neural se encuentra en la mitad anterior del centro, pero dejando un pequeño escalón anterior entre la superficie articular anterior y los pedicelos del arco neural (Fig. V.14G y H). Esta característica distingue a *Rinconsaurus* de los Aeolosaurini, ya que una de las características que identifica a este último grupo es la continuidad de

los bordes de la cara articular anterior con los márgenes ventrales de las prezigapófisis. Las prezigapófisis están dirigidas anterodorsalmente, formando un ángulo de unos 15°. (Figs. V.14H). La longitud de las prezigapófisis es entre un 40% y el 50% la longitud de su centro, como en *Trigonosaurus*, *Overosaurus* y *Aeolosaurini*, pero a diferencia de algunos Saltosaurini, que tienen prezigapófisis aún más cortas (e. g., *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Alamosaurus*). Las prezigapófisis están conectadas por una TPRL bien desarrollada (Figs. V.14G), que junto con las SPRL delimitan una SPRF como la observada en *Rinconsaurus*, *Trigonosaurus*, *Neuquensaurus*, *Baurutitan*, *Bonitasaura* y *Gondwanatitan*. A diferencia de la vértebra caudal anterior, no hay PRDL ya que no hay procesos transversos. Las postzigapófisis de las vértebras caudales medias difieren considerablemente de las que se observan en la vértebra caudal anterior (Figs. V.14I). En primer lugar, las facetas articulares no son cóncavas, sino planas con una inclinación con respecto a la horizontal de 65°. En segundo lugar, no hay rastro de una cresta hipoesfenal asociada con las postzigapófisis. Finalmente, existe un proceso óseo formado principalmente por las SPOL, el cual proyecta fuertemente lateralmente las postzigapófisis como en las vértebras caudales medias de *Rinconsaurus* (MAU-PV-CRS-27/2 y MAU-PV-CRS-27/1). La presencia de este proceso óseo en las vértebras caudales medias es una característica diagnóstica tanto de *Rinconsaurus caudamirus* como del clado Rinconsauria (Calvo & González Riga, 2003: pág. 336; Calvo, et al., 2007: pág. 487). Ventralmente, las postzigapófisis están unidas por una TPOL y, junto con las SPOL, delimitan una SPOF, tan ancha como alta (Fig. V.14I).

La espina neural es laminar, anteroposteriormente alargada, pero transversalmente comprimida, y su longitud anteroposterior es igual que su altura (Fig. V.14H). Su margen anterodorsal se sitúa en el punto medio entre las caras articulares anterior y posterior. Los márgenes anterior y posterior de la espina neural, considerados la PRSL y la POSL respectivamente, están marcadamente inclinados; sin embargo, el margen dorsal es casi horizontal, dando a la espina neural una forma de paralelogramo en vista lateral (Fig. V.14H). Las espinas neurales están orientadas posteriormente, al igual que en otros titanosaurios como *Rinconsaurus*, *Mendozasaurus*, *Overosaurus* y *Baurutitan*.

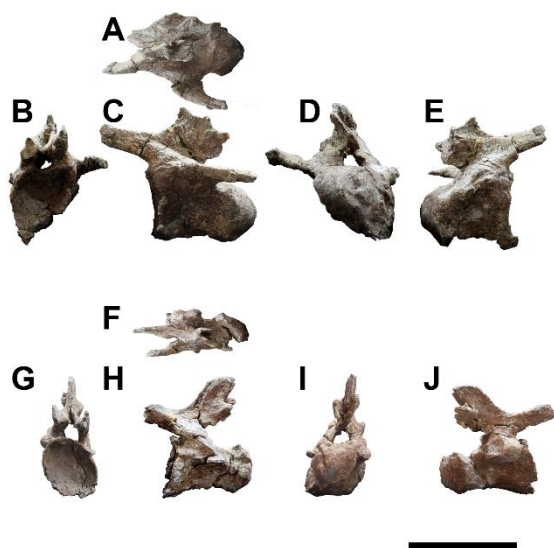


Figura V.14. Vértebras caudales del morfotipo **MC3**. **A–E**, MAU-PV-LL-412 (vértebra anterior) en **A**, vista dorsal; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral izquierda; **D**, vista posterior; y **E**, vista lateral derecha. **F–J**, MAU-PV-LL-135 (vértebra media) en **F**, vista dorsal; **G**, vista anterior; **H**, vista lateral izquierda; **I**, vista posterior y **J**, vista lateral derecha. La barra de escala equivale a 10 cm.

Morfotipo Caudal 4 (MC4). El elemento MAU-PV-LL-200 (Fig. V.15), es una vértebra caudal anterior aislada prácticamente completa con la región del arco neural dañada. Comparaciones hechas en otros titanosaurios (e. g., *Saltasaurus*, *Baurutitan*, *Trigonosaurus*, *Isisaurus*, *Rapetosaurus*, *Alamosaurus*, *Aeolosaurus colhuehuapensis*, *Bonitasaura*, *Neuquensaurus*, *Gondwanatitan*, *Overosaurus*, *Mendozasaurus*, *Epachthosaurus*, *Dreadnoughtus*, *Patagotitan*,) dan idea de que la posible posición que ocupó esta vértebra en la serie vertebral caudal haya sido entre la 1^{er} y 3^{ra}. Los caracteres que distinguen este morfotipo de los otros son los siguientes: ápice de la convexidad de la articulación posterior en las vértebras caudales anterior y media está fuertemente desplazado hacia arriba, de modo que el vértice de la articulación posterior se ubica al nivel del margen dorsal del centro, facetas articulares de las prezigapófisis en las vértebras caudales anterior y media anchas con una expansión dorsal y ventral, prezigapófisis curvadas hacia abajo en las vértebras caudales más anteriores y postzigapófisis localizadas en la mitad anterior del centro en las vértebras caudales anterior y media.

Esta vértebra se encuentra prácticamente completa excepto por una gran ruptura central, entre la espina y el canal neural, y la falta del proceso transversal derecho (Fig. V.15C y D). El centro vertebral es igual de alto que de largo, fuertemente procélico, con un arco neural dos veces el alto del centro. El ancho de la vértebra se incrementa solamente por la extensión lateral de los procesos transversos. Las caras

laterales y ventral del centro vertebral muestran una superficie cóncava anteroposteriormente (Fig. V.15D y F). En vista anterior, el centro vertebral posee un perímetro trapezoidal de bases paralelas (la base dorsal más larga que la base ventral) y lados oblicuos como en *Bonitasaura*. Por sobre el borde dorsal del centro se apoya el canal neural. En vista lateral se observa que la superficie del centro vertebral no presenta pleurocelos ni otro tipo de excavaciones. El arco neural se apoya sobre el centro en la mitad más anterior (Fig. V.15A y B).

Las prezigapófisis poseen una superficie ovoide expandida dorsal y ventralmente y se curvan hacia abajo como en la mayoría de los Aeolosaurini (Fig. V.15B). Entre ambas prezigapófisis no se puede saber si hay una TPRL ya que el arco neural está destruido en esa zona. Sobre el margen más dorsal de la cara lateral del centro vertebral se desarrollan los procesos transversos orientados horizontalmente. Desde el borde superior de las prezigapófisis hacia el proceso transverso se observa la lámina PRDL recta (Fig. V.15D). La espina neural es alta y angosta en toda su extensión con excepción de la parte distal en donde se ensancha levemente. Las caras laterales de la espina están flanqueadas anteriormente por láminas que conectan las prezigapófisis con la espina, las cuales se interpretan como SPRLs. La lámina PRSL se desarrolla desde la base de la espina hasta el tope (Fig. V.15C). A lo largo de su recorrido esta lámina mantiene el mismo grosor. Posteriormente, la espina está flanqueada por las SPOL (Fig. V.15E).

Las postzigapófisis, de contorno ovoide, se ubican a la misma altura que las prezigapófisis y se apoyan lateralmente sobre la base de la espina neural. La espina neural es cuadrangular, manteniendo su ancho desde la base hasta el tope, y está levemente proyectada hacia atrás, sin exceder el límite posterior del centro vertebral. Las postzigapófisis se orientan a 60° aproximadamente del plano horizontal, sobre la base de la espina (Fig. V.15E). La lámina POSL se desarrolla sobre la superficie de la espina hasta alcanzar el borde dorsal de la misma manteniendo su grosor a lo largo de todo su trayecto.

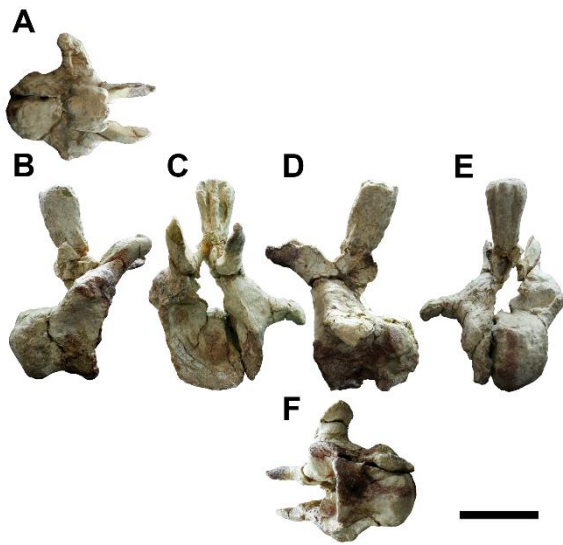


Figura V.15. Vértebra caudal del morfotipo MC4. MAU-PV-LL-200 (vértebra anterior) en **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral derecha; **C**, vista anterior; **D**, vista lateral izquierda; **E**, vista posterior; y **F**, vista ventral. La barra de escala equivale a 10 cm.

CINTURA PECTORAL

Los elementos de la cintura escapular, que fueron asignados por Calvo et. al. (2007), como paratipos de *Muyelensaurus* consisten en una placa esternal (MAU-PV-LL-125) y tres escapulas (MAU-PV-LL-396, MAU-PV-LL-397 y MAU-PV-LL-259). Al momento de esta contribución los elementos MAU-PV-LL-125 y MAU-PV-LL-396 se encuentran perdidos y la escapula MAU-PV-LL-259 está numerada como MAU-PV-LL-371 por razones desconocidas (Fig. V.16). Si bien el esternón no es parte de la cintura escapular, sino del esqueleto axial, las placas esternales se describirán en esta sección ya que está comprometido funcionalmente con la cintura pectoral.

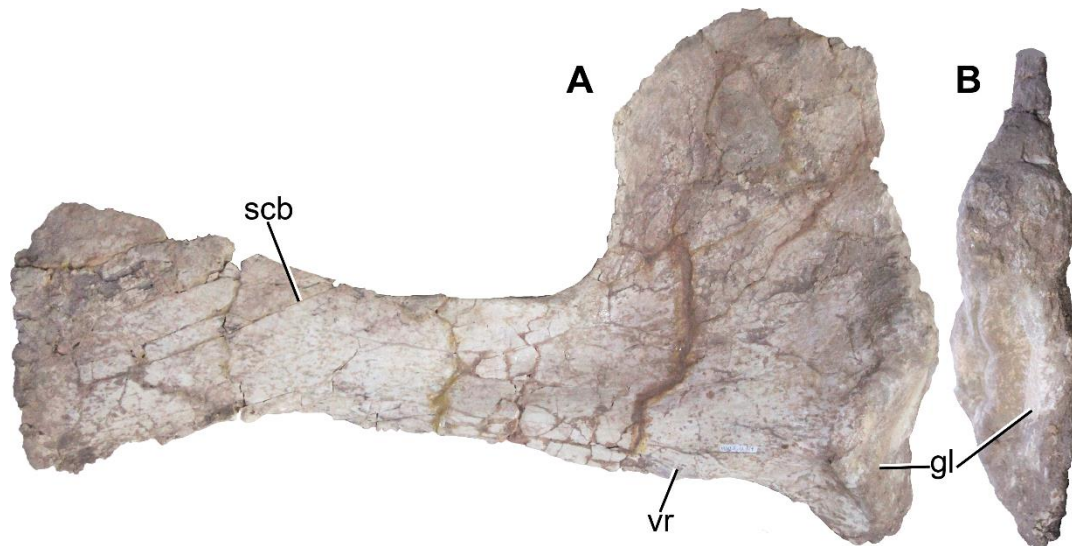


Figura V.16. Escápula izquierda MAU-PV-LL-371 en vistas **A**, medial (interna); y **B**, anterior. **Abreviaturas:** gl, labio glenoideo; ltr, crestas laterales; scb, hoja escapular; vr, cresta ventral. La barra de escala equivale a 10 cm.

Escápula. La escapula derecha MAU-PV-LL-397 consiste solamente en la hoja escapular del elemento, sin embargo, se puede identificar que es semejante a la escapula MAU-PV-LL-371 (MAU-PV-LL-259). La escapula izquierda MAU-PV-LL-371 (MAU-PV-LL-259), debido a su fragilidad y posición de almacenado, solo muestra su vista lateral interna (Fig. V.16A) y la ventral. La placa acromial escapular está bien desarrollada con una altura dorsoventral máxima de aproximadamente tres veces la altura dorsoventral mínima de la hoja escapular y un ancho anteroposterior similar a un tercio de la longitud total de la escápula al igual que *Rinconsaurus* y *Pitekunsaurus*. La superficie glenoidea mira casi perpendicular al eje longitudinal de la hoja escapular (Fig. V.16B) y, a su vez, la superficie articular de la escápula y el coracoides forma un ángulo de 75° en relación con el eje longitudinal de la hoja escapular.

A diferencia de *Rinconsaurus* y *Pitekunsaurus*, el tercio más proximal del margen dorsal de la lámina escapular (inmediatamente posterior a la cresta acromial) tiene una inclinación de aproximadamente 90° con respecto al eje mayor de la hoja escapular. Sin embargo, el segundo tercio y el tercio más distal tienen una inclinación semejante a las vistas en *Rinconsaurus*.

El margen ventral de la hoja escapular es recto, excepto en su porción más distal, la cual tiene una inclinación aproximada de 15°, lo cual provoca el ensanchamiento dorsoventral de la porción más distal de la hoja escapular, como se observa en otros titanosaurios (e. g., *Patagotitan*, *Rinconsaurus*, *Narambuenatitan*, *Drusilasaura* y *Rukwatitan*). Como se ha descrito anteriormente, *Rinconsaurus* posee una evidencia de un proceso ventral en el margen ventral de la hoja escapular. En el caso de la escapula MAU-PV-LL-371 no se ve ningún proceso ventral de iguales características y posición.

Placa esternal. Se ha recuperado una placa esternal levemente deteriorada. La placa esternal MAU-PV-LL-125 (Fig. V.17) es izquierda. El contorno general de la placa esternal es semilunar, como en otros Titanosauria (Salgado et al. 1997; Wilson 2002; Curry Rogers 2005), con márgenes laterales fuertemente cóncavos y mediales fuertemente convexos. Anteriormente y anterolateralmente, la placa esternal es robusta y se vuelve más delgada hacia sus bordes medial y posterior. La superficie anterodorsal (interna) no presenta cresta alguna como ocurre en una gran variedad de titanosaurios, mientras que la superficie anteroventral (externa) es ligeramente convexa, con presencia de una cresta que se extiende desde el ángulo ventrolateral hasta el margen posterolateral. A diferencia de las placas esternales es de *Rinconsaurus*, esta placa esternal posee una protuberancia sobre la cara externa. Este bulto se encuentra en la porción más posterior de la placa y contra el margen medial. Este bulto tiene una orientación oblicua con respecto al margen medial (margen fuertemente convexo). El eje mayor del mismo se encuentra perpendicular al margen medial de manera tal que uno de sus polos apunta hacia el margen lateral (margen fuertemente cóncavo).



Figura V.17. Placa esternal derecha MAU-PV-LL-125 en vista ventral (externa). La barra de escala equivale a 10 cm.

MIEMBRO ANTERIOR

Existen exactamente una veintena de elementos óseos que pueden ser identificados como huesos propios de los miembros anteriores provenientes del yacimiento de Loma de Lindero. Los que se destacan por su cantidad son los pertenecientes al metapodio, seguidos por los del estilopodio y por ultimo los del zeugopodio. Dentro de este agregado óseo existen elementos derechos e izquierdos.

Húmero. Al momento de esta contribución la colección de húmeros provenientes de Loma de Lindero está compuesta por los elementos MAU-PV-LL-70, 132, 352, 387 y 427. Los elementos MAU-PV-LL-212 y MAU-PV-LL-357 están perdidos y por motivos desconocidos se ha incluido el elemento MAU-PV-LL-427 a la colección. Todos Los húmeros son izquierdos excepto MAU-PV-LL-132, el cual es derecho. Tanto MAU-PV-LL-70 como MAU-PV-LL-427 tienen una longitud total similar, mientras que MAU-PV-LL-132 es un 30% más pequeño. MAU-PV-LL-387 está roto proximal y distalmente, pero se le estima por lo menos una longitud un 10% más grande que MAU-PV-LL-70 y MAU-PV-LL-427 (ver Tabla 5.4). Los elementos MAU-PV-LL-70 (Fig. V.18C–H), 132 (Fig. V.18O–T) y 427 (Fig. V.18I–N) representan un morfotipo de húmero grácil (MHG) que se

caracteriza por la presencia de una cresta deltopectoral marcadamente expandida distalmente, ausencia de una protuberancia posterolateral robusta alrededor del nivel de la cresta deltopectoral, cóndilos humerales con una superficie articular expuesta en la porción anterior del eje humeral y un margen lateral proximal recto casi hasta el primer tercio de su extensión. Por otro lado, MAU-PV-LL-352 (Fig. V.18A) y 387 (Fig. V.18B) representan un morfotipo robusto (MHR) caracterizado por la presencia de una protuberancia posterolateral robusta alrededor del nivel de la cresta deltopectoral, una relación entre el ancho mediolateral del extremo proximal y la longitud proximodistal total inferior a 0,4, cóndilos humerales con superficie articular restringida a la porción distal del húmero y un margen lateral de la mitad proximal casi recto hasta la mitad del húmero o incluso más.

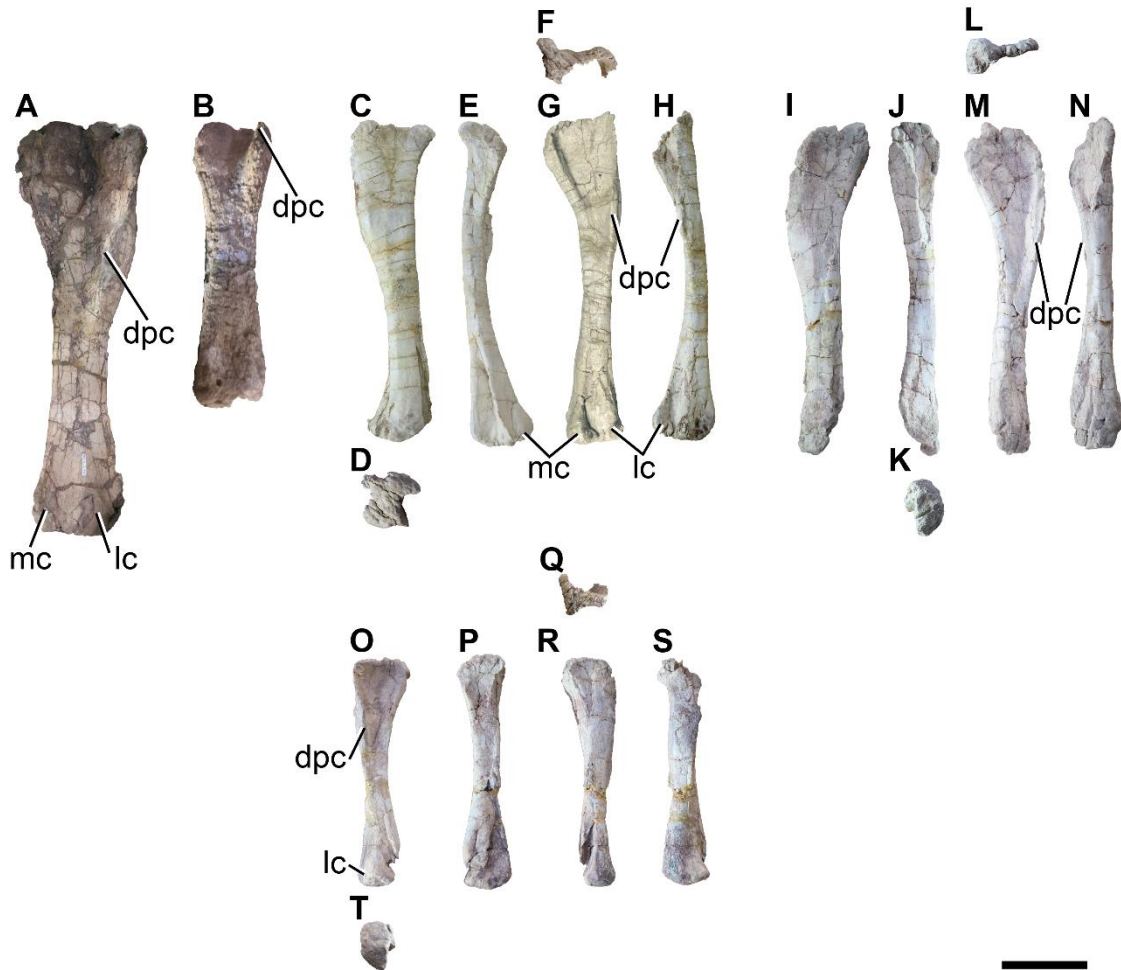


Figura V.18. Diferentes fémures hallados en Loma del Lindero. **A**, Húmero izquierdo MAU-PV-LL-352 en vista anterior. **B**, Húmero izquierdo MAU-PV-LL-387 en vista anterior. **C–H**, Húmero izquierdo MAU-PV-LL-70, en vistas **C**, posterior; **D**, distal; **E**, medial; **F**, proximal; **G**, anterior y **H**, lateral. **I–K**, Húmero izquierdo MAU-PV-LL-427, en vistas **I**, posterior; **J**, medial; **K**, distal; **L**, proximal; **M**, anterior y **N**, lateral. **O–T**, Húmero derecho MAU-PV-LL-132, en vistas **O**, anterior; **P**, medial; **Q**, proximal; **R**, posterior; **S**, lateral y **H**, distal. **Abreviaturas:** **dpc**, cresta deltopectoral; **lc**, cóndilo lateral; **mc**, cóndilo medial. La barra de escala equivale a 20 cm.

Morfotipo de húmero grácil (MHG). El húmero mejor preservado de este morfotipo es el MAU-PV-LL-70 es por tal razón que la descripción está basada principalmente en este elemento. Los húmeros de este morfotipo son extremadamente gráciles (RI de 0,18 en MAU-PV-LL-70; *sensu* Wilson y Upchurch, 2003), siendo incluso más gráciles que *Narambuenatitan* (RI = 0,20), el titanosaurio con el húmero más grácil registrado hasta ahora. La relación entre el ancho mediolateral del extremo proximal y la longitud proximodistal total es inferior a 0,4, a diferencia de *A. rionegrinus* y

Bravasaurus, y la esquina proximolateral es cuadrada (Fig. V.18F y G), como en la mayoría de los titanosauriformes (Wilson, 2002: car. 159; Mannion et al., 2013: car. 223; Carballido y Sander, 2014: car.260). La cabeza humeral tiene forma de gancho, cuyo ápice apunta posteroventralmente. Está situado sobre el costado medial del húmero y por debajo del mismo se desarrolla una cresta que desaparece al llegar a la mitad de la extensión próximo-distal del húmero (Fig. V.18C y E). En vista proximal, la cabeza humeral tiene aspecto rectangular siendo más angosta latero-medialmente que anteroposteriormente (Fig. V.18F). Una cabeza humeral como esta no se ha visto en ningún otro titanosaurio. El borde proximal del húmero presenta una porción medial convexa y una lateral plana, como en varios titanosauriformes (e. g., *Chubutisaurus*, *Diamantinasaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Narambuenatitan*, *Epachthosaurus*). A diferencia de algunos lognkosaurios (e. g., *Patagotitan* y *Mendozasaurus*), la fosa supracondílea está muy marcada (Fig. V.18C y E). Esta fosa es notablemente profunda y los bordes que la encuadran son muy filosos. El cóndilo radial está dividido anteriormente como en *Narambuenatitan* (Fig. V.18G), difiriendo de la mayoría de los somfospóndilos derivados (e. g., *Chubutisaurus*, *Malawisaurus*, *Neuquensaurus*; Wilson, 2002: car. 164; D'Emic, 2012: car. 83).

Morfotipo de húmero robusto (MHR). El húmero mejor preservado de este morfotipo es el MAU-PV-LL-352, es por tal razón que la descripción está basada principalmente en este elemento. El húmero MAU-PV-LL-352 es un hueso relativamente robusto (RI de 0,25; sensu Wilson y Upchurch, 2003), aunque no tan robusto como en los saltasauridos, en los que los valores de RI están por encima de 0,3 (*Neuquensaurus* MLP-CS 1099, *Saltasaurus* PVL 4017-63). En cambio, la robustez de este húmero es similar a la de *Gondwanatitan* (0,25), *Petrobrasaurus* (0,25) y *Mendozasaurus* (0,25). El ancho proximal máximo es el 33% de la longitud total del hueso y la esquina proximolateral es cuadrada, como en la mayoría de los titanosauriformes (Wilson, 2002: car. 159; Mannion et al., 2013: car. 223; Carballido y Sander, 2014: car. 260). Debido a que aún se encuentran en su protección de yeso, es imposible observar la morfología de ciertas estructuras ubicadas en la vista posterior de los húmeros, tales como la cabeza

humeral o la fosa supracondílea. Sin embargo, se puede ver que la superficie dorsal del extremo proximal de MAU-PV-LL-352 presenta una porción medial convexa y una lateral plana, como en varios titanosauriformes (e. g., *Chubutisaurus*, *Diamantinasaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Narambuenatitan*, *Epachthosaurus*). Como en la mayoría de los saurópodos, la cresta deltopectoral es baja y relativamente estrecha en toda su longitud. Sobre el margen lateral y ligeramente por debajo de la cresta deltopectoral, existe una protuberancia semejante a la vista en algunos titanosaurios (e. g., *Opishtoceliacuadia*, *Saltasaurus*, *Mnyamawamtuka*, *Mansourasaurus*, *Patagotitan*). Como en muchos titanosaurios (e. g., *Shingopana*, *Dreadnoughtus Patagotitan*, *Mendozasaurus*, *Gondwanatitan*) el tercio más proximal del margen lateral del húmero es recto, el margen medial presenta una concavidad proximodistal uniforme. Distalmente, los cóndilos radial y fibular no están divididos, estando restringidos a la porción distal del húmero, a diferencia de la condición presente en *Rapetosaurus*, *Isisaurus* + *Saltasauridae* en los cuales los cóndilos distales están expuestos en la parte anterior del eje.

Ulna. Calvo et al. (2007) reconocen cuatro ulnas provenientes de Loma del Lindero (MAU-PV-LL-72, 243, 353 y 182). En la actualidad el elemento MAU-PV-LL-182 se encuentra perdido. Las restantes ulnas se reconocen como tres ulnas derechas, dos de ellas de dimensiones semejantes y una más pequeña. Si bien todas las ulnas se encuentran muy bien preservadas, tanto MAU-PV-LL-243 (Fig. V.19G–K) como MAU-PV-LL-353 (Fig. V.19M–Q) tienen un alto grado de deformación por compactación, por lo que aquí se describe la ulna completa MAU-PV-LL-72 (Fig. V.19A–E). El elemento MAU-PV-LL-72 está completo y bien conservado. Es un hueso grácil, con una relación de longitud a anchura proximal de 0,41. Las ulnas con proporciones inferiores o iguales a 0,4 se consideran gráciles (ver Mannion et al., 2013: car. 50), como también sucede con las ulnas de los titanosaurios *Aeolosaurus rionegrinus*, *Pitekunsaurus*, *Narambuenatitan*, *Bonitasaura*, *Alamosaurus* y *Rapetosaurus*. Como en todos los saurópodos, la forma ulnar proximal es trirradiada y en forma de T como en los titanosaurios *Aeolosaurus rionegrinus*, *Pitekunsaurus*, *Narambuenatitan*, *Bonitasaura*, *Patagotitan* y

Mendozasaurus (Fig. V.19B, H y P). Esta morfología está formada por un proceso anteromedial largo, un proceso anterolateral corto y un proceso olécranon moderadamente desarrollado. El proceso anteromedial es 1,5 veces más largo que el anterolateral, lo que se encuentra dentro de las proporciones de la mayoría de los camarasauromorfos (ver Upchurch et al., 2015: tabla 2). En vista proximal, los procesos anteromedial y anterolateral son muy gráciles. En este sentido, la longitud del proceso anteromedial dividida por su anchura mínima es de 4. Proporciones superiores a 2,5 también están presentes en *Diplodocus* (AMNH 332), *Bonitasaura*, *Rapetosaurus*, *Elaltitan* y *Patagotitan*. En contraste, los procesos anteromediales con valores por debajo de 2,5 están presentes en *Camarasaurus* (FMNH-P 25182), *Dreadnoughtus*, *Argyrosaurus* y *Neuquensaurus* (MLP-CS 1094). Al igual que en *Patagotitan*, el proceso anteromedial en MAU-PV-LL-72 es más bien horizontal, con una inclinación desde la horizontal de un ángulo de menos de 40°, como ocurre en la mayoría de los saurópodos, con la excepción de los macronarios de ramificación basal *Aragosaurus* y *Tehuelchesaurus*, *Lusotitan*, *Opisthocoelicaudia* y *Neuquensaurus* (MLP-CS 1093). El proceso del olécranon (Fig. V.19E, I) no se proyecta por encima de la articulación ulnar proximal, ya que es la condición primitiva de saurópodo, revertida en varios titanosaurios (e. g., *Epachthosaurus*, *Malawisaurus*, *Diamantinasaurus*, Saltasauridae; Wilson y Sereno, 1998: car. 4; Wilson, 2002: car.167; Carballido y Sander, 2014: car.263). La superficie articular distal tiene una expansión distal, aunque no tan evidente como la presente en *Opisthocoelicaudia* y *Saltasaurus*.

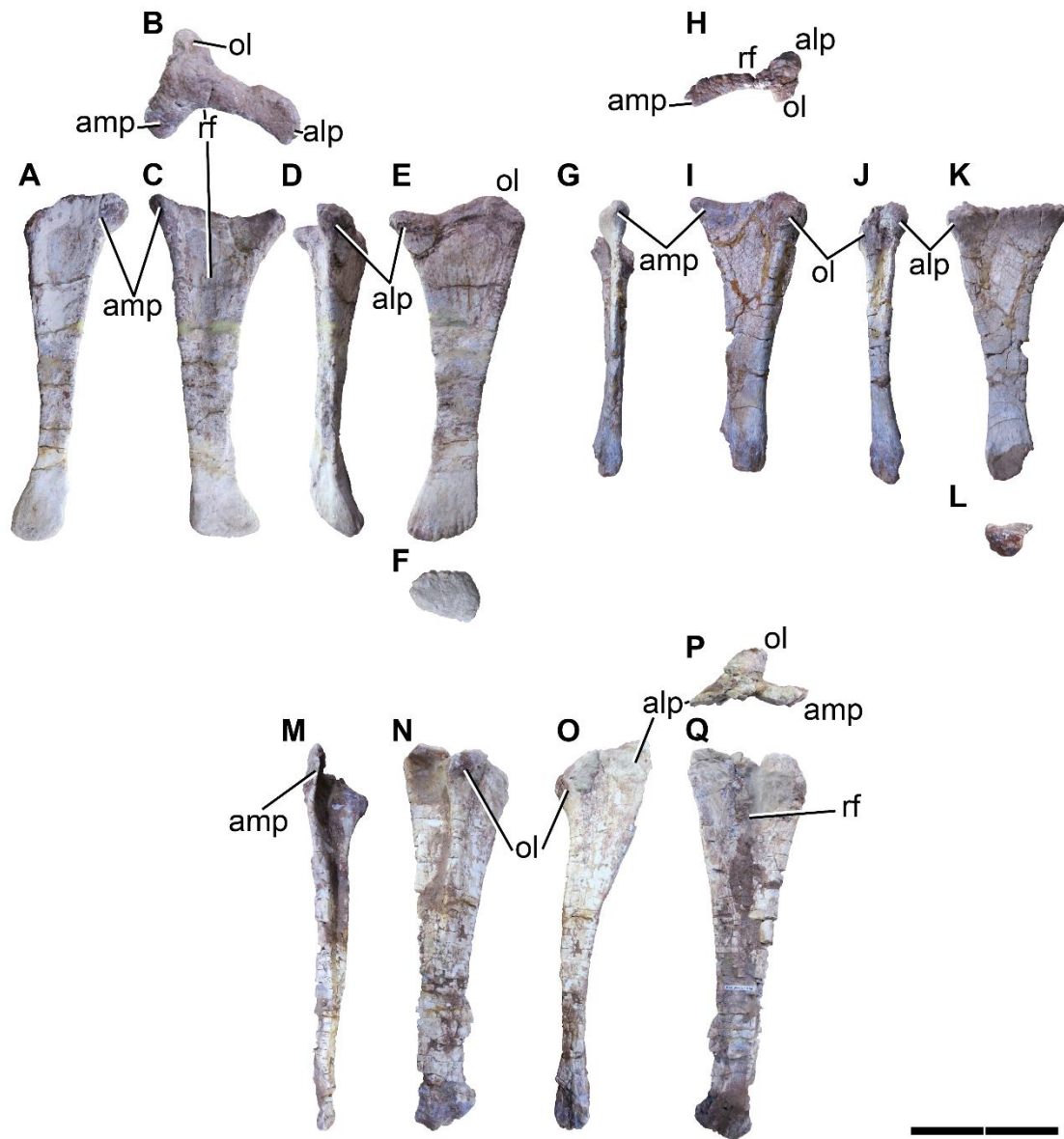


Figura V.19. Diferentes ulnas halladas en Loma del Lindero. **A–F**, Ulna MAU-PV-LL-72 en vistas **A**, medial; **B**, proximal; **C**, anterior; **D**, lateral; **E**, posterior; y **F**, distal. **G–L**, Ulna MAU-PV-LL-243, en vistas **G**, medial; **H**, proximal; **I**, anterior; **J**, lateral; **K**, posterior; y **L**, distal. **M–Q**, Ulna MAU-PV-LL-353, en vistas **M**, medial; **N**, posterior; **O**, lateral; **P**, proximal; y **Q**, anterior. **Abreviaturas:** **alp**, proceso anterolateral; **amp**, proceso anteromedial; **ol**, olécranon; **rf**, cara radial. La barra de escala equivale a 20 cm.

Radio. Un radio completo izquierdo (MAU-PV-LL-71), dos radios izquierdos pobremente preservados (MAU-PV-LL- 257 y 258) y una mitad distal de un radio izquierdo más pequeño (MAU-PV-LL-139) están presentes entre los materiales de Loma de Lindero

(Fig. V.20). El radio MAU-PV-LL-139 (Fig. V.20A–E) es morfológicamente igual que el radio MAU-PV-LL-71 (Fig. V.20F–K) excepto por la presencia de un abultamiento anteroposterior en la zona del cóndilo distal, por lo cual se los considera de un mismo morfotipo radial (MR1). Los elementos MAU-PV-LL-257 y MAU-PV-LL-258 (Fig. V.20L–O), previamente identificados como tibia y fibula respectivamente por Calvo et al. (2007), presentan una morfología distinta a los otros dos radios, razón por la cual se los considera parte de otro morfotipo (MR2). Principalmente estos radios se diferencian de los radios MAU-PV-LL-71 y MAU-PV-LL-139 por la presencia de margen dorsal del extremo proximal fuertemente convexo y curvado (en vista anterior), ancho lateromedial del extremo proximal ligeramente más pequeño que el ancho lateromedial del extremo distal (en vista anterior), y ancho anteroposterior del extremo proximal dos veces mayor que el ancho anteroposterior del extremo distal (en vista lateral).

Morfotipo radial 1 (MR1). El radio MAU-PV-LL-71 está muy bien conservado. La relación entre el ancho del extremo proximal y la longitud total de MAU-PV-LL-71 es de 0,26, una cifra similar entre algunos titanosaurios colossosaurios (e. g., *Uberabatitan* [0,28] y *Mendozasaurus* [0,25]). En otros titanosaurios colossosaurios y no colossosaurios (e. g., *Aeolosaurus rionegrinus* [0,3], *Patagotitan* [0,48], *Epachthosaurus* [0,3]) esta relación es mucho mayor. Por otro lado, la relación entre el ancho del eje en la mitad de la longitud y la longitud total de MAU-PV-LL-71 es mayor de 8 al igual que en *Uberabatitan* y *Mendozasaurus*. En taxones como *Malawisaurus* y *Aeolosaurus rionegrinus* esta relación varía entre 6 y 8, mientras que en la mayoría de los saurópodos suele ser menor que 6.

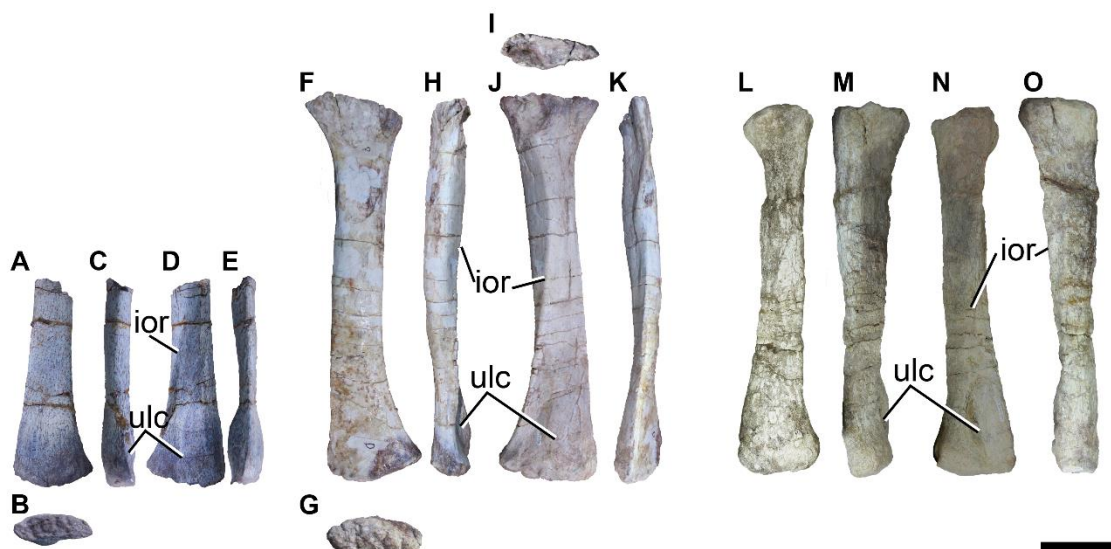


Figura V.20. Diferentes radios halladas en Loma del Lindero. **A–E**, Radio MAU-PV-LL-139 en vistas **A**, anterior; **B**, distal; **C**, lateral; **D**, posterior; y **E**, medial. **F–K**, Radio MAU-PV-LL-71, en vistas **F**, anterior; **G**, distal; **H**, lateral; **I**, proximal; **J**, posterior; y **K**, medial. **L–O**, Radio MAU-PV-LL-258, en vistas **L**, anterior; **M**, lateral; **N**, posterior; **P**, proximal; y **Q**, medial. **Abreviaturas:** **ior**, cresta interósea; **ulc**, contacto ulnar. La barra de escala equivale a 10 cm.

La superficie articular proximal es ovalada, con un margen lateral redondeado y una punta medial más aguda. Esta superficie articular es cóncava, rugosa y aproximadamente el doble de ancha transversalmente que anteroposteriormente (Fig. V.20I). En la mayoría de los saurópodos la superficie articular proximal es entre convexa y plana (e. g., *Aeolosaurus rionegrinus*, *Uberabatitan*, *Mendozasaurus*), sin embargo, existen taxones con la superficie articular proximal del radio ligeramente cóncavo (e. g., *Epachthosaurus*, *Dreadnoughtus*, *Alamosaurus* y *Saltasaurus*). Los ejes largos de los extremos proximal y distal son sub-paralelos, de modo que hay poca torsión del eje radial (Fig. V.20H y K). En vista anterior, el margen lateral del radio es principalmente cóncavo, mientras que el margen medial es sinuoso (Fig. V.20F).

En la cara lateral de la diáfisis, aproximadamente en el primer cuarto del camino desde el extremo proximal hay una cresta vertical. Esta cresta se extiende distalmente hasta desaparecer hacia la mitad de la longitud total del radio.

Otra cresta se origina en la superficie posterior aproximadamente al mismo nivel que la cresta anteriormente descrita (Fig. V.20J). Este se extiende distal y lateralmente

y se vuelve más prominente, alcanzando su mayor proyección justo por encima del extremo distal. Esto probablemente representa la cresta interósea para la unión de los ligamentos a la ulna (Fig. V.20H y J).

El extremo distal tiene un contorno elíptico ancho. La superficie articular distal es rugosa y convexa (Fig. V.20G). El grado de expansión transversal de los extremos proximal y distal del radio en relación con el ancho del eje en la mitad de la longitud es variable en los saurópodos. El radio MAU-PV-LL-71 posee un nivel alto de expansión transversal de sus superficies articulares. Tanto el extremo proximal como el distal son el doble de anchos que en relación con el ancho del eje en la mitad de la longitud como en *Uberabatitan*, *Aeolosaurus rionegrinus*, *Patagotitan*, *Mendozasaurus*, *Dreadnoughtus* y *Malawisaurus*. Como en la gran mayoría de los titanosaurios el cóndilo distal está inclinado aproximadamente 20° en relación con el eje del radio.

Morfotipo radial 2 (MR2). La relación entre el ancho del extremo proximal y la longitud total de MAU-PV-LL-258 es de 0,20, una cifra similar entre algunos somfospóndilos basales (e. g., *Chubutisaurus* [0,20], *Huabeisaurus* [0,20] y *Paluxytitan* [0,20]). Por otro lado, la relación entre el ancho del eje en la mitad de la longitud y la longitud total de MAU-PV-LL-258 es 10 al igual que en *Chubutisaurus*, *Huabeisaurus* y *Paluxytitan*. Entre los Aeolosaurini esta relación varía entre 6 y 8, mientras que en la mayoría de los titanosaurios colossosaurios y no colossosaurios suele ser menor que 6.

La superficie articular proximal es subcircular, con los márgenes laterales redondeados. Esta superficie articular es plana a ligeramente convexa y aproximadamente tan ancha transversalmente como anteroposteriormente. En la mayoría de los saurópodos la superficie articular proximal es entre convexa y plana (e. g., *Chubutisaurus*, *Huabeisaurus*, *Mendozasaurus*), sin embargo, existen taxones con la superficie articular proximal del radio ligeramente cóncavo (e. g., *Epachthosaurus*, *Dreadnoughtus*, *Alamosaurus* y *Saltasaurus*). Los ejes largos de los extremos proximal y distal son casi perpendiculares entre sí, de modo que hay una torsión fuertemente marcada en el eje radial (Fig. V.20M y O). En vista anterior, ambos márgenes son cóncavos. En la superficie posterior aproximadamente al mismo nivel que la cresta

anteriormente descrita desaparece (Fig. V.20N). Este se extiende distal y lateralmente y se vuelve más prominente, alcanzando su mayor proyección justo por encima del extremo distal. Esto probablemente representa la cresta interósea para la unión de los ligamentos a la ulna (Fig. V.20O)

El extremo distal tiene un contorno rectangular ancho. La superficie articular distal es convexa. El grado de expansión transversal de los extremos proximal y distal del radio en relación con el ancho del eje en la mitad de la longitud son distintos entre sí. El extremo proximal del radio es ligeramente más ancho que la anchura de la diáfisis, mientras que el extremo distal es el doble de ancho. Un ancho del extremo proximal semejante al ancho de la diáfisis es una característica compartida por muchos braquiosáuridos y somfospóndilos basales (e. g., *Giraffatitan*, *Chubutisaurus*, *Huabeisaurus*, *Paluxytitan*). Por otro lado, el extremo distal el doble de ancho que la diáfisis es común en todos los somfospóndilos (e. g., *Chubutisaurus*, *Huabeisaurus*, *Paluxytitan*, *Epachthosaurus*, *Dreadnoughtus*, *Alamosaurus* y *Saltasaurus*). A diferencia de la gran mayoría de los titanosaurios, el cóndilo distal en este morfotipo no está inclinado en relación con el eje del radio.

Metacarpo. Se han recuperado un poco más de una docena de metacarpianos medianamente bien conservados del yacimiento de Loma del Lindero. De la totalidad de elementos metacarpianos se ha podido constatar que cinco metacarpianos son derechos (MAU-PV-LL-73, 74, 157, 198, 274), siete son izquierdos (MAU-PV-LL-127, 140, 152, 153, 181, 231, 273), y uno no se puede identificar su bilateralidad (MAU-PV-LL-235). Dentro de los elementos derechos se pudo identificar que el elemento MAU-PV-LL-73 es un metacarpiano IV, los elementos MAU-PV-LL-274 y MAU-PV-LL-74 son metacarpianos III, el MAU-PV-LL-157 un metacarpiano II y el elemento MAU-PV-LL-198 un posible metacarpiano III. Por otro lado, dentro de los izquierdos se identificó que los elementos MAU-PV-LL-127, MAU-PV-LL-181, MAU-PV-LL-153 y MAU-PV-LL-273 son metacarpianos IV, el MAU-PV-LL-140 es un metacarpiano I, el MAU-PV-LL-152 es un metacarpiano V y el elemento MAU-PV-LL-231 un metacarpiano III. Los elementos MAU-PV-LL-273 y MAU-PV-LL-274, los cuales fueron identificados como metatarsianos por Calvo et al (2007), aquí son identificados como metacarpianos (Fig. V.21).

Metacarpiano I—El metacarpiano I está completo, pero está aplastado latero-medialmente en su totalidad. Excepto por la ausencia de una fosa estriada poco profunda, este metacarpiano es exactamente igual a los elementos MAU-PV-CRS-98/4 y MAU-PV-CRS-98/5 de *Rinconsaurus*.

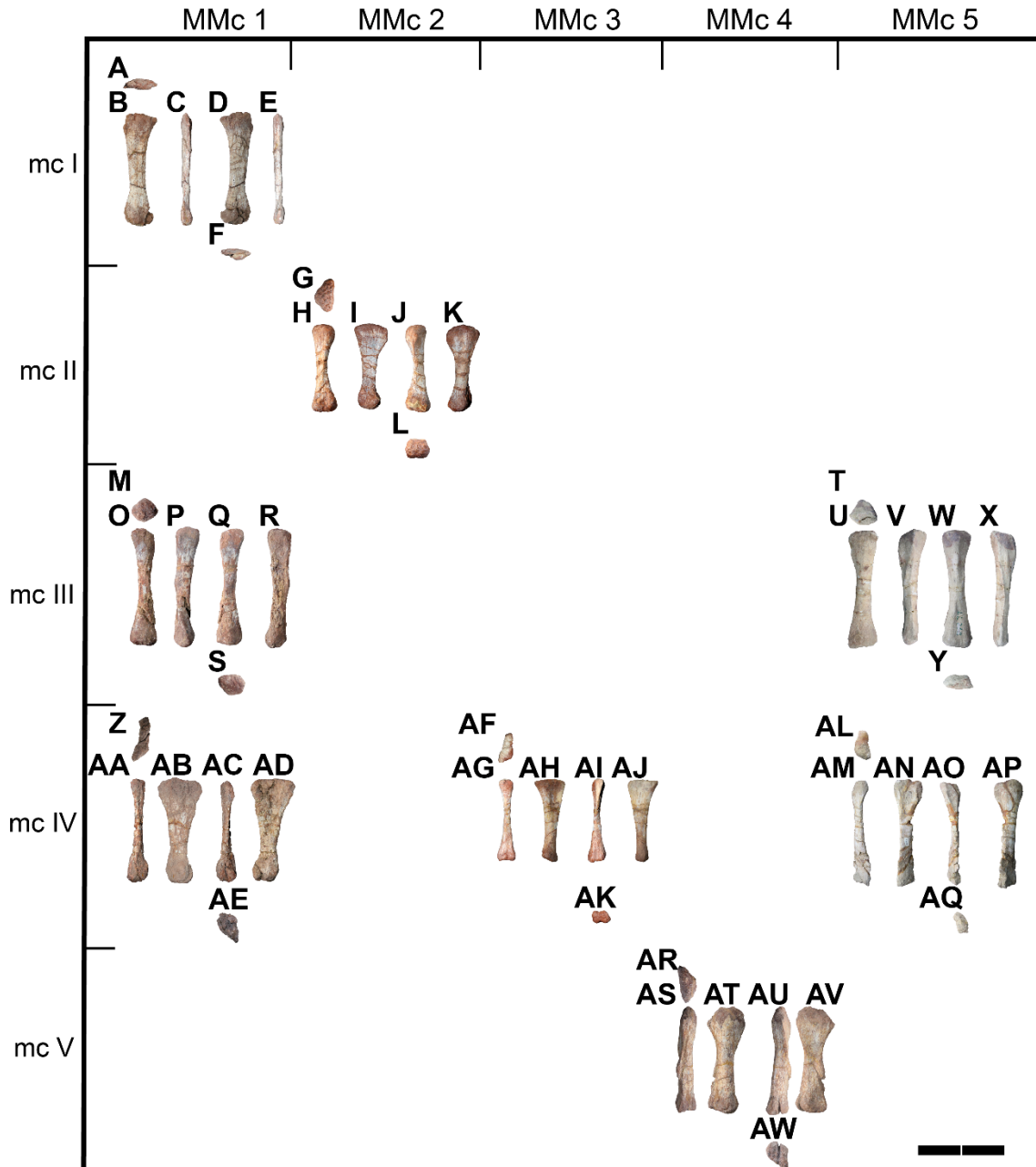


Figura V.21. Elementos metacarpales hallados en Loma del Lindero. MAU-PV-LL-140 en vista A, proximal; B, medio; C, ventral; D, laterales; E, dorsal y F, distal. MAU-PV-LL-157 en vista G, proximal; H, dorsal; I, lateral; J, ventral; K, medial y L, distal. MAU-PV-LL-231 en vista M, proximal; O, dorsal; P, medial; Q, ventral; R, lateral y S, vistas distales. MAU-PV-LL-74 en vista T, proximal; U, dorsal; V, lateral; W, ventral; X, medial e Y, distal. MAU-PV-LL-181 en vista Z,

proximal; **AA**, dorsal; **AB**, lateral; **AC**, ventral; **AD**, medial y **AE**, distal. MAU-PV-LL-127 en vista **AF**, proximal; **AG**, dorsal; **AH**, lateral; **AI**, ventral; **AJ**, medial; **AK**, distal. MAU-PV-LL-74 en vista **AL**, proximal; **AM**, dorsal; **AN**, lateral; **AO**, ventral; **AP**, medial y **AQ**, distal. MAU-PV-LL-152 en vista **AR**, proximal; **AS**, dorsal; **AT**, lateral; **AU**, ventral; **AV**, medial y **AW**, distal. **Abreviaturas:** **mcl-V**, metacarpiano; **MMc1-5**, morfotipos metacarpianos. La barra de escala equivale a 10 cm.

Es recto con extremos proximal y distal solo ligeramente expandidos en relación con el ancho del eje en la mitad de la longitud. Como tal, carece de la forma arqueada presente en los titanosaurios *Andesaurus* y *Argyrosaurus* y (Mannion y Calvo, 2011; Mannion y Otero, 2012). En vista proximal, el extremo articular proximal tiene forma de coma con un margen dorsal fuertemente redondeado y un margen ventral levemente plano a convexo (Fig. V.21A). La superficie dorsal es transversalmente convexa sobre el tercio proximal del elemento. Hay una cresta longitudinal no muy marcada en la superficie ventral, ubicada en el primer cuarto de la longitud del elemento desde el extremo proximal (Fig. V.21E). El extremo distal está moderadamente expandido tanto transversal como dorsoventralmente (Fig. V.21F).

Metacarpiano II—El metacarpiano MAU-PV-LL-157 (Fig. V.21G–L) está completo. El extremo proximal es triangular con un proceso ventral corto y redondeado. Este perfil está formado por un margen lateral largo y recto, un margen dorsal recto de longitud menor que mira dorsalmente y un poco medialmente, y un margen ventromedial largo y con una longitud semejante al margen dorsal (Fig. V.21G). La superficie articular del extremo proximal es notablemente convexa y rugosa. Se inclina un poco distalmente hacia la esquina dorsolateral. El proceso ventral redondeado se encuentra en el extremo proximal de una cresta delgada que se extiende a lo largo de la parte ligeramente más medial de la superficie ventral hasta aproximadamente la mitad de su longitud, donde se disipa. La mitad distal de la superficie ventral es, por lo tanto, transversalmente plana (Fig. V.21J). La superficie dorsal del metacarpiano es plana y mira dorsal y ligeramente medial sobre la parte proximal y media, y mira más dorsalmente en la parte distal de la diáfisis. Este cambio de orientación de la superficie dorsal se produce por una cresta baja y redondeada que se extiende desde el ángulo dorsomedial del extremo proximal hacia el cóndilo distal lateral. La superficie lateral es levemente convexa

dorsoventralmente cerca del extremo proximal (Fig. V.21H). La parte media y distal de la superficie lateral es más plana y mira lateral y también ventralmente. La superficie articular distal se expande transversal y dorsoventralmente, formando una forma hexagonal ligeramente más alargada transversalmente en la vista del extremo distal (Fig. V.21L). Como resultado, el extremo distal es más ancho transversalmente que el extremo proximal en vista dorsal. Esta superficie distal rugosa es ligeramente plana transversalmente y está levemente dividida en cóndilos ventralmente. El área articular distal es fuertemente convexa dorsoventralmente y se curva hacia las superficies ventral y dorsal.

Metacarpiano III—Entre los cuatro metacarpianos III existen dos morfologías diferentes; MMc1 y MMc5. Los elementos MAU-PV-LL-231 y MAU-PV-LL-274 presentan una morfología semejante al elemento MAU-PV-CRS-98/1 de *Rinconsaurus* (MMc1), mientras que los metacarpianos MAU-PV-LL-74 y MAU-PV-LL-198 comparten rasgos entre sí que son distintos (MMc5) a los hallados en MAU-PV-CRS-98/1.

MMc5. En vista dorsal, MAU-PV-LL-74 es recto y tiene extremos proximales y distales fuertemente expandidos, en relación con el eje mayor (Fig. V.21U). La superficie articular proximal tiene un contorno subtriangular, con márgenes dorsal y ventromedial ligeramente convexos y un margen lateral ligeramente cóncavo. Esta superficie es lisa y plana tanto dorsoventralmente como transversalmente (Fig. V.21T).

La superficie lateral es plana o levemente cóncava dorsoventralmente y mira principalmente lateralmente (Fig. V.21V). Existe una serie de aristas muy marcadas. En el cuarto más proximal de la superficie lateral, solo hay una arista robusta que divide a la superficie lateral de la dorsal. En el segundo cuarto más proximal de la superficie lateral, la arista robusta se divide en dos aristas más delgadas y filosas. La más dorsal de las aristas se extiende hasta el extremo distal del metacarpiano y funciona a modo de borde divisorio entre la superficie lateral y la superficie dorsal. La otra arista más ventral, se orienta ventrodistalmente, y hacia la mitad del eje principal del metacarpiano, se une a la cresta palmar ventral típica de los metacarpianos III. La existencia de esta arista oblicua genera dos superficies laterales de articulación; una pequeña ventro-proximal y

otra más alargada latero-distal. La superficie medial es prácticamente igual a la lateral, excepto que las dos aristas laterales no están unidas en el cuarto más proximal de la superficie medial (Fig. V.21X).

La cara dorsal del metacarpiano es convexa transversalmente desde su extremo proximal hasta el distal. La cara ventral del metacarpiano es fuertemente convexa en su mitad más proximal y cóncavo en su mitad más distal. Este cambio se debe a que, hacia la mitad del eje, la cresta palmar se bifurca en dos aristas menos marcadas. Estas dos aristas enmarcan una fosa somera de contorno triangular (Fig. V.21W).

El extremo distal es plano transversalmente y de contorno subrectangular. En vista lateral (o medial) el extremo distal es tan ancho dorsoventralmente como en la mitad del eje, difiriendo del extremo proximal, el cual es dos veces más ancho que el ancho de la mitad del eje (Fig. V.21Y).

MMc1.MAU-PV-LL-231 y MAU-PV-LL-274 son rectos y tienen extremos proximales y distales levemente expandidos en relación con el eje, en vista dorsal. La superficie articular proximal tiene un contorno subtriangular, con márgenes dorsal fuertemente convexo y unos márgenes lateral y ventromedial planos (Fig. V.21M). Esta superficie es rugosa y levemente convexa tanto dorsoventralmente como transversalmente.

La superficie lateral es levemente convexa a plana dorsoventralmente en el tercio más proximal. En el tercio del medio y distal es notablemente convexa (Fig. V.21R). A diferencia de MAU-PV-LL-74, no existe una serie de aristas, pero en el tercio más distal hay una arista robusta orientada ventralmente que separa la superficie dorsal de la lateral. A su vez, esta arista funciona como margen dorso-proximal de una carilla de articulación plana y lisa. Probablemente esta carilla articular sea la zona de contacto con el metacarpiano contiguo. La superficie medial está un poco más deteriorada, pero deja ver los mismos rasgos descritos para la superficie lateral (Fig. V.21P).

La cara dorsal del metacarpianos notablemente cóncava próximo-distalmente, pero es convexa transversalmente desde su extremo proximal hasta el distal. La cara ventral del metacarpiano es levemente convexa a plana transversalmente (Fig. V.21O). En la mitad del eje existe una protuberancia de aspecto cónico.

El extremo distal es levemente convexo transversalmente y de contorno pentagonal. En vista lateral (o medial) el extremo distal es tan ancho dorsoventralmente como en la mitad del eje y como el extremo proximal. La superficie articular del extremo distal es convexa (Fig. V.21Q).

Metacarpiano IV—Entre los elementos identificados como metacarpianos IV se ven tres morfologías notablemente distintas; MMc1, MMc3 y MMc5.

MMc1. La morfología de MAU-PV-LL-153 y MAU-PV-LL-181 recuerdan al elemento MAU-PV-CRS-98/2 de *Rinconsaurus*, pero con ciertas diferencias. Tanto MAU-PV-LL-153 como MAU-PV-LL-181 están fuertemente aplastado transversalmente, sin embargo, su preservación es relativamente buena. En vista dorsal, el extremo proximal de MAU-PV-CRS-98/2 destaca por su ancho transversal, en comparación con el estrecho eje medio y el extremo distal (Fig. V.21AA). En el caso de MAU-PV-LL-153 y MAU-PV-LL-181 el ancho transversal del extremo proximal es ligeramente más ancho que el eje y el extremo distal. MAU-PV-LL-153 y MAU-PV-LL-181 tienen un extremo proximal subtriangular (Fig. V.21Z). Los márgenes lateral y medial son largos y subparalelos, lo que le da un aspecto laminar a la superficie articular como en *Rinconsaurus*, *Neuquensaurus*, *Rapetosaurus* y *Diamantinasaurus*. El margen dorsal es recto y orientado lateralmente, mientras que el medial es ligeramente cóncavo hacia el lado ventral y el margen lateral es convexo. En la vista medial, aproximadamente en la mitad más proximal, hay una concavidad en la superficie medial. El proceso ventral del extremo proximal da como resultado una cresta larga que se extiende distal y lateralmente a lo largo de la superficie ventral hasta por lo menos la mitad de la longitud del metacarpiano (Fig. V.21Z). En vista lateral, hay una arista que comienza su recorrido desde el extremo proximal hasta casi alcanzar el extremo distal. Esta arista está orientada ventero-distalmente (Fig. V.21AB). El extremo distal está expandido transversalmente el doble que el ancho del eje. Su contorno tiene forma de gota de agua, siendo más ancho dorsoventralmente que transversalmente (Fig. V.21AE). Es probable que esta forma tan particular se deba a la deformación por compactación a la que fue sometido el metacarpiano. La superficie distal es convexa tanto dorsoventralmente como transversalmente.

MMc3. Las dos principales características que resaltan de este morfotipo quizás sean su excelente preservación y su extremada gracilidad. En vista dorsal, se puede ver con claridad que el extremo proximal es dos veces más ancho que diáfisis en la mitad de su longitud y que el extremo distal es tres veces el ancho del eje. En vista proximal, el extremo proximal tiene un contorno subtriangular, siendo sus márgenes dorsales y laterales rectos y su margen medial ligeramente cóncavo (Fig. V.21AF). La superficie articular del extremo distal es ligeramente convexa a plana tanto en sentido dorsoventral como transversal (Fig. V.21AK). Tanto la superficie dorsal como la superficie lateral del eje son fuertemente cóncavas próximo-distalmente pero dorsoventralmente convexas. En la mitad más distal de la superficie dorsal se puede observar una concavidad que divide a los cóndilos del extremo distal (Fig. V.21AG). La superficie medial posee una arista de orientación próximo distal que se extiende desde el extremo proximal hasta la mitad del eje (Fig. V.21AH). Dorsalmente a esta arista, la superficie medial es convexa dorsoventralmente, pero ventralmente a la arista la superficie es cóncava. La mitad más distal de la superficie medial es dorsoventralmente convexa. La concavidad delimitada por la arista próximo-distal y la cresta palmar ventral probablemente sea un espacio para la articulación con el metacarpiano contiguo. La superficie ventral es recta dorsoventralmente (Fig. V.21AI). En su mitad más proximal, esta superficie está ocupada principalmente por la cresta palmar ventral. En su mitad más distal, se ve que la cresta palmar es reemplaza por una concavidad de aspecto triangular, la cual divide a los cóndilos del extremo distal. En vista distal, se puede ver que el extremo distal tiene un contorno con forma de clepsidra (Fig. V.21AK). Esta forma tan particular se debe a que ambos cóndilos se encuentran bien diferenciados. Ambos tienen una superficie convexa tanto en el sentido dorsoventral como en el transversal.

MMc5. La preservación del elemento MAU-PV-LL-73 no es muy buena, pero es mejor que la de MAU-PV-LL-273 por lo que la descripción de este morfotipo está basada principalmente en MAU-PV-LL-73. La mitad más distal del mismo se encuentra varias veces fracturada y extremadamente aplastada, por lo cual es difícil encontrar rasgos claros de su anatomía. Al igual que el elemento MAU-PV-LL-127, el elemento MAU-PV-LL-73 es muy grácil. En vista dorsal, el extremo proximal es dos veces más ancho que el

ancho del eje. En el caso del metacarpiano MAU-PV-LL-127 el ensanchamiento transversal del extremo proximal es simétrico, en cambio en MAU-PV-LL-73 es asimétrico, siendo principalmente el lado medial el que se encuentra más desarrollado. En vista proximal, el extremo proximal tiene un contorno sub triangular, pero los vértices entre sus márgenes son redondeados, a diferencia de los vértices de los extremos distales de los otros metacarpianos (Fig. V.21AL). Excepto el margen medial, el cual es cóncavo, todos los márgenes del extremo distal son convexos (Fig. V.21AQ). Tanto la superficie lateral (Fig. V.21AP) como la dorsal del eje del metacarpiano son convexas transversalmente. En la mitad más proximal de la superficie dorsal se puede ver una pequeña arista. Esta arista comienza su recorrido siendo parte del margen medial, pero a medida que se desarrolla distalmente se desplaza hacia la cara dorsal hasta desaparecer en la mitad del eje (Fig. V.21AM). Como en todos los metacarpianos IV (Apesteguía, 2005), el proceso ventral del extremo proximal da lugar a una cresta larga que se extiende distal y lateralmente a lo largo de la superficie ventral (Fig. V.21AO). Como resultado, la superficie ventral mira más ventromedialmente hacia el extremo distal del elemento. Esta delgada cresta se ensancha un poco transversalmente hacia la mitad del elemento y luego se disipa.

Metacarpiano V—El Metacarpiano MAU-PV-LL-152 está casi completo, excepto en la superficie proximal del extremo proximal. En vista proximal, la deteriorada superficie articular proximal tiene un contorno subtriangular formado por un margen dorsal corto y levemente convexo que mira ligeramente lateralmente, un margen lateral convexo igual de largo que mira un poco ventralmente y un margen medial que habría sido más largo que los otros dos bordes (Fig. V.21AR). La punta dorsal del extremo proximal se extiende en una cresta longitudinal. Esta cresta se extiende distalmente y se inclina medialmente, llegando finalmente a encontrarse con el margen dorsomedial de la diáfisis. Un poco más allá de la mitad del eje, el margen dorso medial se ensancha medialmente y forma un proceso, el cual se encuentra distalmente dañado. Cerca del extremo proximal, la superficie lateral es fuertemente convexa dorsoventralmente (Fig. V.21AT). El tercio central del eje tiene una cresta aguda a lo largo de su margen

ventromedial. Similar a lo que sucede con el margen dorso medial, el margen ventromedial se expande y forma un proceso convexo próximodistalmente y muy estrecho dorsoventralmente. Este proceso se encuentra ligeramente proximal al proceso del margen dorso medial. En vista medial, la superficie medial es cóncava transversalmente (Fig. V.21AV). Aproximadamente a una quinta parte del camino desde el extremo distal, se puede apreciar una concavidad de aspecto triangular. Distalmente esta concavidad está delimitada por el borde medial de la superficie articular distal. Proximalmente esta concavidad está delimitada por una arista oblicua poco marcada que corre desde el extremo más distal del margen ventral hacia el proceso del margen dorsal del eje. El extremo distal es rugoso y de contorno sub cuadrangular. La superficie articular es rugosa y moderadamente plana (Fig. V.21AW). Tanto el margen dorsal como el medial de la superficie articular distal son recto, en cambio los márgenes restantes son fuertemente convexos. Ninguno de los cóndilos distales tiene una fuerte proyección lateral o medial.

CINTURA PÉLVICA

Los elementos de la cintura pélvica, que fueron asignados por Calvo et. al. (2007), como paratipos de *Muyelensaurus* consisten en cuatro isquiones (MAU-PV-LL- 87, 199, 247, 251), cuatro iliones (MAU-PV-LL-131, 134, 202, 399) y cuatro huesos púbicos (MAU-PV-LL-88, 154, 204, 371). Al momento de esta contribución los isquiones referidos al taxón *Muyelensaurus* están representados por los elementos MAU-PV-LL-87, 199, 247 y 202 (Fig. V.24). El elemento MAU-PV-LL-251 se encuentra perdido y el elemento MAU-PV-LL-202 fue identificado como un ilion por Calvo et. al. (2007). En cuanto a los iliones, al momento de este estudio se conocen dos elementos; el elemento MAU-PV-LL-131 y el elemento MAU-PV-LL-432 (Fig. V.22). Los elementos MAU-PV-LL-134 y MAU-PV-LL-399 se encuentran perdidos y el MAU-PV-LL-202 se ha identificado aquí como un isquion. Finalmente, los únicos pubis con los que se ha podido contar para este estudio son los elementos MAU-PV-LL-88 y MAU-PV-LL-204; los restantes están perdidos (Fig.

V.23). Se desconocen las razones por las cuales se han incluido nuevos elementos, tales como MAU-PV-LL-432, al paratipo de *Muyelensaurus*.

Ilium. El elemento MAU-PV-LL-432 representa un ilion derecho prácticamente completo, pero ligeramente dañado (Fig. V.22A–C), mientras que el elemento MAU-PV-LL-131 solo está representa el acetábulo y parte del proceso postacetabular de un ilion izquierdo (Fig. V.22D). Pese a su mala preservación se puede apreciar que el elemento MAU-PV-LL-131 es mucho más grande y robusto al ilion MAU-PV-LL-432 (ver Tabla 5.7).

El ilion MAU-PV-LL-432 presenta un aspecto semejante al ilion MAU-PV-CRS-275/2 de *Rinconsaurus*. El proceso preacetabular está dirigido lateralmente, como en la mayoría de los titanosaurios (e. g., *Futalognkosaurus*, *Neuquensaurus*, Salgado et al., 2005, Calvo et al., 2007; Otero, 2010). Como en el ilion de *Rinconsaurus*, el proceso preacetabular también está orientado lateralmente, pero el ángulo de divergencia con respecto a la línea media es aproximadamente 30°, por lo tanto, la superficie lateral (externa) es fuertemente cóncava y la superficie medial (interna) es convexa (Fig. V.22C). La esquina anteroventral del proceso preacetabular tiene un perfil cuadrangular.

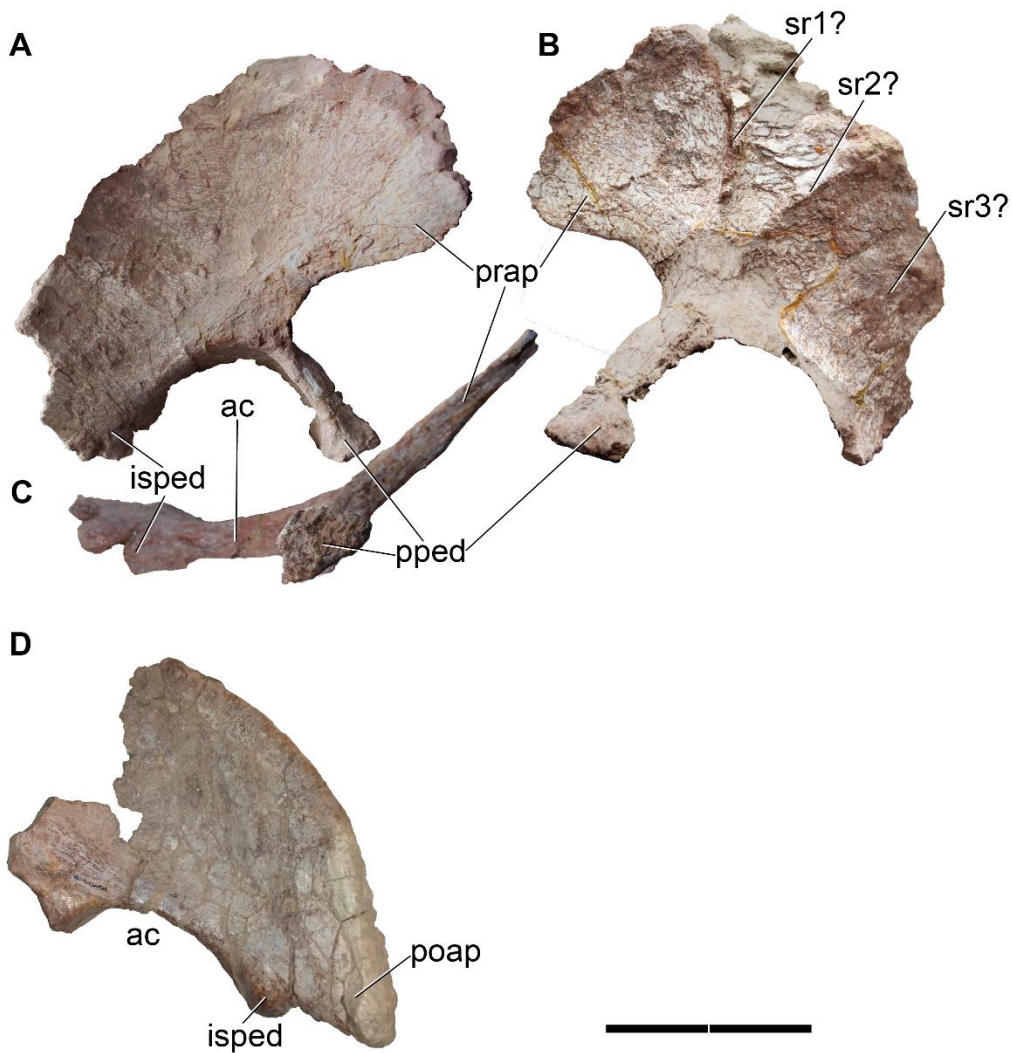


Figura V.22. Iliones encontrados en el sitio de Loma del Lindero. **A–C**, Ilion derecho MAU-PV-LL-432 en vistas **A**, lateral (externa); **B**, medial (interno); y **C**, ventral. **D**, Ilion izquierdo MAU-PV-LLS-131 en vista lateral (externa). **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **isped**, pedúnculo isquiádico; **pped**, pedúnculo púbico; **prap**, proceso preacetabular; **poap**, proceso postacetabular; **sr**, faceta de la costilla del sacro. La barra de escala equivale a 20 cm.

En la vista medial (interna) existen dos crestas bien visibles, una en el punto exacto en que el que el proceso preacetabular se curva lateralmente y otra encima del acetábulo. Al igual que para *Rinconsaurus*, se las interpreta como posibles facetas de costillas sacras (Fig. V.22B). El borde ventral del proceso preacetabular es recto. Esta morfología es la más común entre los saurópodos titanosauriformes (e. g., *Rapetosaurus*, *Rinconsaurus*, *Overosaurus*; Curry Rogers & Forster, 2001, Calvo et al., 2007, Coria et al., 2013).

El pedúnculo púbico es largo y grácil. El extremo distal de este proceso se expande de modo que sea al menos el doble de ancho transversalmente que anteroposteriormente (Fig. V.22A y B). En la sección transversal, el pedúnculo púbico tiene un aspecto en forma de coma, siendo anteriormente convexo y posteriormente cóncavo como en *Rinconsaurus* (MAU-CRS-PV-275/2). El margen medial del pedúnculo púbico se curva posteromedialmente para que sea visible en una vista lateral detrás del resto del pedúnculo. Sobre la base del pedúnculo púbico en la superficie lateral existe una morfología de cresta y hueco triangular, como en *Cetiosaurus* (Upchurch y Martin, 2003), *Rocasaurus* (García & Salgado, 2013: fig. 8b), *Lirainosaurus* y *Rinconsaurus*. El pedúnculo isquiádico del ilion no está bien conservado, pero se puede apreciar su parecido al del elemento MAU-CRS-PV-275/2 (Fig. V.22A y C). El pedúnculo isquiádico está muy reducido como en otros saurópodos (Upchurch, 1998), siendo al menos cuatro veces más corto que el pedúnculo púbico.

Pubis. Actualmente existen dos pubis derechos designados como parte del paratipo de *Muyelensaurus*. Ambos son huesos planos, alargados próximodistalmente y comprimidos lateralmente, lo cual los vuelve huesos sumamente frágiles y con una pobre preservación. Como no se encuentran diferencias morfológicas entre ambos pubis y el elemento MAU-PV-LL-88 es el mejor preservado de los dos, la descripción está basada principalmente en este último.

En vista anterior el borde del pubis se mantiene recto, engrosado en toda su longitud, representando el eje más sólido del hueso como en *Bonitasauria* y *Narambuenatitan*. En esta vista posterior se observa cómo la lámina que conforma la totalidad del pubis rota lateralmente generando un espacio reconocido como el canal pélvico (Fig. V.23A y C). En vista lateral (externa), el pubis presenta su sector más ancho en la zona proximal en la cual se encuentran el contacto iliaco, el contacto isquio-pubico y el pequeño aporte al acetábulo (Fig. V.23B). Sobre el borde del contacto con el isquion se ubica el foramen obturador, alargado proximodistalmente y abierto parcialmente. A diferencia de la mayoría de los titanosaurios (e. g., *Aeolosaurus*, *Futalognkosaurus*, *Narambuenatitan*), lo cuales poseen un foramen obturador cerrado, MAU-PV-LL-88

posee un foramen obturador abierto. El proceso ambiens no se encuentra preservado, pero se presume que está reducido como en todos los macronarios.

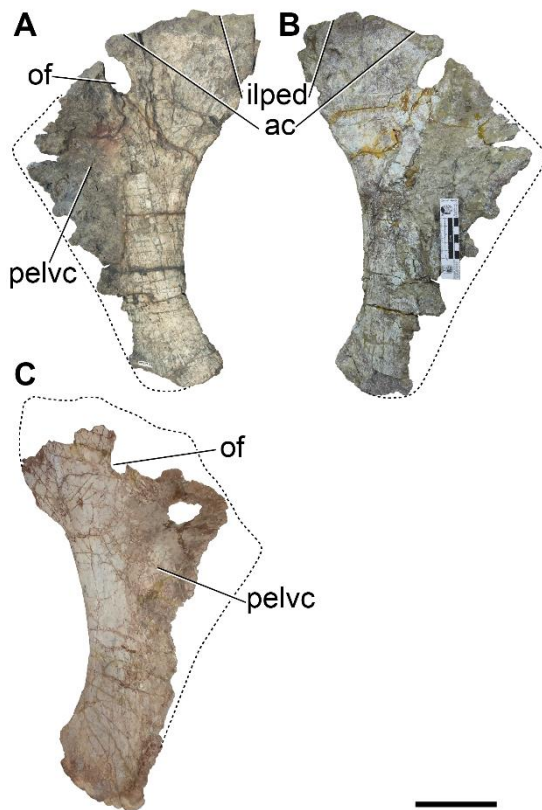


Figura V.23. Pubis encontrados en el sitio de Loma del Lindero. **A-B**, MAU-PV-LL-88, pubis izquierdo en vistas **A**, medial (interna) y **B**, lateral (externa). **C**, MAU-PV-LL-204, pubis derecho en vista medial (interna). **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **of**, foramen obturador; **ilped**, pedúnculo ilíaco, **pelvc**, cavidad pelvica. La barra de escala equivale a 10 cm.

En vista medial el pubis presenta una superficie más bien plana con excepción del área que incluye al contacto con el isquion la cual es cóncava marcadamente. Dicha área formaría parte del canal pélvico que se continúa con el aporte del isquion. Finalmente, en vista posterior, se observa un borde posterior bien sigmoideo como es típico de los saurópodos. El tercio superior comprende la superficie de contacto con el isquion, la cual es curva y ligeramente más robusta. Por debajo de esta zona la lámina del pubis se afina notablemente hasta un grosor milimétrico. Debido a su naturaleza tan delicada, no se ha preservado rastro de la sínfisis púbica.

Isquion. Se han recuperado cuatro isquiones derechos relativamente completos, siendo MAU-PV-LL-87 el mejor conservado (Fig. V.24A). Los isquiones restantes (MAU-PV-LL-199, 202 y 247) tienen la hoja isquiática dañada o deformada por compactación. Pese a

ser de diferentes tamaños y al grado diferencial de preservación de cada elemento, todos los isquiones exhiben una misma morfología común.

El pedúnculo ilíaco de este isquion es grácil y largo (Fig. V.24A). La relación entre la longitud anteroposterior del pedúnculo ilíaco y la longitud anteroposterior de la placa proximal es de 0,51. Esta relación es similar a la observada en muchos titanosaurios como *Futalognkosaurus*, *Bonitasaura*, *Rinconsaurus* y *Arrudatitan*. Según Mannion et al., (2013), un cociente inferior a 0,7 indicaría una marcada contribución al acetábulo.

El ancho del acetábulo es uniforme en toda su longitud. En comparación, la articulación púbica es tres veces y media más larga que la articulación ilíaca del isquion (Fig. V.24A, C y D). La superficie articular del pubis es el doble de larga que la longitud anteroposterior de la placa proximal, una morfología generalizada entre algunos titanosaurios como *Narambuenatitan*, *Aeolosaurus rionegrinus*, *Uberabatitan*, *Futalognkosaurus*, *Rinconsaurus* y *Bonitasaura*.

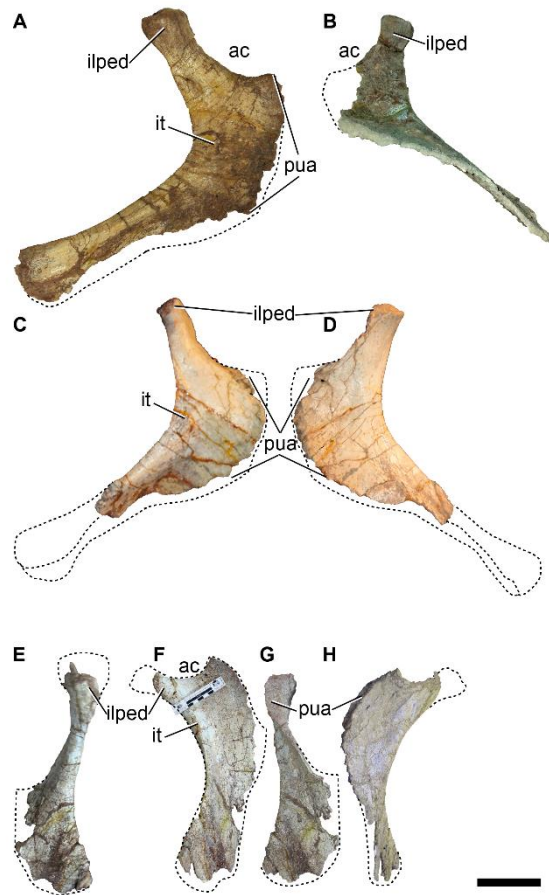
En su posición natural (acetábulo dorsal y apuntando hacia el cráneo, contacto puboisquiádico apuntando hacia el cráneo y ligeramente oblicuo lateromedialmente), el eje isquiádico de estos isquiones está fuertemente inclinado posteroventralmente, formando un ángulo de 70° con respecto a la línea acetabular, a diferencia de los titanosaurios derivados como *Opisthocoelicaudia* e *Isisaurus*; Carballido et al., 2017: car. 298).

La tuberosidad isquiática lateral (Fig. V.24A, C, F) está presente como en la mayoría de los titanosaurios (Wilson, 2002: car. 193; D'Emic, 2012: car. 106; Carballido & Sander, 2014: car. 292), pero su aspecto es el de una arista lateral ligeramente curvada como en *Andesaurus* y no el de un proceso robusto como en *Patagotitan*.

El eje isquiádico es largo, angosto y recto, formando un ángulo de 130° con respecto a la vertical (Fig. V.24A, C, F). Los márgenes ventral y dorsal del eje son cóncavos excepto en la parte más distal, donde ambos márgenes se ensanchan notoriamente como se ve en *Aragosaurus*, *Tastavinisaurus* y *Aeolosaurus*. Este isquion es notablemente diferente de *Rinconsaurus*, el cual tiene un eje isquiádico corto, curvado y ligeramente ensanchado en el extremo más distal. Al igual que en otros

titanosaurios, la lámina isquiática no tiene emarginación distal al pedúnculo púbico (Wilson, 2002: car. 193; D'Emic, 2012: car. 106; Carballido y Sander, 2014: car. 292).

La relación entre la longitud anteroposterior de la placa isquiática proximal y la longitud total del isquion es de aproximadamente 0,4, como en la mayoría de los colossosaurianos (e. g., *Narambuenatitan*, *Rinconsaurus*, *Aeolosaurus rionegrinus*, *Uberabatitan*, *Futalognkosaurus*, *Bonitasaura*).



MIEMBRO POSTERIOR

Se recuperaron alrededor de 50 piezas óseas del yacimiento de Loma del Lindero que pueden ser atribuidas al miembro posterior. Los que se destacan por su cantidad son los pertenecientes al autopodio, seguidos por los del zeugopodio y por ultimo los del estilopodio. Dentro de este agregado óseo existen elementos predominantemente

derechos, pero también los hay izquierdos. Todos los elementos tienen una notable señal filogenética aeolosauriana.

Fémur. Calvo et. al. (2007) han enumerado siete fémures como parte del paratipo del taxón *Muyelensaurus* (MAU-PV-LL-89, 91, 352, 356, 358, 389 y 429). Al momento de este estudio, los fémures MAU-PV-LL-91, 352, 358 y 429 se encuentran perdidos. Asimismo, se ha designado un fémur adicional como parte del paratipo del taxón *Muyelensaurus* (MAU-PV-LL-249). Estos fémures preservados se encuentran prácticamente completos excepto por el ejemplar MAU-PV-LL-356, el cual consiste en la epífisis distal.

Se observa una diferencia en el tamaño entre los fémures. El fémur MAU-PV-LL-356, pese a estar incompleto, es el más grande de todos y es seguido en tamaño por el ejemplar MAU-PV-LL-89. Los ejemplares MAU-PV-LL-249 y 389 tienen un tamaño semejante y ambos representan los fémures más pequeños. Además de esta diferencia de tamaños, no se ha encontrado otras diferencias morfológicas entre los fémures conservados (Fig. V.25).

Los fémures son relativamente robustos ($RI = 0,22$), similar a *Arrudatitan*, *Petrobrasaurus* y *Rinconsaurus* ($RI = 0,2$), aunque no tan robustos como en titanosaurios saltasaurinos, como *Neuquensaurus* (MLP-CS 1480) y *Opisthocoelicaudia*, con valores en torno a 0.27. La cabeza femoral está dirigida dorsomedialmente, con un poco más de la mitad de la cabeza femoral por encima de la altura del trocánter mayor (Fig. V.25A y H), como en la mayoría de los titanosauriformes.

Aunque poco prominente, también está presente la protuberancia lateral (Fig. V.25A, F, H y J), desarrollada entre el nivel de la cabeza femoral y el comienzo del cuarto trocánter, común para los macronarios más derivados que *Tehuelchesaurus* (Mannion et al., 2013: car. 255; Carballido y Sander, 2014: car. 302; véase también Salgado et al., 1997: car. 19). Al igual que en otros titanosaurios, (e. g., *Rapetosaurus*, *Patagotitan*, *Arrudatitan* y *Uberabatitan*) está presente una pronunciada cresta en la superficie posterior entre el trocánter mayor y la cabeza (Fig. V.25A y H). A diferencia de *Diamantinasaurus*, *Alamosaurus* y algunos saltasaurinos (Fig. 12B; Powell, 2003: 37; Otero, 2010; D'Emic, 2012: car. 108; Mannion et al., 2013: capítulo 257), estos fémures carecen de la cresta longitudinal anterior (Fig. V.25F y J). El cuarto trocánter se

encuentra reducido a una cresta poco desarrollada en el margen posteromedial del eje (Fig. V.25H). El mismo se ubica casi en la mitad del fémur, como en *Petrobrasaurus*, *Mendozasaurus*, *Rinconsaurus*, *Dreadnoughtus* y *Opisthocoelicaudia*. Como en todos los saurópodos, la sección media de los fémures es elíptica y como en la mayoría de los titanosaurios (Wilson, 2002:ch. 198; Carballido y Sander, 2014: car. 301) el diámetro transversal del eje es alrededor del 185% del diámetro anteroposterior.

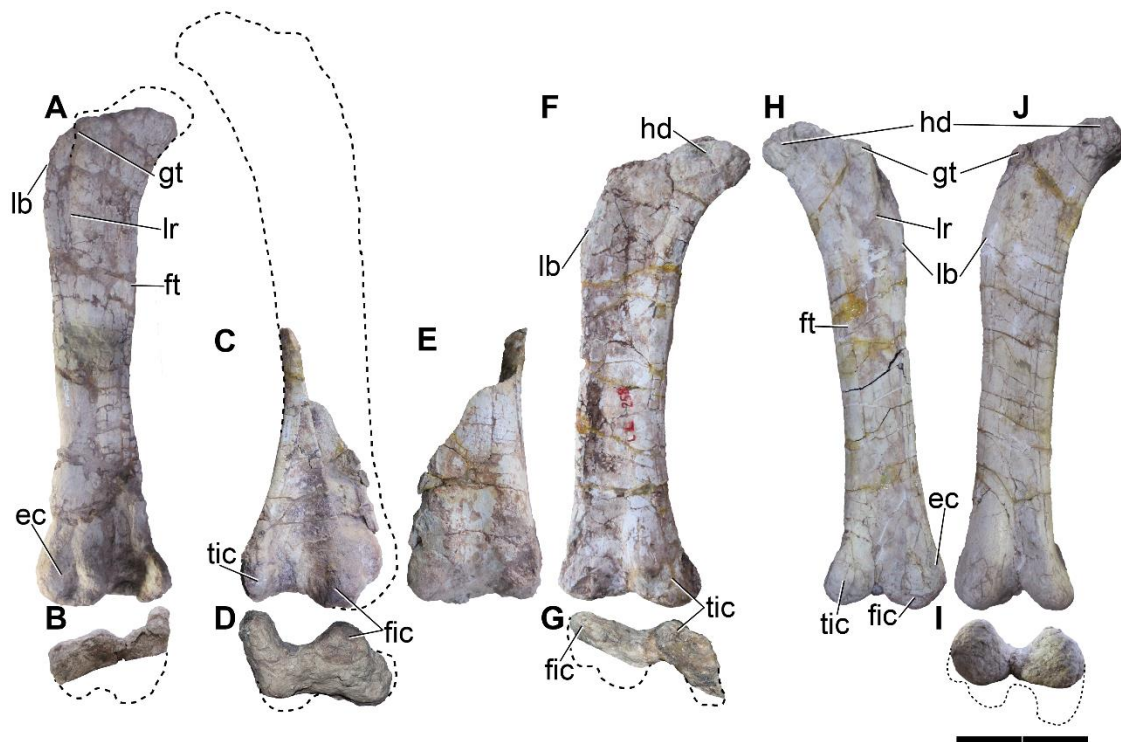


Figura V.25. Fémures hallados en el yacimiento de Loma del Lindero. **A–B**, MAU-PV-LL-89, en vistas **A**, posterior; y **B**, distal. **C–E**, MAU-PV-LL-356 pulgadas en vistas **C**, posterior; **D**, distal y **E**, anterior. **F–G**, MAU-PV-LL-249 en vistas **F**, anterior; y **G**, distal. **H–J**, MAU-PV-LL-389 en **H**, posterior; **I**, distal y **J**, anterior. **Abreviaturas:** **ec**, epicóndilo; **fic**, cóndilo fibular; **ft**, cuarto trocánter; **gt**, trocánter mayor; **lb**, protuberancia lateral; **lc**, cóndilo lateral; **lr**, cresta longitudinal; **tic**, cóndilo tibial. La barra de escala equivale a 20 cm.

Los cóndilos distales están restringidos a la porción distal del fémur (Fig. V.25F y H) como en la mayoría de los colossosaurios (p. ej., *Arrudatitan*, *Uberabatitan*, *Bonitasaura*, *Petrobrasaurus*, *Patagotitan*, *Mendozasaurus*) y no están biselados dorsolateralmente unos 10 ° como en la mayoría de los saltosaurios (e. g., *Alamosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*). Como en *Narambuenatitan*,

Bonitasaura y *Rapetosaurus*, el cóndilo fibular es al menos la mitad de largo que el cóndilo tibial (Fig. V.25D, I) y al igual que en *Epachthosaurus*, *Rinconsaurus*, *Uberabatitan*, *Bonitasaura* y algunos saltosauridos (e. g., *Alamosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*) el cóndilo fibular tiene una anchura reducida en comparación con el cóndilo tibial. El epicóndilo está presente pero no muy desarrollado (Fig. V.25D) como en *Arrudatitan*, pero no al extremo de los colossosaurianos como *Dreadnoughtus*, *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*.

Tibia. Hay un total de cuatro tibias asignadas a *Muyelensaurus* (Fig. V.26). Tres son izquierdas (MAU-PV-LL-162, 266 y 430) y una que es derecha (MAU-PV-LL-161). El elemento MAU-PV-LL-257 es aquí identificado como un posible radio y no como una tibia según indicaron Calvo et al. (2007). Por razones desconocidas, la tibia MAU-PV-LL-430 fue adherida al paratipo de *Muyelensaurus* después de ya publicado el taxón. Pese a la diferencia de tamaño y de preservación todas las tibias antes mencionadas poseen una misma morfología.

El extremo proximal es ovoidal y alargado, con la cresta cnemial proyectándose en la zona media del borde anterior, y dirigida lateralmente (Fig. V.26B, H, M). La superficie de contacto con el fémur es plana. El borde medial es curvo, en tanto el lateral es plano a ligeramente cóncavo anteroposteriormente. En el caso de MAU-PV-LL-161 y MAU-PV-LL-430, este margen se encuentra colapsados por temas de preservación y parecen sumamente cóncavos.

En vista anterior se observa la cresta cnemial levemente dirigida hacia la cara lateral. El ancho mínimo de la diáfisis se ubica a media altura de esta, ya que la tibia se expande notablemente hacia las epífisis, especialmente la distal (Fig. V.26L).

En vista lateral, se advierte el borde proximal ligeramente cóncavo a recto. El borde posterior es ligeramente cóncavo próximodistalmente y el anterior fuertemente curvo. La cresta cnemial tiene una superficie cóncava bien profunda con una cara interna vertical hacia el lado posterior (Fig. V.26C, F, I, N). La superficie de la diáfisis es plana prácticamente hasta los cóndilos. El cóndilo lateral es bien notorio en esta vista, proyectándose levemente hacia arriba y quedando por encima del nivel del cóndilo

posterior. En el caso de MAU-PV-LL-161 el cóndilo anterior se solapa encima del cóndilo posterior debido a una torsión exagerada del extremo distal con respecto al eje. Entre ambos cóndilos se ubica un surco bien profundo.

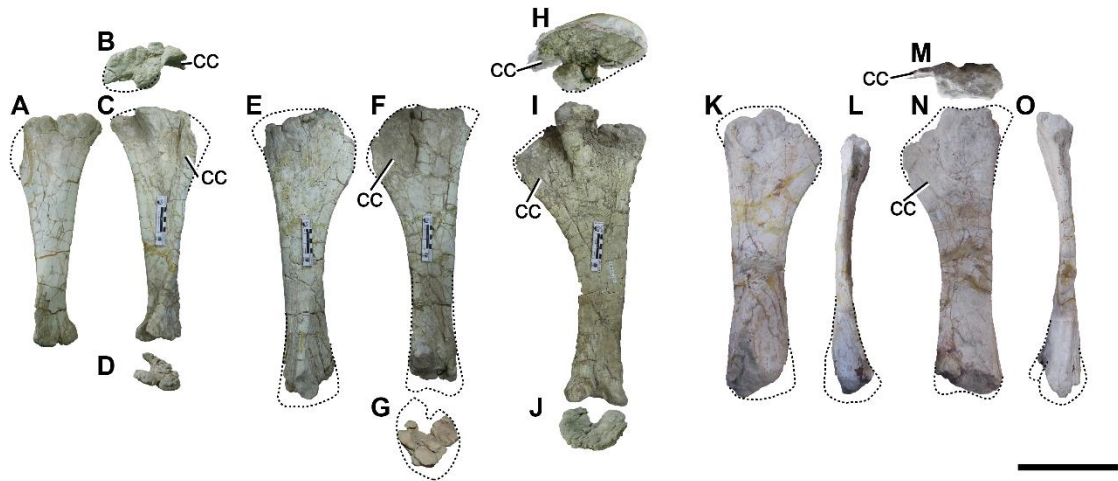


Figura V.26. Tibias encontradas en el sitio de Loma del Lindero. **A-D**, MAU-PV-LL-161 en vistas **A**, medial; **B**, proximal; **C**, lateral; y **D**, distal. **E-G**, MAU-PV-LL-162 en vistas **E**, medial; **F**, lateral; y **G**, distal. **H-J**, MAU-PV-LL-266 en vistas **H**, proximal; **I**, lateral; y **J**, distal. **K-O**, MAU-PV-LL-430 en vistas **K**, medial; **L**, anterior; **M**, proximal; **N**, lateral; y **O**, posterior. **Abreviaturas:** cc, cresta cnemial. La barra de escala equivale a 20 cm.

En vista medial, la tibia presenta una superficie plana en sus dos tercios más proximales. Luego de este punto, esa superficie se divide en dos superficies triangulares bien marcadas que se unen distalmente en un borde rugoso y vertical. Dichas superficies apuntan anterior y posteriormente, y con un ángulo de 75° entre ambas (Fig. V.26A, E, K).

Distalmente, la tibia presenta un contorno ovoidal y una superficie muy rugosa la cual contacta con el astrágalo. El cóndilo posterior es pequeño con relación al lateral, que lo duplica en tamaño. Se observa con claridad el surco entre ambos cóndilos, bien profundo, que apunta en sentido lateral (Fig. V.26D, J).

Fíbula. Actualmente son cuatro las fíbulas dentro del paratipo de *Muyelensaurus* (MAU-PV-LL-90, 246, 271 y 426). Las fíbulas MAU-PV-LL-245, 369 y 375, enumeradas por Calvo et al. (2007), actualmente están perdidas. La fíbula MAU-PV-LL-258 es identificada aquí como un posible radio y la fíbula MAU-PV-LL-426 fue adherida al paratipo de *Muyelensaurus*, por razones desconocidas, después de ya publicado el taxón. Excepto la

fíbula MAU-PV-LL-90, la cual es derecha, todas las fíbulas aquí descriptas son izquierdas (Fig. V.27). Las fíbulas MAU-PV-LL-90, 271 y 426 están completas, aunque MAU-PV-LL-271 tiene una mala preservación. MAU-PV-LL-246 tiene una preservación buena, pero solo representa la mitad más distal de la fíbula.

Estos huesos son muy esbeltos (índice de robustez: 0,17) y ligeramente expandidos en sus epífisis. Aunque diferentes en tamaño absoluto, estas fíbulas son muy similares a las de *Bonitasaura*, *Laplatasaurus*, *Uberabatitan* y *Aeolosaurus*.

En vista proximal el contorno de la fíbula es sigmoideo, con un notable adelgazamiento hacia el margen anterior, donde se forma una cresta que apoya en la cresta cnemial de la tibia. El borde medial es cóncavo, el cual articula con la tibia. El borde lateral es convexo en su mitad posterior y cóncavo en su mitad anterior.

En vista anterior la fíbula es recta. A diferencia de *Bonitasaura* la cresta anterior no se curva hacia el borde medial, sino que es recta. Por debajo de la cresta anterior y sobre el borde lateral se observa el trocánter lateral bien marcado con una extensión aproximada de 2 cm. El extremo distal esta ligeramente ensanchado lateromedialmente (Fig. V.27D, H, K).

En vista lateral se observa que el borde anterior es convexo en su tercio más proximal, fuertemente cóncavo en su tercio medio y fuertemente convexo distalmente. El borde posterior es curvo. El trocánter lateral es único, alargado y de posición vertical, al igual que en *Bonitasaura*. Por detrás del trocánter lateral, la superficie de la fíbula cae abruptamente hacia el margen posterior, formando un área levemente cóncava que difiere de la fuerte concavidad presente en *Uberabatitan* (Fig. V.27A, G, J). En vista posterior se observa el borde medial bien recto y el lateral es fuertemente cóncavo proximalmente al trocánter lateral y distalmente al trocánter lateral (Fig. V.27B).

Medialmente, la superficie es plana a lo largo de toda la diáfisis y gran parte de las epífisis. Sobre el segmento más distal se desarrolla un área cóncava subcircular donde se apoya el cóndilo lateral de la tibia. En vista distal la fíbula presenta un contorno subtriangular, con su lado mayor sobre el margen medial (Fig. V.27C, I, L).

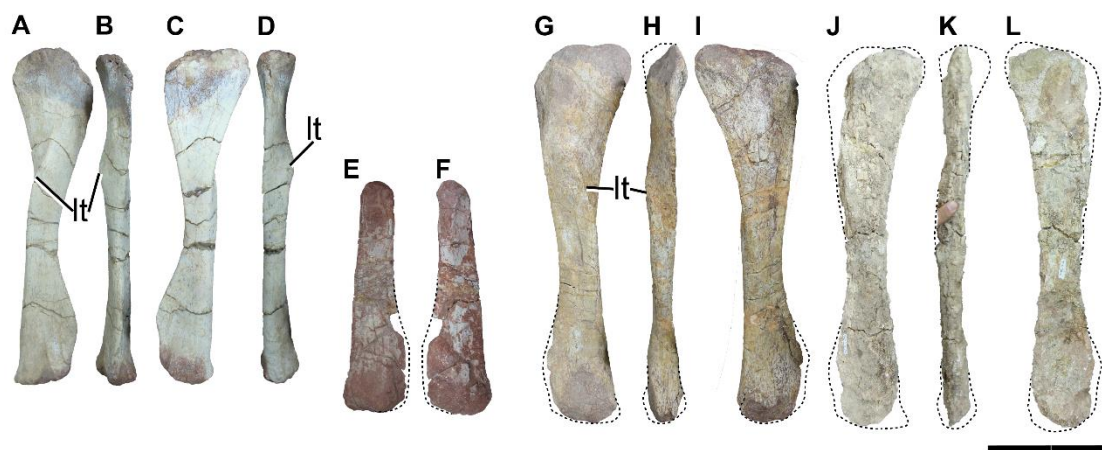


Figura V.27. Las fíbulas encontradas en el yacimiento de Loma del Lindero. **A-D**, MAU-PV-LL-90 en vistas **A**, lateral; **B**, posterior; **C**, medial; y **D**, anterior. **E-F**, MAU-PV-LL-246 en vistas **E**, lateral; y **F**, medial. **G-I**, MAU-PV-LL-271 en vistas **G**, lateral; **H**, anterior; y **I**, medial. **J-L**, MAU-PV-LL-426 en vistas **J**, lateral; **K**, anterior; y **L**, medial. **Abreviatura: lt**, tuberosidad lateral. La barra de escala equivale a 20 cm.

Astrágalo. Se ha recuperado solo un astrágalo derecho, completo en muy buen estado de preservación (Fig. V.28). La morfología general, piramidal y con el extremo anteromedial aguzado, es muy similar a la presente en otros macronarios (e. g., *Camarasaurus*, *Epachthosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Uberabatitan*, *Neuquensaurus* y *Bonitasaura*).

En vista anterior el astrágalo es triangular, con los márgenes dorsolateral y dorsomedial prácticamente planos y el margen ventral curvo. En la porción más distal del borde dorso lateral se puede observar un reborde robusto que parece un escalón. Toda la superficie es sumamente rugosa y ligeramente convexa. Por detrás se observa el contorno dorsal del proceso ascendente sobre la misma superficie dorsal plana (Fig. V.28C).

En vista lateral se observa un perímetro subcuadrangular, con el margen dorsal levemente cóncavo a plano y el resto convexo. Sobre esta cara se desarrolla la superficie de contacto con la fíbula, la cual abarca casi toda el área expuesta y rugosa. Esta cara lateral es plana prácticamente en toda su extensión excepto en el cuarto más distal. Sobre el margen distal de la cara lateral se puede ver un reborde que se atenúa a medida que se dirige hacia el margen posterior de la superficie (Fig. V.28E).

En vista posterior el astrágalo se aguza y presenta una superficie sumamente reducida y algo lisa, como en *Camarasaurus*. Sobre la cara medial se advierte una fosa indivisa con dos forámenes profundos divididos por un tabique, como en macronarios basales y diplodocoideos (Fig. V.28F).

En vista medial, la superficie dorsal, plana, sin embargo, se encuentra inclinada posteromedialmente con respecto al proceso ascendente. El borde anterior es ligeramente plano en su sector proximal, pero se curva distalmente en una línea continua con el margen distal hasta el margen posterior. La fosa y el foramen medial, ubicados en la mitad posterior del astrágalo, son bien evidentes sobre esta vista (Fig. V.28A).

En vista proximal el astrágalo presenta un perímetro subtriangular, con sus márgenes lateral y anterior formando un ángulo de aproximadamente 70°. El margen medial es fuertemente cóncavo anteroposteriormente y el margen posterior es tan convexo que prácticamente continua en una línea continua con el margen lateral (Fig. V.28B). El proceso ascendente presenta un borde agudo dirigido posteriormente. El mismo se encuentra en la mitad más lateral del astrágalo. Por detrás del proceso ascendente y con una orientación posterolateral se puede observar una arista robusta que llega hasta el margen posterior. Finalmente, la vista distal muestra una superficie rugosa y fuertemente convexa, área de contacto para las superficies proximales de los metatarsianos (Fig. V.28D).

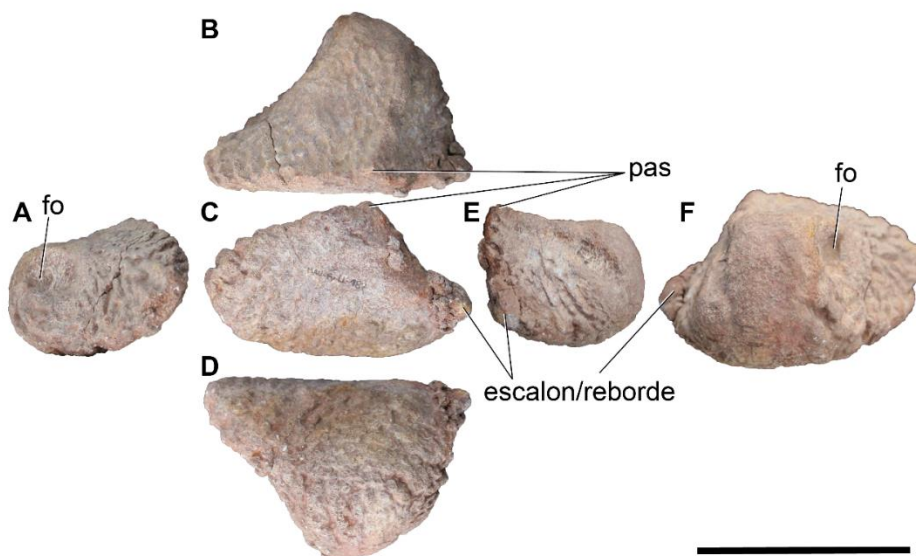


Figura V.28. Astrágalo hallado en el yacimiento Loma del Lindero en vistas **A**, medial; **B**, dorsal; **C**, anterior; **D**, distal; **E**, lateral y **F**, posterior. **Abreviaturas:** **fo**, foramen medial; **pas**, proceso ascendente. La barra de escala equivale a 10 cm.

Metatarso. Calvo et al. (2007) han indicado que se recuperó quince metatarsianos (MAU-PV-LL-50—54, 128, 141, 142, 166, 168, 242, 273, 274, 378, 379). Actualmente la colección de metatarsianos está compuesta por doce elementos ya que los elementos MAU-PV-LL-378 y MAU-PV-LL-379 son considerados perdidos, se reinterpreto el elemento MAU-PV-LL-236 como metatarsiano (antes reconocido como metacarpiano por Calvo et al., 2007), y se ha podido identificar a los elementos MAU-PV-LL-273 y MAU-PV-LL-274 como metacarpianos (antes reconocidos como metatarsianos por Calvo et al., 2007). Esta colección de metatarsianos está representada por dos metatarsianos I derechos (MAU-PV-LL-51 y MAU-PV-LL-142), un metatarsianos I izquierdo (MAU-PV-LL-141), cuatro metatarsianos II izquierdos (MAU-PV-LL-52, MAU-PV-LL-128, MAU-PV-LL-166, y MAU-PV-LL-236), un metatarsianos III derecho (MAU-PV-LL-53), un metatarsiano IV derecho (MAU-PV-LL-50), un metatarsiano V derecho (MAU-PV-LL-168), un metatarsiano V izquierdo (MAU-PV-LL-54) y un metatarsiano indeterminado.

Metatarsiano I—Es un elemento subcuadrangular, robusto y corto, el cual presenta una fuerte torsión longitudinal (Fig. V.29A–F). De esta manera los extremos proximal y distal orientan sus ejes mayores a unos 70° entre ellos. Proximalmente presenta un contorno subtriangular con el margen medial curvo y una superficie plana y rugosa (Fig. V.29D). En vista dorsal el metatarsiano I posee márgenes medial y lateral fuertemente cóncavos próximodistalmente. El borde proximal es plano mientras que el distal es sigmoideo y cóncavo. Se observa un pequeño desarrollo de la superficie distal que apunta anteromedialmente. En vista lateral se observa que el hueso se expande proximalmente, reduciéndose hacia el extremo distal (Fig. V.29A). La superficie medial es plana en su porción más proximal. Esta área representa la superficie de contacto proximal con el metatarsiano II. Distalmente, la superficie es fuertemente convexa debido a la presencia de uno de los cóndilos que articula con la falange proximal I (Fig. V.29E). En vista ventral, la superficie es plana excepto en el tercio más proximal, en el

cual la superficie es fuertemente convexa y en el tercio más distal, en el cual la superficie es fuertemente cóncava a causa de la presencia de los cóndilos (Fig. V.29B). El borde proximal, y cae abruptamente hacia el proceso medial en el borde distal. Este último es recto e inclina medialmente. En vista medial destaca una superficie fuertemente convexa dorsoventralmente en la porción más proximal y plana en la porción más distal. En esta misma vista, el borde distal describe un margen marcadamente convexo. En vista distal, la superficie de articulación para las falanges, levemente rugosa, presenta un perímetro arriñonado, con su lado convexo hacia la cara dorsal y el cóncavo dirigido hacia la cara ventral (Fig. V.29C).

Metatarsiano II—El metatarsiano II es muy similar en morfología general al metatarsiano I, aunque varía en longitud y proporciones (Fig. V.29G–L). En tal sentido, es un elemento más elongado, y con una diáfisis más comprimida lateralmente. Si bien presenta una torsión longitudinal mucho menos marcada, los extremos proximal y distal se expanden preferencialmente en sentido dorsoventral. En vista proximal, el perímetro del metatarsiano II es sub-rectangular, con su margen medial levemente cóncavo en su mitad más ventral y fuertemente convexo en su mitad más dorsal (Fig. V.29J). Su superficie casi en su totalidad es levemente rugosa y plana, aunque se curva levemente hacia el borde dorsomedial. En vista dorsal el borde proximal es curvo mientras que el distal es sigmoideo (Fig. V.29L). Los márgenes lateral y medial de la diáfisis son fuertemente cóncavos. En vista lateral el borde proximal está levemente curvado. La mayor superficie lateral es cóncava y triangular, y representa la zona de contacto con el metatarsiano III. Está separada de una pequeña área posterior por una cresta alargada y conspicua que se apoya sobre el margen proximal. Hacia el borde distal se observa uno de los cóndilos pequeño promontorio que apunta lateralmente. En vista ventral se advierte la máxima compresión lateral a la altura media de la diáfisis (Fig. V.29H). Distalmente se observan los dos cóndilos que apuntan ventrolateralmente, y entre ambos una superficie lisa y cóncava. El borde ventral es bien curvo mientras que el dorsal es recto. Por último, el extremo distal mantiene su forma arriñonada como el metatarsiano I. Su superficie presenta rugosidades aisladas (Fig. V.29I).

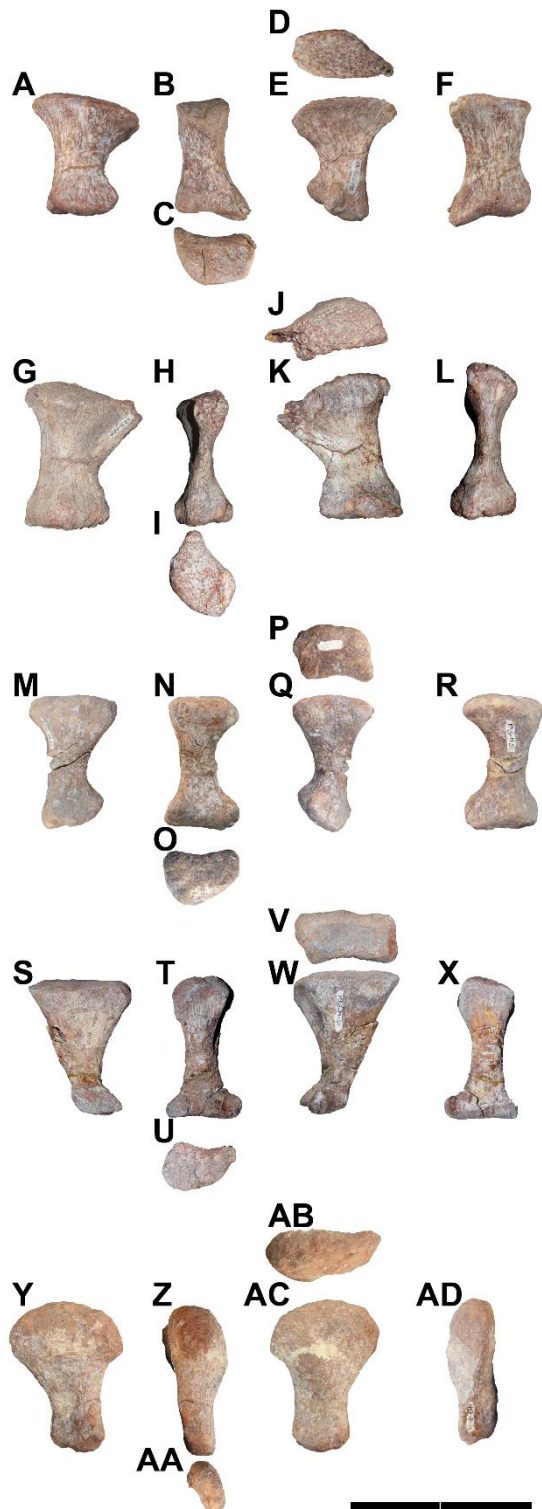


Figura V.29. Metatarsianos I–V hallados en Loma del Lindero. **A–F**, MAU-PV-LL-142 en vistas **A**, lateral; **B**, ventral; **C**, distal; **D**, proximal; **E**, medial y **F**, dorsal. **G–L**, MAU-PV-LL-52 (invertido) en vistas **G**, lateral; **H**, ventral; **I**, distal; **J**, proximal; **K**, medial y **L**, dorsal; **M–R**, MAU-PV-LL-53 en vistas **M**, lateral; **N**, ventral; **O**, distal; **P**, proximal; **Q**, medial; y **R**, dorsal. **S–X**, MAU-PV-LL-50 en vistas **S**, lateral; **T**, ventral; **U**, distal; **V**, proximal; **W**, medial y **X**, dorsal. **Y–AD**, MAU-PV-LL-54 (invertido) en vistas **Y**, medial; **Z**, ventral; **AA**, distal; **AB**, proximal; **AC**, lateral y **AD**, dorsal. La barra de escala equivale a 20 cm.

Metatarsiano III—El metatarsiano III es mucho más comprimido en su diáfisis que el metatarsiano II, pero igual de alargado (Fig. V.29M–R). La torsión longitudinal, por otro lado, se mantiene prácticamente igual que en los metatarsianos I y II, con una relación de 65° entre los ejes mayores de los extremos proximal y distal.

Proximalmente, el metatarsiano III presenta una superficie rugosa y ligeramente convexa a plana, con un perímetro en forma de polígono irregular de cinco lados (Fig. V.29P). Los lados mayores se ubican en los bordes lateral y medial, y los menores sobre los márgenes anterior y posterior.

En vista dorsal el hueso se afina a lo largo de toda la diáfisis y se ensancha hacia el extremo distal (Fig. V.29R). La superficie es lisa y cóncava proximodistalmente. En vista lateral la morfología es idéntica a lo observado en el metatarsiano I. Tanto el margen dorsal como el margen ventral son relativamente rectos (Fig. V.29M). En el extremo proximal se pueden apreciar una

convexidad dorsal y una ventral separadas por una ligera concavidad en medio de las dos. Se interpreta como el área de articulación con el metacarpiano IV. En la porción más distal se encuentra parte de uno de los cóndilos que articulan con la falange proximal del dedo tres (Fig. V.29O).

La vista ventral es lisa y plana excepto en los extremos proximal y distal, en donde se vuelve fuertemente convexa, especialmente el extremo proximal. La vista medial muestra una superficie semejante a la ventral. El extremo distal es bien convexo y rugoso, con su forma arriñonada como en los metatarsianos previamente descritos (Fig. V.29O).

Metatarsiano IV—El metatarsiano IV no presenta la misma morfología que los metatarsianos precedentes, aunque sí conserva la misma longitud que el metatarsiano III (Fig. V.29S–X). Los ejes mayores de las superficies proximal y distal mantienen una relación angular de 90°. La epífisis proximal se encuentra levemente expandidas en relación con la diáfisis, muy distinto a lo previamente descrito en los otros elementos del metatarso. El extremo proximal es fuertemente subcuadrangular, liso, y levemente convexo a plano (Fig. V.29V).

En vista dorsal se aprecia que este metatarsiano es más angosto que los metatarsianos que lo preceden. En esta vista, presenta una cara completamente plana y lisa y se advierte en una expansión distal mayor que la proximal. El borde distal es recto (Fig. V.29X). Lateralmente, el metatarsiano IV contacta con el V en una amplia zona proximal de forma triangular. Toda la superficie es semejante a la descrita para el metatarsiano III. En vista ventral la superficie ventral está ligeramente inclinada hacia la cara lateral en su extremo más proximal (Fig. V.29T). La superficie es ligeramente cóncava en la porción más proximal y plana en el sector más distal llegando hasta entremedio de los cóndilos. Sobre la diáfisis, la superficie es curva lateromedialmente. En vista medial también se advierte la invasión de la superficie proximal. Se observa un pequeño sector triangular que corresponde al contacto proximal con el metatarsiano III. La superficie de la diáfisis es plana en toda su extensión, y se curva sutilmente sobre cóndilo distal. El extremo distal aún presenta un perímetro arriñonado (Fig. V.29U).

Metatarsiano V—El metatarsiano V se caracteriza por ser un hueso que tiende a ser plano, está expandido proximalmente en sentido dorsoventral, y carece de una expansión distal (Fig. V.29Y–AD). Aunque mucho menor, aún existe una relación angular entre los ejes mayores de los extremos proximal y distal de 30°.

En vista proximal, el metatarsiano V presenta un perímetro oblongo con una superficie rugosa y convexa (Fig. V.29AB). En vista dorsal se observa la importante compresión lateral presente en toda su extensión (Fig. V.29AD). La cara dorsal es curva y presenta un reborde longitudinal que se extiende entre ambas epífisis en sentido oblicuo.

En vista lateral se advierte que la superficie es plana sobre esta cara, aunque presenta un abultamiento distintivo hacia la esquina próximovenral (Fig. V.29AC). Distalmente, la superficie es cóncava dorsalmente y convexa ventralmente. Esto se debe a la torsión existente entre ambas epífisis. En vista ventral puede reconocerse una convexidad con forma de gancho en el extremo más proximal (Fig. V.29Z). Esta convexidad es continuada a lo largo de la diáfisis por una sutil arista que se desvanece una vez alcanzada la porción más distal. Esta arista funciona como límite entre la cara ventral y la cara medial, la cual, debido a la torsión antes mencionada, invade la superficie ventral.

Medialmente, la superficie se puede dividir en tres áreas (Fig. V.29Y). Un área cóncava de aspecto triangular ubicada próximodorsalmente, un área fuertemente convexa de aspecto oblonga ubicada próximovenralmente y un área completamente plana e inclinada ventrodistalmente. El área cóncava de aspecto triangular se interpreta como el contacto con el metatarsiano IV. El extremo distal es ovoidal, pequeño, y fuertemente convexo (Fig. V.29AA).

Acropodio. Se cuenta con cuatro falanges pedales proximales (MAU-PV-LL-55, 56, 143 y 237) y siete falanges ungueales (MAU-PV-LL-57, 58, 144, 145, 146, 147 y 165). Por su morfología y proporciones, se reconoce que MAU-PV-LL-55, 58 y 144 representan falanges derechas del dedo I, MAU-PV-LL-57 y 147 representan falanges izquierdas del dedo II, MAU-PV-LL-56 y 145 representan falanges izquierdas del dedo III, MAU-PV-LL-

146 representa una falange derecha del dedo III, MAU-PV-LL-143 representa una falange derecha del dedo IV, MAU-PV-LL-237 representa una falange izquierda del dedo IV, y MAU-PV-LL-165 representa una falange derecha del dedo IV (Fig. V.30).

Falange I-1—Está completa y solo ligeramente dañada (Fig. V.30A–F). En vista proximal (Fig. V.30E), tiene una forma aproximada de 'D', con un margen dorsal convexo. La superficie articular proximal es irregularmente plana. Tanto la superficie dorsal (Fig. V.30B) como la ventral (Fig. V.30F) son anteroposteriormente cóncavas, pero mientras que la superficie dorsal es transversalmente convexa, la superficie ventral es plana transversalmente. El extremo distal está ligeramente biselado, como resultado de que el margen medial es ligeramente más largo proximalmente que el margen lateral. En una vista distal (Fig. V.30C), la falange es dorsoventralmente más alta a lo largo de su margen medial, y la superficie articular distal es dorsoventralmente convexa, pero lateromedialmente cóncava.

Falange III-1—Está perfectamente preservada (Fig. V.30S–W). Disminuye en altura dorsoventral hacia su margen lateral. En una vista proximal (Fig. V.30V), la falange tiene una forma de D transversalmente alargada, con un margen ventral plano. La superficie articular proximal es plana y no hay proyección proximoventral. La superficie ventral es suavemente cóncava en ambas direcciones (Fig. V.30W). Hay una separación bien definida del extremo distal en cóndilos definidos, los cuales están biselados distalmente (Fig. V.30T).

Falange IV-1—La primera falange del dedo IV es diferente a la del dedo III (Fig. V.30AC–AH). Es un elemento más largo, plano y de sección oblonga. Proximalmente presenta una superficie cóncava (Fig. V.30AC). Distalmente es convexa, aunque presenta una depresión a la altura media (Fig. V.30AH). La superficie dorsal es completamente lisa (Fig. V.30AF) y cóncava levemente, en tanto la cara ventral (Fig. V.30AD) muestra algunas marcas longitudinales sobre todo en una pequeña zona hundida sobre el borde distal (Fig. V.30AH).

Falanges ungueales—Las falanges ungueales están presentes en los dedos I–III. Estos están fuertemente comprimidos mediolateralmente (Fig. V.30L, P, Z). En vista lateral, tienen un margen dorsal convexo y un margen ventral cóncavo (Fig. V.30H, N, X). Un tubérculo en forma de cresta está presente a lo largo de la superficie ventral de los dos quintos distales de cada garra ungueal. Crestas o tubérculos ventrales similares están presentes en una amplia gama de titanosaurios (Canudo et al., 2008; Mannion et al., 2013), incluidos los titanosaurios *Dreadnoughtus* (Ullmann & Lacovara, 2016), *Epachthosaurus* (Martínez et al., 2004), *Malawisaurus* (Gomani, 2005) y *Mendozasaurus* (González Riga et al., 2018). La falange IV-2 es una ungueal reducida, proximalmente corta, con extremos proximal y distal subcirculares (Fig. V.30AI–AN).

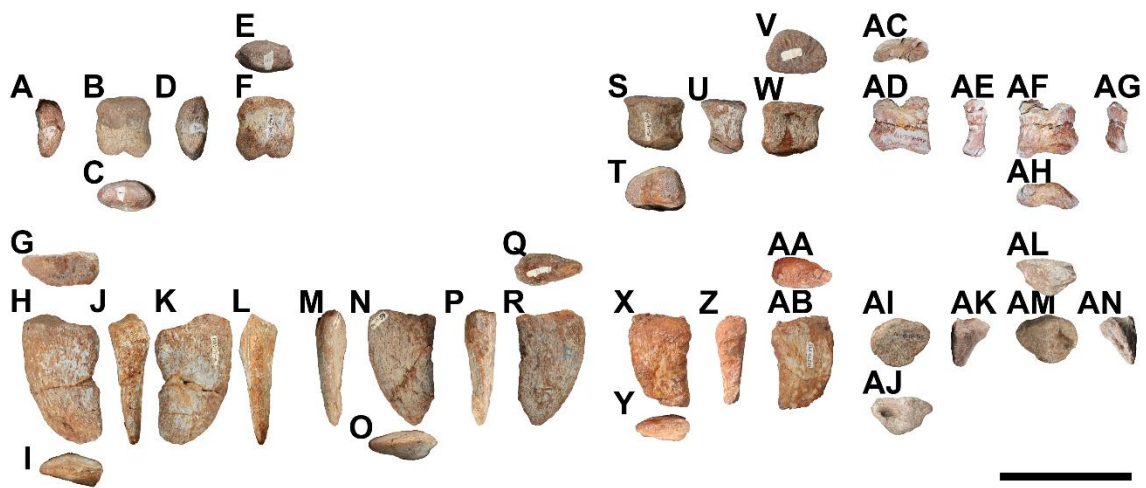


Figura V.30. Falanges halladas en Loma del Lindero. **A-F**, MAU-PV-LL-55 en vistas **A**, lateral derecho; **B**, dorsal; **C**, distal; **D**, lateral izquierdo; **E**, proximal; y **F**, ventral. **G-L**, MAU-PV-LL-58 en vistas **G**, proximal; **H**, lateral izquierdo; **I**, distal; **J**, ventral; **K**, lateral derecho; y **L**, dorsal; **M-R**, MAU-PV-LL-57 en vistas **M**, dorsal; **N**, lateral izquierdo; **O**, distal; **P**, ventral; **Q**, proximal; y **R**, lateral derecho. **S-W**, MAU-PV-LL-56 en vistas **S**, dorsal; **T**, distal; **U**, lateral; **V**, proximal; y **W**, ventral. **X-AB**, MAU-PV-LL-145 en vistas **X**, lateral izquierdo **Y**, distal; **Z**, ventral; **AA**, proximal; **AB**, lateral derecho. **AC-AH**, MAU-PV-LL-237 en vistas **AC**, proximal; y **AD**, ventral; **AE**, lateral derecho; **AF**, dorsal; **AG**, lateral izquierdo; y **AH**, distal. **AI-AN**, MAU-PV-LL-165 en vistas **AI**, ventral; **AJ**, distal; **AK**, lateral derecha; **AL**, dorsal; **AM**, dorsal; **AN**, lateral izquierda. La barra de escala equivale a 20 cm.

TESTEO DE HIPÓTESIS

En esta sección se discuten los principales resultados que se desprenden del estudio anatómico de los restos de Loma del Lindero con el fin de confirmar las hipótesis planteadas anteriormente (ver Cap. II – Objetivos).

La completa reexaminación de los restos de *Muyelensaurus pecheni* (ver descripción osteológica, p. 88-134), permitió reconocer que algunos caracteres sugeridos como diagnósticos, hoy pueden ser observados en diversos titanosaurios descritos en los últimos años y que entre los materiales asignados originalmente a *Muyelensaurus* se reconocen diferentes morfotipos. Por estas razones se descarta la monoespecificidad de la asociación.

ESTATUS TAXONÓMICO DE *MUYELENSAURUS PECHENI*

En esta sección se discuten los principales resultados que se desprenden del estudio anatómico de los restos de *Muyelensaurus pecheni* con el fin de confirmar las hipótesis planteadas anteriormente (ver Cap. II – Objetivos). A continuación, se ofrece una discusión de los caracteres diagnósticos y de los materiales que componen el holotipo.

La exhaustiva reevaluación de los restos de *Muyelensaurus* ha arrojado resultados significativos. En primer lugar, se ha confirmado la validez taxonómica de esta especie, ya que se han identificado caracteres diagnósticos que la distinguen. Por otro lado, el estudio osteológico ha revelado una falta de congruencia morfológica entre los diversos huesos del paratipo de *Muyelensaurus*, lo cual lleva al rechazo de la hipótesis de monoespecificidad para esta asociación.

Como se ha dicho a lo largo de la descripción, se ha observado que varios de los caracteres previamente propuestos como diagnósticos para *Muyelensaurus* pueden encontrarse en varios titanosaurios descubiertos en los últimos años. Sin embargo, se ha identificado un único carácter autapomórfico en el holotipo de *Muyelensaurus*: las tuberosidades basales se encuentran divergentes entre sí en un ángulo de 90°. Este rasgo distintivo es exclusivo de *Muyelensaurus* y no se ha observado en ningún otro titanosaurio hasta la fecha.

Adicionalmente, durante el análisis exhaustivo de los materiales originalmente asignados como paratipo de *Muyelensaurus*, se han observado diferentes morfotipos sin poder establecer una asociación clara ni identificar los patrones de articulación con el holotipo. Esta falta de congruencia morfológica entre los elementos del paratipo y el holotipo genera incertidumbre en cuanto a su relación dentro de la especie. Por lo tanto, en esta contribución se considera apropiado reconocer exclusivamente al holotipo (MAU-PV-LL-207) como el taxón *Muyelensaurus pecheni*.

De esta manera, el taxon *Muyelensaurus pecheni* quedaría definido de la siguiente manera:

Muyelensaurus pecheni Calvo et al., 2007

Holotipo propuesto—MAU-LL-PV-207, una caja craneana que incluye parte frontal y parietal, basioccipital, proceso basipterigoideo incompleto, supraoccipital, exoccipital, tubérculos basiesfenoidales, orbitosfenoides y paraesfenoides incompletos.

Diagnosis propuesta—*Muyelensaurus pecheni* se diferencia de otros titanosaurios por poseer la siguiente asociación de caracteres (autapomorfías indicadas con un *): (1) tuberas basal divergentes entre sí a 90° (*); (2) lámina medial extensa, delgada y cóncava que une la tubera basal ventralmente; (3) cóndilo occipital más ancho que la porción proximal de la tubera basal (*).

ESTATUS TAXONÓMICO DE LOS MATERIALES ASIGNADOS A *MUYELENSAURUS PECHENI*

La intención principal de este apartado es aclarar el estatus taxonómico de aquellos materiales provenientes de Loma del Lindero que presentan morfologías diferentes. Algunos materiales, como por ejemplo cuadrado, tibia, fíbula metatarsales y falanges, representan un verdadero desafío para poder brindar una asignación clara, ya que han demostrado ser elementos óseos muy constantes a lo largo de la evolución de los Sauropoda y por eso solo se los puede diagnosticar como Neosauropoda indet.

Aquellos elementos en los que se pudo discretizar de manera más exhaustiva su posible asignación se destacan a continuación.

Premaxilares. La determinación precisa de los premaxilares se puede realizar a partir de la comparación de los dientes alojados en ellos, ya que los elementos óseos en sí mismo están demasiado dañados para aportar información suficiente para una asignación certera de especie. Estos dientes se caracterizan por tener una sección transversal de la corona con forma cilíndrica, una sola faceta de desgaste plana en forma de V en la superficie labial o lingual de los dientes, facetas de desgaste marginales ligeramente desarrolladas, denticulos dentales marginales ausentes en los bordes anterior y posterior, textura de la superficie del esmalte arrugada y aspecto lingual de los dientes, liso. Esta combinación de caracteres es común dentro de los Eutitanosauria, por lo tanto, se piensa que la mejor asignación para estos elementos es la de Eutitanosauria indet.

Vértebras cervicales. La presencia de ciertos rasgos morfológicos, como por ejemplo, superficie ventral de los centros cervicales transversalmente cóncava, vértebras cervicales posteriores con la espina neural igual o más ancha que el centro vértebral, vértebras cervicales posteriores con SPRLs que no contactan con los márgenes laterales de la espina neural y vértebras cervicales posteriores con una relación “altura total / longitud anteroposterior” de más de 1,5, evidencian una fuerte señal filogenética lognkosauriana en estas vértebras cervicales que nunca se había tenido en cuenta al momento de su descripción ni en trabajos anteriores. Por esta razón, se piensa que estas vértebras cervicales deben ser tratadas como un Longkosauria indet.

MD1. Como se mencionó anteriormente, este morfotipo se diferencia de los otros morfotipos por la presencia de centro con margen dorsal del pleurocelo ubicado al nivel del margen dorsal del centro, centro con superficie ventral convexa transversalmente, espina neural con lámina PRSL rugosa y ancha ubicada en la parte más dorsal de la espina neural, espina neural con márgenes laterales subparalelos, lámina PCDL con una punta ventral no expandida, procesos transversos dirigidos dorsolateralmente, extremo distal del proceso transversal se destaca del margen dorsal, y procesos transversos

verticalmente por encima de las parapófisis. Esta combinación de caracteres sugiere que estos materiales pueden pertenecer a Saltosauridae indet.

MD2. Estas vértebras se caracterizan por la presencia de centros compactos anteroposteriormente, centros con bordes del cotilo y cóndilo laminar, arcos neurales con laminación simple, arcos neurales dorsales medios (en vista lateral) con borde anterior de la espina neural proyectada posteriormente a la diapófisis, espinas neurales posteriores con SPRL, espinas neurales media y posterior verticalmente orientadas, la presencia de un borde dorsal en forma de flecha en la espina neural de las vértebras dorsales posteriores, y presencia de apófisis aliformes triangulares tan proyectadas lateralmente como las postzigapófisis en espina neural de las vértebras dorsales media y posterior. Con base en la presencia de estos caracteres se sugiera la asignación a Lognkosauria indet. como más apropiado para estos materiales.

MD3. Las vértebras de este morfotipo poseen un número de características que lo relacionan significativamente a *Diamantinasaurus*. Algunas de ellas son la presencia de arcos neurales dorsales medios con borde anterior de la espina neural proyectado posteriormente a la diapófisis, articulaciones hipósforo-hipantro ausentes en toda la serie vertebral dorsal, espinas neurales dorsales media y posterior fuertemente inclinadas con un ángulo aproximado de 40°, arcos neurales medios con lámina TPOL que soportan la postzigapófisis, arcos neurales posteriores sin lámina TPOL, y arcos neurales medios y posteriores sin láminas PDL accesoria. Con base en la presencia de estos caracteres, se sugiera la asignación de estos materiales a Diamantinasauria indet.

MD4. Este morfotipo de vértebras dorsales se diferencia de los otros tres morfotipos por la presencia de vértebras dorsales anteriores con espina neural cuyos márgenes laterales divergen fuertemente dorsalmente, vértebras dorsales anteriores con borde dorsal de la espina neural convexo, vértebras dorsales anteriores con la espina neural ligeramente más alta que el centro, vértebras dorsales medias a posteriores con espina neural con márgenes laterales dorsomedialmente inclinados, acercándose entre sí, espina neural de las vértebras dorsales media y posterior con procesos aliformes triangulares ligeramente proyectados, y centros con superficie ventral aplanada. Esta combinación de caracteres es rastreable en taxones como *Uberabatitan* y *Overosaurus*,

por lo cual se piensa que la asignación de estos materiales a Aeolosaurini indet. es lo más apropiado.

MC1. Estas vértebras caudales se caracterizan por la presencia de longitud de las prezigapófisis con respecto a la longitud del centro en vértebras caudales medias mayor al 50%, vértebras caudales anteriores con SPOL poco desarrollada, vértebras caudales medias con SPOL fuertemente desarrollada formando un proceso óseo que soporta la faceta articular de la postzigapófisis, vértebras caudales medias con pedicelos por debajo de la prezigapófisis altos y verticales, centro caudal medio con forma cuadrangular, siendo plano ventral y lateralmente, y vértebras caudales posteriores con la espina neural bien desarrollada, fuertemente dirigida posteriormente. Esta combinación de caracteres es rastreable en otras formas como *Narambuenatitan*, *Pitekunsaurus* y *Rinconsaurus*. Es por estas razones que se piensa que la asignación de estos materiales como Rinconsauria indet. sería apropiado.

MC2. Estas vértebras comparten con *Gondwanatitan* la presencia de los siguientes caracteres: vértebras caudales anteriores con superficies ventrales cóncavas transversalmente, postzigapófisis ubicadas en la mitad anterior del centro de las vértebras caudales anterior y media, vértebras caudales anteriores y medias con cara anterior del centro fuertemente inclinada anteriormente y vértebras caudales anteriores con cresta del hipófeno. La asignación de estos materiales como cf. *Gondwanatitan* sp. se piensa que es muy apropiado ya que estas vértebras solo se diferencian de las de *Gondwanatitan* por la presencia de prezigapófisis curvadas hacia abajo en la vértebra caudal más anterior y vértebras caudales medias sin SPOL desarrollada.

MC3. Los materiales propios de este morfotipo son asignados como cf. *Rinconsaurus caudamirus* ya que presentan los siguientes caracteres diagnósticos de la especie: vértebras caudales anteriores con superficies articulares posteriores marcadamente más bajas que las de las superficies articulares anteriores y relación entre el ancho de la superficie ventral en el borde anterior y su ancho en la línea media en los centros vertebrales caudales anteriores mayores a 4. Asimismo, las vértebras caudales medias poseen SPOLs fuertemente desarrolladas formando un proceso óseo que soporta la

faceta articular de la postzigapófisis. Esta característica es propia de *Rinconsaurus* y otras formas afines.

MC4. La vértebra caudal que representa este morfotipo comparte con *Aeolosaurus rionegrinus* y *Arrudatitan* los siguientes caracteres: ápice de la convexidad de la articulación posterior en las vértebras caudales anterior fuertemente desplazada hacia arriba, facetas articulares de las prezigapófisis en las vértebras caudales anterior con una expansión o protuberancia dorsal y ventral, prezigapófisis curvadas hacia abajo en la vértebra caudal más anterior y postzigapófisis ubicadas en la mitad anterior del centro de las vértebras caudales anteriores. Al igual que en *Arrudatitan*, las postzigapófisis se encuentran por detrás del borde anterior del centro. Con base en la presencia de estos caracteres, se piensa que la asignación más apropiada para esta vértebra es *Arrudatitan* sp.

Placa esternal. Este elemento posee una clara afinidad colossosauriana evidenciada en la combinación de los siguientes caracteres: placa esternal en de forma de medialuna con margen posterolateral expandido como una esquina, ausencia de cresta parasagital prominente en la superficie dorsal de la placa esternal, y presencia de cresta en la superficie ventral de la placa esternal. Es por esta razón que se considera razonable determinar esta placa esternal como Colossosauria indet.

Escapula. Este material es asignado como *Rinconsaurus* sp. ya que su hoja escapular está orientada aproximadamente a 70° con respecto a la articulación coracoides. Como se ha discutido anteriormente (ver Cap. IV), solo *Rinconsaurus caudamirus* presenta una escapula con la misma orientación de la hoja escapular dentro de los Colossosauria.

MHR. Los húmeros pertenecientes a este morfotipo robusto se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: Índice Robustez humeral medio (entre 0,28 y 0,32), presencia de una protuberancia posterolateral robusta alrededor del nivel de la cresta deltopectoral, una relación entre el ancho mediolateral del extremo proximal y la longitud proximodistal total inferior a 0,4, cóndilos humerales con superficie articular restringida a la porción distal del húmero y un margen lateral de la mitad proximal casi recto hasta la mitad del húmero o incluso más. Esta combinación de caracteres es rastreable en varias formas de filiación lognkosauriana como *Patagotitan* y en otras

formas indeterminadas como *Petrobrasaurus* y *Rukwatitan*. Se piensa que la asignación más apropiada para estos húmeros es la de Lognkosauria indet.

MHG. Los húmeros pertenecientes a este morfotipo grácil se caracterizan por la siguiente combinación de caracteres: Índice Robustez humeral grácil (menor a 0,28), presencia de una cresta deltopectoral marcadamente expandida distalmente, ausencia de una protuberancia posterolateral robusta alrededor del nivel de la cresta deltopectoral, cóndilos humerales con una superficie articular expuesta en la porción anterior del eje humeral y un margen lateral proximal recto casi hasta el primer tercio de su extensión. Esta combinación de caracteres es rastreable en taxones como *Uberabatitan* y *Gondwanatitan*, por lo cual se piensa que la asignación de estos materiales a Aeolosaurini indet. es lo más apropiado.

Ulna. La presencia de brazos del cóndilo proximal desiguales (brazo anterior más largo), proceso del olécranon prominente que se proyecta por encima de la articulación y cóndilo proximales en forma de T denota una clara señal filogenética aeolosaurina. Es por esta razón que se piensa que la asignación de estos materiales como Aeolosaurini indet. es apropiado.

MR1. Los radios de los Aeolosaurini comparten la presencia de relación entre la longitud proximodistal y la anchura en el eje medio superior a 8 y orientación del cóndilo distal con un ángulo proximolateral de aproximadamente 20° con respecto a la diáfisis. Los radios del morfotipo MR1 poseen estas características por lo tanto la asignación más adecuada para estos materiales es la de Aeolosaurini indet.

MR2. La presencia de caracteres como cóndilo proximal con superficie de articulación plana, cóndilo distal de forma subrectangular y aplanado posteriormente, anchura del extremo distal ligeramente mayor que la anchura media de la diáfisis y cóndilo distal perpendicular a la diáfisis como permiten asignar a estos radios como Neosauropoda indet.

Metacarpales. En el caso de los metacarpales, las características más claras de afinidad titanosauria son la presencia de porciones distales sin estructuras de articulación con falanges en ninguno de los cinco elementos de la mano y presencia de los elementos

metacarpales columnares con sus ejes subparalelos entre sí. En ese sentido se piensa que la mejor asignación para estos elementos sea Titanosauria indet.

Iliion Dada la presencia de proceso preacetabular con forma semicircular, punto más alto del margen dorsal del ilion craneal a la base de la apófisis púbica y proceso preacetabular orientado anterolateralmente al eje del cuerpo, se puede constatar de forma certera que este ilion pertenece a los Titanosauriformes. Sin embargo, no posee características diagnosticas que puedan relacionarlo con clados más derivados. Por lo tanto, la asignación más apropiada es la de Titanosauriforme indet.

Pubis. En los pubis de Loma del Lindero se puede observar que la longitud del pubis es mayor (120% +) que la del isquion, la apófisis ambiens es pequeña, la hoja púbica está inclinada anteromedialmente (sífnisis suave en forma de S) y la longitud del contacto puboisquial es aproximadamente un tercio de la longitud total del pubis. Esta combinación de caracteres es común dentro de los Eutitanosauria, por lo tanto, se piensa que la mejor asignación para estos elementos es la de Eutitanosauria indet.

Isquion Los isquiones provenientes de Loma del Lindero se caracterizan por la presencia de una tuberosidad isquiática, hoja isquiática sin emarginación distal al pedúnculo púbico y sección transversal del eje distal del isquion casi coplanar. Esta combinacion de caracteres es común dentro de los Eutitanosauria, por lo tanto, se piensa que la mejor asignación para estos elementos es la de Eutitanosauria indet.

Fémur. Estos fémures se caracterizan por presentar un epicóndilo reducido (casi ausente), cuarto trocánter ubicado en el tercio proximal del fémur, superficie articular de los cóndilos distales extendida en la parte anterior del eje femoral y la presencia de una cresta pronunciada en la superficie posterior entre el trocánter mayor y la cabeza. Fémures con esta combinación de caracteres se han visto en *Opisthocoeliacaudia Neuquensaurus* y *Lirainosaurus*, por lo cual se concluye que la mejor asignación para este astrágalo es la de Saltosauridae indet.

Astrágalo. El astrágalo asignado como paratipo de *Muyelensaurus*, se caracteriza por presentar un ancho lateromedial una vez y media más grande que largo anteroposteriormente, tener forma de cuña producto del ángulo anteromedial

reducido, presencia del margen anterior de la faceta tibial visible en vista posterior, longitud del proceso ascendente limitado a los dos tercios anteriores del astrágalo y longitud transversal mucho menor (menos del 50%) a la altura proximodistal. Astrágalos con esta combinación de caracteres se han visto en *Uberabatitan* y *Aeolosaurus rionegrinus*, por lo cual se concluye que la mejor asignación para este astrágalo es la de Aeolosaurini indet.

TABLAS GENERALES DE MEDIDAS

Elementos	CL	CHaf	CHpf	CWaf	CWpf	TH	NSH	NSW	NSL
MAU-PV-LL-65	29,3	4,35	6,8	5,55	6,5	17,5	9	3,6	7,6
MAU-PV-LL-66	36,5	*	8,5	*	12	13,5	*	*	*
MAU-PV-LL-67	9,5	11,3	12,75	15	17	30*	10*	8,8	4,2
MAU-PV-LL-68	9,5	12,2	12,75	16	17	35	21,5	8,5	4,5
MAU-PV-LL-122	32,5	-	12	-	9	37,5	24,5	9,5	8,25
MAU-PV-LL-123	14	12,2	12	12	13,3	37,5	12	9	4,4
MAU-PV-LL-124	7,9	7,9*	10,5	7,7*	12,3	30	14	7,25	5,65
MAU-PV-LL-129	10,9	9,5	8,4	7,1	5,5*	14,5	-	-	-
MAU-PV-LL-130	9,6	8,15	8,7	6,1	7,2	25,75	11,6	3,9	4,3
MAU-PV-LL-131	10,7	10,8	11,2	11,5	11,2	35,6	17,5	9,2	5,3
MAU-PV-LL-133	12	8	11,3	6	9	31	14	4,6	5
MAU-PV-LL-135	10,5	8,4	10,4	6	8	30,5	13	12	7,6
MAU-PV-LL-136	5,35	8,4	10,4	6	8,8	34	18,5	14	8,6
MAU-PV-LL-194	10,4	7,5	7,8	5,3	7,1	22,5	7,5	8,6	4,1
MAU-PV-LL-203	11,7	10,75	13	10	13	42	21	11	5
MAU-PV-LL-224	13,6	11,5	14	8,5	7,3	37,5	20	7,2	6,4
MAU-PV-LL-230	-	-	-	-	-	14*	9,5	6,4	5,1
MAU-PV-LL-232	40	-	8	-	-	28	17,33	8,5	10
MAU-PV-LL-279	16	2,3*	5	3,5*	6	15	-	4*	4*
MAU-PV-LL-391	30	2,3*	5	3,5*	6	15	-	-	-
MAU-PV-LL-392	28,5	3	5	3	6	11	-	-	-
MAU-PV-LL-404	9,8	6,1	8,9	7,55	9	23,5	7	9,1	41
MAU-PV-LL-413	26,25	9,5	13	-	12	33	15	7	10*
MAU-PV-LL-419	*	5,5*	*	9*	*	22,5*	12,5*	9:7*	6,7*
MAU-PV-LL-428	22	4*	2,3*	5,5*	4,7	6*	-	-	-
MAU-PV-LL-431	14*	9*	11*	10*	12,7*	30	12,8	12,8	6
MAU-PV-LL-412-B	10	10,9	12,5	16	15,5	35	15,5	9,5	3

Tabla

5.1.

Principales medidas (en cm) de las vértebras pre-sacrales de *Muyelensaurus*. **Abreviaturas** de medidas: **CL**, longitud del centro; **CHaf**, altura del centro en la cara anterior; **CHpf**, altura del centro en la cara posterior; **CWaf**, ancho del

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

centro en la cara frontal; **CWpf**, ancho del centro en la parte posterior; **TH**, altura total; **NSH**, alto de la espina neural; **NSW**, ancho de la espina neural; **NSL**, longitud de la espina neural. * Roto

Elementos	CL	CHaf	CHpf	CWaf	CWpf	TH	Dafna	Dpfna
MAU-PV-LL-135	7,3	4,7	4,6	5,8	4,6	10,7	0,65	2,35
MAU-PV-LL-137	7,1	7,2	6,9	7,75	6,9	13,5	0	2,25
MAU-PV-LL-164	5,9	5,75	4,8	4,8	4,3	11	0,8	2,3
MAU-PV-LL-170	5,05	3,45	2,15	2,2	2	5,15	0,5	1,85
MAU-PV-LL-171	4,7	2,2	2	3,2	3,4	4,5	0,45	2,1
MAU-PV-LL-172	6,3	2,9	2,85	4	4,4	5,25*	0,8	3,1
MAU-PV-LL-173	6,5	4,75	5,8	7,95	8,25	9,9	0,5	3,2
MAU-PV-LL-174	5,5	6,2	5,8	5,8	5,85	12	0	1,9
MAU-PV-LL-175	4,95	2	1,75	1,9	1,7	5,7	0,4	1,9
MAU-PV-LL-176	6,3*	3	2,8	2*	2	7,6	0,65	1,9
MAU-PV-LL-186	9,4	4,5	4,1	6,5	6,3	6,6	1	3,4
MAU-PV-LL-189	4,5	1,5	1,1	2,5	2,5	3	0,9	1,4
MAU-PV-LL-190	4,5	1,5	1,7	1,7	1,5	3	1,2	1,8
MAU-PV-LL-191	6,5	5,3	4,45	4,5	4	8,1*	0,35	2
MAU-PV-LL-192	5,3	5,1	5,7	3,8	4,5	9,6*	0,7	2,45
Tabla MAU-PV-LL-193	6,2	3,1	4	4,75	5	5,7	1,1	2,6
MAU-PV-LL-200	7,9	11,85	9,75	11,8	11,25	29	0	6,25
MAU-PV-LL-214	6,25	6,6	6,1	8,8	8,3	15,75	0	3,76
MAU-PV-LL-252	7,7*	7,5	*	7,6	*	10,9*	*	*
MAU-PV-LL-377	8,6	6,5	5,4	5,6	5,1	12,15	0	2,8
MAU-PV-LL-405	6,5	5,1	5,3	7,7	7	12,1	0,3	3,3
MAU-PV-LL-412	7,1	6,6	6	5,7	6,6	13,5	0	2,4

5.2.

Principales medidas (en cm) de las vértebras post-sacrales de *Muyelensaurus*. **Abreviaturas** de medidas: **CL**, longitud del centro; **CHaf**, altura del centro en la cara anterior; **CHpf**, altura del centro en la cara posterior; **CWaf**, ancho del centro en la cara frontal; **CWpf**, ancho del centro en la parte posterior; **TH**, altura total; **Dafna**, distancia entre la cara articular anterior y el arco neural; **Dpfna**, distancia entre la cara articular posterior y el arco neural. * Roto.

Medidas principales	Escápulas	Placa esternal

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

	MAU-PV-LL-397	MAU-PV-LL-371	MAU-PV-LL-
Longitud proximodistal (en el extremo posterior de la hoja escapular)	10	23	25
Longitud proximodistal en la mitad de la hoja escapular	7	14	-
Longitud anteroposterior	58	75	49
Longitud proximal distal de la fosa supracoracoidea	39*	49	-
Longitud anteroposterior de la fosa supracoracoidea	*	44,5	-
Longitud de cavidad glenoidea	*	17	-

Tabla 5.3. Principales medidas (en cm) de la Cintura escapular de *Muyelensaurus*. * Medición incompleta debido a daños

Medidas principales	Húmeros				
	MAU-PV-LL-70	MAU-PV-LL-132	MAU-PV-LL-352	MAU-PV-LL-387	MAU-PV-LL-427
Longitud proximodistal	78,5	55,5	97	70*	77
Ancho anteroposterior del extremo proximal	10	6	7	*	7
Ancho mediolateral del extremo proximal	20	13,5	28	*	18,5
Ancho anteroposterior en la diáfisis media	6	7	5	3,5	6
Ancho mediolateral en la diáfisis media	9	5,6	15	12	8
Ancho anteroposterior del extremo distal	18	11,5	4	6	10*
Ancho mediolateral del extremo distal	17	6,6	19,5	15,3	10*
Largo del cóndilo medial del húmero	13	12	*	6,5	*
Ancho del cóndilo medial del húmero	6,5	6,5	*	9,3	*
Largo del cóndilo lateral del húmero	14,5	*	*	6*	*
Ancho del cóndilo lateral del húmero	8,6	*	*	7	*
Distancia desde el extremo proximal hasta el punto más prominente de la cresta deltopectoral	20	13	20*	*	20*
Proyección de la cresta deltopectoral desde la superficie anterior	6	4*	*	5,7	*
Circunferencia del húmero en la diáfisis media	23,3	22	33	30,5	22

Tabla 5.4. Principales medidas (en cm) de los húmeros asignados a *Muyelensaurus*. * Medición incompleta debido a daños

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

Medidas principales	Ulnas			Radios			
	MAU-PV-LL-72	MAU-PV-LL-243	MAU-PV-LL-353	MAU-PV-LL-71	MAU-PV-LL-139	MAU-PV-LL-257	MAU-PV-LL-258
Longitud proximodistal	48	42	54	48	24,5*	51,5	42
Ancho anteroposterior del extremo proximal	14,5	8,3	11	12	10	12	10
Ancho mediolateral del extremo proximal	19	14	12	4	3	3	4,5
Ancho anteroposterior en la diáfisis media	5,5	4	4	6,5	4,8	9,6	6
Ancho mediolateral en la diáfisis media	8,5	7,5	7	2,5	2,5	3,6	4,2
Ancho anteroposterior del extremo distal	7	5*	*	12	*	10	8
Ancho mediolateral del extremo distal	11	7*	*	3,6	*	10,5	8,5

Tabla 5.5. Principales medidas (en cm) de las ulnas y radios hallados en Loma del Lindero. * Medición incompleta debido a daños.

Medidas principales	Mc I	Mc II	Mc III				Mc IV					Mc V
	MAU-PV-LL-140	MAU-PV-LL-157	MAU-PV-LL-74	MAU-PV-LL-198	MAU-PV-LL-231	MAU-PV-LL-274	MAU-PV-LL-73	MAU-PV-LL-127	MAU-PV-LL-153	MAU-PV-LL-181	MAU-PV-LL-273	MAU-PV-LL-152
Longitud proximodistal	26,7	19,9	27,1	21,6*	27,6	19	25,6	20,1	25,2	24,8	18,8	25,5
Ancho anteroposterior del extremo proximal	8	5,7	6,35	*	5,4	7,5	6,77	7,4	8	10	5,5	9
Ancho mediolateral del extremo proximal	2,6	7,7	6,84	*	5,2	7	4,2	4	4	4,5	3	3
Ancho anteroposterior en el eje medio	4	2,5	3	3,8	3,8	3,5	3,1	3,15	3,25	4,5	2,5	3,75
Ancho mediolateral en la diáfisis media	2	3,1	3,46	2,5	2,7	3,5	2,25	1,7	1,5	1,8	2,5	3
Ancho anteroposterior del extremo distal	7,2	4,9	3,75	3,6	5	*	4	3,5	5	6	*	4,5
Ancho mediolateral del extremo distal	2,5	4,6	6,6	7,3	6	*	4	5,1	4,2	5,2	*	5,4

Tabla 5.6. Principales medidas (en cm) de los metacarpianos hallados en Loma del Lindero. * Medición incompleta debido a daños.

Medidas principales	Iliones		Pubis		Isquiones			
	MAU-PV-LL-131	MAU-PV-LL-432	MAU-PV-LL-88	MAU-PV-LL-204	MAU-PV-LL-87	MAU-PV-LL-199	MAU-PV-LL-247	MAU-PV-LL-202
Longitud proximodistal	26,5*	39	34	39*	32	28*	21,3*	12

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

Longitud anteroposterior	38*	47	52	65*	43	31*	31*	36
Longitud dorsoventral de la lámina postacetabular	26	19	-	-	-	-	-	-
Longitud entre el borde ventral del pedúnculo púbico y el borde más anterior del ilion	*	26,5	-	-	-	-	-	-
Distancia entre los pedúnculo púbico e isquiádico del ilion	22*	23	-	-	-	-	-	-
Longitud lateromedial del acetábulo en el ilion	6	5,3	-	-	-	-	-	-
Profundidad del acetábulo medido en el ilion	15*	16,5	-	-	-	-	-	-
Longitud anteroposterior del pedúnculo púbico del ilion	*	6	-	-	-	-	-	-
Longitud lateromedial del pedúnculo púbico del ilion	*	3,7	-	-	-	-	-	-
Longitud anteroposterior del pedúnculo isquiádico del ilion	4,5	*	-	-	-	-	-	-
Longitud lateromedial del pedúnculo isquiádico del ilion	9	*	-	-	-	-	-	-
Longitud anteroposterior del pedúnculo iliaco	-	-	*	*	8	6	4,7	5
Mediolateral length of the iliac pedúnculo	-	-	2*	*	6	3,5	5	3,5
Longitud dorsoventral de la articulación puboisquiática	-	-	22	28*	22,5	15	14	15
Diámetro máximo del foramen obturador	-	-	5,5	5*	-	-	-	-
Diámetro mínimo del foramen obturador	-	-	3	2,5*	-	-	-	-

Tabla 5.7. Principales medidas (en cm) de los iliones, pubis e isquiones hallados en Loma del Lindero. * Medición incompleta debido a daños

Medidas principales	Fémures				Tibias			
	MAU-PV-LL-89	MAU-PV-LL-249	MAU-PV-LL-356	MAU-PV-LL-389	MAU-PV-LL-161	MAU-PV-LL-162	MAU-PV-LL-122	MAU-PV-LL-266
Longitud proximodistal	76,5	67,5	*	98	45,5	59,5	58	57
Ancho anteroposterior del extremo proximal	3,5	2	*	4,5	7	5,5	6,3	*
Ancho mediolateral del extremo proximal	20	22,6	*	23	17	20,5	20	24,5
Ancho anteroposterior en la diáfisis media	2	3	*	4	2,8	2	3,2	*

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

Ancho mediolateral en la diáfisis media	11,5	11,5	*	14	8,5	10	9,9	9
Ancho anteroposterior del extremo distal	5,5	9	10	8	11,5	10	7,8	9,5
Ancho mediolateral del extremo distal	19,5	15	20	24,8	7	8	13,5	12,3
Distancia del cuarto trocánter a la cabeza femoral	*	19,5	*	28*	-	-	-	-
Distancia del cuarto trocánter desde el lado lateral del fémur	*	10	*	10,5*	-	-	-	-
Circunferencia en la mitad del eje	26	30	*	35*	-	-	-	-
Ancho a la altura de la protuberancia	15,5	16	*	19	-	-	-	-
Ancho del cóndilo medial	7	6	6	7,5	-	-	-	-
Ancho del cóndilo lateral	9	6,7	13,5	10,5	-	-	-	-
Longitud anteroposterior del proceso posterolateral en el extremo distal	-	-	-	-	10	8	*	10
Longitud latero medial del proceso posterolateral en el extremo distal	-	-	-	-	2	4	*	6
Longitud anteroposterior del proceso anterolateral en el extremo distal	-	-	-	-	10	5	*	6,3
Longitud latero medial del proceso anterolateral en el extremo distal	-	-	-	-	3	8	*	7
Longitud dorsoventral de la cresta cnemial	-	-	-	-	18	16	22	18
Longitud máxima anteroposterior de la cresta cnemial	-	-	-	-	7,5	10	7,3	11

Tabla 5.8. Principales medidas (en cm) de los fémures y tibias hallados en Loma del Lindero. * Medición incompleta debido a daños

Medidas principales	Fíbulas			
	MAU-PV-LL-90	MAU-PV-LL-246	MAU-PV-LL-426	MAU-PV-LL-271
Longitud proximodistal	52,5	46,6	59	60
Ancho anteroposterior (del extremo proximal)	12,5	5	4,5	2,5
Ancho mediolateral (del extremo proximal)	7	13,3	16	13
Ancho anteroposterior en la diáfisis media	3,5	4,5	3,6	4,5

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

Ancho mediolateral en la diáfisis media	5	7	5	6
Ancho anteroposterior del extremo distal	8,5	-	5	4,3
Ancho mediolateral del extremo distal	7	-	9,5	9,5
Longitud dorsoventral de la superficie de articulación de la tibia	4,5	-	4	-
Longitud anteroposterior de la superficie de articulación de la tibia	2,3	-	3	-
Longitud dorsoventral del trocánter lateral	7	-	7	-
Longitud anteroposterior del trocánter lateral	3	-	4	-
Longitud lateromedial del trocánter lateral	2,3	-	2	-

Tabla 5.9. Principales medidas (en cm) de las fémurs halladas en Loma del Lindero. * Medición incompleta debido a daños

Medidas principales	Mt I			Mt II				Mt III	Mt IV	Mt V	
	MAU-	MAU-	MAU-	MAU-	MAU-	MAU-	MAU-	MAU-	MAU-	MAU-	MAU-
	PV-	PV-	PV-	PV-	PV-	PV-	PV-	PV-	PV-	PV-	PV-
	LL-51	LL-	LL-	LL-52	LL-	LL-	LL-	LL-53	LL-50	LL-54	LL-
		141	142		128	166	236				168
Longitud proximodistal	11,6	9,2	9,4	10,3	12,8	9,8	10,9	10	11,2	11,4	14,2
Ancho anteroposterior del extremo proximal	9,3	5*	9,9	9,4	6,2	8,8	7,6	7,4	8	8,2	9,4
Ancho mediolateral del extremo proximal	3,7	4,1	4,8	5	4	2,5	4,5	5	3,8	4,4	2,4
Ancho anteroposterior en el eje medio	6,9	4	4	4,7	4,4	5,3	4,3	3	3,7	4,2	4,5
Ancho mediolateral en la diáfisis media	3,4	1,5	3,2	1,6	2,5	1,7	2	3	2,3	3,8	2,6
Ancho anteroposterior del extremo distal	4,2	4,1*	6,6	5,6	3,7	6,7	6,1	4,5	2,3	4,5	4
Ancho mediolateral del extremo distal	6,1	1,3*	8,9	6,5	3,5	5	5,7	6,2	3,6	3,5	2,5

Tabla 5.10. Principales medidas (en cm) de los metatarsianos hallados en Loma del Lindero. * Medición incompleta debido a daños

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

Medidas principales	Astrágalo	Falanges										
	MAU-PV-LL-187	MAU-PV-LL-55	MAU-PV-LL-56	MAU-PV-LL-57	MAU-PV-LL-58	MAU-PV-LL-143	MAU-PV-LL-144	MAU-PV-LL-145	MAU-PV-LL-146	MAU-PV-LL-147	MAU-PV-LL-165	MAU-PV-LL-237
Longitud proximodistal	7,2	4,7	4	8,7	10,3	4,7	7*	7,2	7,5	9,2	2,9	4,5
Ancho anteroposterior (del extremo proximal)	8,2	2,2	3,6	5,1	6,1	2,4	4	4,6	3,7	5	1,6	2,2
Ancho mediolateral (del extremo proximal)	12,75	4,4	4,9	2,3	2,6	5,3	1,9	2,7	1,8	3,4	1,7	4,3
Ancho anteroposterior en la diáfisis media	-	1,9	2,5	4,8	5,3	1	3,9	4,4	3,2	5,4	2,4	2
Ancho mediolateral en la diáfisis media	-	4	4,2	1,5	1,4	4,2	1,2	2	1,4	3	3,9	4,2
Ancho anteroposterior del extremo distal	-	1,8	2,2	1	1,8	5,2	*	2,5	1,5	1,6	3,7	2
Ancho mediolateral del extremo distal	-	4	4,3	1	0,8	1,5	*	1,2	1	1,5	4,8	4,2

Tabla 5.11. Principales medidas (en cm) del astrágalo y las falanges halladas en Loma del Lindero. * Medición incompleta debido a daños

Taxón	Element	El	DHaf	Rvf
<i>Rinconsaurus caudamirus</i>	MAU-PV-CRS-23	0,76	*	3,55*
	MAU-PV-CRS-25/1	1,1	0,75	6,33
	MAU-PV-CRS-25/2	1,28	0,87	7,39
	MAU-PV-CRS-25/3	*	*	5,46
	MAU-PV-CRS-26/2	1,38	0,79	*
	MAU-PV-CRS-26/3	1,25	0,80	4,45
	MAU-PV-CRS-26/4	1,20	0,79	3,89
	MAU-PV-CRS-26/5	1,44	0,86	2,89**
	MAU-PV-CRS-26/6	1,50	0,83	3
	MAU-PV-CRS-26/7	1,76	0,83	*
	MAU-PV-CRS-26/8	1,9	0,90	1,80
	MAU-PV-CRS-26/9	2	0,90	1,83
	MAU-PV-CRS-26/10	1,98	0,91	1,96
	MAU-PV-CRS-26/11	2	0,92	2,20
	MAU-PV-CRS-26/12	2,14	0,91	*
	MAU-PV-CRS-26/13	2,04	0,92	1,97
	MAU-PV-CRS-27/1	1,54	0,90	2,51
	MAU-PV-CRS-27/2	1,54	0,85	2,40

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

MAU-PV-CRS-27/3	1,85	0,87	*
MAU-PV-CRS-29/1	5,87	0,33**	1,74**
MAU-PV-CRS-29/2	2,75	0,97**	1,86**
MAU-PV-CRS-29/3	2,96	0,96**	1,94**
MAU-PV-CRS-30/1	2,77	1,27**	1,87**
MAU-PV-CRS-30/2	2,78	0,97**	2,04**
MAU-PV-CRS-30/3	3,20	0,85**	1,70**
MAU-PV-CRS-31	1,52	0,8	*

Taxón	Element	El	DHaf	Rvf
<i>Muyelensaurus pecheni</i>	MAU-PV-LL-200	0,81	0,82	1,48
	MAU-PV-LL-174	0,94	0,94	3,02**
	MAU-PV-LL-252	1,00	*	1,90
	MAU-PV-LL-137	1,02	0,97	1,34
	MAU-PV-LL-214	1,02	0,92	1,70
	MAU-PV-LL-173	1,12	1,22	1,70
	MAU-PV-LL-412	1,18	0,90	*
	MAU-PV-LL-405	1,22	1,04	1,61
	MAU-PV-LL-164	1,23	0,83	1,49
	MAU-PV-LL-191	1,46	0,84	1,49
	MAU-PV-LL-193	1,55	1,30	1,76
	MAU-PV-LL-377	1,60	0,83	1,70**
	MAU-PV-LL-135	1,82	0,85	1,49
	MAU-PV-LL-192	1,96	1,12	2,04
	MAU-PV-LL-172	2,21	0,98	1,97
	MAU-PV-LL-176	2,25	0,93	*
	MAU-PV-LL-186	2,30	0,91	1,47
	MAU-PV-LL-170	2,34	0,88	1,27
	MAU-PV-LL-171	2,35	0,90	1,29
	MAU-PV-LL-190	2,64	1,13	1,28
	MAU-PV-LL-175	2,82	0,87	*
	MAU-PV-LL-189	4,09	0,86	1,27

Tabla 5.12. Coeficientes de vértebras caudales posteriores de *Rinconsaurus* comparadas con *Muyelensaurus pecheni*.

Abreviaturas de medida: **El**, índice de elongación; **DHaf**, diferencia de alturas de las caras articulares anterior y posterior; **Rvf**, relación de ancho de cara ventral. *Roto. **Comprimido

CAPÍTULO VI - ANÁLISIS SISTEMÁTICO

Uno de los objetivos generales de la presente tesis es el de ampliar el conocimiento que se tiene sobre el origen y evolución de los Titanosauria, enfocándose en los Colossosauria (González Riga et al., 2019, Carballido et al., 2022). Así, el presente análisis se centrará en las relaciones filogenéticas de los Rinconsauria, los Aeolosaurini y los Lognkosauria. Asimismo, se pretende evaluar de una manera exhaustiva las posiciones de los taxones especificadores del clado Rinconsauria para determinar su contenido taxonómico. En este sentido, Rinconsauria es el clado que mayor desafío plantea para los fines de este análisis.

Rinconsauria fue definida por Calvo et al. (2007a: 487) como el clado formado por '*Muyelensaurus*, *Rinconsaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes'. En el momento en que se definió el clado, Rinconsauria se representó como un linaje más derivado que Lognkosauria y relacionado con Aeolosaurini. La mayoría de los análisis filogenéticos posteriores que incluyeron ambos especificadores recuperaron a Rinconsauria con su contenido taxonómico original (e. g., Carballido et al., 2017; Tykoski & Fiorillo 2017; González Riga et al., 2018, 2019). Sin embargo, en algunos análisis, Rinconsauria constituye un grupo más inclusivo, dentro del cual se anida Lognkosauria (e. g., Gallina & Apesteguía 2011; Gallina & Otero 2015; Díez Díaz et al. 2018). Mientras que casi todos los análisis filogenéticos han recuperado los especificadores de clado de Rinconsauria como taxones hermanos o parientes cercanos (e. g., Gallina & Apesteguía, 2011; Gallina & Otero, 2015; Carballido et al., 2017; Tykoski & Fiorillo, 2017; González Riga et al., 2018, 2019 ; Poropat et al., 2021), una pequeña cantidad de análisis posicionan a *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus* como taxones lejanos, lo que da como resultado una composición taxonómica marcadamente diferente de Rinconsauria (e. g., Santucci & Arruda Campos, 2011; Gorscak & O'Connor, 2019 [análisis bayesiano]; Mannion et al., 2019 [análisis con pesos implicados extendidos]). Dado que la mayoría de los análisis coinciden en la composición taxonómica de Rinconsauria, así como en sus relaciones con otros titanosaurios, se ha considerado que su definición

generalmente no es problemática. Sin embargo, se debe reconocer que la anatomía de *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus* nunca se ha revisado detalladamente hasta el momento de esta contribución (Calvo & González Riga, 2003; Calvo et al., 2007a).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

RINCONSAURUS CAUDAMIRUS

La sistemática paleontológica de *Rinconsaurus* aquí presentada esta basada en los últimos trabajos publicados sobre este titanosaurios (Pérez Moreno et al., 2022; 2023)

SAURISCHIA Seeley, 1887

SAUROPODA Marsh, 1878

TITANOSAURIA Bonaparte & Coria, 1993

EUTITANOSAURIA Sanz et al., 1999 (*sensu* Carballido et al., 2022).

COLOSSOSAURIA González Riga et al., 2019

Rinconsaurus caudamirus Calvo & González Riga, 2003

Holotipo—MAU-PV-CRS-26, ocho vértebras caudales anteriores y medias articuladas, seis vértebras caudales posteriores articuladas y un ilion derecho.

Comentarios sobre el holotipo—El ilion derecho, catalogado originalmente por Calvo & González Riga (2003), como MRS-PV-26 ahora se denomina MAU-PV-CRS-275/2, mientras que el ilion izquierdo está ausente. Además del ilion derecho holotípico, se encontró en la colección MAU-PV-CRS, un ilion izquierdo etiquetado como perteneciente a *Rinconsaurus*, etiquetado con el número MAU-PV-CRS-275/1. Este ilion

izquierdo es una vez y media más pequeño que el que pertenece al holotipo; por lo tanto, no se considera parte del holotipo, sino parte del paratipo.

Paratipos—MAU-PV-CRS-117, 263, dientes; MAU-PV-CRS-21, vértebra cervical anterior; MAU-PV-CRS-02, vértebra cervical media; MAU-PV-CRS-03, 04, 08, vértebras cervicales posteriores; MAU-PV-CRS-05/3, 06/1, 06/2, vértebras dorsales anteriores; MAU-PV-CRS-05/1, 05/2, vértebras dorsales medias; MAU-PV-CRS-17, 18, vértebras dorsales posteriores; MAU-PV-CRS-11, 13, 16, 19, centros vertebrales dorsales; MAU-PV-CRS-112, costilla dorsal; MAU-PV-CRS-41/1, 41/2, vértebras sacras; MAU-PV-CRS-22, vértebra caudosacra; MAU-PV-CRS-23, 25/1, 25/2, 25/3, vértebras caudales anteriores; MAU-PV-CRS-27/1, 27/2, 27/3, 28/1, 28/2, 31, vértebras caudales medias; MAU-PV-CRS-29/1, 29/2, 29/3, 30/1, 30/2, 30/3, 32, 34, 35, 36/1, 36/2, 38, 39, 40, vértebras caudales posteriores; MAU-PV-CRS-20, 42, 93, 99, 109, 110, 113, arcos hemales; MAU-PV-CRS-43, escápula y coracoides; MAU-PV-CRS-46, 103, 104, placas esternales; MAU-PV-CRS-47, húmero; MAU-PV-CRS-98/1-5, 111, metacarpianos; MAU-PV-CRS-96/1, 96/2, 275/1, iliones; MAU-PV-CRS-97/1, 97/2, 100/1, 100/2, pubis; MAU-PV-CRS-94, 101, isquiones; MAU-PV-CRS-49, 92, fémures.

Diagnosis enmendada—*Rinconsaurus caudamirus* se diferencia de otros titanosaurios por poseer la siguiente asociación de caracteres (autapomorfías indicadas con un *): (1) espina neural en vértebras dorsales anteriores a medias inclinadas posteriormente más de 60° respecto de la vertical; (2) vértebra dorsal anterior media con lámina accesorio "parapofisiaria varada" incrustada entre el PPDL y el PCDL (*); (3) vértebras caudales con superficies articulares posteriores marcadamente más bajas que las de las superficies articulares anteriores (*); (4) relación entre el ancho de la superficie ventral en el borde anterior y su ancho en la línea media en los centros vertebrales caudales: >4 en vértebras caudales anteriores, entre 4 y 2 en vértebras caudales medias y >2 en vértebras caudales posteriores (*); (5) vértebras caudales medias con procesos óseos postzigapofiseales; (6) vértebras caudales posteriores procélicas con eventuales intercalación de series de vértebras anficélica-biconvexas o anficélica-opistocélica-

biconvexa; (7) escápula con hoja escapular orientada a 66° con respecto a la articulación escápula-coracoides.

MUYELENSAURUS PECHENI

Con base en los resultados que arrojó el análisis osteológico de *Muyelensaurus*, aquí se propone la siguiente sistemática paleontológica.

SAURISCHIA Seeley, 1887

SAUROPODA Marsh, 1878

TITANOSAURIA Bonaparte & Coria, 1993

EUTITANOSAURIA Sanz et al., 1999 (sensu Carballido et al., 2022)

Muyelensaurus pecheni Calvo et al., 2007

Holotipo—MAU-LL-PV-207, una caja craneana que incluye parte frontal y parietal, basioccipital, proceso basipterigoideo incompleto, supraoccipital, exoccipital, tubérculos basiesfenoidales, orbitosfenoides y paraesfenoides incompletos.

Diagnosis emendada—*Muyelensaurus pecheni* se diferencia de otros titanosaurios por poseer la siguiente combinación de caracteres (autapomorfías indicadas con un *): (1) túberas basal divergentes entre sí a 90° (*); (2) lámina medial extensa, delgada y cóncava que une la túbera basal ventralmente; (3) cóndilo occipital más ancho que la porción proximal de la túbera basal (*).

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

En función de explorar las relaciones filogenéticas de los dinosaurios saurópodos *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus pecheni*, y a su vez de testear la estabilidad los principales clados de Titanosauria, se realizó un análisis sistemático por medio del método cladístico en el cual se incluyó el holotipo de *Muyelensaurus* acorde a la hipótesis de que el paratipo y los materiales referidos no forman parte del taxón (ver Cap. V - Estatus taxonómico de *Muyelensaurus pecheni*).

METODOLOGIA Y RESULTADOS

Para explorar las relaciones filogenéticas de *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus pecheni*, se los analizo junto a otros 34 titanosaurios derivados terminales utilizando una versión modificada de la matriz de datos de Gallina et al. (2021). La matriz de datos se editó con Mesquite v. 3.5 (Maddison & Maddison 2018) y se analizó con TNT v. 1.5 (Goloboff et al. 2008; Goloboff & Catalano 2016). La matriz utilizada por Gallina et al. (2021) es una versión actualizada de la publicada inicialmente por Carballido & Sander (2014) y modificada por Carballido et al. (2015, 2017), Canudo et al. (2018) y Hechenleitner et al. (2020). Se introdujeron varias modificaciones al conjunto de datos de Gallina et al. (2021), incluyendo la reevaluación de los siguientes taxones: *Malawisaurus*, *Trigonosaurus*, *Mendozasaurus*, *Baurutitan*, *Malarguesaurus*, *Arrudatitan* y *Overosaurus*, dando como resultado la modificación de 188 codificaciones. Además, se incorporaron 20 nuevos caracteres, dando como resultado una matriz de datos de 108 taxones, cuando se lo incluye a *Muyelensaurus*, y 438 caracteres. Entre ellos, se agregaron seis caracteres del conjunto de datos de Santucci & Arruda Campos, (2011) un carácter de los análisis de Mannion et al. (2013), un carácter de los análisis de González Riga (2002) y doce caracteres nuevos. Cuatro caracteres fueron modificados en su definición y estados (250, 256, 275 y 300). Siguiendo la propuesta de Carballido et al., (2017), 24 caracteres multi-estado fueron tratados como ordenados (14, 61, 100, 102, 109, 115, 127, 132, 135, 136, 167, 180, 196, 257, 260, 277, 278, 279, 280, 300, 304,

347, 353, 355). El ordenamiento se basa principalmente en similitudes morfológicas entre los estados y no en hipótesis de transformaciones evolutivas.

El análisis fue realizado utilizando la “Búsqueda de Nuevas Tecnologías”, con el comando “*xmult=hits100*”. Bajo este comando, los algoritmos de Búsqueda de Nuevas Tecnologías (“Búsqueda Sectorial”, “*Ratchet*”, “*Drift*” y “*Tree Fusing*”) se aplican junto con los procedimientos de búsqueda tradicionales, tales como *Wagner Trees*, *Tree Branch Reconnection* (TBR) y *Subtree* -Algoritmos de poda-reinjerto (SPR), para encontrar los árboles de longitud mínima (MLT). De las 100 repeticiones se obtuvo un total de 388 árboles más parsimoniosos (MPT) con una longitud de 1735 pasos (IC: 0,312; IR: 0,701). Posteriormente, los árboles que quedaron en memoria se sometieron a una ronda adicional de TBR, lo que resultó en un desbordamiento del espacio de memoria para los árboles (con más de 400000 MPT encontrados). Los soportes de nodos para los MPT se calcularon utilizando *Bootstrap* y *Jackknife* (Felsenstein, 1985) y Bremer (Índice de descomposición; Bremer, 1994). Los análisis de soporte de re-muestreo consistieron en 1000 pseudo-replicas en TNT con la misma estrategia de búsqueda de árboles empleada para el análisis de parsimonia, en el que los árboles resultantes se resumieron mediante frecuencias absolutas. El soporte de Bremer se calculó utilizando el *script* TNT *bremsup.run* que combina búsquedas heurísticas de árboles subóptimos junto a búsquedas de árboles bajo restricciones negativas. Los valores de *Jackknife* y *Bootstrap* están por debajo del 50% en la mayoría de los nodos internos de Macronaria. Este bajo apoyo a los macronarios ya fue mencionado por Carballido y Sander (2014) y, más recientemente, por Carballido et al. (2019).

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

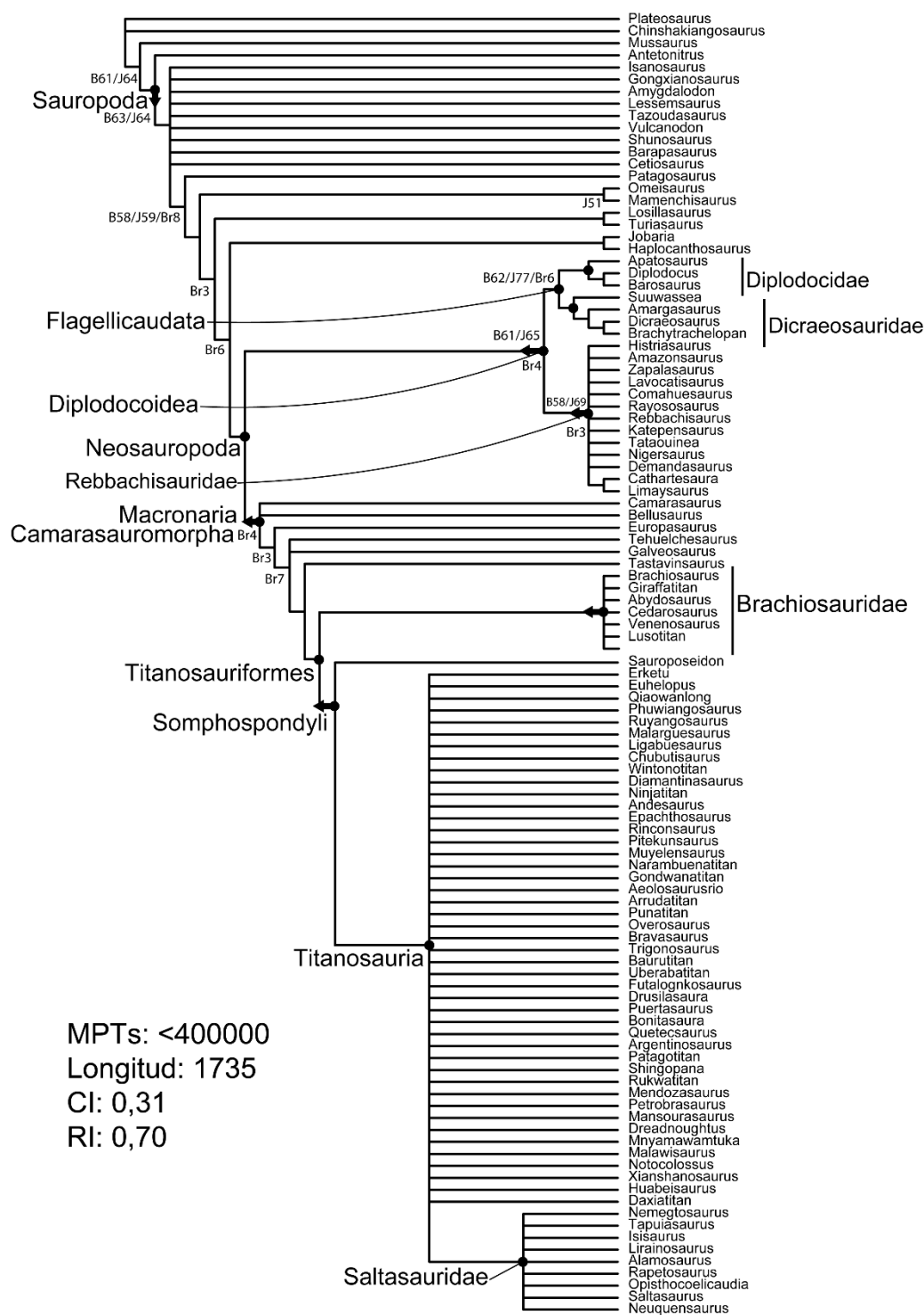


Figura VI.1. Resultados del análisis filogenético. Árbol del consenso estricto del análisis teniendo en cuenta todos los árboles más parsimoniosos y todos los taxones. Se indican los valores de Bremer (Br), Bootstrap (B) y Jackknife (J) más altos.

El árbol de consenso estricto presenta una politomía casi en la base de Sauropoda. Con el fin de evaluar las causas de esta baja resolución en ese punto de la

filogenia y detectar si la misma se debe a una combinación de taxones y caracteres, o si, por el contrario, se debe a la presencia de uno o más taxones inestables (“wildcard” *sensu* Nixon y Wheeler, 1992), se utilizó el método de PCR iterativo (“*Positional Congruente Reduced*”; iterPCR [Pol & Escapa, 2009]). Con este método se pudo detectar la inestabilidad del taxón *Isanosaurus*. La eliminación de *Isanosaurus* del total de los árboles más parsimoniosos obtenidos (i.e., luego de realizado el análisis) condujo a la obtención de una mejor resolución en la base de Sauropoda. En la Figura VI.2 se muestra el consenso estricto reducido calculado luego de la eliminación de *Isanosaurus* y las tres posibles posiciones que puede ocupar este taxón (como taxón hermano de *Amygdalodon*, como taxón hermano de *Lessemsaurus* + Eusauropoda, o como taxón hermano de *Cetiosaurus* + eusaurópodos más derivados).

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

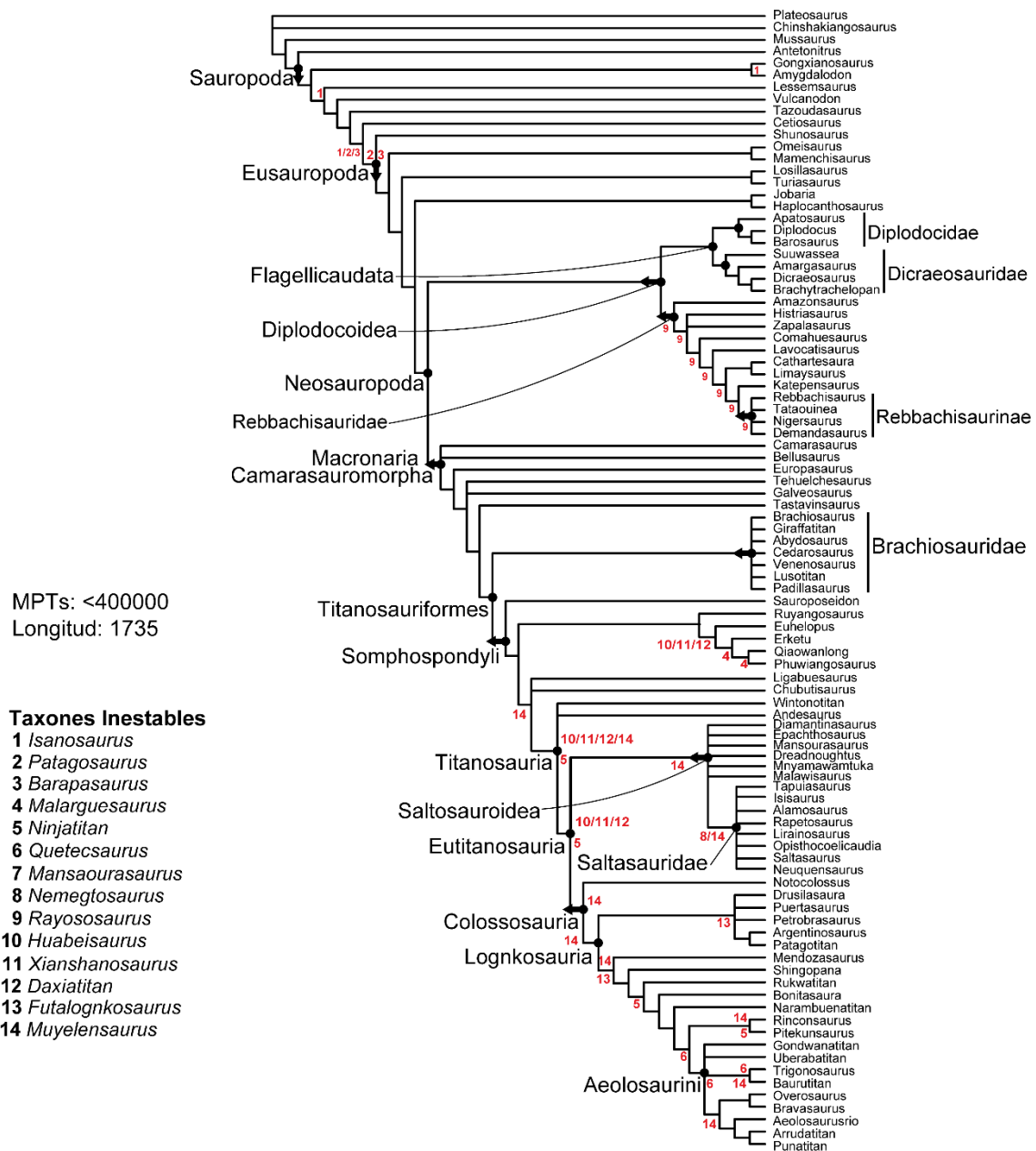


Figura VI.2. Resultados del análisis filogenético. Árbol del consenso reducido luego de la eliminación de los taxones más inestables. En números rojos se indica las posibles posiciones de estos taxones

A su vez, en el árbol de consenso se puede observar otras siete politomías, dos de ellas dentro de Rebbachisauridae y otras cinco en diferentes nodos de Camarasauromorpha (Figs. VI.1). Una de las politomías dentro de Rebbachisauridae, se debe a las diferentes posiciones que adquiere *Rayososaurus*, la otra no tiene resolución

posible. Entre las politomías dentro de Camarasauromorpha, la que se destaca es la que se da dentro de Somphospondyli.

Titanosauria es una gran politomía en sí misma en la cual se puede diferenciar solo un clado: los Saltasauridae. (Figura VI.1). Esto se debe principalmente a la gran inestabilidad de *Muyelensaurus*, el cual provoca que otros taxones pierdan su estabilidad con respecto a otras iteraciones de este set de datos. Para darle solución a esta gran politomía se tuvo que podar a los taxones *Mansaourasaurus*, *Nemegtosaurus*, *Quetecsaurus*, *Huabeisaurus*, *Daxiatitan*, *Xianshanosaurus*, *Ninjatitan*, *Muyelensaurus* y *Futalognkosaurus*. Una vez realizada la poda, se resolvió gran parte de la politomía. El árbol de consenso resultante posee dos politomías irresolubles dentro de Saltasauroidae. Una de ella se da en la base de Saltasauroidae, mientras que la restante se da entre los taxones *Tapuiasaurus*, *Isisaurus*, *Lirainosaurus*, *Alamosaurus*, *Opisthocoeliacaudia*, *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*.

Sistemática de Titanosaurios

Aquí se presenta una descripción general del estado de la sistemática de Titanosauria y sus clados constituyentes, incluidos los problemas potenciales, a la luz del análisis realizado en la presente contribución.

Como se analiza a continuación, los análisis varían en la ubicación de los taxones especificadores con respecto a iteraciones anteriores de esta matriz, lo cual afecta directamente el contenido taxonómico de los clados que definen.

Titanosauria

En el análisis se recupera la monofilia de Titanosauria, como lo definieron Salgado et al. (19978) y Wilson y Upchurch (2003); *Andesaurus*, *Saltasaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes. En la base de Titanosauria exhibe una tricotomía conformada por *Andesaurus*, *Wintonotitan* y Eutitanosauria.

Este clado queda compuesto por más de 30 taxones (Fig. Vi.2), los cuales comparten dos caracteres, recuperados como sinapomorfías no ambiguas: 1) presencia de centros caudales anteriores (excluyendo el primero ligeramente procélico (carácter 231 [0]); 2) presencia de arcos hemales con canal hemal tan amplios como la mitad de la longitud del chevrón (carácter 270 [1]).

Diferente a lo que sucede en otros análisis independientes (e. g., Mannion et al. 2019; Gorscak & O'Connor 2019; Hechenleitner et al., 2020), en donde se recupera a *Andesaurus* en una posición más “basal” entre Somphospondyli, aquí se lo recupera en su posición más “clásica” y parece tener cierta estabilidad.

Eutitanosauria

Siguiendo la reciente definición de Carballido et al. (2022), Eutitanosauria es un clado de nodo-rama que contiene a los linajes Colossosauria y Saltasauroida. En esta contribución, recuperan a Eutitanosauria como un grupo monofilético soportado por 2 sinapomorfías: 1) vértebras caudales anteriores con arco neural neumatizado (carácter 222 [1]) y 2) presencia de centros caudales anteriores (excluyendo el primero procélico (carácter 231 [3])).

Saltasauroida

Por definición, Saltasauroida es el linaje hermano de Colossosauria. Aunque el nombre fue creado por Powell (1992), fueron Carballido et al. (2022 pag. 291) quienes lo definieron como “el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus*, pero no *Patagotitan mayorum*”.

Saltasauroida está respaldado por nueve sinapomorfías: 1) presencia de proceso paraoccipital con proceso no articular ventral (carácter 69[1]); 2) presencia de axis con centro el doble de largo que alto (carácter 121 [1]); 3) presencia de vértebras cervicales con relación altura/anchura menor que 0,7 (carácter 132 [3]); 4) presencia de vértebras cervicales anteriores con lámina preespinal (carácter 137 [1]); 5) presencia de arcos neurales caudales anteriores con láminasPRL bien desarrollada que se extiende hacia los bordes anterior o anterolateral de la espina neural (carácter 243 [2]); 6)

presencia de vértebras caudales medias con espinas neurales verticales (carácter 257 [1]); 7) presencia de vértebras caudales posteriores con espina neural vertical (carácter 260 [0]); 8) presencia de vértebras caudales medias cuyas proporciones de longitud de las prezigapófisis con respecto a la longitud del centro varían entre 40-50% (carácter 423 [1]) y 9) presencia de radio con cóndilo proximal cóncavo (carácter 434 [1])

Saltosauridae

Saltosauridae se define como “*Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes” (Serenó 1998: 63; Wilson y Upchurch 2003). En casi todos los análisis filogenéticos que han incluido estos dos taxones, Saltosauridae se ha recuperado como un clado de titanosaurios profundamente anidado (e. g., Salgado et al. 1997; Upchurch 1998; Wilson y Sereno 1998; Wilson 2002; Upchurch et al. 2004). Las excepciones a esto son los análisis de Gorscak & O’Connor (2014, 2017, 2019) y Díez Díaz et al. (2018, 2020). Estos estudios recuperaron Saltosauridae mucho más diversos, incluyendo especificadores de varios otros clados (p. ej. Colossosauria, Lirainosaurinae, Lognkosauria y Nemegtosauridae).

Aquí se recupera como un clado profundamente anidado, conformado por *Tapuiasaurus*, *Isisaurus*, *Alamosaurus*, *Rapetosaurus*, *Lirainosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*. La única sinapomorfía que respalda este clado es presencia de túbula basal en forma de lámina con una profundidad que representa un 20% de la altura dorsoventral (carácter 73 [1]).

Colossosauria

Colossosauria fue erigida por González Riga et al. (2019: pag. 34) como “el clado más inclusivo que contiene *Mendozasaurus*, pero no *Saltasaurus* o *Epachthosaurus*”. La intención principal de estos autores era nombrar el linaje formado por Rinconsauria y Lognkosauria, habiendo varios análisis que han recuperado estos dos clados sudamericanos como estrechamente relacionados (González Riga et al. 2019). Dada la posición inestable de *Epachthosaurus*, este clado podría entenderse como la rama completa que conduce a *Mendozasaurus*, pero no a *Saltasaurus* (e. g., González Riga y Ortiz 2014; Salgado et al. 2015; Carballido et al. 2017; Filippi et al., 2019), parte de él

(e.g. Gallina & Apesteguía 2011; Gallina & Otero 2015; Mannion et al. 2019), o podría incluir solo a *Mendozasaurus* (e. g., Gorscak & O'Connor 2019). Estas diferencias topológicas, por lo tanto, dan como resultado una composición taxonómica que a menudo es diferente a la intención original de los autores para Colossosauria, es decir, nombrar un clado que une a Rinconsauria y Lognkosauria.

Es por esta razón que Carballido et al. (2022: pag. 289) redefinen a Colossosauria con base en la rama como “el clado más inclusivo que contiene *Patagotitan mayorum*, pero no *Saltasaurus loricatus*”. En esta contribución se toma como válida la definición dada por Carballido et al. (2022) y en ese sentido se recupera al clado siendo conformado por *Notocolossus* y Lognkosauria como grupo hermano. Solo dos sinapomorfias sustentan este linaje: 1) Presencia de vértebras dorsales anteriores con la espina neural vertical o ligeramente inclinada (menos de 20°) (carácter 172 [0]); y 2) Presencia de vértebras dorsales anteriores con borde dorsal de la espina neural plano (carácter 176 [0]).

Lognkosauria

Lognkosauria fue acuñado por Calvo et al. (2007b) para ser aplicado a un clado basado en nodo formado por *Futalognkosaurus*, *Mendozasaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes. Durante muchos años, Lognkosauria estuvo compuesta únicamente por sus dos taxones especificadores (e. g., Calvo et al. 2007b; Gallina & Apesteguía 2011; Salgado et al. 2015; Gallina & Otero 2015; González Riga et al. 2016; Tykoski & Fiorillo 2017) hasta el trabajo de Gallina & Apesteguía (2011), en el cual se recupera a este clado con una gran diversidad de taxones y mostrando por primera vez una estrecha relación con Rinconsauria. Posteriormente, Carballido et al. (2017) reconoció una mayor diversidad dentro de Lognkosauria, incluidos los titanosaurios más grandes que jamás hayan caminado sobre la Tierra (e. g., *Argentinosaurus* y *Patagotitan*). Posteriormente, otros estudios independientes también respaldaron la hipótesis de un Lognkosauria diverso (e. g., González Riga et al. 2018, 2019; Mannion et al. 2019; Otero et al. 2021).

Como han discutido González Riga et al. (2019), Lognkosauria se recupera en los análisis filogenéticos más recientes como el linaje hermano de Rinconsauria (Gallina & Apesteguía 2011; Salgado et al. 2015; Carballido et al. 2017; González Riga et al. 2018; Mannion et al. 2019), sin embargo, aquí no se recupera a Rinconsauria.

En este análisis Lognkosauria es recuperado con un contenido taxonómico diverso y está respaldado solo por la presencia de vértebras caudales anteriores con lámina espinodiapofisiaria (SPDL) (carácter 244 [1]). Debido a que *Futalognkosaurus* puede adquirir dos posiciones posibles este clado es recuperado como una politomía, pero cuando este taxon es podado, Lognkosauria es recuperado como un clado conformado por dos linajes.

Por un lado, se recupera un gran clado conformado por *Mendozasaurus*, *Shingopana*, *Rukwatitan*, *Narambuenatitan*, *Bonitasaura*, *Pitekunsaurus*, *Rinconsaurus* y Aeolosaurini, y por el otro lado alberga a un pequeño clado, sin nombre, conformado por los representantes más enormes de Colossosauria (i. g., *Argentinosaurus*, *Patagotitan*, *Puertasaurus*, *Drusilasaura* y *Petrobrasaurus*). Este clado de titanosaurios gigantes, está sustentado por tres sinapomorfias: 1) presencia de vértebras cervicales con parapófisis bien desarrolladas, anchas y proyectadas ventralmente de manera que las costillas cervicales se desplazan ventralmente más que la altura del centro (carácter 122 [2]); 2) presencia de vértebras caudales anteriores con procesos transversos en forma de ala, pero con el margen lateral alto orientado dorsomedialmente en lugar de vertical (carácter 236 [2]); y 3) presencia de vértebras caudales medias con prezigapófisis 60% más cortas que el centro (carácter 423 [0]).

Rinconsauria

Rinconsauria, definida por Calvo et al. (2007a) como el clado formado por “*Muyelensaurus*, *Rinconsaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes” no fue posible de recuperar como tal ya que *Muyelensaurus*, uno de sus especificadores, es muy inestable. Hasta que este clado no muestre signos claros de estabilidad se recomienda no utilizarlo.

Aeolosaurini

Siguiendo la definición proporcionada por Carballido et al. (2022: pag. 291), la cual establece que Aeolosaurini es el clado conformado por “*Aeolosaurus rionegrinus*, *Gondwanatitan faustoi*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes”, se ha podido recuperar este clado. El mismo está soportado por dos sinapomorfias: 1) presencia de vértebras caudales anterior y media con postzigapófisis ubicadas en la mitad anterior del centro (carácter 422 [1]); y 2) presencia de vértebras caudales medias con prezigapófisis 60% más largas que el centro (carácter 423 [2]), y está conformado por taxones argentinos (e. g., *Overosaurus*, *Bravasaurus*, *Punatitan*) y brasileños (e. g., *Arrudatitan*, *Trigonosaurus*, *Uberabatitan*).

Los resultados del presente estudio sitúan a *Gondwanatitan* como el taxón hermano de un clado de aeolosaurinos más diverso. A diferencia de otras iteraciones de este mismo set de datos (Carballido et al., 2017; Canudo et al., 2018; Hechenleitner et al., 2020; Gallina et al., 2021), aquí se recupera a *Baurutitan* como un aeolosaurino íntimamente relacionado con *Trigonosaurus*. Estos dos taxones forman un grupo monofilético con un soporte de Jackknife y de Bootstrap de 22 y 21 respectivamente y comparten la presencia de vértebras caudales anteriores con procesos transversos dirigidos dorsalmente (carácter 230 [1]). Este grupo monofilético se ubica como el clado hermano de un clado formado por *Overosaurus*, *Bravasaurus*, *Aeolosaurus rionegrinus*, *Arrudatitan* y *Punatitan*. Posteriormente, este clado se divide en otros dos pequeños grupos monofiléticos. El clado que incluye a *Bravasaurus* y *Overosaurus* está respaldado por una sola sinapomorfía: espina neural dorsal media y posterior sin procesos aliformes triangulares (carácter 196), mientras que el clado que incluye a *Aeolosaurus rionegrinus* + (*Punatitan* + *Arrudatitan*) está respaldado por la sinapomorfía: prezigapófisis curvada hacia abajo sobre las vértebras caudales anteriores (cap. 421). *Punatitan* y *Arrudatitan* comparten una característica derivada: arcos hemales con protuberancia posterior bien desarrollada por debajo del área articular (cap. 426).

TAXONES TERMINALES

A continuación, se detallan los taxones utilizados en el análisis filogenético, indicando su procedencia geográfica y estratigráfica (Edad). La lista taxonómica está conformada por los taxones que se recuperan como Titanosauria y tres taxones cercanos a la base de este clado. Todos están ordenados según fueron recuperados en los análisis filogenéticos antes descriptos.

Chubutisaurus insignis del Corro 1975

Este taxón procede de la localidad de Cerro Barcino, Chubut, Argentina. La formación donde fue hallado (Cerro Barcino, miembro La Paloma/Cerro Castaño) tiene una antigüedad cretácica inferior (Aptiano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Carballido et al., 2011), y la revisión directa de los materiales tipo MACN 18222 y MPEF-PV 1129.

Wintonotitan wattsi Hocknull et al. 2009

Este taxón procede de la localidad de Top Horse Bore, Winton, Queensland, Australia. La formación donde fue hallado (Winton) tiene una antigüedad cretácica superior (Cenomaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Hocknull et al. 2009; Poropat et al., 2015).

Ligabuesaurus leanzai Bonaparte et al., 2006

Este taxón procede del Cretácico Inferior (Aptiano) de la provincia de Neuquén, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Bonaparte et al., 2006; Bellardini et al., 2022), y fotografías del material tipo.

Andesaurus delgadoi Calvo & Bonaparte, 1991

Este taxón procede de la Formación Candeleros, de la base del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Calvo & Bonaparte, 1991; Mannion et al., 2013), y la revisión directa del material tipo MUCPv 132.

Ninjatitan zapatai Gallina et al., 2021

Este taxón procede de la localidad de Bajada Colorada, Provincia de Neuquén, Argentina. La formación donde fue hallado (Bajada Colorada) tiene una antigüedad cretácica inferior (Berriasiano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Gallina et al., 2021).

***Malawisaurus dixeyi* Jacobs et al., 1993**

Este taxón procede del Cretácico Inferior (Aptiano) de Malawi, África. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Jacobs et al., 1993; Gomani, 2005).

***Mnyamawamtuka moyowamkia* Gorscak & O'Connor 2019**

Este taxón procede de la localidad de RRBP 2004–06, Mbeya, Tanzania. La formación donde fue hallado (Galula, miembro Mtuka) tiene una antigüedad cretácica inferior (Aptiana). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Gorscak & O'Connor 2019).

***Mansourasaurus shahinae* Sallam et al. 2018**

Este taxón procede de la localidad de Dakhla Oasis, New Valley, Egipto. La formación donde fue hallado (Quseir) tiene una antigüedad cretácica superior (Campaniano Medio). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Sallam et al., 2018).

***Diamantinasaurus matildae* Hocknull et al. 2009**

Este taxón procede de la localidad de Matilda, Queensland, Australia. La formación donde fue hallado (Winton) tiene una antigüedad cretácica superior (Cenomaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Hocknull et al. 2009; Poropat et al., 2015; Poropat et al., 2021).

***Epachthosaurus sciuttoi* Powell, 1990**

Este taxón procede del Cretácico Superior (Cenomaniano-Turoniano) de la provincia de Chubut, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la

bibliografía disponible (Powell, 1990, 2003; Martinez et al., 2004), y la revisión directa del material tipo MACN-CH 1317 y 18689.

Dreadnoughtus schrani Lacovara et al., 2014

Este taxón procede de la localidad de Valle del Rio La Leona, Provincia de Santa Cruz, Argentina. La formación donde fue hallado (Cerro Fortaleza) tiene una antigüedad cretácica superior (Campaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Lacovara et al., 2014; Ullmann & Lacovara, 2016; Voegelé et al., 2017).

Opisthocoelicaudia skarzynskii Borsuk-Bialynicka, 1977

Este taxón procede del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Mongolia, Asia. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Borsuk-Bialynicka, 1977).

Alamosaurus sanjuanensis Gilmore, 1922

Este taxón procede del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Norteamérica. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Gilmore, 1922; Lehman & Coulson, 2002).

Rapetosaurus krausei Curry Rogers y Forster, 2001

Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de Madagascar, África. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Curry Rogers y Forster, 2001, 2004; Curry Rogers, 2009), y fotografías del material tipo.

Isisaurus colberti Jain y Bandyopadhyay, 1997

Este taxón procede de la localidad de Colina Dongargaon, India. La formación donde fue hallado (Lameta) tiene una antigüedad cretácica superior (Maastrichtiano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Jain y Bandyopadhyay, 1997).

***Tapuiasaurus macedoi* Zaher et al., 2011**

Este taxón procede de la localidad de Colina Embira-Branca, Coração de Jesus, Brasil. La formación donde fue hallado (Quiricó) tiene una antigüedad cretácica inferior (Aptiano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Zaher et al., 2011).

***Nemegtosaurus mongoliensis* Nowiński, 1971**

Este taxón procede del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Mongolia, Asia. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Nowiński, 1971; Wilson, 2005), y fotografías del material tipo.

***Neuquensaurus australis* Lydekker, 1893**

Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano) de la provincia de Neuquén y Río Negro, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Huene, 1929; Powell, 2003; Salgado et al., 2005a), y la revisión directa del material tipo MLP Ly 1-6 y todos los materiales referidos con las siglas MLP Ly y MLP CS.

***Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980**

Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de la provincia de Salta, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Powell, 1986, 1992, 2003), y la revisión directa del material tipo PVL 4017.

***Lirainosaurus astibiae* Sanz et al., 1999**

Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de España, Europa. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Díez Díaz et al., 2011, Díez Díaz, Pereda Suberbiola, et al., 2012, Díez Díaz et al., 2012, Díez Díaz, Pereda Suberbiola, et al., 2013b, Díez Díaz, Pereda Suberbiola, et al., 2013a).

Quetecsaurus rusconii González Riga y Ortiz David, 2014

Este taxón procede de la localidad de Cañada del Pichanal, Mendoza, Argentina. La formación donde fue hallado (Cerro Lisandro) tiene una antigüedad cretácica superior (Turoniano - Santoniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (González Riga y Ortiz David, 2014), y la revisión directa del material tipo UNCUYO-LD-300.

Mendozasaurus neguyelap González Riga, 2003

Este taxón procede del Cretácico Superior (Turoniano-Coniaciano) de la provincia de Mendoza, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (González Riga, 2003, 2005), y la revisión directa del material tipo IANIGLA –PV 065/084.

Petrobrasaurus puestohernandezii Filippi et al. 2011

Este taxón procede de la localidad de Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina. La formación donde fue hallado (Plottier) tiene una antigüedad cretácica superior (Coniaciano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Filippi et al. 2011), y la revisión directa del material tipo MAU-PV-PH-449.

Futalognkosaurus dukei Calvo et al., 2007b

Este taxón procede del Cretácico Superior (Turoniano-Coniaciano) de la provincia de Neuquén, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Calvo et al., 2007b, c), y la revisión directa del material tipo MUCPv 323.

Drusilasaura deseadensis Navarrete et al. 2011

Este taxón procede de la localidad Estancia María Aike, Santa Cruz, Argentina. La formación donde fue hallado (Bajo Barreal) tiene una antigüedad cretácica superior (Cenomaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la

bibliografía disponible (Navarrete et al. 2011), y la revisión directa del material tipo MPM-PV 2097/19.

Patagotitan mayorum Carballido et al., 2017

Este taxón procede del sitio 'La Flecha', Chubut, Argentina. La formación donde fue hallado (Cerro Barcino) tiene una antigüedad cretácica inferior (Barriasiano - Barremiano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Carballido et al., 2017; Otero et al., 2020), y la revisión directa de los materiales tipo MPEF-PV-3372, MPEF-PV-3375, MPEF-PV-3391, MPEF-PV-3392, MPEF-PV-3393, MPEF-PV-3394, MPEF-PV-3395, MPEF-PV-3396, MPEF-PV-3397, MPEF-PV-3399 y MPEF-PV-3400

Argentinosaurus huinculensis Bonaparte y Coria, 1993

Este taxón procede de la Estancia "Las Overas", Neuquén, Argentina. La formación donde fue hallado (Huincul) tiene una antigüedad cretácica superior (Cenomaniano - Turoniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Bonaparte y Coria, 1993), y la revisión directa del material tipo MCF PVPH-1.

Notocolossus gonzalezparejasi González Riga et al. 2016

Este taxón procede del sitio Cerro Guillermo, Mendoza, Argentina. La formación donde fue hallado (Plottier) tiene una antigüedad cretácica inferior (Santoniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (González Riga et al. 2016), y la revisión directa del material tipo UNCUYO-LD 301.

Puertasaurus reuili Novas et al., 2005

Este taxón procede del sitio Cerro Los Hornos, Santa Cruz Argentina. La formación donde fue hallado (Cerro Fortaleza) tiene una antigüedad cretácica superior (Cenomaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Novas et al., 2005), y la revisión directa del material tipo MPM 10002.

Rukwatitan biseptus Gorscak et al. 2014

Este taxón procede de la localidad de Namba 2, Mbeya, Tanzania. La formación donde fue hallado (Galula, miembro Namba) tiene una antigüedad cretácica superior (Cenomaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Gorscak et al. 2014).

Shingopana songwensis Gorscak et al. 2017

Este taxón procede de la localidad de RRBP TZ-07, Mbeya, Tanzania. La formación donde fue hallado (Galula, miembro Namba) tiene una antigüedad cretácica superior (Cenomaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Gorscak et al. 2017).

Narambuenatitan palomoi Filippi et al. 2011

Este taxón procede del sitio Puesto Narambuena, Rincón de los Sauces, Neuquen, Argentina. La formación donde fue hallado (Anacleto) tiene una antigüedad cretácica superior (Campaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Filippi et al. 2011), y la revisión directa del material tipo MAU-Pv-N-425.

Bonitasaura salgadoi Apesteguía, 2004

Este taxón procede del Cretácico Superior (Santoniano) de la provincia de Río Negro, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Gallina, 2011a), y la revisión directa del material tipo MPCA 460.

Rinconsaurus caudamirus Calvo & González Riga, 2003

Ver Cap. III - Materiales y Metodologías

Muyelensaurus pecheni Calvo et al., 2007a

Ver Cap. III - Materiales y Metodologías

Pitekunsaurus macayai Filippi y Garrido, 2008

Este taxón procede del sitio Puesto Narambuena, Rincón de los Sauces, Neuquen, Argentina. La formación donde fue hallado (Anacleto) tiene una antigüedad cretácica superior (Campaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Filippi y Garrido, 2008), y la revisión directa del material tipo MAU-PV-AG-446.

Gondwanatitan faustoi Kellner y Azevedo, 1999

Este taxón procede del Cretácico Superior (Santoniano-Maastrichtiano) de San Pablo, Brasil. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Kellner y Azevedo, 1999).

Uberabatitan riberoi Salgado y Carvalho, 2008

Este taxón procede del sitio Serra da Galga, Minas Gerais, Brasil. La formación donde fue hallado (Marília) tiene una antigüedad cretácica superior (Maastrichtiano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Salgado y Carvalho, 2008; Silva Junior et al., 2019)

Baurutitan britoi Kellner et al., 2005

Este taxón procede del sitio Serra do Veadinho, Peiropolis, Minas Gerais, Brasil. La formación donde fue hallado (Serra da Galga) tiene una antigüedad cretácica superior (Maastrichtiano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Kellner et al., 2005).

Trigonosaurus pricei Campos et al., 2005

Este taxón procede del sitio Serra do Veadinho, Peiropolis, Minas Gerais, Brasil. La formación donde fue hallado (Serra da Galga) tiene una antigüedad cretácica superior (Maastrichtiano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Powell 1987; Campos et al., 2005).

Bravasaurus arrierosorum Hechenleitner et al., 2020

Este taxón procede del sitio Quebrada de Santo Domingo, La Rioja, Argentina. La formación donde fue hallado (Ciénaga del Río Huaco) tiene una antigüedad cretácica superior (Campaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Hechenleitner et al., 2020).

Overosaurus paradasorum Coria et al., 2013

Este taxón procede del sitio Cerro Overo, Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina. La formación donde fue hallado (Bajo de la Carpa) tiene una antigüedad cretácica superior (Santoniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Coria et al., 2013), y la revisión directa del material tipo MAU-PV-CO-439

Aeolosaurus rionegrinus Powell, 1987

Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano) de la provincia de Río Negro, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Powell, 1986; 1987).

Punatitan coughlini Hechenleitner et al. 2020

Este taxón procede del sitio Quebrada de Santo Domingo, La Rioja, Argentina. La formación donde fue hallado (Ciénaga del Río Huaco) tiene una antigüedad cretácica superior (Campaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Hechenleitner et al., 2020).

Arrudatitan maximus Santucci & Arruda-Campos 2011

Este taxón procede del sitio Monte Alto, São Paulo, Brasil. La formación donde fue hallado (Adamantina) tiene una antigüedad cretácica superior (Campaniano - Maastrichtiano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Santucci & Arruda-Campos 2011; Silva Junior et al., 2022).

CARACTERES INCLUIDOS A LA MATRIZ

Aquí se comentan los caracteres que fueron agregados a la matriz de Gallina et al., 2021. La gran mayoría fueron creados a partir del estudio comparado de varios titanosaurios y otros fueron tomados de otros análisis independientes, pero que resultaron de gran valor filogenético.

Caracteres tomados de o basados en Santucci & Arruda Campos, 2011

Carácter 419—Ápice de la convexidad de la articulación posterior en las vértebras caudales anterior y media: concéntrico o ligeramente desplazado por encima de la línea media del centro (0); fuertemente desplazada hacia arriba, de modo que el vértice de la articulación posterior se nivele al nivel del margen dorsal del centro (1). (Santucci & Arruda Campos, 2011: carácter 235).

Carácter 420—Facetas articulares de las prezigapófisis en las vértebras caudales anterior y media: normal, no expandida (0); anchas, con una expansión o protuberancia dorsal y ventral (1). (Santucci & Arruda Campos, 2011: carácter 237).

Carácter 421—Prezigapófisis curvadas hacia abajo en la vértebra caudal más anterior: ausente (0); presente (1) (Santucci & Arruda Campos, 2011: carácter 238).

Carácter 422—Postzigapófisis ubicadas en la mitad anterior del centro de las vértebras caudales anterior y media: ausente (0); presente (1). (Santucci & Arruda Campos, 2011: carácter 239).

Carácter 423—Proporciones de longitud de las prezigapófisis con respecto a la longitud del centro en vértebras caudales medias: menos del 40% (0); entre 40-50% (1); más del 50% (2). (Santucci & Arruda Campos, 2011: carácter 241).

Carácter 424—Arcos hemales con facetas articulares dobles en una superficie posterodorsal cóncava: ausente (0); presente (1). (Modificado de Santucci & Arruda Campos, 2011: carácter 240).

Caracteres creados a partir del estudio comparado dentro de Titanosauria

Carácter 425—Arcos hemales, porción distal del proceso articular con protuberancia lateral: ausente (0); presente (1).

Comentarios—Santucci & Arruda Campos (2011) propusieron la presencia de una protuberancia lateral en la porción distal del proceso articular de los arcos hemales medio-posteriores como un carácter autapomórfico de *Aeolosaurus maximus* (ahora llamado *Arrudatitan maximus*), pero no fue incluido como un carácter en su matriz de datos. La presencia de una protuberancia lateral en la porción distal del proceso articular de los arcos hemales medio-posteriores se reconoce en *Baurutitan* y *Uberabatitan*, lo que demuestra una distribución más amplia que la considerada previamente.

Carácter 426—Arcos hemales, área articular, protuberancia posterior: sin protuberancia posterior debajo (0); con protuberancia posterior debajo (1).

Comentarios—Santucci & Arruda Campos (2011) propusieron la presencia de una protuberancia posterior bien desarrollada por debajo del área articular en los arcos hemales anteriores y medios como un carácter autapomórfico de *Aeolosaurus maximus* (ahora llamado *Arrudatitan maximus*), pero no fue incluido como un carácter en su matriz de datos. La presencia protuberancia posterior bien desarrollada por debajo del área articular en los arcos hemales anteriores y medios se reconoce en *Punatitan*, lo que demuestra una distribución más amplia que la considerada previamente.

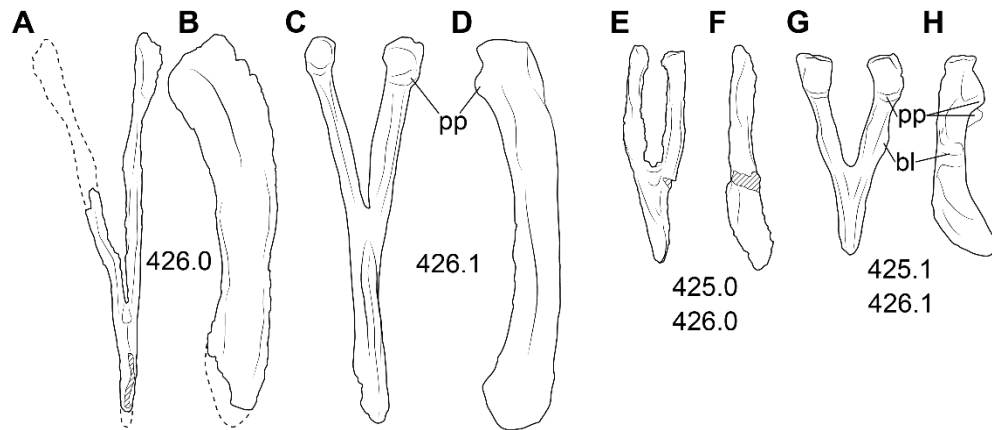


Figura VI.3. Arcos hemales de *Rinconsaurus* y *Arrudatitan*. A–B y E–F, Chevron anterior-medio y medio-posterior de *Rinconsaurus* en vista A, E, posterior y B, F, lateral. C–D y G–H, Chevron anterior-medio y medio-posterior de *Arrudatitan* en vista C, G, posterior y D, H, lateral. Los elementos no están escalados.

Carácter 427—Vértebras caudales anteriores, arco neural, desarrollo SPOL: nulo (0); poco desarrollo, lo que hace que la faceta articular de la postzigapófisis se proyecte ligeramente desde la línea media (1); fuertemente desarrollado formando un proceso óseo que soporta la faceta articular de la postzigapófisis (2).

Comentarios—El carácter 427 (Fig. VI.4) es una modificación y adaptación del carácter 46 de Calvo et al. (2007) para vértebras caudales anteriores.

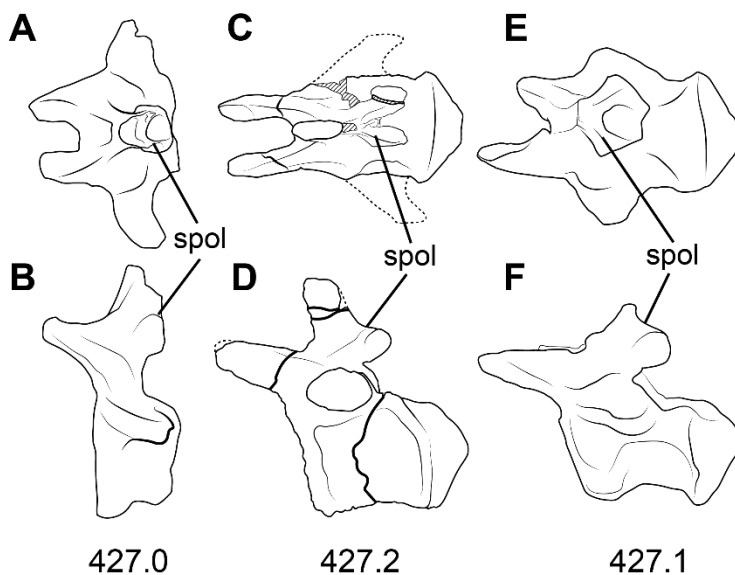


Figura VI.4. Vértebras caudales anteriores de varios titanosaurios. A–B, *Mnyamawamtuka* en vista A, dorsal y B, lateral. C–D, *Rinconsaurus*, en vista C, dorsal y D, lateral. E–F, *Gondwanatitan*, en vista E, dorsal y F, lateral. Los elementos no están escalados.

Carácter 428—Vértebras caudales medias, arco neural, desarrollo SPOL: nulo (0); poco desarrollo, lo que hace que la faceta articular de la postzigapófisis se proyecte

ligeramente desde la línea media (1); fuertemente desarrollado formando un proceso óseo que soporta la faceta articular de la postzigapófisis (2).

Comentarios—Calvo & González Riga (2003) propusieron la presencia de vértebras caudales medias con procesos óseos postzigapofiseales como un carácter autapomórfico de *Rinconsaurus*. Cuatro años después, Calvo et al. (2007a) incluyeron este rasgo como carácter en su matriz (carácter 46). En los análisis de Gallina & Apesteguía (2011), fue la primera vez en la que otro taxón además de *Rinconsaurus* presento esta característica (p. ej. *Bonitasaura*). Desde ese entonces, la presencia de vértebras caudales medias con procesos óseos postzigapofiseales ha demostrado tener una distribución más amplia que la considerada previamente. El carácter 428 (Fig. VI.5) es una modificación más exhaustiva del carácter 46 de Calvo et al. (2007) para vértebras caudales anteriores.

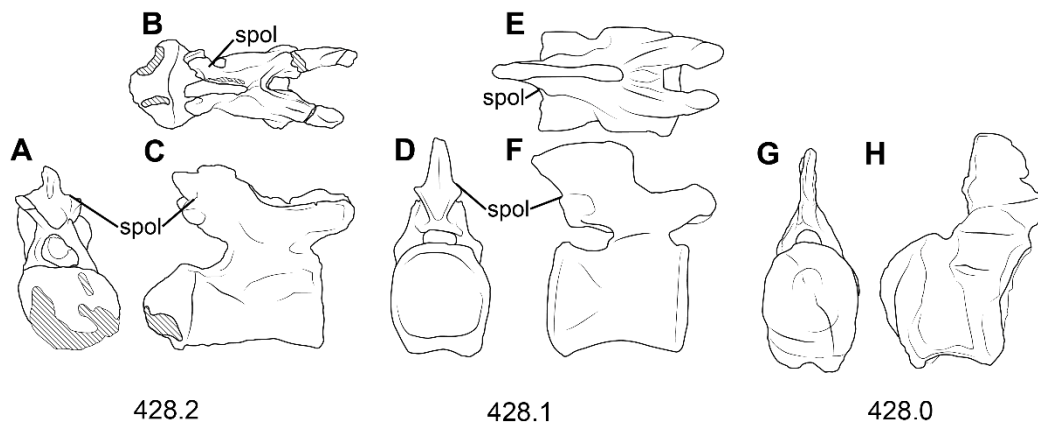


Figura VI.5. Vértebras caudales medias de varios titanosaurios. **A–C, *Rinconsaurus*** en vista **A**, posterior; **B**, dorsal y **C**, lateral. **D–F *Rukwatitan***, en vista **D**, posterior; **E**, dorsal y **F**, lateral. **G–H, *Patagotitan***, en vista **G**, posterior; y **H**, lateral. Los elementos no están escalados.

Carácter 429— Vértebras caudales anteriores, centro, diferencia de altura entre la cara articular anterior y posterior: nula (0); presentes, pero poco desarrollados (1); presentes y fuertemente desarrollados (2).

Carácter 430—Vértebras caudales medias, centro, diferencia de altura entre la cara articular anterior y posterior: nula (0); presentes, pero poco desarrollados (1); presentes y fuertemente desarrollados (2).

Carácter 431—Vértebras caudales posteriores, centro, diferencia de altura entre la cara articular anterior y posterior: nula (0); presentes, pero poco desarrollados (1); presentes y fuertemente desarrollados (2).

Comentarios—Los caracteres 429 (Fig. VI.6A-B), 430 (Fig. VI.6C-D) y 431 (Fig. VI.6E-F) son una adaptación de la, aquí propuesta, nueva autapomorfia de *Rinconsaurus* (ver Cap. IV - descripción Osteológica de *Rinconsaurus*)

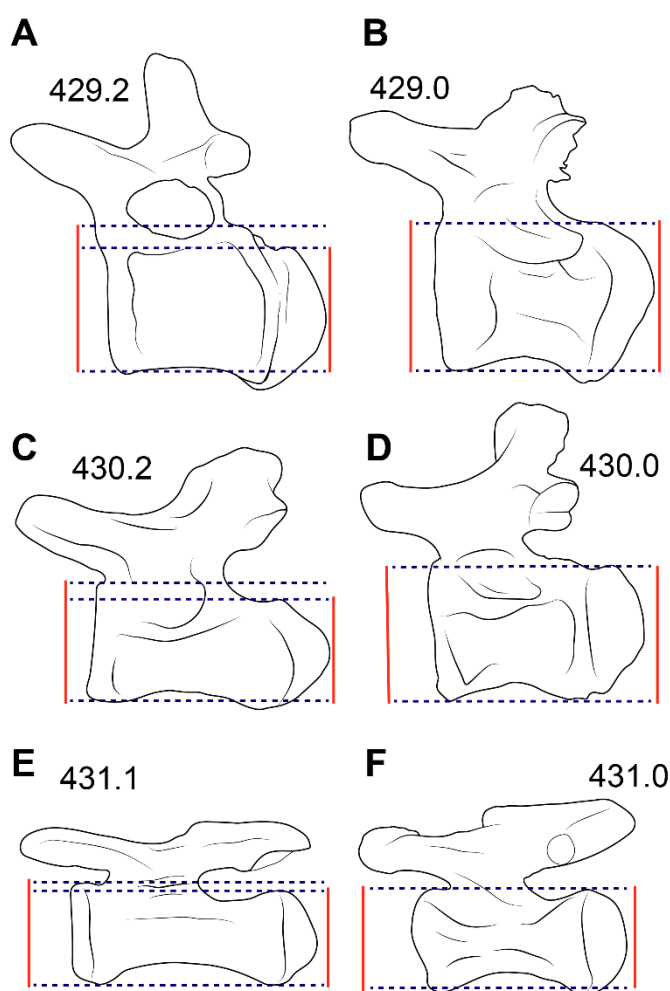


Figura VI.6. Vértebras caudales en vista lateral de *Rinconsaurus* y *Bonitasaura*. A–B, anteriores; C–D, medias; y E–F, posteriores. Los elementos no están escalados.

Carácter 432—Radio, relación entre la longitud proximodistal y el ancho en la diáfisis media: menos de 6 (0); entre 6 y 8 (1); mayor que 8 (2).

Comentarios— Como cualquier otro elemento apendicular largo dentro de Somphospondyli (e. g., *Chubutisaurus*, *Bonitasaura*, *Wintonotitan*, *Epachthosaurus*, *Rapetosaurus*, *Trigonosaurus*, *Aeolosaurus*, *Mendozasaurus*, *Saltasaurus*), los radios presentan un grado de robustez / gracilidad amplia. Si bien aplicar índices de robustez, como aquel que se aplica a húmeros, resuelve la distinción entre radios robustos y gráciles, no resulta ser muy útil para distinguir radios gráciles de los extremadamente gráciles. Con el fin de poder calcular esta distinción notoria entre los radios, se procedió a confeccionar un índice de robustez que reflejara lo mejor posible la variabilidad de proporciones (Fig. VI.7). El algoritmo que mejor se ajustaba a la morfología vista en los radios fue la de dividir el largo proximodistal por el ancho en la diáfisis. En función de eso se vio que aquellos radios con una gracilidad extrema (e. g., *Uberabatitan*, *Mendozasaurus*, *Rapetosaurus*) poseían un cociente por encima de 8 (normalmente 9), mientras que otros radios menos gráciles oscilaban entre 6 y 8 (e. g., *Angolatitan*). Los radios considerados robustos mostraron un cociente de 6 o menor (e. g., *Saltasaurus*, *Patagotitan*)

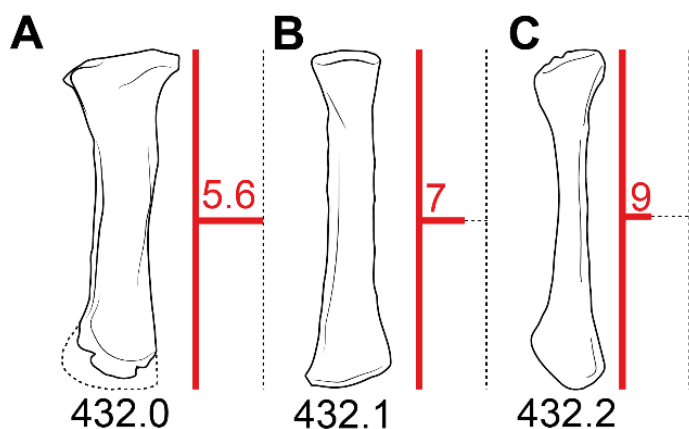


Figura VI.7. Radios de varios titanosaurios. **A**, Radio de *Patagotitan* en vista posterior; **B**, Radio de *Angolatitan* en vista anterior; y **C**, Radio de *Uberabatitan* en vista anterior. Los elementos no están escalados.

Carácter 433—Radio, ancho proximal: ligeramente más grande que el ancho del eje medio (0); aproximadamente el doble del ancho del eje medio (1).

Comentarios—Si bien existe un carácter que evalúa el ancho del extremo distal con respecto al ancho de la diáfisis (carácter 314), no se ha encontrado en la literatura alguno que evalúe el otro extremo de los radios. Es lógico pensar que si la gran mayoría

de los radios dentro de Somphospondyli (e. g., *Chubutisaurus*, *Bonitasaura*, *Wintonotitan*, *Epachthosaurus*, *Rapetosaurus*, *Elaltitan*, *Trigonosaurus*, *Aeolosaurus*, *Mendozasaurus*, *Saltasaurus*) guardan las mismas relaciones entre sus proporciones (anchos de los extremos distal y proximal son semejantes entre sí y suelen ser el doble que el ancho de la diáfisis), con solo evaluar el ancho del extremo distal con respecto al ancho de la diáfisis es suficiente para abarcar toda la variabilidad morfológica de este hueso. Sin embargo (Fig. VI.8), existen casos en que el ancho del extremo proximal es, mucho mayor (p. ej. *Uberabatitan*) o casi igual al ancho de la diáfisis (e. g., *Angolatitan*, *Rapetosaurus*)

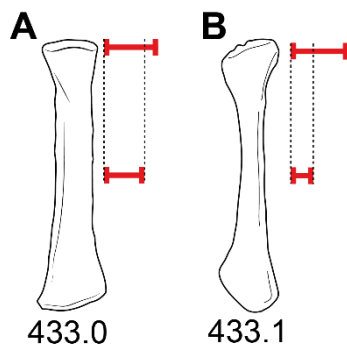


Figura VI.8. Radios de varios titanosaurios. **A**, Radio de *Angolatitan* en vista anterior; y **B**, Radio de *Uberabatitan* en vista anterior. Los elementos no están escalados.

Carácter 434—Radio, cóndilo proximal, superficie de articulación: plano (0); cóncavo (1); convexo (2).

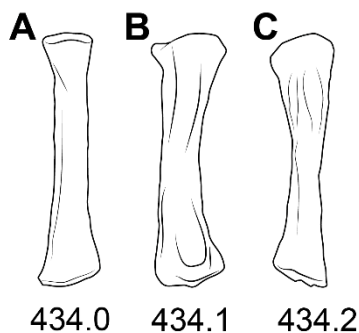


Figura VI.9. Radios de varios titanosaurios. **A**, Radio de *Angolatitan* en vista anterior; **B**, Radio de *Epachthosaurus* en vista anterior; y **C**, Radio de *Mendozasaurus* en vista anterior. Los elementos no están escalados

Carácter 435—Radio, cóndilo proximal, proporciones, longitud anteroposterior aproximadamente igual a la anchura lateromedial: presente (0); ausente (1).

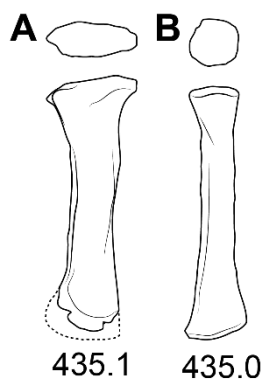


Figura VI.10. Radios de varios titanosaurios. **A**, Radio de *Patagotitan* en vista posterior; y **B**, Radio de *Angolatitan* en vista anterior; **B**, Radio de *Epachthosaurus* en vista anterior. Los elementos no están escalados.

Carácter 436—Ulna, cóndilo proximal, forma: en forma de Y (0); En forma de T (1).

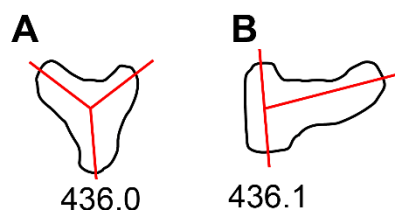


Figura VI.11. Ulnas de titanosaurios. **A**, *Diamantinasaurus* y **B**, *Patagotitan* en vista proximal. Fosa radial hacia arriba. Los elementos no están escalados.

Caracteres tomados de la bibliografía disponible

Carácter 437—Húmero, relación entre la anchura mediolateral del extremo proximal y la longitud proximodistal total: menos de 0,4 (0); 0.4 o mayor (1). (Modificado de Mannion et al., 2013; carácter: C41)

Carácter 438—Húmero, tipo de borde proximal: fuertemente curvado (0); recto o ligeramente curvo (1); sigmoidal (2). (Modificado de Upchurch, 1998 por González Riga, 2002)

MODIFICACIONES EN LA RECODIFICACIÓN DE LOS CARACTERES

Se modificaron algunas codificaciones de caracteres, en función de nuevas observaciones, corrección de errores y las modificaciones de los caracteres 250, 256, 275 y 300. La lista completa de modificaciones de las codificaciones se proporciona a continuación:

Carácter 107. Coronas dentales, forma: coronas estrechas (0); coronas anchas (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 109. Valores SI para coronas dentales: menos de 3,0 (0); 3,0-4,0 (1); 4,0-5,0 (2); más de 5,0 (3).

Rinconsaurus ?→2&3

Carácter 122. Vértebras cervicales, parapófisis, forma y orientación: cortas y débilmente desarrolladas, proyectadas lateralmente o ligeramente ventralmente (0); desarrollo medio, ventralmente tal que las costillas cervicales se desplazan ventralmente alrededor de la mitad de la altura del centro (1); bien desarrollado, ancho y proyectado ventralmente de manera que las costillas cervicales se desplazan ventralmente más que la altura del centro (2).

Rinconsaurus ?→1

Malawisaurus ?→1

Carácter 124. Centro cervical, superficie ventral: es plano o ligeramente convexo transversalmente (0); transversalmente cóncavo (1).

Rinconsaurus 0→1

Carácter 126. Centros cervicales, pleurocelos: ausente (0); presentan bordes anterior, dorsal y ventral bien definidos, pero no el posterior (1); presente, con bordes bien definidos (2); ausente, pero con fosa lateral profunda que lleva pequeños neumatóporos que se comunican con las cavidades neumáticas interiores. (3).

Rinconsaurus 2→3

Carácter 127. Centros cervicales, pleurocelos: simples sin división (0); con una excavación anterior bien definida y una fosa lisa posterior (1); dividida por un tabique óseo, lo que da como resultado una excavación lateral anterior y posterior (2); dividida en tres o más excavaciones laterales, resultando en una morfología compleja (3); con una excavación anterior bien definida y una fosa lisa posterior

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus 0→-

Carácter 128. Vértebras cervicales, epífisis bien desarrolladas: ausente (0); presente (1).

Mendozasaurus ?→0

Malawisaurus ?→1

Trigonosaurus 1→0

Carácter 129. Vértebras cervicales, forma de las epífisis: sólidas expansiones en forma de pilares por encima de las postzigapófisis (0); dientes que sobresalen posteriormente (1).

Mendozasaurus ?→-

Malawisaurus ?→0

Trigonosaurus 0→-

Carácter 131. Vértebras cervicales con una lámina accesoria, que va desde el PODL (o ligeramente anterior) hasta el SPOL: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 132. Vértabras cervicales, altura dividida anchura (medida en su superficie articular posterior): superior a 1,1 (0); alrededor de 1 (1); entre 0,9 y 0,7 (2); menor que 0,7 (3).

Trigonosaurus 3→1

Carácter 133. Centros cervicales, pequeña muesca en el margen dorsal de la superficie articular posterior: ausente (0); presente (1).

Trigonosaurus ?→0

Carácter 142. Centro cervical medio, longitud anteroposterior dividida por la altura de la superficie articular posterior: menos de 4 (0); más de 4 (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 150. Vértabras cervicales posteriores, forma de espina neural: no expandida distalmente (0); expandido pero no tanto como el ancho del centrum (1); expandido lateralmente, siendo igual o más ancho que el centro vertebral (1).

Rinconsaurus 0→1

Trigonosaurus 0→?

Carácter 151. Vértabras cervicales posteriores, expansión lateral: las SPRL no contactan con los márgenes laterales de la espina neural (0); Los SPRL están en contacto con los márgenes laterales de la espina neural (1).

Rinconsaurus - →1

Trigonosaurus 1→?

Carácter 152. Vértabras cervicales posteriores y dorsales anteriores, forma de la espina neural: única (0); bífido (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 153. Vértabras cervicales posteriores, proporciones – relación altura total/longitud central: menos de 1,5 (0); más de 1,5 (1).

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 154. Espinas neurales bífidas cervical posterior y dorsal anterior, tubérculo mediano: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ? → -

Carácter 157. Vértabras dorsales, procesos transversales: se dirigen lateralmente o ligeramente hacia arriba (0); se dirigen fuertemente dorsolateralmente (1).

Trigonosaurus 0&1→0

Carácter 158. Vértabras dorsales, extremo distal del proceso transversal: se curva suavemente hacia la superficie dorsal del proceso (0); se destaca de la superficie dorsal, esta última tiene un área aplanada distinta que mira dorsalmente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 159. Vértebras dorsales anteriores, espina neural no bífida en vista anterior o posterior: posee márgenes laterales subparalelos (0); posee márgenes laterales que divergen ligeramente dorsalmente (1); Posee márgenes laterales que divergen fuertemente dorsalmente (2).

Rinconsaurus ?→3

Carácter 162. Espinas neurales dorsal anterior y media, lámina espinoprezigapofisiaria (SPRL): ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus 1→0&1

Carácter 163. Espinas neurales dorsales posteriores, lámina espinoprezigapofisiaria (SPRL): ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 166. Vértebras dorsales con espinas neurales únicas, fosa única media proyectada a través de la línea media de la espina neural: presente (0); ausente (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 170. Arcos neurales dorsales medios en vista lateral, borde anterior de la espina neural: proyección anterior a la diapófisis (0); convergen con la diapófisis (1); proyecta posteriormente a la diapófisis (2).

Rinconsaurus ?→2

Carácter 172. Vértebras dorsales anteriores, orientación de la espina neural: vertical, o ligeramente inclinada (menos de 20°) (0); posterodorsalmente, más de 20° (1); dirigida anteriormente (2).

Rinconsaurus 1→0

Trigonosaurus 1→0

Carácter 173. Espina neural de las vértebras dorsales anteriores, procesos aliformes triangulares: ausente (0); presentes pero no se proyectan mucho lateralmente (no tan lejos como las cigapófisis caudales) (1); presentes y proyectados lateralmente (hasta la cigapófisis caudal) (2).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 174. Vértebras dorsales anteriores, espina neural mínimos ancho/largo: 0,5 o mayor (espina neural robusta y corta) (0); inferior a 0,5 (espinas neurales delgadas y altas).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 175. Vértebras dorsales anteriores, longitud de la espina neural (desde TPRL hasta arriba): menor que la altura del centro (0); ligeramente más alto que el centro (1); el doble o más de la altura del centro (2).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 176. Vértebras dorsales anteriores, borde dorsal de la espina neural: plano (0); en forma de flecha (1); convexo (2).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 178. Centro dorsal medio a posterior, superficie ventral: convexo transversalmente (0); aplanado (1); es ligeramente cóncava, a veces con una o dos crestas (2).

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus 0&2→0

Carácter 183. Vértebras dorsales medias y posteriores, canal neural en vista anterior: completamente rodeado por el arco neural (0); encerrado en una fosa profunda, encerrado lateralmente por pedicelos (1).

Trigonosaurus 0→1

Carácter 187. Vértebras dorsales, altura del arco neural dividida la altura del centro: menos de 0,8 (0); más de 0,8 (1).

Trigonosaurus ?→1

Carácter 188. Vértebras dorsales medias a posteriores, margen dorsal del pleurocelo: redondeado (0); angular (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 189. Vértebras dorsales medias a posteriores, margen dorsal del pleurocelo: muy por debajo del margen dorsal del centro (0); al nivel del margen dorsal del centrum o superior (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 190. Vértebras dorsales medias a posteriores, pequeña fosa anterior o anteroventral al pleurocelo: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 191. Arcos neurales dorsal medio y posterior, lámina centropostzigoapofisiaria CPOL), forma: simple (0); dividido (1).

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 192. Arcos neurales dorsales medio y posterior, lámina centroparapofisiaria anterior (ACPL): ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 194. Arcos neurales dorsales medio y posterior, lámina centroparapofisiaria posterior (PCPL): ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 195. Centro dorsal medio y posterior en sección transversal (relación alto: ancho): subcircular (relación, similar a 1 o un poco mayor) (0); levemente comprimido dorsoventralmente (razones entre 0,8 y 1) (1); fuertemente comprimida (ratios por debajo de 0,8) (2).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 198. Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina espinodiapofisiaria accesoria (SPDL): ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 203. Vértabras dorsales media y posterior, contacto de la lámina espinodiapofisiaria (SPDL) y espinopostzigapofisiaria (ISPOL): ventral, bien separada del proceso aliforme triangular (0); dorsal, forma parte del proceso aliforme triangular (1).

Trigonosaurus ?→-

Carácter 206. Vértabras dorsales posteriores, procesos transversos: yacen posteriores o posterodorsal a la parapófisis (0); yacen verticalmente por encima de la parapófisis (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 211. Costillas cervicales, ángulo entre el capítulo y el tubérculo: mayor de 90°, de modo que el eje de la costilla se encuentra cerca del borde ventral del centro (0); menos de 90°, de modo que el eje de la costilla se encuentra por debajo del margen ventral del centrum (1).

Trigonosaurus ?→1

Carácter 212. Costillas dorsales, pneumatopores proximales: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 214. Vértabras sacras, número: 3 o menos (0); 4 (1); 5 (2); 6 (3).

Trigonosaurus ?→3

Carácter 215. Sacro, yugo sacricostal: ausente (0); presente (1).

Trigonosaurus ?→1

Carácter 216. Vértabras sacras que contribuyen al acetábulo: números 1-3 (0); números 2-4 (1).

Trigonosaurus ?→1

Carácter 217. Longitud de las espinas neurales sacras: aproximadamente el doble de la longitud del centro (0); aproximadamente cuatro veces la longitud del centro (1).

Baurutitan ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 218. Costillas sacras, longitud dorsoventral: bajas, sin proyectarse más allá del margen dorsal del ilion (0); alto que se extiende más allá del margen dorsal del ilion (1).

Baurutitan ?→1

Trigonosaurus ?→1

Carácter 219. Pleurocelos en las superficies laterales del centro sacro: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→1

Baurutitan ?→0

Carácter 221. Textura del hueso caudal: sólido (0); esponjoso (camelado), con grandes células internas (1).

Rinconsaurus ?→0

Baurutitan ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 222. Caudales anteriores, arco neural neumatizado: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Baurutitan ?→1

Carácter 223. Procesos transversos caudales: persisten hasta caudal 20 o más posteriormente (0); desaparecen por caudal 15 (1); desaparecen por caudal 10(2).

Rinconsaurus ?→2

Trigonosaurus ?→0

Baurutitan 2→1

Carácter 224. Primera superficie articular anterior del centro caudal: plana (0); cóncavo (1); convexo (2).

Trigonosaurus ?→1

Carácter 226. Primer caudal, arco neural, foramen en la cara lateral de la espina neural: ausente (0); presente (1).

Baurutitan 0→?

Carácter 227. Vértebras caudales anteriores (principalmente la primera y la segunda): protuberancia ventral en el proceso transversal: ausente (0); presente (1).

Trigonosaurus ?→0

Baurutitan 0→?

Carácter 228. Vértebras caudales anteriores, agujero neumático lateral: ausente (0); presente (1). El estado derivado se usa incluso para forámenes pequeños.

Rinconsaurus 0→1

Baurutitan ?→0

Carácter 229. Vértebras anteriores posteriores y caudales medias, orientación de los procesos transversales: perpendicular (0); barrido hacia atrás, alcanzando el margen posterior del centro (1).

Baurutitan ?→1

Carácter 230. Vértebras caudales anteriores, procesos transversales: superficie ventral dirigida lateralmente o ligeramente ventralmente (0); dirigida dorsalmente (1).

Trigonosaurus ?→1

Baurutitan 0→1

Carácter 231. Centro caudal anterior (excluyendo el primero), forma de la cara articular: anfiplática o anficélica (0); procélica/distoplática (1); ligeramente procélica (2); procélica (3); superficie posterior marcadamente más cóncava que la anterior (4).

Trigonosaurus ?→3

Carácter 232. Centro caudal anterior, agujero neumático grande en la cara lateral (pleurocelos): ausente o reducido (0); presente (1). El estado derivado se usa únicamente cuando el agujero neumático lateral es grande y ocupa gran parte del centro, como se observa típicamente en varios diplodócidos.

Trigonosaurus ?→0

Carácter 233. Vértebras caudales anteriores, superficies ventrales: convexas transversalmente (0); cóncava transversalmente (1).

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 234. Vértebras caudales anteriores y medias, crestas ventrolaterales: ausentes (0); presente (1).

Malarguesaurus 0→1

Trigonosaurus ?→0

Carácter 235. Vértebras caudales anterior y media, proceso lateral triangular en la espina neural: ausente (0); presente (1).

Trigonosaurus ?→0

Carácter 236. Caudal anterior, forma de los procesos transversos : triangular, estrechándose distalmente (0); "en forma de ala", que no se estrecha distalmente (1); similar al proceso en forma de ala (no se estrecha distalmente), pero con el margen lateral alto orientado dorsomedialmente en lugar de vertical.

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 237. Caudal anterior, espinas neurales, forma transversal: espinas neurales anteroposteriormente largas y lateromedialmente delgadas (0); cuadrado (largo y anchos similares) (1); expandido lateralmente, alrededor de 1,5 veces más ancho que largo (2)

Trigonosaurus ?→1&2

Carácter 238. Caudal anterior, procesos transversos, profundidad proximal: superficial, solo en el centro (0); profundo, que se extiende desde el centro hasta el arco neural (1).

Trigonosaurus ?→1

Carácter 239. Caudal anterior, procesos transversos, láminas diapofisarias (ACDI, PCDL, PRDL, PODL): ausente (0); presente (1).

Trigonosaurus ?→0

Carácter 240. Caudal anterior, procesos transversos, lámina centrodiafisiaria anterior (ACDL), forma: única (0); dividido (1).

Trigonosaurus ?→0

Carácter 241. Vértebras caudales anteriores, cresta del hiposfeno: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus 0→1

Baurutitan 0→1

Trigonosaurus ?→1

Carácter 242. Centro caudal anterior, longitud: aproximadamente la misma (0); o el doble sobre las primeras 20 vértebras (1).

Baurutitan 0→?

Carácter 243. Arcos neurales caudales anteriores, lámina espinoprezigapofisiaria (SPRL): ausente o presente como pequeñas crestas cortas que desaparecen rápidamente en el margen anterolateral de la columna vertebral (0); presente, extendiéndose sobre la cara lateral de la espina neural (1); presentes, bien desarrollados y extendiéndose hacia los bordes anterior o anterolateral de la espina neural (2).

Trigonosaurus ?→2

Carácter 244. Arcos neurales caudales anteriores, lámina espinodiapofisiaria (SPDL): ausente (0); presente (1).

Trigonosaurus ?→0

Carácter 245. Arcos neurales caudales anteriores, lámina espinoprezigapofisiaria (SPRL)-lámina espinopostzigapofisiaria (SPOL) contacto: ausente (0); presente, formando una lámina prominente en la cara lateral de la espina neural (1).

Rinconsaurus 0→1

Trigonosaurus ?→0

Carácter 246. Arcos neurales caudales anteriores, lámina preespinal (PRSL): ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→1

Trigonosaurus ?→1

Carácter 247. Vértebras caudales anteriores, SPRL colocadas ventral y medialmente, generalmente descritas como PRSL bifurcada: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 248. Lámina preespinal caudal anterior (LPSR), de forma triangular producto de una expansión dorsal de la misma: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 249. Vértebras caudales anteriores, láminas delgadas de un par que limitan las láminas preespinales y que divergen dorsalmente: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 250. Centro caudal medio, forma: cilíndrica (0); con margen ventral plano (1); cuadrangular, plano ventral y lateralmente (2); trapezoidal (comprimido lateralmente formando una fosa poco profunda) (3).

Rinconsaurus 0→3

Muyelensaurus 0→3

Arrudatitan ?→3

Overosaurus 0→3

Trigonosaurus ?→3

Baurutitan 0→3

Carácter 251. Centro caudal anterior y medio, hueco longitudinal ventral: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 252. Centro caudal medio, forma de la cara articular: anfiplática o anficélica (0); procélica/distoplática (1); ligeramente procélico (2); procélico (3).

Arrudatitan ?→3

Trigonosaurus ?→3

Carácter 253. Vértebras anteriores posteriores y caudales medias, ubicación de los arcos neurales: sobre el punto medio del centro con cantidades aproximadamente inferiores del centro expuestas en cada extremo (0); en la mitad anterior del centro (1).

Arrudatitan ?→1

Trigonosaurus ?→1

Carácter 254. Vértebras caudales anteriores, cara anterior del centro fuertemente inclinada anteriormente: ausente (0); presente (1).

Trigonosaurus ?→1

Baurutitan 0→1

Carácter 255. Vértebras caudales medias, con la cara anterior fuertemente inclinada anteriormente: ausente (0); presente (1).

Trigonosaurus ?→1

Baurutitan 0→1

Carácter 256. Vértebras caudales medias, altura de los pedicelos por debajo de la prezigapófisis: baja con borde anterior del pedicelo curvo (0); alto con borde anterior vertical del pedicelo (1).

Trigonosaurus ?→0

Carácter 257. Vértebras caudales medias, orientación de las espinas neurales: anteriormente (0); verticales (1); ligeramente dirigido hacia atrás (2); fuertemente dirigido posteriormente (3).

Trigonosaurus ?→1

Carácter 258. Vértebras caudales posteriores, espina neural fuertemente desplazada hacia atrás: ausente (0); presente (1).

Baurutitan ?→0

Trigonosaurus ?→0

Carácter 259. Vértebras caudales medias, relación entre la longitud del centro y la altura del centro: menos de 2, generalmente 1,5 o menos (0); 2 o superior (1).

Trigonosaurus ?→0

Carácter 260. Vértebras caudales anteroposteriores (aquellas con espina neural aún bien desarrollada), orientación de la espina neural: vertical (0); ligeramente dirigida hacia atrás (1); fuertemente dirigido posteriormente (2).

Rinconsaurus ?→1

Baurutitan ?→2

Carácter 261. Centro caudal posterior, forma de la cara articular: anfiplática (0); procélica (1); opistocélica (2).

Baurutitan ?→1

Malawisaurus 0→1

Carácter 262. Centro caudal posterior, forma: cilíndrica (0); dorsoventralmente aplanado, ancho por lo menos dos veces la altura (1).

Baurutitan ?→0

Carácter 263. Vértebras caudales posteriores, proporción de longitud a altura: menos de 5, generalmente 3 o menos (0); 5 o superior (1).

Baurutitan ?→0

Carácter 266. Centro caudal biconvexo distal, relación longitud-altura: menos de 4 (0); mayor que 5 (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 267. Arcos hemales bifurcados con proyecciones anterior y posterior: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 270. Canal hemal Chevron, profundidad: corta, aproximadamente 25% (0); o largo, aproximadamente el 50% de la longitud del cheurón (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 272. Arcos hemales posteriores, contacto distal: fusionado (0); sin fusionar (abierto) (1).

Rinconsaurus ?→1

Baurutitan 0→1

Carácter 273. Postura: bípedo (0); columnar, postura cuadrúpeda obligatoria (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 275. Hoja escapular, orientación respecto a la articulación coracoides: perpendicular (0); formando un ángulo de 45° (1); Oblicuo pero mayor de 45 ° (2).

Rinconsaurus ?→2

Carácter 279. Escápula, punto más alto del margen dorsal de la lámina: más bajo que el margen dorsal del extremo proximal (0); a la misma altura que el margen dorsal del extremo proximal (1); más alto que el margen dorsal del extremo proximal (2).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 282. Escápula, margen ventral con un proceso ventromedial bien desarrollado: ausente (0); presente, teniendo sólo uno (1); presente, teniendo dos procesos (2). Se agregó un estado.

Rinconsaurus ?→1

Carácter 283. Escapular, posición del proceso acromial: se encuentra casi al nivel de la glenoides (0); se encuentra casi en el punto medio del cuerpo escapular (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 285. Orientación escapular glenoidea: relativamente plana o mirando lateralmente (0); fuertemente biselado medialmente (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 286. Hoja escapular, sección transversal en la base: plana o rectangular (0); En forma de D (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 287. Coracoides, longitud proximodistal: menor que la longitud de la articulación escapular (0); aproximadamente el doble de la longitud de la articulación escapular (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 288. Coracoides, forma del margen anteroventral: redondeado (0); rectángulo (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 290. Coracoides, surco profundo infraglenoideo: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 291. Coracoides, labio infraglenoideo: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 292. Placa esternal, forma: margen posterolateral curvo (0); margen posterolateral expandido como una esquina (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 294. Expansión posterolateral prominente de la placa esternal que produce un perfil en forma de riñón en vista dorsal: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 295. Prominente cresta orientada parasagital en la superficie dorsal de la placa esternal: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 296. Cresta en la superficie ventral de la placa esternal: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 297. Relación entre la longitud máxima de la placa esternal y la longitud del húmero: menos de 0,75, generalmente menos de 0,65 (0); mayor a 0,75 (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 298. Húmero, protuberancia posterolateral fuerte alrededor del nivel de la cresta deltopectoral: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 299. Húmero, forma de los cóndilos radial y ulnar: cóndilo radial dividido en la cara anterior por una muesca (0); indiviso (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 300. Relación húmero-fémur: menos de 0,60 (0); 0,60 a 0,69 (1); 0,70 a 0,90 (2); superior a 0,90 (3).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 304. Húmero, RI (sensu Wilson y Upchurch, 2003): Grácil (menos de 0,27) (0); medio (0,28-0,32) (1); Robusto (más de 0,33) (2).

Rinconsaurus 0→0&1

Carácter 307. Humeral, margen lateral: medialmente desviado (0); casi recto hasta la mitad del largo o incluso más (1); casi recta hasta el tercio proximal de la longitud total del húmero (2).

Rinconsaurus 1→2

Carácter 318. Metacarpo, forma: extendido (0); encuadrado, con ejes sub paralelos y superficies articulares que se extienden hasta la mitad de su longitud (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 319. Metacarpianos, forma de la superficie proximal en la articulación: suavemente curvándose, formando un arco de 90° (0); En forma de U, subtendiendo un arco de 270 (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 321. Metacarpiano I, largo: más corto que el metacarpiano IV (0); más largo que el metacarpiano IV (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 322. Metacarpiano I, forma del cóndilo distal: dividido (0); indiviso (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 323. Cóndilo distal del metacarpiano I, orientación del eje transversal: biselado aproximadamente 20° con respecto al eje de la diáfisis (0); proximal o perpendicular con respecto al eje del eje (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 324. Dígitos manuales II y III, número de falange: 2- 3-4-3-2 o más (0); reducido, 2-2-2-2 o menos (1); ausente o no osificado (2).

Rinconsaurus ?→2

Carácter 325. Falange manual I.1, forma: rectangular (0); en forma de cuña (1).

Rinconsaurus ?→-

Carácter 326. Falanges manuales no ungueales, forma: más largas proximalmente que anchas transversalmente (0); más ancho transversalmente que largo proximalmente (1).

Rinconsaurus ?→-

Carácter 327. Pelvis, ancho anterior: estrecho, ilion más largo anteroposteriormente que la distancia que separa los procesos preacetabulares (0); ancho, la distancia entre los procesos preacetabulares excede la longitud anteroposterior del ilion (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 330. Ilión, forma del margen ventral preacetabular: recto (0), cóncavo (1); con una protuberancia ventral convexa (2).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 331. Ilión, forma del proceso preacetabular: puntiagudo, arqueado ventralmente (0); semicircular, con excursión posteroventral de la tapa del cartílago (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 334. Longitud del pubis con respecto al isquion: pubis ligeramente menor o inferior al isquion (0); pubis más grande (120% +) que el isquion (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 335. Pubis, desarrollo del proceso ambiens: pequeño, confluyente con margen anterior del pubis prominente (0); se proyecta anteriormente desde el margen anterior del pubis (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 336. Delantal púbico, forma: plana (sífnisis recta) (0); inclinada anteromedialmente (sífnisis suave en forma de S) (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 337. Contacto puboisquiádico, longitud: aproximadamente un tercio de la longitud total del pubis (0); la mitad de la longitud total del pubis (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 347. Isquion, ángulo formado entre el eje y la línea acetabular: formando un ángulo casi recto (80-110°) (0) o; un ángulo cerrado (menos de 70°) (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 350. Fémur, cóndilo fibular: bien desarrollado, con proyección posterior similar a la tibial (0); mucho más corto que el cóndilo tibial (1).

Rinconsaurus ?→1

Mendozasaurus ?→0

Carácter 351. Fémur, desarrollo del epicóndilo: bien desarrollado (0); reducido, casi ausente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 357. Fémur, cresta pronunciada en la superficie posterior entre el trocánter mayor y la cabeza: ausente (0); presente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 359. Fémur, cóndilos distales ancho transversal relativo: sub igual (0); tibial mucho más ancho que Fíbula (1).

Mendozasaurus ?→0

Carácter 360. Fémur, orientación de los cóndilos distales: perpendicular o ligeramente biselado dorsolateralmente (0); o biselado dorsomedialmente aproximadamente 10 con respecto a la diáfisis femoral (1).

Rinconsaurus ?→1

Carácter 391. Metatarsiano IV, extremo proximomedial, forma: plana o ligeramente cóncava (0); posee una bahía distinta (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 392. Metatarsiano IV, extremo distal, orientación: aproximadamente perpendicular al eje longitudinal del hueso (0); biselado hacia arriba medialmente (1).

Rinconsaurus ?→0

Carácter 414. Posición del proceso ventral único (si hay 2 presentes puntuación ambigua): debajo del acromion (0); en la hoja escapular (posterior al acromion) (1). Este carácter fue modificado. Los taxones sin proceso ventral se califican como datos faltantes (?).

Rinconsaurus ?→0

MATRIZ DE DATOS

Ligabuesaurus

???? ? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ?[0/1/2]? 10002 11010 ?21?0 ???01 ?1??? ?0?? 002?? 0???0 00??0 02101 -
?100 11310 111-1 11112 022?1 00001 010?0 00?11 ?1110 01111 00022 1???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 11130 00111 011?? ???? ????0 02101 00021
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 00001 1210? 10011 10111 010?1 ???? ?111 10
11111 101?? ???? ???? ???00 00?1? ???? ???? ???? ???? ?00

Chubutisaurus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 1???? 3?10- 0011?
1???? ?10? ?01?1 0?000 0???1 ?10?? 10-00 ?22?? ?11?? ???? ?0100 ??010 1000? 0?10? ?0??- ????0
0010? ???0? 000?? ???10 ??111 ??000 11100 1???? ???? ?011 10100 1211? ?0110 ??111 111?? ????
???? ???00 01011 01000 00112 10110 01110 1???? ???? ???? ???? ?1? 10??? ???? ???? ????
???? ???? ????00 00000 00100 001

Wintonotitan

????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 1??[1/3]?3 1?121
-?1?11 [0/1]0?2? 0???? ???? ???? ???? ??1?? ????2 2???1 1???? ????00 ???? 0?010 00??? ????00 ????
?000 100?? ?0?00 01??? ?10?? 11??? 0001[1/2] 10?1? ???? ???? ????0 1001? ?1?10 110?? 111??
????? ???? ???? ?00?1 0?10? 1???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
????? ?[0/1]??? ???? ?0000 00000 1000? ?

Diamantinasaurus

????? ???? ???? ???? ???? ?00? ???? ?001? 0000? ?010 1?0?1 1100? ???? ?110 01100 10?00
0?00? ???? ?1?10 ???? ???? ???? ???? ????0 10111 100-0 0?010 ?1000 ?000 ???? ???? 100?1
30?1? ?112 1[0/1]??? ?211? 00101 11000 01110 ?1001 00000 ?2??0 1???? ?10? ???? ???? ????
????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????0 1???? 01??1 11??? ???? ?011 10121 11110 01011
?111 110[1/2]1 1?111 11110 11000 11001 00100 00112 10011 01111 11101 00100 100?? ???? ????
????? ???? ???? ?0?00 00?02 00??? ???? ???? ?0101 01[1/2]

Ninjatitan

????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?101 ???? ???? 2???? ???? ???? ???? 1???? 3???? ?1??
????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 00??? ?1?? 2100? ?100 0???? ????
0???? ???? ???? ???? ?1? 13000 1100? 1???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
????? ???? ???? ???? ???? ????0 0???? ?1?? 0???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
?1?-? 00??? ???? ???? ??

Andesaurus

????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 10?[1/3][1/3]
31112 1-111 1???? ?2?00 00101 01000 ?111? ?1??1 11100 0221? ???? ???? 00102 11010 20110 00?0?
00000 10000 ?0100 02001 0?0?? ?0?11 ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1?? ???? ???? ????
????? ???? ?1?10 11000 01011 001?? ????2 ???? ?1??? ???? ???? ???? ???? ???? ????
????? ????00 001?? 0000? ????00 0?000 0???? ??

Epachthosaurus

????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 100?1 3110- 1-
111 11??? ????00 00102 01000 ?1112 11101 11100 0221? ?113? ?1??? ?113 01010 30?00 00100 10?00

10000 131?? 01000 10??? ?0-11 111?? ????? ????? ????? ?1?? ????1 10110 0211? 00?10 1-111 1112- -
11?? 11?10 1??0? ????? ????00 00[1/2]12 10110 01?10 1?10? 111?? ???11 11111 01111 10111 ?0111
10111 ????00 00??? ????00 00100 00000 01111 001

Rinconsaurus

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?02[2/3]? ?????? 10??? ?1101 300-? 01010 2??00 10000 01111 100-? 10031
3[0/1]012 1-112 10000 02012 01102 01000 01111 11101 11100 0221? ?11?? ???1? 002?? ?1110 30000
0210? 10??0 10003 03110 02001 1101? 00?11 ?11?2 13?0? 110?1 111?0 01110 10011 101[0/1]0 11???
????? ???11? 1112- -11?0 11?10 1?000 11011 00101 00112 10111 01??? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
00??? ?????? ?????? ????00 0010? ????00 00100 01222 1???? ???

Pitekunsaurus

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?010 0?0?? ?0??? ?0?? ?????? ?????? ?100 01000 011?0
0000? ?????? ?????? ?????? ?????? ?022? 01012 100?? 01100 300-1 01010 2??00 110?0 01111 100-? 10031
31?12 1-11? 10000 0???? ?????? 01000 0???1 ???01 ?????? ?2??? 111?? ?????? 00??? ???10 30000 0210?
1???0 1000? 0?11? ?0?1 1101? 0???? ???11 13?0? 11001 1???? ?????? ?????? ?????? ???10 00??? ?????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ???0? ???112 101?? ?1??? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ???0? ????00 001?? ?1?2? 0???? 1??

Muyelensaurus

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?0?1? 0?002 ?00?? ?0?? ?????? ?????? ?100 01000 010?0
0?00? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

Narambuenatitan

?020? 0???? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?011? 0?002 01010 1?0?1 1000? ?????? ?110 ?1000 011?0
0100? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?2101 3???? 01?10 2?0?? 11?0? 011?? ?????? 10[0/1]??
3?012 1-??2 2???? ?0?2 00001 01000 01111 ?110? 1?01 0221? 1???? ?????? 00?12 01010 30000 0110-
0?200 10003 03110 22?0? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?1?0 01110 1000? 10100 12111 10??? ?????
????? ?????? ???10 10000 11011 000?0 01112 ???10 01??? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ???00 0011? 00000 001?? ?1000 ?????? 111

Gondwanatitan

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?100 0-?? ???? 1??? ???? ???? ????3 100?1 31?12
1?112 10??? ?2012 00?02 01010 00111 ?110? ???0? ?221? ?113? ?10? 0??? ?010 3010? 0210? 10200
10003 03111 0?002 100?? ?0?1? ???? 1??? ???? ???? ???? ?01? 10101 110?? ???? ????
???110 11?1? ???00 1??11 001?? ???? ???? ?110 1??? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???00 001?? ?000 012?0 01100 0???? ?00

Aeolosaurus rionegrinus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 0??? ?010 3010? 0?100 ?20? 1000?
03111 ???? ???? ?11 ???? 13?0? 110?? 1??? ???? ?01? 11100 11111 00111 ???? ????
???? ?00? 10011 001?? ???? ???? ?110 11111 00111 001?? ???? ???? ???? ????
??1?? ?011 11210 01?0? ?1101 111

Arrudatitan

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?12?2??? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 1??? ???? 0??? ????3 01?00 ?10-? ?2001 0003?
31110 ???? 1??? ?11? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ?00 ?1121 ?1?00 1??? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?000 01??
?0111 12111 11000 ???? ??

Punatitan

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?101 ???? 2??? ?0?0 ?11? ???? 1003? 31?12 1-
112 211?? ?2012 01102 01000 01110 1110? 11001 ???? 111?? ???? 000?? ?010 30110 0110- 00200
1??03 13111 00?0? ???? ?0?11 ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
000?? ?0??? ?2?01 11000 ???? ??

Overosaurus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1101 3-0-? ?3010 2?00 1?010 ??111 100-3 1003? 30012 1-
112 21000 02112 0?02 0??? ?1?1? 01101 ?1-0? 0221? 11131 101?? 00113 0?01? 3010? 0?10? 0???
???3 03111 02001 110?? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
?111? 111?? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
001?? ?011 011?? ?000 0??? ??

Bravasaurus

???? ???? ???? ???? ????1???? ???? ???? ???? ???? ????1?100???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?210 13-0- 10301 02000 02100 0111? ?0?- ?1003 13101 21-
11 2210? 1?2[0/1]1 20110 20101 001?1 20110 111-0 10221 01?1? ???? ?0??? ?001 ?30?0 0?10 -?0?
?1??? ?031?0 01?0? ???? ?0?11 ?1? ???? ???? ???? ???? ?012 11110 121?? ???? ????
?1110 111?0 1???? ???? ?0? ?1112 101?? ?1??? ?1111 0???? ???? ???? ???? ???? ????
???00 001?? ?00?? ?2?? ???? 0??? ?11

Trigonosaurus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1101 3-0-1 01010 20?00 11000 1111? ?00-3 10033 31012 1-
112 20000 22012 00102 01000 01112 11101 11-0? 1221? 1??31 101?? 0?01? ?011 30000 0[1/2]100
1?200 10003 03111 0100? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ?1?? ?001 012?? ?1100 0???? ??

Baurutitan

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?010? 01123 ?011 30000 01100 1?200 10003
03111 01002 10??? ?0?11 ?1??? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1?
?001 01211 01100 0???? ??

Uberabatitan

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1101 3-0-1 00010 20000 11000 ?11?
?0[0/1]-? 10?33 31?12 1-112 10001 2200? 00??1 ???? ???? 01101 10-?1 ?2?0 111?? ??0? 0???? ?

??010 30000 02100 1?200 10003 03101 01002 1001? 00?11 ?11?? ????? ????? ?1?1 11110 100?? 11???
?11?? ?1111 ?????1 ????? ????? ?10 1?000 ?0?1 ?110 01112 11110 01110 11101 00111 001?? ?????
????? ????? ?1?1? ????? ????? ?1?1? ?0?11 00111 01200 02121 ?1

Futalognkosaurus

????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?1011 013-0- 00101 02000 01100 00111 2001-
31003 33?01 21-11 ?000 00201 20?0 1???? ????? 101?0 11?-? ?2?1 ?????3 1?01? ?????1 3???? 030??
022?? ?01 01110 ????? ????? ????? ????? ?1?1? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ?111? ?1111 ?000 01101 1001? ?01?? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ?00?? ?000 000?? ?00?? ?00?? ?00?? ?00?? ?00??

Drusilasaura

????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?0-? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ?0? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?13
????? 301?? 221?? ?010 1?11? ???? ????? ? ????? ????? ?1? 13000 0???? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?00 000?? ?0? ????? ??

Puertasaurus

????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?2101 3-0-? ?10 2???? ?0 ?112 001-
? ?0?3? 31?12 101?? 10001 0???? ????? ????? ? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? 3????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ??

Bonitasaura

????? ????? ?01????? ????? ????? ?0? 00000 ?2??? ????? ?1110 ????? ????? ?????
????? ?0?0 00??? ????? 2[2/3]?10 10002 21010 12100 ?011 [0/1]?0 -1?1? ?0200 00?0 00011 121?1
??100 1[0/1]310 121-1 1210[0/1] 02[0/2]? 12?11 01010 00011 ?1111 01111 01?22 10111 ?????
??10 1030? 00021 0-002 001?1 10031 00020 01100 1???? 11??1 ????? ????? ?1?1 ????? 1????
?01?? 1110? ????? ?0?? 2?1? ????? ?0 00110 11001 01011 12??? 1001? 1011? 010?1 ?0?1 ?101
??11 11101 111?? ?1?? ????? 00001 ?000 00001 00012 000?? ?1?1

Quetecsaurus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 100?1 ?11?1 3-0-? ????10 2??00 1??00 ???1[1/2]
00??? ?0?3? 3??12 1?1?? ?0000 ????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
3000 ????? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????1? 11?? ? ???? ????
?1???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 0???? ? ??

Argentinosaurus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? 1001? 3?012 1-112 1?212 1?10? 00101 0?000 ?1111 21101 11100 0221? ??[2/3]? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ?1??? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????0 ????1 0????
???? ???? ???? ???? ? ????00 0???? ???? ???? ???? ??

Patagotitan

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ?02[1/2]1 0100? 100?? ?2101 3-0-? 01011 20000 11100 011??
???? 10011 31012 1-112 10212 11002 00100 01000 01111 21101 11100 0221? ?11?? ???? 01[0/1]03
11010 30000 2210- 00010 11110 03100 0200? 100?? ??11 ?111 13011 02001 11?01 1?1?? 10111 10110
12111 10110 ???? ???? ???? ????10 1100? 11011 00101 01112 10110 01??? ???? 0???? ????
???? ???? ???? ???? ????00 001[0/1]? 00000 00000 00000 00101 101

Shingopana

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1111 3???1 01010 2???? ?000 01112
101?? ???? ? ? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?01???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?11?1 ?1101
11?? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? 11

Rukwatitan

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1001 30101 0??10 1??0 ?10?0 0111? ?0?-
? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?11?? ???? ?1?? ?010
30000 0010- 1?210 10100 00100 0200? ???? ?0?11 ???? 13?? ???? 1?0?0 ???? ?001 11101
1111? ???? ???? ???? ?1?1 11?0 ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1?2 ?000 00100 01100 0???? 111

Mendozasaurus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1111 ?0-? 0??10 2??0? ??000 ?1112 001-
? 10?0? 31?12 1-11? ?0001 0???? 0??01 ???? ???? ?0?1 ???? ???? ???? 0???3 ?1010
30000 02100 00010 10100 ?21?? 02001 10??? ?0?? ? 111 13000 11001 1???? ?11?? ?01? 10110 1211?
?0??? ?11? ???? ???? ???? ???? ???? ?000 00112 1010? ???10 ?1?? 0???? ???? ?11? ?1?1?
???? ?11 10121 ?000 00?? ?000 00100 01100 02121 101

Petrobrasaurus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ?02[2/3]? ----2 100?? ?111 ???? ???? ???? ????
???? 10011 3?012 1???? ???? ? 10?2 0010[1/2] 00000 01?11 110?? 1??0? 0221? ?11?? ???? 01??
??010 30000 2210- 0?010 1010? 0??0? ???? ???? ?1?1? ???? ???? ???? ?1110 ?0011 11100
121?? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????0 00112 10100 0111? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ?000 00?? ?000 00000 00000 ???? ?01

Mansourasaurus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? 11000 ???? ?1? ?10?0 ???? ???? ???? ?1111 3-?? ?3010 ?0? ?000 0?112 000-
? 1???? 3???? ?11? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?1?1 [0/1]0000 01100 1111? 11111 ?0111 ?1012 0121?
??11 1???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ?111
001?? 1???? ???? ???? ? ? ? ???? 0???? ???? ???? ?10 11?1?

Dreadnoughtus

???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ???? ????
???? ???? ???? ???? ???? ?0221 0?01? 100?? ?1111 3-?? ?3010 2??00 11000 ?11?? ??-
? 10031 31012 1-111 ?1?? ?112 0010[1/2] ???? 0111[1/2] 11101 11100 0221? ?1131 ???? 0?123

00?10 30000 00100 00200 10000 03100 01000 100?? ?0-11 10111 00000 11001 11000 1?110 10??1
10120 12110 11101 ?????? ?????? ?11?2 ?1110 10000 11011 001?0 10112 10110 01110 1110? ??101
100?? 111?? 01?? ???? ?111? ?????? ???00 0011? ??000 00100 00000 00111 010

Mnyamawamtuka

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?0221 01012 100?? ?1111 3-0-0 01010 210?0 11?? ?1?? ?????
10033 31112 1-11[0/1] 200[0/1]? 22?12 0010[1/2] ?????? 0111? 01101 00-?0 0?20? ?????? ??01? 01??
?? 010 30000 00100 00200 11100 00100 01?00 ?0?? ?0?11 11?11 00000 11001 1??0? ?1110 0011[1/2]
10110 1111? ?????? ??11? ?11?? ?????? ?????? ??000 1??00 ?0100 ?0112 10100 0111? 11111 0????? ??????
1 11100 11111 0011? 01111 0????? ??000 01?? ?0-00 01000 00000 ???? ?0?

Malawisaurus

1120? 0????? ???1?? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ? ?????? ?????? ?0????? ?????? ??????
0???0 100?? ?????? ?????? ?0101 ??02? 1???? 21?0? ??110 13-??1 03?10 21010 110?0 01111 000-? 1003?
31112 1-112 21001 0??12 00?02 01000 01?01 110?1 1110? 02210 ?1?? ???? ?01?? ?0010 300?0 ?0100
????- 10??0 ?0100 01000 10?? ?0-11 ??1?? ?????? ?????? ?00?0 01110 ??01? 10110 0[1/2]110 001?0
??1?? 111?? ??1?? ?????? ???00 11111 0010? ???12 10?? ?????? 11101 0????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ???00 001?? ???10 00100 00000 011?? 001

Notocolossus

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
?0??? 10?3? 30?12 1-11? 00001 0????? ?????? ?????? ?????? ? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
?0103 00000 11000 00000 0-000 ??0?? ?? ???? ????11??1????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??101
10121 ?????? ?????? ?????? ?????? ? ?????? ? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??101 10111
11101 011?1 ?0111 10011 10121 ???00 00?? ????0 000?? ???00 0???? ?12

Nemegtosaurus

002 00??1 1-0?1 2?1[0/1]1 ?01[0/1]2 11110 ?0010 10110 1?0?0 120?0 1010? 1111? ?2111 011?1 10001
0??00 100?1 ?101? ?0011 ??01? 12?10 10003 21010 121?0 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?001????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

Tapuiasaurus

002?0 ?111? 0012? 10110 ?2211 200?? 01110 11?10 00?0? ??010 11?1? 11??? 11111 ???1? 0000? ???11
0???1 01??? ?0?? 1??12 ?1010 003[2/3]1 01012 100?? ?1?? ???? ????1? 2?0?? 11??? ????? ?????
1000? 31?12 1-111 2???? ????12 0?000 ????? 0110? ?1101 11??? ?12??? 11??? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ? ? ????? ???? ???? ???? ????10?10?1???? ????1????
110011???? 1???? ???? ????? ????? ????? ????1? 2???? ????? ?1?? ????? ????? ????? ?????
????1 110?1 11??? ?001?? ????? ????? ????? ????? ???

Isisaurus

????? ????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ? ?10?3- 10001? 10210 10100 00001 10100
-?100 33300 121-1 11200 0122? 1200? 00010 00011 10010 0111- 0?122 0?1?1 3110? 0????? ????1 030?0
00010 00000 -1000 01310 00200 110?? ?0-1 1?010 11300 00000 1000? 00??? ????1 ?1011 11?11 101??
????? ?????? ?1110 0111? 01100 01111 101?? ?????? ?????? ?????? ??? ? ? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ????0 000[0/1]? 2??00 00000 000000 0???? 000

Lirainosaurus

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ????1? 00012 0?010 10??? ?????? ?????? ?1? 0?000 0010?
00?10 ?????? ???? ?????? ?????? ? ?002[2/3] 11101 2100? ?????? ?????? ?????? ???? ?????? ?????? ??????
??1 ?0?13 ?0121 -11?[1/2] ????? 00?200 00101 00001 01001 00?00 ?0012 21??1 0???? ????01 ?131?
01030 0000 ?1101 ?20-1 0000? 31000 2?1?1 000?? 0?11? 1?110 00000 00010 11011 ????? ?0111 11010
01110 1???? ?????? ?????? ?1??? ????01 0???? ?????? ????01 11121 11100 11101 11010 ?????? ?????? ???
????1? ?????? ?????? ?????? ????00 000-? 00000 00000 00000 0???? 001

Alamosaurus

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?0311 01012 1?0?? 111?1 3-10? 03010 2?010 11000 ?1112 000-
3 10?11 21012 1-112 2000? 22?12 00001 01000 01112 11101 11100 1221? 111[2/3]1 10010 01223 10110
30000 01100 0020- 10000 13100 01110 100?? ?0-11 11111 13000 02001 11101 01110 ?101? 11101 02111
00111 1?111 1112- -???? ? ?1? ?0000 ?1111 100?1 ????11 2????1 11??1 11111 11??? ? ? ?1111 11111
?1101 1?1?1 11?0? ????? 00001 [0/1]????0 00000 00000 00001 11010

Rapetosaurus

00200 ?1?1? 1012? 10110 ?12?1 ?10?0 011?0 0001? 0?012 0?010 10?11 11??2 1111? ??11? 0100? ??111
0?1?1 01??0 011?? ???12 ?1010 003?1 1-012 1?040 ?1101 3-100 03?10 21000 11010 ?0110 100-? 10033
3[0/1]012 1-112 21001 02112 00002 01000 01112 01101 11-01 1221? ???3? ????? ????? ?0?0 3????
????00 ??20? ????? ?3??? 020?2 1???? ????? ?111 0000? ????? ?00? 0011? ???0 1?101 2112 11?00
110?? ?1?1? ?????1 11010 11011 0001? ?11?0 10101 11?11 1101? ????? ?10? ????? ????? ?10?? ???00
????? ????? ???00 10000 1?20? 00000 10000 00002 001 001

Opisthocoelicaudia

????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
?1?0? 100?? 30012 1-11[1/2] 21-00 -?212 00102 11000 01112 11101 11100 1220? ?1131 ?0?00 ????
10010 -0100 01100 10[0/2]0- 10000 1-100 02000 20010 00- 11 11100 00000 0?001 11101 11110 11111
11121 02111 01111 1?111 1112- -1110 11110 11000 1?111 01100 10112 10111 01111 11101 11101
10111 11110 01111 10111 10111 10122 ???00 001?2 0?0?0 000?0 00000 00021 011

Saltasaurus

????? ????? ????? ????? ????? ?????0 0???? ?1010 ???02 0?01? ????? ????? ????? ?010 0010?
?1??? ?10? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?1?01 2-100 03000 20010 10000 001101 00-
?11 13130 0121-1 12210 0?221 12000 02010 00011 11111 01111 00122 1???? 31101 0?11? 13?01 10301
00011 00??2 0- 100 00131 00021 10110 1?0?? 11?01 11000 00000 01011 011?1 10??1 1?111 21021
11011 11??? ????? ????11 10111 10110 00111 11001 10111 12101 11111 11111 001?? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? 00001 ?????00 00000 0000 00000 [0/1]1 011

Neuquensaurus

????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????
????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?1?01 3- 100 03000 2??00 ???00
00110 100- ? 111?1 30012 1- 112 21001 22112 00002 01000 ?1112 11101 11100 1221? ???31 ?0??
11?23 00010 30??0 01100 ??20- 10000 13??? 021?0 11?1? 0???? ?111 000?0 00001 01101 1?1?? ?11?
11121 02111 01111 ????? ????? ?110 11?10 1?000 11111 00110 11112 10111 1?111 1?100 01101
101?? 111?? 0???? 00?1? ????? ????? ???00 001?? ?0000 00000 00000 00021 011

LISTADO DE CARACTERES ORIGINALES DE LA MATRIZ

Carácter 1—Procesos posterolaterales del premaxilar y procesos laterales del maxilar, forma: sin contacto en la línea media (0); con contacto en la línea media formando una marcada depresión narial, foramen subnarial no visible lateralmente (1). (Wilson, 2002: carácter 1).

Carácter 2—Forma del margen anterior premaxilar: sin escalón (0); con paso marcado, pero paso corto (1); con paso marcado y largo (2) (modificado de Wilson, 2002: carácter 2).

Carácter 3—Premaxila, forma del proceso ascendente en vista lateral: convexa (0); cóncavo, con una gran proyección dorsal (1); sub-rectilínea y dirigida posterodorsalmente (2). (Whitlock, 2011: carácter 3)

Carácter 4—Premaxilar, superficie externa: sin surcos vasculares orientados anteroventralmente que se originen en una abertura en el contacto maxilar (0); surcos vasculares presentes (1). (Whitlock, 2011: carácter 2)

Carácter 5—Sutura premaxilar-maxilar, forma: plana (0); torcido en toda su longitud, dando al contacto un aspecto sinuoso en vista lateral (1). (D'Emic, 2012: carácter 2)

Carácter 6—Premaxilar, proceso premaxilar verticalmente orientado en forma de dedo pequeño cerca del ángulo anteromedial de la narina externa: (0) ausente; (1) presente. (D'Emic, 2012: carácter 3)

Carácter 7—Borde maxilar de las narinas externas, largo: corto, ocupando mucho menos de un cuarto del perímetro de las narinas (0); de largo, constituyendo más de un tercio del perímetro narial (1). (Wilson, 2002: carácter 3).

Carácter 8—Maxilar, foramen anterior a la fenestra preanteorbitaria: ausente (0); presente (1). (Zaher et al., 2011: carácter 244).

Carácter 9—Ventana preanteorbitaria: ausente (0); presentes, siendo anchas y abiertas lateralmente (1). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 4).

Carácter 10—Foramen subnarial y agujero maxilar anterior, posición: bien distanciados entre sí (0); separados por un estrecho istmo óseo (1). (Wilson, 2002: carácter 5)

Carácter 11—Ventana anteorbital: mucho más corta que el diámetro máximo orbital, menos del 85% de la órbita (0); subigual al diámetro máximo orbital, superior al 85% de la órbita (1). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 6 siguiendo a Whitlock, 2011: carácter 13)

Carácter 12—Fenestra anteorbital, forma del margen dorsal: recto o convexo (0); cóncavo (1). (Whitlock, 2011: carácter 14).

Carácter 13—Fosa anteorbitaria: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 7)

Carácter 14—Posición de las narinas externas: terminal (0); retraído al nivel de la órbita (1); retraído a una posición entre órbitas (2). (Wilson, 2002: carácter 8)

Carácter 15—Narinas externas, diámetro máximo: más cortas (0); o más largo que el diámetro máximo orbital (1). (Wilson, 2002: carácter 9)

Carácter 16—Margen ventral orbital, longitud anteroposterior: amplio, con margen orbital subcircular (0); reducido, con margen orbital agudo (1). (Wilson, 2002: carácter 10)

Carácter 17—Lagrimar, proceso anterior: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 11)

Carácter 18—Lagrimal, placa de hueso vertical que se proyecta anteriormente: ausente (0); presente (1). (D'Emic, 2012: carácter 4)

Carácter 19—Aporte yugal al borde ventral del cráneo: presente y largo (0); ausente o muy reducido (1). (Carballido et al., 2012: carácter 16).

Carácter 20—Contacto cuadradoyugal-maxilar: ausente o pequeño (0); amplio (1). (Whitlock, 2011: carácter 10).

Carácter 21—Contacto yugal-ectopterigoideo: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 12)

Carácter 22—Jugal, contribución a la fenestra anteorbitaria: ausente (0); presente, pero muy reducido (1); presente y grande, bordeando aproximadamente un tercio de su perímetro (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 13).

Carácter 23—Cuadradoyugal, posición del término anterior: posterior a la órbita (0); entre la órbita (1); sobrepasando anteriormente la órbita (2). (modificado por Canudo et al.; 2019 Con base en Whitlock, 2011: carácter 30).

Carácter 24—Cuadradoyugal, longitud del proceso anterior: corto, proceso anterior más corto que el proceso dorsal (0); largo, proceso anterior más del doble de largo que el proceso dorsal (1). (Wilson, 2002: carácter 32)

Carácter 25—Cuadradoyugal, ángulo entre los procesos anterior y dorsal: menor o igual a 90°, de modo que el eje cuadrado se dirige dorsalmente (0); más de 90°, acercándose a 130°, de modo que el eje cuadrado se inclina posterodorsalmente (1). (Whitlock, 2011: carácter 31).

Carácter 26—Borde ventral de la superficie anterior del cuadradoyugal: recto, no expandido ventralmente (0); levemente expandido ventralmente, formando un pequeño abultamiento, cuya altura es menor al doble de la altura de la rama (1); bien expandida ventralmente, formando un notorio abultamiento, cuya altura es el doble o más de la altura mínima de la rama (2). (Modificado de Upchurch et al., 2004: carácter 26)

Carácter 27—Contribución del escamoso a la fenestra supratemporal: presente, el escamoso es bien visible en vista dorsal (0); reducida o ausente (1). (Curry Rogers, 2005: carácter 37).

Carácter 28—Contacto escamoso-cuadradoyugal: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 31)

Carácter 29—Escamoso, margen posteroventral: liso (0); con una "punta" prominente, dirigida ventralmente (1). (Whitlock, 2011: carácter 37).

Carácter 30—Prefrontal, tamaño del proceso posterior: pequeño, que no se proyecta muy por detrás de la sutura frontal nasal (0); alargado, acercándose al parietal (1). (Wilson, 2002: carácter 14)

Carácter 31—Prefrontal, forma del proceso posterior: plano (0); en forma de gancho (1). (Wilson, 2002: carácter 15)

Carácter 32—Prefrontal, proceso anterior: ausente (0); presente (1). (Curry Rogers, 2005: carácter 30)

Carácter 33—Ancho de contacto prefrontal-frontal: grande, igual o mayor que la longitud anteroposterior del prefrontal (0); estrecho, menos de la mitad de la longitud anteroposterior del prefrontal (1). (Zaher et al., 2011: carácter 239).

Carácter 34—Postorbital, forma del proceso ventral: transversalmente estrecho (0); más ancho transversalmente que anteroposteriormente (1). (Wilson, 2002: carácter 16).

Carácter 35—Postorbital, proceso posterior: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 17).

Carácter 36—Postorbital, margen posterior articulado con el escamoso: con proceso posterior ahusado (0); con un proceso posterior profundo (1). (Zaher et al., 2011: carácter 245).

Carácter 37—Contribución del frontal a la fosa supratemporal: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 18)

Carácter 38—Frontales, contacto de línea media (sínfisis): suturado (0); o fusionados, en individuos adultos (1). (Wilson, 2002: carácter 19)

Carácter 39—Longitud del frontal, anteroposterior: aproximadamente el doble (0); o inferior a la anchura transversal mínima (1). (Wilson, 2002: carácter 20)

Carácter 40—Sutura fronto-nasal, forma: plana o ligeramente arqueada anteriormente (0); En forma de V, apuntando hacia atrás (1). (Whitlock, 2011: carácter 21)

Carácter 41—Frontales, superficie dorsal: sin surcos emparejados orientados anterodorsalmente (0); surcos presentes, se extienden hasta la nasal (1). (Whitlock, 2011: carácter 22)

Carácter 42—Frontal, contribución al margen dorsal de la órbita: contribución al margen dorsal de la órbita: menos de 1,5 veces la contribución del prefrontal (0); al menos 1,5 veces la contribución de prefrontal (1). (Whitlock, 2011: carácter 23)

Carácter 43—Parietal, proceso occipital, altura dorsoventral: corto, menor que el diámetro del foramen *magnum* (0); profundo, casi el doble del diámetro del foramen *magnum* (1). (Wilson, 2002: carácter 21)

Carácter 44—Parietal, contribución a la fenestra posttemporal: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 22)

Carácter 45—Parietal, distancia que separa las fenestras supratemporales: menor que el eje largo de la fenestra supratemporal, 0,8 o menos (0); casi igual que el eje largo de la fenestra supratemporal 0.8-1.2 (1); mucho más grande que el eje largo de la fenestra supratemporal más de 1,2 (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 24).

Carácter 46—Foramen postparietal: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 23)

Carácter 47—Extremo distal del proceso paroccipital: superficie recta, ligeramente expandida (0); proceso redondeado en forma de lengua (1). (Whitlock, 2011: carácter 42)

Carácter 48—Fenestra supratemporal: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 25)

Carácter 49—Fenestra supratemporal, orientación del eje largo: anteroposterior (0); transversal (1). (Wilson, 2002: carácter 26)

Carácter 50—Fenestra supratemporal, diámetro máximo: mucho más larga que (0); o inferior al del foramen magnum (1). (Wilson, 2002: carácter 27)

Carácter 51—Región supratemporal, longitud anteroposterior: barra temporal más larga (0); o más corto anteroposteriormente que transversalmente (1). (Wilson, 2002: carácter 28)

Carácter 52—Fenestra supratemporal, exposición lateral: no visible lateralmente, oscurecida por la barra temporal (0); visible lateralmente, barra temporal desplazada ventralmente (1). (Wilson, 2002: carácter 29)

Carácter 53—Supraoccipital, cresta nugal sagital: ancha, pobremente desarrollada (0); estrecho, agudo y distinto (1). (Whitlock, 2011: carácter 45).

Carácter 54—Fenestra laterotemporal, extensión anterior: posterior a la órbita (0); ventral a la órbita (1). (Wilson, 2002: carácter 30)

Carácter 55—Cuadrado, fosa: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 33)

Carácter 56—Cuadrado, fosa, profundidad: poco profunda (0); profundamente invaginado (1). (Wilson, 2002: carácter 34)

Carácter 57—Cuadrado, fosa, orientación: posterior (0); posterolateral (1). (Wilson, 2002: carácter 35)

Carácter 58—Cuadrado, forma de la superficie articular: cuadrangular en vista ventral, orientada transversalmente (0); de forma aproximadamente triangular o superficie delgada en forma de medialuna con un proceso medial dirigido anteriormente (1). (Modificado Con base en Mannion et al., 2011. de Whitlock, 2011: carácter 32).

Carácter 59—Cuadrado, forma de superficie articular: cuadrangular en vista ventral, orientado transversalmente o de forma aproximadamente triangular (0); superficie delgada en forma de medialuna con proceso medial dirigido anteriormente (1). (Modificado Con base en Mannion et al., 2011 de Whitlock, 2011: carácter 32).

Carácter 60—Contacto palatobasal, forma: pterigoideo con faceta pequeña (0); gancho orientado dorsomedialmente (1); o superficie en forma de balancín para la articulación basipterigoideo (2). (Wilson, 2002: carácter 36)

Carácter 61—Pterigoides, reborde transversal (es decir, apófisis ectopterigoidea) posición: posterior de la órbita (0); entre órbita y fenestra anteorbitaria (1); anterior a la fenestra anteorbitaria (2). (Wilson, 2002: carácter 37)

Carácter 62—Pterigoides, tamaño de reborde del cuadrado: grande, palatobasal y cuadrado bien separados (0); pequeño, palatobasal y cuadrado se acercan (1). (Wilson, 2002: carácter 38)

Carácter 63—Pterigoides, forma de rama palatina: recto, al nivel del margen dorsal de la rama cuadrada (0); escalonado, elevado por encima del nivel de la rama cuadrada (1). (Wilson, 2002: carácter 39)

Carácter 64—Pterigoides, contacto sutural con ectopterigoides: ancho, a lo largo de la superficie medial o lateral (0); estrecho, restringida a la punta anterior del ectopterigoides (1). (Zaher et al. 2011: carácter 240)

Carácter 65—Palatino, forma de rama lateral: en forma de placa (contacto maxilar largo) (0); en forma de varilla (contacto maxilar estrecho) (1). (Wilson, 2002: carácter 40)

Carácter 66—Epipterygoides: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 41)

Carácter 67—Vómer, articulación anterior: maxilar (0); premaxilar (1). (Wilson, 2002: carácter 42)

Carácter 68—Supraoccipital, altura: dos veces inferior a (0); o menor que la altura del foramen *magnum* (1). (Wilson, 2002: carácter 43)

Carácter 69—Proceso paraoccipital, proceso no articular ventral: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 44)

Carácter 70—Crista proótica, tamaño: rudimentario (0); expandido lateralmente en el proceso dorsolateral (1). (Wilson, 2002: carácter 45)

Carácter 71—Procesos basipterigoideos, longitud: corta, aproximadamente dos veces (0); o alargada, al menos cuatro veces el diámetro basal (1). (Wilson, 2002: carácter 46)

Carácter 72—Procesos basipterigoideos, ángulo de divergencia: aproximadamente 45° (0); menos de 30° (1). (Wilson, 2002: carácter 47) 47

Carácter 73—Tubera basal, profundidad anteroposterior: aproximadamente la mitad de la altura dorsoventral (0); en forma de lámina, 20% de altura dorsoventral (1). (Wilson, 2002: carácter 48)

Carácter 74—Tubera basal, ancho: mucho más amplio que (0); o más estrecho que el cóndilo occipital (1). (Wilson, 2002: carácter 49)

Carácter 75—Tubera basal: distinta de basipterigoideos (0); reducido a una ligera hinchazón en la superficie ventral del basipterigoideo (1). (Whitlock, 2011: carácter 53)

Carácter 76—Tubera basal, forma de la cara posterior: convexa (0); ligeramente cóncava (1). (Whitlock, 2011: carácter 54)

Carácter 77—Depresión basioccipital entre el foramen magno y la tubera basal: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 50)

Carácter 78—Receso basiesfenoides /basipterigoideo: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 51)

Carácter 79—Contacto basiesfenoides/cuadrado: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002)

Carácter 80—Basiesfenoides, cresta sagital entre procesos basipterigoideo: ausente (0); presente (1). (Zaher et al., 2011: carácter 242)

Carácter 81—Procesos basipterigoideos, orientación: perpendicular a (0); o en un ángulo de aproximadamente 45° con respecto al techo del cráneo (1). (Wilson, 2002: carácter 53)

Carácter 82—Basipterigoideo, área entre los procesos basipterigoideos y la tribuna paraesfenoidal: es una región subtriangular levemente cóncava (0); forma una cavidad profunda en forma de ranura que pasa posteriormente entre las bases de los procesos basipterigoideos (1). (Mannion et al., 2013: carácter 48)

Carácter 83—Región occipital del cráneo, forma: anteroposteriormente profundo, procesos paraoccipitales orientados posterolateralmente (0); procesos paraoccipitales planos orientados transversalmente (1). (Wilson, 2002: carácter 54)

Carácter 84—Cóndilo occipital, superficie lateral del basioccipital: plano o ligeramente convexo (0); fuertemente cóncava (1). (Remes et al., 2009: carácter 50)

Carácter 85—Dentario, profundidad del extremo anterior de la rama: ligeramente menor que el del dentario en la mitad de su longitud (0); 150% profundidad mínima (1). (Wilson, 2002: carácter 55)

Carácter 86—Forma del margen anteroventral del dentario: ligeramente redondeado (0); Proceso triangular que se proyecta bruscamente (1). (Wilson, 2002: carácter 56)

Carácter 87—Sínfisis dentaria, orientación: angulado 15° o más anterior a (0); o perpendicular al eje de la rama de la mandíbula (1). (Wilson, 2002: carácter 57)

Carácter 88—Dentario, forma transversal de la sínfisis: oblonga o rectangular (0); subtriangular, estrechándose bruscamente hacia el extremo ventral (1); subcircular (2). (Whitlock, 2011: carácter 60)

Carácter 89—Dentario, tuberosidad en la superficie labial cerca de la sínfisis: ausente (0); presente (1). (Whitlock, 2011: carácter 57)

Carácter 90—Forma del proceso posteroventral del dentario: simple (0); dividido (1). (D’Emic, 2012: carácter 10)

Carácter 91—Mandíbula, eminencia coronoides: fuertemente expresada, claramente sobresaliendo del plano de la porción dentígera (0); ausente (1). (Whitlock, 2011: carácter 62)

Carácter 92—Fenestra mandibular externa: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 58)

Carácter 93—Profundidad del surangular: menos del doble (0); o más de dos veces y media la profundidad máxima del angular (1). (Wilson, 2002: carácter 59) 48

Carácter 94—Cresta surangular que separa aductor y fosa articular: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 60)

Carácter 95—Fosa del aductor, profundidad de la pared medial: poco profunda (0); profundo, prearticular expandido dorsoventralmente (1). (Wilson, 2002: carácter 61)

Carácter 96—Esplenial, proceso posterior, posición: superposición angular (0); separando las porciones anteriores de prearticular y angular (1). (Wilson, 2002: carácter 62)

Carácter 97—Esplenial, proceso posterodorsal: presente, acercándose al margen de la cámara aductora (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 63)

Carácter 98—Coronoides, tamaño: se extiende hasta el margen dorsal de la mandíbula (0); reducido, sin extenderse dorsal al esplenial (1); ausente (2). (Wilson, 2002: carácter 64)

Carácter 99—Filas de dientes, forma de las porciones anteriores: porción anterior de las filas de dientes en forma de V (0); porción anterior de las filas de dientes con arco amplio en forma de U (1); porción rectangular de la mandíbula que contiene los dientes, perpendicular a las ramas de la mandíbula (2). (Wilson, 2002: carácter 65).

Carácter 100—Filas de dientes, longitud: extendiéndose a la órbita (0); restringido anterior a la órbita (1); restringida anterior a la fenestra anteorbitaria (2); restringida anterior al agujero subnarial (3). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 66)

Carácter 101—Forma de los dientes maxilares: rectos a lo largo del eje (0); torcido axialmente en un arco de 30- 45° (1). (D'Émic, 2012: carácter 15)

Carácter 102—Dientes del dentarios, número: mayor de 20 (0); 10-17 (1); 9 o menos (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 73)

Carácter 103—Dientes de reemplazo por alvéolo, número: dos o menos (0); más de cuatro (1). (Wilson, 2002: carácter 74)

Carácter 104—Placa lateral: ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 9)

Carácter 105—Dientes, orientación: perpendicular (0); u orientado anteriormente en relación con el margen de la mandíbula (1). (Wilson, 2002: carácter 75)

Carácter 106—Coronas dentales, orientación: alineadas a lo largo del eje de la mandíbula, las coronas no se superponen (0); alineado ligeramente anterolingualmente, las coronas de los dientes se superponen (1). (Wilson, 2002: carácter 69)

Carácter 107—Coronas dentales, forma: coronas estrechas (0); coronas anchas (1).

Carácter 108—Coronas dentales, forma de sección transversal en la mitad de la corona: elíptica (0); en forma de D (1); subcilíndricos (2); cilíndrico (3). (Wilson, 2002: carácter 70)

Carácter 109—Valores SI para coronas dentales: menos de 3,0 (0); 3,0-4,0 (1); 4,0-5,0 (2); más de 5,0 (3). (Upchurch et al., 2004: caps. 67-69)

Carácter 110—Oclusión corona a corona: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 67)

Carácter 111—Facetas de desgaste en forma de V: presente (0); ausente (1). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 68)

Carácter 112—Desarrollo de las facetas marginales de desgaste: bien desarrollado (0); ligeramente desarrollado como facetas marginales (1).

Carácter 113—Una faceta de desgaste de ángulo alto y una segunda faceta de desgaste de ángulo bajo: ausente (0); presente (1).

Carácter 114—Faceta plana única de desgaste en la superficie labial o lingual de los dientes: ausente (0); presente (1).

Carácter 115—Dentículos de dientes marginales: presentes (0); ausente en el borde posterior (1); ausente en los bordes anterior y posterior (2). (Wilson, 2002: carácter 72) 49

Carácter 116—Textura superficial del esmalte: suave (0); arrugado (1). (Wilson, 2002: carácter 71)

Carácter 117—Grosor del esmalte asimétrico labiolingualmente: ausente (0); presente (1). (Whitlock, 2011: carácter 74)

Carácter 118—Dientes, surcos longitudinales en la cara lingual: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 76)

Carácter 119—Vértebras cervicales, número: 10 o menos (0); 12 (1); 13-14 (2); 15 (3); 16 o más (4). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 80 y Upchurch et al., 2004: caps. 96-100)

Carácter 120—Atlas, faceta occipital del intercentrum, forma: rectangular en vista lateral, longitud de la cara dorsal inferior a la de la cara ventral (0); expandida anteroventralmente en vista lateral, la longitud anteroposterior de la cara dorsal es más corta que la de la cara ventral (1). (Wilson, 2002: carácter 79)

Carácter 121—Axis, centro, formal: más de dos veces y media más largo que alto (0); menos del doble de largo que alto (1). (D'Emic, 2012: carácter 20)

Carácter 122—Vértebras cervicales, parapófisis, forma y orientación: cortas y débilmente desarrolladas, proyectadas lateralmente o ligeramente ventralmente (0); desarrollo medio, ventralmente tal que las costillas cervicales se desplazan ventralmente alrededor de la mitad de la altura del centro (1); bien desarrollado, ancho y proyectado ventralmente de manera que las costillas cervicales se desplazan ventralmente más que la altura del centro (2). (Modificado de D'Emic, 2012: carácter 29)

Carácter 123—Centros cervicales, articulaciones: anficélica (0); opistocélica (1). (Salgado et al., 1997: carácter 1; Wilson, 2002: carácter 82; Upchurch, 1998: carácter 81 y Upchurch et al., 2004: carácter 103)

Carácter 124—Centros cervicales, superficie ventral: es plana o ligeramente convexa transversalmente (0); transversalmente cóncavo (1). (Upchurch, 1998: carácter 84 y Upchurch et al., 2004: carácter 107)

Carácter 125—Centros cervicales, quillas de la línea media en la superficie ventral: prominentes y en forma de placa (0); reducido a crestas bajas o ausente (1). (Upchurch, 1998: carácter 83 y Upchurch et al., 2004: carácter 106)

Carácter 126—Centros cervicales, pleurocelos: ausente (0); presentan bordes anterior, dorsal y ventral bien definidos, pero no el posterior (1); presente, con bordes bien definidos (2); ausente, pero con fosa lateral profunda que lleva pequeños neumatóporos que se comunican con las cavidades neumáticas interiores. (3). (Gallina, 2021)

Carácter 127—Centros cervicales, pleurocelos: sencillos sin división (0); con una excavación anterior bien definida y una fosa lisa posterior (1); dividida por un tabique óseo, lo que da como resultado una excavación lateral anterior y posterior (2); dividida en tres o más excavaciones laterales, resultando en una morfología compleja (3); con una excavación anterior bien definida y una fosa posterior lisa (Modificado de Salgado et al., 1997; Wilson, 2002; Harris, 2006)

Carácter 128—Vértebras cervicales, epífisis bien desarrolladas: ausente (0); presente (1).

Carácter 129—Vértebras cervicales, forma de las epífisis: expansiones robustas en forma de pilar por encima de las postzigapófisis (0); espinas que sobresalen posteriormente (1). (D'Emic, 2012: carácter 24)

Carácter 130—Prezigapófisis, proceso anterior adaptado ventrolateralmente a la superficie articular: ausente (0); presente (1). (Remes et al., 2009: carácter 79)

Carácter 131—Vértebras cervicales con una lámina accesoria, que va desde la PODL (o ligeramente anterior) hasta la SPOL: ausente (0); presente (1). (Modificado de D'Emic, 2012: carácter 25)

Carácter 132—Vértebras cervicales, altura dividida anchura (medida en su superficie articular posterior): superior a 1,1 (0), alrededor de 1 (1); entre 0,9 y 0,7 (2); menor que 0,7 (3). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 84; Upchurch, 1998: carácter 85 y Upchurch et al., 2004: carácter 108)

Carácter 133—Centros cervicales, pequeña muesca en el margen dorsal de la superficie articular posterior: ausente (0); presente (1). (Carballido et al., 2012)

Carácter 134—Vértebras cervicales, laminación del arco neural: bien desarrollada, con láminas y fosas bien marcadas (0); rudimentario, con láminas diapofisiarias ausentes o muy poco marcadas (1). (Wilson, 2002: car. 81)

Carácter 135—Vértebras cervicales con lámina accesorio, que va desde la lámina postzigodiapofisiaria (PODL) hasta la lámina espinoprezigapofisiaria (SPRL): ausente (0); presente (1). (Modificado de Sereno et al., 2007: caps. 50, 51; Whitlock, 2011: caps. 78, 96).

Carácter 136—Centro cervical, neummatización interna: ausente (0); presente con cavidades simples y anchas (1); presente, con varias cavidades internas pequeñas y complejas (2). (Modificado de Carballido et al., 2011)

Carácter 137—Vértebras cervicales anteriores, lámina preespinal: ausente (0); presente (1). (Carballido et al., 2012).

Carácter 138—Vértebras cervicales anteriores, forma de la espina neural: única (0); bifida (1). (Wilson, 2002: carácter 72; Upchurch et al., 2004: carácter 118)

Carácter 139—Vértebras cervicales media y posterior, lámina preespinal: ausente (0); presente (1). (Carballido et al., 2012).

Carácter 140—Vértebras cervicales medias, fosas laterales en el proceso prezigapófisis: ausente (0); presente (1). (Harris, 2006).

Carácter 141—Vértebras cervicales medias, altura del arco neural: menor que la altura de la superficie articular posterior (0); mayor que la altura de la superficie articular posterior (1). (Wilson, 2002: carácter 87; similar Upchurch et al., 2004: 111 y 112)

Carácter 142—Centro cervical medio, longitud anteroposterior dividida por la altura de la superficie articular posterior: menos de 4 (0); más de 4 (1). (Wilson, 2002: carácter 74; y Upchurch et al., 2004: carácter 102).

Carácter 143—Vértebras cervicales medias y posteriores, morfología de la lámina centroprezigapofisiaria: única (0); dividida dorsalmente, resultando en una lámina lateral y medial, siendo la lámina medial unida con la lámina intraprezigapofisiaria y no con la prezigapófisis (1); dividido, lo que resulta en la presencia de una lámina centroprezigapofisiaria "verdaderamente" dividida, que está conectada dorsalmente a la prezigapófisis (2). (Carballido et al., 2012).

Carácter 144—Vértebras cervicales media y posterior, morfología de la lámina centropostzigapofisiaria (CPOL): única (0); dividida, con la parte medial en contacto con la lámina intrapostzigapofisiaria (1) (Carballido et al., 2012)

Carácter 145—Vértebras cervicales media y posterior, superficie articular de la zigapófisis: plana (0); transversalmente convexo (1). (Upchurch et al., 2004)

Carácter 146—Vértebras cervicales medias y posteriores, reborde triangular prominente en el borde posterior del proceso diapofisario (en la PCDL): ausente (0); presente (1). (Remes et al., 2009: carácter 78)

Carácter 147—Vértebras cervicales medias, posición prezigapófisis: no se extienda más allá del margen anterior del centro (0); se extiende más allá del margen anterior del centro (1). (Salgado et al., 1997, carácter 37)

Carácter 148—Vértebras cervicales medias y posteriores, forma de parapófisis: subcircular (0); anteroposteriormente alargado (1). (D’Emic, 2012: carácter 28)

Carácter 149—Vértebras cervicales posteriores, perfil lateral de la espina neural: muestra caras craneanas y caudales con una pendiente pronunciada (0); muestra una cara craneano muy inclinada y un margen caudal notablemente menos pronunciado (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 119)

Carácter 150—Vértebras cervicales posteriores, forma de espina neural: no expandida distalmente (0); expandido, pero no tanto como el ancho del centro (1); expandido lateralmente, siendo igual o más ancho que el centro vertebral (1). (Modificado de González Riga et al., 2009)

Carácter 151—Vértebras cervicales posteriores, expansión lateral: las SPRL no contactan con los márgenes laterales de la espina neural (0); las SPRL están en contacto con los márgenes laterales de la espina neural (1). (Modificado de González Riga y Ortiz, 2014: carácter 26-27)

Carácter 152—Vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores, forma de espina neural: única (0); bífida (1). (Wilson, 2002: carácter 90, Upchurch et al., 2004: carácter 118)

Carácter 153—Vértebras cervicales posteriores, proporciones – relación altura total/longitud central: menos de 1,5 (0); más de 1,5 (1). (González Riga et al., 2009: carácter 32)

Carácter 154—Cervical posterior y dorsal anterior, espinas neurales bífidas, tubérculo mediano: ausente (0); presente (1).

Carácter 155—Número de vértebras dorsales: 14 o más (0); 13 (1); 12 (2); 10 (3). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 91; Upchurch et al. 2004: carácter 122-125)

Carácter 156—Centro dorsal, pleurocelos: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 78; Upchurch et al. 2004: 128)

Carácter 157—Vértebras dorsales, procesos transversales: se dirigen lateralmente o ligeramente hacia arriba (0); se dirigen fuertemente dorsolateralmente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 138)

Carácter 158—Vértebras dorsales, extremo distal del proceso transversal: se curva suavemente hacia la superficie dorsal del proceso (0); se destaca de la superficie dorsal, esta última tiene un área aplanada distinta que mira dorsalmente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 140)

Carácter 159—Vértebras dorsales anteriores, espina neural no bífida en vista anterior o posterior: posee márgenes laterales subparalelos (0); posee márgenes laterales que divergen ligeramente dorsalmente (1); posee márgenes laterales que divergen fuertemente dorsalmente (2); Posee márgenes laterales

inclinados dorsomedialmente, que se acercan entre sí (3). (Modificado 52 de Wilson, 2002: carácter 107; Upchurch et al., 2004: carácter 155)

Carácter 160—Vértebras dorsales medias a posteriores, espina neural no bífida en vista anterior o posterior: posee márgenes laterales subparalelos (0); posee márgenes laterales que divergen ligeramente dorsalmente (1); Posee márgenes laterales que divergen fuertemente dorsalmente (2); poseen márgenes laterales dorsomedial inclinados, que se acercan entre sí (3). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 107; Upchurch et al., 2004: carácter 155)

Carácter 161—Centro dorsal, estructuras neumáticas: ausente, centro dorsal con estructura interna sólida (0); presentes, centros dorsales con espacios aéreos simples y grandes (cámara) (1); presentes, centros dorsales con espacios aéreos pequeños y complejos (policamerato) (2); presentes, centros dorsales con pequeños y complejos espacios aéreos (semimellados/camellados) (3). (Modificado de Carballido et al., 2011)

Carácter 162—Espinas neurales dorsal anterior y media, lámina espinoprezigapofisiaria (SPRL): ausente (0); presente (1). (Modificado de Upchurch et al. (2007: carácter 131).

Carácter 163—Espinas neurales dorsales posteriores, lámina espinoprezigapofisiaria (SPRL): ausente (0); presente (1). (Modificado de Upchurch et al., 2007: carácter 132).

Carácter 164—Vértebras dorsales, espinas neurales únicas no bífidas, lámina preespinal única (PRSL): ausente (0); presente (1). (Modificado de Salgado et al., 1997: carácter14)

Carácter 165—Vértebras dorsales, espinas neurales únicas no bífidas, lámina preespinal única (PRSL): rugosa y ancha, presente en la parte más dorsal de la espina neural (0); rugosa y ancha, extendida por casi toda la espina neural (1); liso y estrecho (2). (Carballido et al., 2012)

Carácter 166—Vértebras dorsales con espinas neurales únicas, fosa única media proyectada a través de la línea media de la espina neural: presente (0); ausente (1). (Carballido et al., 2012)

Carácter 167—Vértebras dorsales con espinas neurales únicas, fosa única media, proyectada a través de la línea media de la espina neural: fosa simple mediana relativamente ancha (0); una fosa simple mediana delgada (1); fosa simple mediana extremadamente reducida (2). (Carballido et al., 2012)

Carácter 168—Centro dorsal anterior, forma de la cara articular: anficélica (0); opistocélica (1). (Wilson, 2002: carácter 94; Upchurch et al., 2004: carácter 104)

Carácter 169—Centro dorsal anterior y medio, pleurocelos: tienen márgenes caudales redondeados (0); tienen márgenes caudales afilados y agudos (1). (Salgado et al., 1997; Upchurch, 1998: carácter 06; Upchurch et al., 2004: ca 127)

Carácter 170—Arcos neurales dorsales medios en vista lateral, borde anterior de la espina neural: proyección anterior a la diapófisis (0); convergen con la diapófisis (1); proyecto posteriormente a la diapófisis (2). (Carballido et al., 2012)

Carácter 171—Vértebras dorsales anterior y media, ángulo de articulación cigapofisiaria: horizontal u orientado ligeramente posteroventralmente (0); orientado posteroventralmente (alrededor de 30°) (1); fuertemente orientado posteroventralmente (más de 40°) (2). (Carballido et al., 2012)

Carácter 172—Vértebras dorsales anteriores, orientación de la espina neural: vertical, o ligeramente inclinada (menos de 20°) (0); posterodorsalmente inclinada, más de 20° (1); dirigida anteriormente (2).

Carácter 173—Espina neural de las vértebras dorsales anteriores, procesos aliformes triangulares: ausente (0); presentes, pero no se proyectan mucho lateralmente (no tan lejos como las zigapófisis caudales) (1); presentes y proyectados lateralmente (hasta la zigapófisis caudal) (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 102 y Upchurch et al., 2004: caps. 153-154).

Carácter 174—Vértebras dorsales anteriores, espina neural ancho mínimo/largo: 0,5 o mayor (espina neural robusta y corta) (0); inferior a 0,5 (espinas neurales delgadas y altas). (Carballido et al., 2017: carácter 174)

Carácter 175—Vértebras dorsales anteriores, longitud de la espina neural (desde TPRL hasta arriba): menor que la altura del centro (0); ligeramente más alto que el centro (1); el doble o más de la altura del centro (2). (Carballido et al., 2017: carácter 175)

Carácter 176—Vértebras dorsales anteriores, borde dorsal de la espina neural: plano (0); en forma de flecha (1); convexo (2). (Carballido et al., 2017: carácter 176)

Carácter 177—Vértebras dorsales posteriores, borde dorsal de la espina neural: plano (0); en forma de flecha (1); convexo (2). (Carballido et al., 2017: carácter 177)

Carácter 178—Centro dorsal medio a posterior, superficie ventral: convexa transversalmente (0); aplanado (1); es ligeramente cóncava, a veces con una o dos crestas (2). (Upchurch et al., 2004)

Carácter 179—Vértebras dorsales medias, sistema hiposfeno-hipantro: presente (0); ausente (1). (Modificado de Salgado et al., 1997: carácter 25; Wilson, 2002: carácter 106; Upchurch et al., 2004: carácter 145)

Carácter 180—Vértebras dorsales posteriores, sistema hiposfeno-hipantro: presentes y bien desarrolladas, generalmente con forma romboidal (0); presente y débilmente desarrollado, principalmente como articulación laminar (1); ausente o solo presente en las vértebras dorsales más posteriores (2). (Carballido et al., 2012)

Carácter 181—Vértebras dorsales medias y posteriores, longitud de los procesos transversales: corta (0); larga (proyectando a lo largo de 1,5 del ancho de la superficie articular) (1). (Carballido et al., 2012)

Carácter 182—Vértebras dorsales medias y posteriores con una sola lámina (la única TPOL) que soportan el hiposfeno o la postzigapófisis desde abajo: ausente (0); presente (1). (Modificado de Upchurch et al., 2004: carácter 146)

Carácter 183—Vértebras dorsales medias y posteriores, canal neural en vista anterior: completamente rodeado por el arco neural (0); encerrado en una fosa profunda, encerrado lateralmente por pedicelos (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 136)

- Carácter 184*—Vértebras dorsales medias y posteriores, altura de la espina neural: aproximadamente el doble de la longitud del centro (0); cuatro veces la longitud del centro (1). (Upchurch et al., 2004)
- Carácter 185*—Orientación de las espinas neurales dorsales media y posterior: vertical (0); ligeramente inclinado, con un ángulo de unos 70 grados (1); fuertemente inclinada, con un ángulo no mayor de 40 grados (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 104)
- Carácter 186*—Vértebras dorsales medias y posteriores, quilla central: ausente (0); presente (1). (D'Emic, 2012: carácter 49)
- Carácter 187*—Vértebras dorsales, altura del arco neural dividida la altura del centro: menos de 0,8 (0); más de 0,8 (1). (Pol et al., 2011: carácter 132)
- Carácter 188*—Vértebras dorsales medias a posteriores, margen dorsal del pleurocelo: redondeado (0); angular (1). (Rauhut et al. 2015: carácter 346)
- Carácter 189*—Vértebras dorsales medias a posteriores, margen dorsal del pleurocelo: muy por debajo del margen dorsal del centro (0); al nivel del margen dorsal del centro o superior (1). (Rauhut et al., 2015: carácter 347)
- Carácter 190*—Vértebras dorsales medias a posteriores, pequeña fosa anterior o anteroventral al pleurocelo: ausente (0); presente (1). (Rauhut et al. 2015: carácter 348)
- Carácter 191*—Arcos neurales dorsales medios y posteriores, lámina centropostzigapofisiaria (CPOL), forma: simple (0); dividido (1). (Wilson, 2002: carácter 95)
- Carácter 192*—Arcos neurales dorsales medios y posteriores, lámina centroparapofisiaria anterior (ACPL): ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 96; Upchurch et al., 2004: carácter 133)
- Carácter 193*—Arcos neurales dorsales medios y posteriores, lámina prezigoparapofisiaria (PRPL): ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 97)
- Carácter 194*—Arcos neurales dorsales medios y posteriores, lámina centroparapofisiaria posterior (PCPL): ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 98, Upchurch et al., 2004: carácter 137)
- Carácter 195*—Centro dorsal medio y posterior en sección transversal (relación alto: ancho): subcircular (relación, similar a 1 o un poco mayor) (0); levemente comprimido dorsoventralmente (razones entre 0,8 y 1) (1); fuertemente comprimida (relación por debajo de 0,8) (2). (Modificado de Upchurch et al., 2004)
- Carácter 196*—Espina neural de las vértebras dorsales media y posterior, procesos aliformes triangulares: ausente (0); presentes, pero no se proyectan mucho lateralmente (no tan lejos como las cigapófisis caudales) (1); presentes y proyectados lateralmente (hasta la cigapófisis caudal) (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 102 y Upchurch et al., 2004: caps. 153-154).
- Carácter 197*—Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina espinodiapofisiaria (SPDL): ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 157)
- Carácter 198*—Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina espinodiapofisiaria accesorio (SPDL): ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 151)

Carácter 199—Vértebras dorsales, lámina espinodiapofisiaria: la lámina sigue la curvatura de la espina neural en vista anterior (0); lámina "enguirnaldado" desde la espina, el margen dorsal no sigue de cerca la forma de la espina neural y la diapófisis (1). (Whitlock, 2011: carácter 104)

Carácter 200—Vértebras dorsales anteriores, lámina espinopostzigapofisiaria (SPOL): ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2007: carácter 133)

Carácter 201—Espinas neurales dorsales media y posterior, lámina espinopostzigapofisiaria lateral (ISPOL): ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: 100; Upchurch et al., 2004: carácter 159)

Carácter 202—Arcos neurales dorsales medio y posterior, contacto de las láminas espinodiapofisiaria (SPDL) y espinopostzigapofisiaria (ISPOL): ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 101)

Carácter 203—Vértebras dorsales media y posterior, contacto de las láminas espinodiapofisiaria (SPDL) y espinopostzigapofisiaria (ISPOL): ventral, bien separada del proceso aliforme triangular (0); dorsal, forma parte del proceso aliforme triangular (1). (Carballido et al., 2012)

Carácter 204—Vértebras dorsales medias y posteriores, altura del arco neural por debajo de la postzigapófisis (pedicelo): menor que la altura del centro (0); inferior o superior a la altura del centro (1). (Whitlock, 2011: carácter 109)

Carácter 205—Vértebras dorsales posteriores, lámina espinopostzigapofisiaria medial (mSPOL): ausente (0); presente y forma parte de la lámina posterior mediana (1). (Carballido et al., 2012)

Carácter 206—Vértebras dorsales posteriores, procesos transversos: yacen posteriores o posterodorsal a la parapófisis (0); yacen verticalmente por encima de la parapófisis (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 139)

Carácter 207—Centro dorsal posterior, forma de la cara articular: anficélica (0); ligeramente opistocélica (1); opistocélica (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 105)

Carácter 208—Vértebras dorsales posteriores, espina neural: más estrecha transversalmente que anteroposteriormente (0); más ancho transversalmente que anteroposteriormente (1). (Wilson, 2002: carácter 92)

Carácter 209—Vértebra dorsal posterior, lámina centrodiafisiaria posterior (PCDL): tiene una punta ventral no expandida (0); se expande y puede bifurcarse hacia su punta ventral (1). (Salgado et al., 1997)

Carácter 210—Costillas cervicales, diáfisis distal de las costillas cervicales más largas: son alargadas y forman fascículos superpuestos (0); son cortos y no se proyectan más allá del extremo caudal del centro al que están unidos (1). (Wilson, 2002: carácter 140)

Carácter 211—Costillas cervicales, ángulo entre el capítulo y el tubérculo: mayor de 90°, de modo que el cuerpo de la costilla quede cerca del borde ventral del centro (0); menos de 90°, de modo que el eje de la costilla se encuentra por debajo del margen ventral del centro (1). (Wilson, 2002: carácter 139)

Carácter 212—Costillas dorsales, neumatoporos proximales: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 141)

Carácter 213—Costillas dorsales anteriores, forma transversal: subcircular (0); en forma de tablón, ancho anteroposterior más de tres veces el ancho mediolateral (1). (Wilson, 2002).

Carácter 214—Vértebras sacras, número: 3 o menos (0); 4 (1); 5 (2); 6 (3). (Wilson, 2002: carácter 108)

Carácter 215—Sacro, acople sacricostal: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 109)

Carácter 216—Vértebras sacras que contribuyen al acetábulo: números 1-3 (0); números 2-4 (1). (Wilson, 2002: carácter 110)

Carácter 217—Longitud de las espinas neurales sacras: aproximadamente el doble de la longitud del centro (0); aproximadamente cuatro veces la longitud del centro (1). (Wilson, 2002: carácter 111)

Carácter 218—Costillas sacras, longitud dorsoventral: bajas, sin proyectarse más allá del margen dorsal del ilion (0); alto que se extiende más allá del margen dorsal del ilion (1). (Wilson, 2002: carácter 112)

Carácter 219—Pleurocelos en las superficies laterales del centro sacro: ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 165)

Carácter 220—Vértebras caudales, número: 35 o menos (0); 40 a 55 (1); aumentó a 70-80 (2). (Wilson, 2002: carácter 114)

Carácter 221—Textura del hueso caudal: sólido (0); esponjoso (camelado), con grandes células internas (1). (Wilson, 2002: carácter 113)

Carácter 222—Caudales anteriores, arco neural neummatizado: ausente (0); presente (1).

Carácter 223—Procesos transversos caudales: persisten hasta caudal 20 o más posteriormente (0); desaparecen por caudal 15 (1); desaparecen por caudal 10(2). (Wilson, 2002: carácter 115)

Carácter 224—Primera superficie articular anterior del centro caudal: plana (0); cóncavo (1); convexo (2).

Carácter 225—Primer centro caudal, superficie articular posterior: plano (0); cóncavo (1); convexo (2).

Carácter 226—Primer arco neural caudal, fosa en la cara lateral de la espina neural: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 117)

Carácter 227—Vértebras caudales anteriores (principalmente la primera y la segunda): protuberancia ventral en el proceso transversal: ausente (0); presente (1). (D'Emic, 2012: carácter 52)

Carácter 228—Vértebras caudales anteriores, agujero neumático lateral: ausente (0); presente (1). El estado derivado se usa incluso para forámenes pequeños. (Modificado de D'Emic, 2012: carácter 56)

Carácter 229—Vértebras caudales posteriores más anteriores y medias, orientación de los procesos transversales: perpendicular (0); dirigida hacia atrás, alcanzando el margen posterior del centro (1). (D'Emic, 2012: carácter 59)

Carácter 230—Vértebras caudales anteriores, procesos transversales: superficie ventral dirigida lateralmente o ligeramente ventralmente (0); dirigida dorsalmente (1). (Whitlock, 2011: carácter 125)

Carácter 231—Centro caudal anterior (excluyendo el primero), forma de la cara articular: anfiplática o anficélica (0); procélica/distoplática (1); ligeramente procélico (2); procélico (3); superficie posterior marcadamente más cóncava que la anterior (4). (Modificado de González Riga et al, 2009)

Carácter 232—Centro caudal anterior, foramen neumático grande en la cara lateral (pleurocelos): ausente o reducido (0); presente (1). El estado derivado se usa únicamente cuando el agujero neumático lateral es grande y ocupa gran parte del centro, como se observa típicamente en varios diplodócidos. (Modificado de Wilson, 2002: carácter 119)

Carácter 233—Vértebras caudales anteriores, superficies ventrales: convexa transversalmente (0); cóncava transversalmente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 182)

Carácter 234—Vértebras caudales anteriores y medias, crestas ventrolaterales: ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 183)

Carácter 235—Vértebras caudales anterior y media, proceso lateral triangular en la espina neural: ausente (0); presente (1). (Whitlock, 2011: carácter 123)

Carácter 236—Forma de los procesos transversos caudales anteriores: triangular, estrechándose distalmente (0); "en forma de ala", que no se estrecha distalmente (1); similar al proceso en forma de ala (no se estrecha distalmente), pero con el margen lateral alto orientado dorsomedialmente en lugar de vertical (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 128, agregando un carácter para describir los procesos elevados observados en algunos titanosauriformes).

Carácter 237—Espinas neurales caudales anteriores, forma transversal: espinas neurales anteroposteriormente largas y lateromedialmente delgadas (0); cuadrada (largo y anchos similares) (1); expandido lateralmente, alrededor de 1,5 veces más ancho que largo (2). (modificado de Wilson, 2002: carácter 126)

Carácter 238—Procesos transversos caudales anteriores, profundidad proximal: superficial, solo en el centro (0); profundo, que se extiende desde el centro hasta el arco neural (1). (Wilson, 2002: carácter 127)

Carácter 239—Procesos transversos caudales anteriores, láminas diapofisiarias (ACDL, PCDL, PRDL, PODL): ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 129)

Carácter 240—Procesos transversos caudales anteriores, lámina centrodiafisiaria anterior (ACDL), forma: única (0); dividido (1). (Wilson, 2002: carácter 130)

Carácter 241—Vértebras caudales anteriores, cresta del hiposfeno: ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 187)

Carácter 242—Centro caudal anterior, longitud: aproximadamente la misma (0); o doblando sobre las primeras 20 vértebras (1). (Wilson, 2002: carácter 120)

Carácter 243—Arcos neurales caudales anteriores, lámina espinoprezigapofisiaria (SPRL): ausente o presente como pequeñas crestas cortas que desaparecen rápidamente en el margen anterolateral de la columna (0); presente, extendiéndose sobre la cara lateral de la espina neural (1); presentes, bien desarrollados y extendiéndose hacia los bordes anterior o anterolateral de la espina neural (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 121). Se incorporó un tercer estado para incluir la morfología observada en algunos taxones en los que la SPRL está bien desarrollada, pero no se extiende hacia la cara lateral de la espina neural, como es el caso de Patagotitan.

Carácter 244—Arcos neurales caudales anteriores, lámina espinodiapofisiaria (SPDL): ausente (0); presente (1). En los titanosaurios, el SPDL, cuando está presente, se extiende desde la sección diapofisiaria del proceso transversal (la parte más dorsal) hasta la espina neural.

Carácter 245—Arcos neurales caudales anteriores, contacto lámina espinoprezigapofisiaria (SPRL)-lámina espinopostzigapofisiaria (SPOL): ausente (0); presente, formando una lámina prominente en la cara lateral de la espina neural (1). (Wilson, 2002: carácter 122)

Carácter 246—Arcos neurales caudales anteriores, lámina preespinal (PRSL): ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 123)

Carácter 247—Vértebras caudales anteriores, SPRL colocadas ventral y medialmente, generalmente descritas como PRSL bifurcada: ausente (0); presente (1). Este carácter se propuso originalmente como una autapomorfía de *Futalognkosaurus*, pero no se limita solo a este saurópodo.

Carácter 248—Lámina preespinal caudal anterior (PRSL), en forma triangular producto de una expansión dorsal de la misma: ausente (0); presente (1).

Carácter 249—Vértebras caudales anteriores, láminas delgadas de un par que limitan las láminas preespinales y que divergen dorsalmente: ausente (0); presente (1). (Gallina, 2015)

Carácter 250—Centro caudal medio, forma: cilíndrico (0); con margen ventral plano (1); cuadrangular, plano ventral y lateralmente (2); trapezoidal (comprimido lateralmente formando una fosa poco profunda) (3). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 131, Carballido et al., 2020: carácter 250 y Hechenleitner et al., 2020: carácter 250).

Carácter 251—Centro caudal anterior y medio, hueco longitudinal ventral: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 132)

Carácter 252—Centro caudal medio, forma de la cara articular: anfiplática o anficélica (0); procélica/distoplática (1); ligeramente procélica (2); procélica (3). (González Riga et al., 2009)

Carácter 253—Vértebras posteriores más anteriores y caudales medias, ubicación de los arcos neurales: sobre el punto medio del centro con cantidades aproximadamente inferiores del centro expuestas en cada extremo (0); en la mitad anterior del centro (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 185)

Carácter 254—Vértebras caudales anteriores, cara anterior del centro fuertemente inclinada anteriormente: ausente (0); presente (1). (Santucci & Arruda Campos, 2011: carácter 256)

Carácter 255—Vértebras caudales medias, con la cara anterior fuertemente inclinada anteriormente: ausente (0); presente (1).

Carácter 256—Vértebras caudales medias, altura de los pedicelos por debajo de la prezigapófisis: baja con borde anterior del pedicelo curvo (0); alto con borde anterior vertical del pedicelo (1); alta con borde anterior del pedicelo curvo (2). (Carballido et al., 2012; estado [2] nuevo)

Carácter 257—Vértebras caudales medias, orientación de las espinas neurales: anteriormente (0); verticales (1); ligeramente dirigido hacia atrás (2); fuertemente dirigido posteriormente (3). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 133)

Carácter 258—Vértebras caudales posteriores, espina neural fuertemente desplazada hacia atrás: ausente (0); presente (1). (Carballido et al., 2012).

Carácter 259—Vértebras caudales medias, relación entre la longitud del centro y la altura del centro: menos de 2, generalmente 1,5 o menos (0); 2 o superior (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 179)

Carácter 260—Vértebras caudales posteriores más anteriores (aquellas con espina neural aún bien desarrollada), orientación de la espina neural: vertical (0); ligeramente dirigida hacia atrás (1); fuertemente dirigido posteriormente (2). (Carballido et al., 2012)

Carácter 261—Centro caudal posterior, forma de la cara articular: anfiplática (0); procélico (1); opistocélico (2). (Modificado de González Riga et al., 2009)

Carácter 262—Centro caudal posterior, forma: cilíndrico (0); dorsoventralmente aplanado, ancho por lo menos dos veces la altura (1). (Wilson, 2002: carácter 135)

Carácter 263—Vértebras caudales posteriores, relación entre longitud y altura: menos de 5, generalmente 3 o menos (0); 5 o superior (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 180)

Carácter 264—Centro caudal distal, forma de la cara articular: platicélica (0); biconvexo (1). (Wilson, 2002: carácter 136)

Carácter 265—Centro caudal biconvexo distal, número: 10 o menos (0); más de 30 (1). (Wilson, 2002: carácter 137)

Carácter 266—Centro caudal biconvexo distal, relación longitud-altura: menos de 4 (0); mayor que 5 (1). (Wilson, 2002: carácter 138)

Carácter 267—Arcos hemales bifurcados con proyecciones anterior y posterior: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 143)

Carácter 268—Arcos hemales bifurcados, distribución: solo cola distal (0); a lo largo de las vértebras caudales media y posterior (1). (Wilson, 2002: carácter 144)

Carácter 269—Arcos hemales, crus que unen el margen dorsal del canal hemal: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 145)

Carácter 270—Canal hemal del chevron, profundidad: corto, aproximadamente 25% (0); o largo, aproximadamente el 50% de la longitud del cheurón (1). (Wilson, 2002: carácter 146)

Carácter 271—Arcos hemales: persistentes en al menos el 80% de la cola (0); desapareciendo por caudal 30 (1). (Wilson, 2002: carácter 147)

Carácter 272—Arcos hemales posteriores, contacto distal: fusionado (0); sin fusionar (abierto) (1). (Wilson, 2002: carácter 148)

Carácter 273—Postura: bípedo (0); columnar, postura cuadrúpeda obligatoria (1). (Wilson, 2002: carácter 149) Faja escapular

Carácter 274—Proceso del acromion escapular, tamaño: estrecho (0); ancho, superior al 150% del ancho mínimo de la hoja (1). (Wilson, 2002: carácter 150)

Carácter 275—Hoja escapular, orientación respecto a la articulación coracoides: perpendicular (0); formando un ángulo de 45° (1); oblicuo, pero el ángulo es mayor a 45° (2). (Wilson, 2002: carácter 151; estado [2] nuevo)

Carácter 276—Hoja escapular, expansión distal: ausente (0); presente (1).

Carácter 277—Hoja escapular, forma: borde acromial no expandido (ambos bordes corren paralelos entre sí) (0); expansión redondeada en el lado acromial (1); en forma de raqueta (2): marcada expansión distal debido a la orientación posterodorsal del borde dorsal (3). (Wilson, 2002: carácter 152; modificado por Carballido et al., 2017: carácter 277)

Carácter 278—Escápula, margen dorsal del proceso acromial: cóncavo o recto (0); con concavidad en forma de V (1); con concavidad en forma de U (2). (Serenio et al., 2007: 88)

Carácter 279—Escápula, punto más alto del margen dorsal de la hoja: inferior al margen dorsal del extremo proximal (0); a la misma altura que el margen dorsal del extremo proximal (1); más alto que el margen dorsal del extremo proximal (2). (Carballido et al., 2012 a partir de Mannion, 2009)

Carácter 280—Escápula, desarrollo del proceso acromial: no desarrollado (0); bien desarrollado (1). (Carballido et al., 2012)

Carácter 281—Longitud escapular/ancho mínimo de la hoja: 5,5 o menos (0); 5.5 o más (1). (Carballido et al., 2012)

Carácter 282—Escápula, margen ventral con un proceso ventromedial bien desarrollado: ausente (0); presente, teniendo sólo uno (1); presente, teniendo dos procesos (2). Se agregó un estado. (Modificado de Carballido et al., 2011)

Carácter 283—Escapula, posición del proceso acromial: se encuentra casi al nivel del glenoides (0); se encuentra casi en el punto medio del cuerpo escapular (1). (Carballido et al., 2012)

Carácter 284—Longitud del acromion escapular: menos de 1/2 longitud escapular (0); al menos 1/2 longitud escapular (1). (Mannion et al., 2012: carácter 168)

Carácter 285—Orientación escapular glenoidea: relativamente plana o lateral (0); fuertemente biselado medialmente (1). (Wilson, 2002: carácter 153)

Carácter 286—Hoja escapular, sección transversal en la base: plana o rectangular (0); En forma de D (1). (Wilson, 2002: carácter 154)

Carácter 287—Coracoides, longitud proximodistal: menor que la longitud de la articulación escapular (0); aproximadamente el doble de la longitud de la articulación escapular (1). (Wilson, 2002: carácter 155)

Carácter 288—Coracoides, forma del margen anteroventral: redondeado (0); rectángulo (1). (Wilson, 2002: carácter 156)

Carácter 289—Margen dorsal del coracoides en vista lateral: alcanza o supera el nivel del margen dorsal de la expansión escapular (0); se encuentra por debajo del nivel de la expansión proximal escapular y separada de ésta por una muesca en forma de V (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 207)

Carácter 290—Coracoides, surco profundo infraglenoideo: ausente (0); presente (1).

- Carácter 291*—Coracoides, labio infraglenoideo: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 157)
- Carácter 292*—Placa esternal, forma: margen posterolateral curvo (0); margen posterolateral expandido como una esquina (1). (D’Emic, 2012: carácter 76)
- Carácter 293*—Placa esternal, forma: ovalada (0); media luna (1). (Wilson, 2002: carácter 158)
- Carácter 294*—Expansión posterolateral prominente de la placa esternal que produce un perfil en forma de riñón en vista dorsal: ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 211)
- Carácter 295*—Cresta orientada parasagital prominente en la superficie dorsal de la placa esternal: ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 212)
- Carácter 296*—Cresta en la superficie ventral de la placa esternal: ausente (0); presente (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 213)
- Carácter 297*—Relación entre la longitud máxima de la placa esternal y la longitud del húmero: menos de 0,75, generalmente menos de 0,65 (0); mayor a 0,75 (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 209)
- Carácter 298*—Húmero, protuberancia posterolateral fuerte alrededor del nivel de la cresta deltopectoral: ausente (0); presente (1). (D’Emic, 2012: carácter 80)
- Carácter 299*—Húmero, forma de los cóndilos radial y ulnar: cóndilo radial dividido en la cara anterior por una muesca (0); indiviso (1). (D’Emic, 2012: carácter 83)
- Carácter 300*—Relación húmero-fémur: menos de 0,60 (0); 0,60 a 0,69 (1); 0,70 a 0,90 (2); mayor a 0,90 (3) (Modificado de Upchurch et al., 2004: carácter 216, Carballido et al., 2017: carácter 300 y Hechenleitner et al., 2020: carácter 300).
- Carácter 301*—Inserción deltopectoral humeral, desarrollo: prominente (0); reducido a una cresta o arista baja (1). (Wilson, 2002: carácter 160)
- Carácter 302*—Cresta deltopectoral humeral, forma: relativamente estrecha en toda su longitud (0); marcadamente expandido distalmente (1). (Wilson, 2002: carácter 161)
- Carácter 303*—Sección transversal de la diáfisis humeral, forma: circular (0); elíptica (1). (Mannion et al, 2011: carácter 170)
- Carácter 304*—Húmero, RI (sensu Wilson y Upchurch, 2003): Grácil (menos de 0,27) (0); medio (0,28-0,32) (1); Robusto (más de 0,33) (2). (Carballido et al., 2012)
- Carácter 305*—Cóndilos humerales distales, forma de la superficie articular: restringida a la porción distal del húmero (0); expuesto en la porción anterior de la diáfisis humeral (1). (Wilson, 2002: carácter 163)
- Carácter 306*—Cóndilo humeral distal, forma: dividido (0); plano (1). (Wilson, 2002: carácter 164)
- Carácter 307*—Humeral, margen lateral: medialmente desviado (0); casi recto hasta la mitad del largo o incluso más (1); casi recta hasta el tercio proximal de la longitud total del húmero (2). (Carballido et al., 2012)
- Carácter 308*—Esquina proximolateral humeral, forma: redondeada, la superficie dorsal es bien convexa (0); pronunciado / cuadrado, la superficie dorsal baja, casi plana (1). (Wilson, 2002: carácter 159)

Carácter 309—Cóndilo proximal ulnar, forma: subtriangular (0); trirradiado, con fosa radial profunda (1). (Wilson, 2002: carácter 165)

Carácter 310—Procesos condilares proximales ulnares, longitudes relativas: subiguales (0); desigual, brazo anterior más largo (1). (Wilson, 2002: carácter 166)

Carácter 311—Apófisis del olécranon ulnar, desarrollo: prominente, proyectándose por encima de la articulación proximal (0); rudimentario, al nivel de la articulación proximal (1). (Wilson, 2002: carácter 167) 61

Carácter 312—Ulna, relación longitud-anchura proximal: grácil (0); robusta (1). (Wilson, 2002: carácter 168)

Carácter 313—Cóndilo distal radial, forma: redonda (0); subrectangular, aplanado posteriormente y articulado delante de la ulna (1). (Wilson, 2002: carácter 169)

Carácter 314—Radio, ancho distal: ligeramente más grande que el ancho del eje medio (0); aproximadamente el doble del ancho del eje medio (1). (Wilson, 2002: carácter 170)

Carácter 315—Radio, orientación del cóndilo distal: perpendicular al eje longitudinal de la diáfisis (0); biselado aproximadamente 20° proximalmente en relación con el eje largo del eje (1). (Wilson, 2002: carácter 171)

Carácter 316—Huesos del carpo, número: 3 o más (0); 2 o menos (1). (Wilson, 2002: carácter 173)

Carácter 317—Huesos del carpo, forma: redonda (0); en forma de bloque, con superficies proximal y distal aplanadas (1). (Wilson, 2002: carácter 174)

Carácter 318—Metacarpo, forma: esparcido (0); unido, con ejes subparalelos y superficies articulares que se extienden hasta la mitad de su longitud (1). (Wilson, 2002: carácter 175)

Carácter 319—Metacarpianos, forma de la superficie proximal en articulación: suavemente curvándose, formando un arco de 90° (0); En forma de U, subtendiendo un arco de 270 (1). (Wilson, 2002: carácter 176)

Carácter 320—Relación metacarpiano-radio más larga: cerca de 0,3 (0); 0,45 o más (1). (Wilson, 2002: carácter 177)

Carácter 321—Metacarpiano I, longitud: más corta que el metacarpiano IV (0); más largo que el metacarpiano IV (1). (Wilson, 2002: carácter 178)

Carácter 322—Metacarpiano I, forma del cóndilo distal: dividido (0); indiviso (1). (Wilson, 2002: carácter 179)

Carácter 323—Cóndilo distal del metacarpiano I, orientación del eje transversal: biselado aproximadamente 20° con respecto al eje de la diáfisis (0); proximal o perpendicular con respecto al eje del eje (1). (Wilson, 2002: carácter 180)

Carácter 324—Dígitos manuales II y III, número de falange: 2- 3-4-3-2 o más (0); reducido, 2-2-2-2 o menos (1); ausente o no osificado (2). (Wilson, 2002: carácter 181)

Carácter 325—Falange manual I.1, forma: rectangular (0); en forma de cuña (1). (Wilson, 2002: carácter 182)

Carácter 326—Falanges manuales no ungueales, forma: más largas proximalmente que anchas transversalmente (0); más ancho transversalmente que largo proximalmente (1). (Wilson, 2002: carácter 183)

Carácter 327—Pelvis, ancho anterior: estrecho, ilion más largo anteroposteriormente que la distancia que separa los procesos preacetabulares (0); ancho, la distancia entre los procesos preacetabulares excede la longitud anteroposterior del ilion (1). (Wilson, 200: carácter 184)

Carácter 328—Ilión, tamaño del pedúnculo isquiádico: grande, prominente (0); bajo, redondeada (1). (Wilson, 2002: carácter 185)

Carácter 329—Ilión, forma del margen dorsal: plano (0); semicircular (1). (Wilson, 2002: carácter 186)

Carácter 330—Ilión, forma del margen ventral preacetabular: recto (0), cóncavo (1); con protuberancia ventral convexa (2)

Carácter 331—Ilión, forma del proceso preacetabular: puntiaguda, arqueada ventralmente (0); semicircular, con giro posteroventral de la tapa de cartílago (1). (Wilson, 2002: carácter 188)

Carácter 332—Ilion, orientación del proceso preacetabular: anterolateral al eje del cuerpo (0); perpendicular al eje del cuerpo (1). (Wilson, 2002: carácter 189)

Carácter 333—Punto más alto en el margen dorsal del ilion: se encuentra caudal a la base del proceso púbico (0); se encuentra craneano a la base del proceso púbico (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 245)

Carácter 334—Longitud del pubis con respecto al isquion: pubis ligeramente menor o inferior al isquion (0); pubis más grande (120% +) que el isquion (1). (Carballido et al., 2012)

Carácter 335—Pubis, desarrollo del proceso ambiens: pequeño, confluyente con margen anterior del pubis prominente (0); se proyecta anteriormente desde el margen anterior del pubis (1). (Wilson, 2002: carácter 189)

Carácter 336—Expansión púbica, forma: plana (sínfisis recta) (0); inclinado anteromedialmente (sínfisis con forma suave) (1). (Wilson, 2002: carácter 190).

Carácter 337—Contacto puboisquiádico, longitud: aproximadamente un tercio de la longitud total del pubis (0); la mitad de la longitud total del pubis (1). (Wilson, 2002: carácter 191)

Carácter 338—Isquion, superficie articular acetabular: mantiene aproximadamente el mismo ancho transversal en toda su longitud (0); es transversalmente más angosto en su porción central y fuertemente expandido a medida que se acerca a las articulaciones ilíaca y púbica (1). (Mannion et al., 2013: carácter 180)

Carácter 339—Isquion, pedúnculo ilíaco con constricción o "cuello": ausente (0); presente (1). (Whitlock, 2011: carácter 173).

Carácter 340—Isquion, cicatriz muscular alargada en el extremo proximal: ausente (0); presente (1). (Whitlock, 2011: carácter 174)

- Carácter 341*—Hoja isquiática, forma: emarginada distal al pedúnculo púbico (0); sin emarginación distal al pedúnculo púbico (1). (Wilson, 2002: carácter 193)
- Carácter 342*—Articulación púbica isquiática: menor o igual a la longitud anteroposterior del pedicelo púbico (0); mayor que la longitud anteroposterior del pedicelo púbico (1). (Salgado et al., 1997)
- Carácter 343*—Isquion, ancho anteroposterior del pedicelo púbico dividido por la longitud total del isquion: menos de 0,5 (0); 0,5 o mayor (1). (Carballido et al., 2012).
- Carácter 344*—Diáfisis isquiática distal, forma: triangular, la profundidad de la diáfisis isquiática aumenta medialmente (0); En forma de cuchilla, profundidades mediales y laterales subiguales (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 194)
- Carácter 345*—Diáfisis isquiáticas distales, forma de sección transversal: en forma de V, formando un ángulo de casi 50° entre sí (0); plano, casi coplanar (1). (Wilson, 2002: carácter 195)
- Carácter 346*—Isquiones, extremo distal: solo está ligeramente expandido (0); está fuertemente expandida dorsoventralmente (1). (Upchurch, 1998: carácter 183)
- Carácter 347*—Isquion, ángulo formado entre el eje y la línea acetabular: formando un ángulo casi recto (80-110°) (0) o; un ángulo cerrado (menos de 70°) (1). (Carballido et al., 2012)
- Carácter 348*—Tuberosidad isquiática: ausente (0); presente (1). (Otero, 2010)
- Carácter 349*—Fémur, cresta longitudinal en la cara anterior: ausente (0); presente (1). (D’Emic, 2012: carácter 107)
- Carácter 350*—Fémur, cóndilo fibular: bien desarrollado, con una proyección posterior similar a la tibial (0); mucho más corto que el cóndilo tibial (1). (Carballido et al., 2017)
- Carácter 351*—Fémur, desarrollo del epicóndilo: bien desarrollado (0); reducido, casi ausente (1). (Carballido et al., 2017)
- Carácter 352*—Fémur, posición del cuarto trocánter: casi a la mitad del fémur (0); en el tercio proximal del fémur (1). (Carballido et al., 2017)
- Carácter 353*—Fémur, desarrollo del cuarto trocánter: prominente (0); reducido a cresta o cresta (1); extremadamente reducida (2). (Modificado de Wilson, 2002: carácter 196, siguiendo a Whitlock, 2011: carácter 186)
- Carácter 354*—Fémur, trocánter menor: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 197)
- Carácter 355*—Diáfisis media del fémur, diámetro transversal: subigual al diámetro anteroposterior (0); 125- 150% diámetro anteroposterior (1); al menos 185% del diámetro anteroposterior (2). (Wilson, 2002: carácter 198)
- Carácter 356*—Fémur, abultamiento lateral (marcado por la expansión lateral y una orientación dorsomedial del margen laterodorsal del fémur, que comienza por debajo del margen ventral de la cabeza del fémur): ausente (0); presente (1). (Salgado et al., 1997)
- Carácter 357*—Fémur, cresta pronunciada en la superficie posterior entre el trocánter mayor y la cabeza: ausente (0); presente (1). (Whitlock, 2011: carácter 181)

Carácter 358—Posición de la cabeza del fémur: perpendicular a la diáfisis, se eleva al mismo nivel que el trocánter mayor (0); dirigido dorsalmente, se eleva muy por encima del nivel del trocánter mayor (1). (Modificado de Upchurch et al., 2004: carácter 263)

Carácter 359—Fémur, cóndilos distales ancho transversal relativo: subigual (0); tibial mucho más ancho que fibular (1). (Wilson, 2002: carácter 2000)

Carácter 360—Fémur, orientación de los cóndilos distales: perpendicular o ligeramente biselado dorsolateralmente (0); o biselado dorsomedialmente aproximadamente 10 con respecto a la diáfisis femoral (1). (Wilson, 2002: carácter 201) 64

Carácter 361—Fémur, forma de la superficie articular de los cóndilos distales: restringida a la porción distal del fémur (0); expandido sobre la porción anterior de la diáfisis femoral (1). (Wilson, 2002: carácter 202)

Carácter 362—Situación del cuarto trocánter femoral: en la superficie caudal de la diáfisis, cerca de la línea media (0); en el margen caudomedial del eje (1). (Upchurch et al., 2004: carácter 268)

Carácter 363—Cóndilo tibial proximal, forma: estrecho, eje largo anteroposterior (0); expandido transversalmente, cóndilo subcircular (1). (Wilson, 2002: carácter 203)

Carácter 364—Cresta cnemial tibial, orientación: proyección anterior (0); o lateralmente (1). (Wilson, 2002: carácter 204)

Carácter 365—Tibia, ancho distal: aproximadamente 125% (0); más del doble del ancho del eje medio (1). (Wilson, 2002: carácter 205)

Carácter 366—Proceso posteroventral distal tibial, tamaño: ancho transversalmente, que cubre la fosa posterior del astrágalo (0); acortado transversalmente, fosa posterior del astrágalo visible posteriormente (1). (Wilson, 2002: carácter 206)

Carácter 367—Fíbula, cicatriz tibial proximal, desarrollo: no bien marcado (0); bien marcado y profundizando anteriormente (1). (Wilson, 2002: carácter 207)

Carácter 368—Fíbula, trocánter lateral: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 208)

Carácter 369—Cóndilo distal del Fíbula, tamaño: sub igual al eje (0); expandido transversalmente, más del doble del ancho del eje medio (1). (Wilson, 2002: carácter 209)

Carácter 370—Fíbula, extremo proximal, cresta anterior: ausente o poco desarrollado (0); bien desarrollado creando un pilar proximal entrelazado (1). (D'Emic, 2012: carácter 111)

Carácter 371—Fíbula, forma de eje: recto o ligeramente sigmoidal (0); sigmoide, de modo que las caras proximal y distal estén anguladas en relación con la diáfisis media (1). (D'Emic, 2012: carácter 113)

Carácter 372—Astrágalo, forma: al menos 1,5 veces más ancho que anteroposteriormente largo (0); Dimensiones anteroposterior y transversal sub iguales (1). (D'Emic, 2012: carácter 115)

Carácter 373—Astrágalo, forma: rectangular (0); en forma de cuña, con ángulo anteromedial reducido (1). (Wilson, 2002: carácter 210)

- Carácter 374*—Astrágalo, faceta ulnar: mira lateralmente (0); se enfrenta posterolateralmente, margen anterior visible en vista posterior (1). (Whitlock, 2011: carácter 186)
- Carácter 375*—Astrágalo, agujeros en la base del proceso ascendente: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 211)
- Carácter 376*—Astrágalo, longitud del proceso ascendente: limitado a los dos tercios anteriores del astrágalo (0); extendiéndose al margen posterior del astrágalo (1). (Wilson, 2002: carácter 212)
- Carácter 377*—Astrágalo, forma de fosa posterior: sin dividir (0); dividida por la cresta vertical (1). (Wilson, 2002: carácter 213)
- Carácter 378*—Astrágalo, longitud transversal: 50% más de (0); o inferior a la altura proximodistal (1). (Wilson, 2002: carácter 214)
- Carácter 379*—Calcáneo: presente (0); ausente o no osificado (1). (Wilson, 2002: carácter 215)
- Carácter 380*—Tarsianos distales 3 y 4: presente (0); ausente o no osificado (1). (Wilson, 2002: carácter 216)
- Carácter 381*—Metatarso, postura: unido (0); extendido (1). (Wilson, 2002: carácter 217)
- Carácter 382*—Cóndilo proximal del metatarsiano I, orientación del eje transversal: perpendicular a (0); con un ángulo ventromedial de aproximadamente 15° con respecto al eje del eje (1). (Wilson, 2002: carácter 218)
- Carácter 383*—Cóndilo distal del metatarsiano I, orientación del eje transversal: perpendicular a (0); angulado dorsomedialmente al eje del eje (1). (Wilson, 2002: carácter 219)
- Carácter 384*—Longitud del metatarsiano III dividida por la longitud del metatarsiano I: menos de 1,3 (0); más de 1,3 (1). (González Riga et al., 2016: carácter 331)
- Carácter 385*—Metatarsiano más largo: metatarsiano III (0); metatarsiano IV (1). (González Riga et al., 2016: carácter 334)
- Carácter 386*—Cóndilo distal del metatarsiano I, proyección posterolateral: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002: carácter 220)
- Carácter 387*—Metatarsiano I, ancho mínimo del eje: menor que el de los metatarsianos II-IV (0); o mayor que la de los metatarsianos II-IV (1). (Wilson, 2002: carácter 221)
- Carácter 388*—Cóndilo proximal del metatarsiano I y V, tamaño: menor que (0); o casi igual a los de los metatarsianos II y IV (1). (Wilson, 2002: carácter 222)
- Carácter 389*—Longitud del metatarsiano III: más del 30% (0); o menos del 25% de la tibia (1). (Wilson, 2002: carácter 223)
- Carácter 390*—Metatarsianos III y IV, diámetros transversales mínimos de la diáfisis: inferior a (0); o menos del 65% de los metatarsianos I o II (1). (Wilson, 2002: carácter 224)
- Carácter 391*—Metatarsiano IV, extremo proximomedial, forma: plana o ligeramente cóncava (0); posee un receso distintivo (1). (D'Emic, 2012: carácter 117)

- Carácter 392*—Metatarsiano IV, extremo distal, orientación: aproximadamente perpendicular al eje longitudinal del hueso (0); biselado hacia arriba medialmente (1). (D’Emic, 2012: carácter 118)
- Carácter 393*—Metatarsiano V, longitud: más corto que (0); o al menos el 70% de la longitud del metatarsiano IV (1). (Wilson, 2002: carácter 225)
- Carácter 394*—Falanges pedales no ungueales, forma: más largas proximalmente que anchas transversalmente (0); más ancho transversalmente que largo proximalmente (1). (Wilson, 2002: carácter 226)
- Carácter 395*—Falanges pedales II-IV, penúltimas falanges, desarrollo: de tamaño inferior a las falanges más proximales (0); rudimentario o ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 227)
- Carácter 396*—Falanges pedales, orientación: alineado con (0); o desviado lateral al eje del dedo (1). (Wilson, 2002: carácter 228)
- Carácter 397*—Falanges pedales, dígito I ungueal, longitud relativa a dígito II ungueal: subigual (0); 25% mayor que el del dígito II (1). (Wilson, 2002: carácter 229)
- Carácter 398*—Falanges pedales, dígito I ungueal, largo: más corto (0); o más largo que el metatarsiano I (1). (Wilson, 2002: carácter 230)
- Carácter 399*—Falanges pedal ungueal I, forma: más ancha transversalmente que dorsoventralmente (0); en forma de hoz, mucho más profunda dorsoventralmente que ancha transversalmente (1). (Wilson, 2002: carácter 231)
- Carácter 400*—Falanges pedal ungueal II-III, forma: más ancha transversalmente que dorsoventralmente (0); en forma de hoz, mucho más profunda dorsoventralmente que ancha transversalmente (1). (Wilson, 2002: carácter 232)
- Carácter 401*—Falanges pedal, dedo IV ungueal, desarrollo: sub igual en tamaño a los ungueales de los dedos pedales II y III (0); rudimentario o ausente (1). (Wilson, 2002: carácter 233)
- Carácter 402*—Falanges pedal, dedos II y III, dimensiones proximales: tan anchas como profundas (0); significativamente más ancha que profunda (1). (Allain y Aquesbi, 2008: carácter 253)
- Carácter 403*—Número de falanges en dígito II: 3 (0); 2 (1). (González Riga et al., 2016: carácter 348)
- Carácter 404*—Número de falanges en dígito III: 4 (0); 3 (1). (González Riga et al., 2016: carácter 349)
- Carácter 405*—Número de falanges en el dígito IV del pedal: 3 o más (0); 2 (1); 1 (2). (González Riga et al., 2016: carácter 350)
- Carácter 406*—Post orbital, excluido de la fenestra infra temporal por la articulación del yugal con el escamoso: ausente (0), presente (1). (Canudo et al., 2018)
- Carácter 407*—Escamosa, forma ventral: delgada (0); amplio (1). (Canudo et al., 2018)
- Carácter 408*—Desarrollo de la fenestra preanteorbitaria: pequeña, diferenciada del agujero maxilar posterior en su dirección (ver Wilson y Sereno, 1998) (0); fenestra de tamaño medio abierta lateralmente (1); fenestra grande abierta lateralmente (2). (Canudo et al., 2018)

Carácter 409—Arcos neurales dorsales medio y posterior, profundidad de la fosa centroprezigapofisiaria : superficial o ausente (0); profundo, pasando casi todo el camino a través del arco neural. (Wilson y Allain, 2015: car. 101)

Carácter 410—Vértebras dorsales posteriores medias, parapófisis, posición con respecto a las precigapófisis: al mismo nivel o por debajo (0); muy por encima de (1). (Wilson y Allain, 2015: car. 100)

Carácter 411—Arcos neurales dorsales posteriores, lámina centroprezigapofisiaria (CPRL), forma: única (0); dividido (1). (Wilson y Allain, 2015: car. 107)

Carácter 412—Arcos neurales dorsales posteriores, lámina espinoparapofisiaria (SPPL): ausente (0); presente (1). (Wilson y Allain, 2015: car. 109)

Carácter 413—Vértebras caudales medias, orientación prezigapófisis: orientada anterodorsalmente (alrededor de 45 grados) (0); orientada anteriormente (casi horizontal) (1). (Canudo et al., 2018: car. 413)

Carácter 414—Posición del único proceso ventral (si hay 2 presentes puntuación ambigua): debajo del acromion (0); en la hoja escapular (posterior al acromion) (1). Este carácter fue modificado. Los taxones sin proceso ventral se califican como datos faltantes (?). (Modificado Carballido et al., 2019: car. 414, basado en Mannion et al., 2012)

Carácter 415—Ilium, borde posteroventral postacetabular: cóncavo abierto (0); muesca en forma de U (1); muesca horizontal y baja en forma de V (2). (Carballido et al., 2019: car. 415)

Carácter 416—Pubis, superficie articular isquiádica: continuo sin cambio de ángulo marcado (0); escalón marcado formado por una superficie dirigida posterior proximal y una superficie orientada posterodorsal más distal (1). (Carballido et al., 2019: car. 416)

Carácter 417—Pubis, sínfisis proximal: se fusiona con el eje púbico (0); forma un marcado proceso dirigido ventromedialmente (1). (Carballido et al., 2019: car. 417)

Carácter 418—Vértebras caudales anteriores, fosa profunda y marcada en la cara anterior del proceso transversal (prcdf): ausente (0); presente (1).

TESTEO DE HIPÓTESIS

En esta sección se discuten los principales resultados que se desprenden de los estudios filogenéticos con el fin de confirmar o rechazar las hipótesis planteadas anteriormente (ver Cap. II – Objetivos). Los resultados generales obtenidos se ajustan en líneas generales a hipótesis filogenéticas previas sugeridas por otros trabajos, pero ponen a prueba la nomenclatura de los clados Lognkosauria, Rinconsauria y Aeolosaurini en un contexto taxonómico y de caracteres más exhaustivo.

Rinconsauria

A pesar de que *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus* hayan demostrado ser dos taxones válidos, en la presente contribución no se ha podido recuperar de forma estable al clado Rinconsauria. Esto se debe principalmente a la inestabilidad propia de *Muyelensaurus*, uno de sus especificadores.

Si se quisiera salvar la esencia de la definición original de Rinconsauria, la opción más adecuada sería la de redefinir al clado con base en la rama. A partir de los resultados que arrojó el análisis filogenético, en principio se desaconseja esta opción ya que no se ha hallado un conjunto de taxones más emparentados a *Rinconsaurus* que a otro taxón. Si en un futuro se recuperase un conjunto de titanosaurios más emparentados a *Rinconsaurus* que a otro taxón, esta opción podría brindar mayor estabilidad y coherencia a la sistemática de Colossosauria.

Otra posible opción podría ser no emplear el taxon Rinconsauria hasta que el especificador *Muyelensaurus* logre ganar estabilidad

Aeolosaurini

Los dos grandes interrogantes que llaman la atención sobre el clado Aeolosaurini son, si su definición resulta apropiada y cuál es su relación con el clado Rinconsauria. Como bien indicaron Carballido et al. (2017), la definición de Aeolosaurini ha generado controversia ya que, a pesar de haber sido definida por Franco Rosas et al., (2004) como “el clado más inclusivo que contiene *Aeolosaurus rionegrinus* y *Gondwanatitan faustoi*, pero no *Saltasaurus loricatus* y *Opisthocoelicaudia skarzynskii*” (Franco Rosas et al., 2004: p. 332), en varios trabajos independientes se la ha utilizado con otro sentido. No obstante, su vínculo con Rinconsauria, cuando se muestrea ampliamente, generalmente es estrecho.

En lo que concierne a la definición de Aeolosaurini, vale destacar que luego de su creación, solo Santucci & Arruda-Campos (2011), quienes recuperaron a *Aeolosaurus*, *Gondwanatitan*, *Rinconsaurus*, *Panamericansaurus* y *Maxakalisaurus* como titanosaurios aeolosaurinos, la siguieron utilizando con el sentido que Franco Rosas et

al. (2004) le había dado. En la mayoría de los análisis filogenéticos que incluyen a *Aeolosaurus* y *Gondwanatitan*, Aeolosaurini se restringió a estos dos taxones y no al clado monofilético de titanosaurios más estrechamente relacionado con *Aeolosaurus* que con *Saltasaurus* (Calvo et al., 2007; González Riga et al., 2009; González Riga y Ortiz David, 2014; Salgado et al., 2014; Gallina & Otero, 2015). Es por esta razón que recientemente Carballido et al. (2017) redefinieron a Aeolosaurini Con base en l nodo como “*Aeolosaurus rionegrinus*, *Gondwanatitan faustoi*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

Si en esta contribución se usara la definición original de Aeolosaurini, este clado sería recuperado como un clado con el mismo agregado taxonómico que Colossosauria. Sin embargo, si se usara la definición, basada en el nodo, de Carballido et al. (2017), el clado es recuperado como una rama de pequeños saurópodos derivados estrechamente relacionados con el género *Aeolosaurus*. Es decir que, la definición que mejor captura el espíritu inicial de la definición del clado es aquella propuesta por Carballido et al. (2017).

En la última década, varios análisis han recuperado en mayor medida a Aeolosaurini como estrechamente relacionados con Rinconsauria (e. g., Santucci & Arruda Campos 2011; Carballido et al. 2017; Gorscak & O'Connor 2019), o en su defecto con Colossosauria (e. g., Gallina & Apesteguía 2011; Coria et al. 2013; Salgado et al. 2015), siendo muy pocos los análisis que lo sitúan más cerca de Saltosauridae (p. ej. Poropat et al. 2016; González Riga et al. 2019).

El análisis aquí presentado, es un ejemplo concluyente de la estrecha relación entre el taxón *Rinconsaurus* y el clado Aeolosaurini. No obstante, hoy en día no existen evidencias suficientes para poder dictaminar si Aeolosaurini es un clado emparentado a Rinconsauria debido a la gran inestabilidad de este clado.

Con respecto a su posible vinculación con los Saltosauridae, se desestima hasta que se hayan estudiado la totalidad de los Aeolosaurini. Por el momento, cuando se quiere forzar su vinculación, los árboles resultantes son diez pasos más largos que aquellos en los que Aeolosaurini se encuentra estrechamente relacionado con *Rinconsaurus*.

Lognkosauria

Gracias al análisis filogenético aquí realizado se pudo ratificar una vez más que Lognkosauria es un clado con una gran diversidad taxonómica. A diferencia de los señalado por Carballido et al. (2022), *Mendozasaurus* ha demostrado ser un especificador más fiable que *Futalognkosaurus*. Probablemente esto se deba a que *Futalognkosaurus* no ha sido revisado desde su publicación. Pese a la ligera inestabilidad de *Futalognkosaurus*, este taxón no se recuperó alejado de *Mendozasaurus* y pudo recuperarse a Lognkosauria sin dificultad.

Con respecto a la definición de Lognkosauria se puede concluir que, si bien no ha resultado conflictiva para recuperar taxones, que históricamente no se ubicaban dentro de Lognkosauria ni de Rinconsauria (i.g., *Bonitasaura*), dentro de Lognkosauria, su definición precisa ser repensada. Quizás una definición basada en la rama, en la cual Lognkosauria pueda ser dividido en dos ramas, creando así un triplete basado en el nodo y la rama, sea lo más adecuado.

NUEVA PROPUESTA Y RECOMENDACIONES

Con el fin de eliminar la influencia desestabilizadora de *Muyelensaurus* observada en el análisis filogenético (Fig. VI. 2), se realizó otro análisis filogenético sin *Muyelensaurus* incluido en el set de datos. Este nuevo análisis también fue utilizando la “Búsqueda de Nuevas Tecnologías”, con el comando “xmult=hits100” y dio como resultado un total de 359 árboles más parsimoniosos (MPT) de 1734 pasos de longitud (IC: 0,313; IR: 0,701). Luego los árboles que quedaron en memoria se sometieron a una ronda adicional de TBR, lo que resultó en un desbordamiento del espacio de memoria para los árboles (con más de 400000 MPT encontrados).

El árbol de consenso estricto obtenido presenta la misma topología y los mismos taxones inestables que en el análisis anterior, por fuera de Somphospondyli, sin embargo, dentro de Somphospondyli, se obtuvo una mejor resolución de los nodos. En lo que respecta a Titanosauria, se logró recuperar muchos más nodos que en el análisis anterior tanto en la base de Titanosauria como dentro de Saltasauroidae. Por su parte, Colossosauria, se recuperó prácticamente igual que en el análisis anterior.

La mejor resolución de Saltasauroidae, permitió la recuperación de los clados Diamantinasauria, Lithostrotia y Saltasauridae. *Diamantinasauria* es el clado titanosaurio erigido más recientemente. Fue acuñado y definido por Poropat et al. (2021) como “el clado más inclusivo que contiene a *Diamantinasaurus*, pero no *Saltasaurus*”. Basado en los análisis filogenéticos de Poropat et al. (2021), *Diamantinasauria* es un linaje “basal” de titanosaurios, ya que los especificadores de otros clados subordinados (e.g., *Epachthosaurus*, *Malawisaurus*) se recuperaron en una posición más anidada. En esta contribución, se recupera de manera semejante, pero con otro contenido taxonómico (e.g. *Mansaourasaurus* y *Mnyamawamtuka*) y es respaldado por seis sinapomorfías: 1) presencia de centros cervicales con superficie ventral transversalmente cóncavo (carácter 124 [1]); 2) presencia de coracoides con labio infraglenoideo (carácter 291 [1]); 3) presencia de húmero con RI superior a 0,33 (carácter 304 [2]); 4) presencia de ulna con relación longitud/anchura proximal robusta (carácter 312 [1]); 5) presencia de radio con cóndilo distal biselado aproximadamente 20° proximalmente en relación con el eje largo de la diáfisis (carácter 315 [1]) y 6) presencia de húmero con relación entre la anchura mediolateral del extremo proximal y la longitud proximodistal total igual a 0.4 o mayor (carácter 437 [1]). Como han señalado Carballido et al. (2022), aunque el contenido taxonómico de *Diamantinasauria* ha sido consistente en iteraciones anteriores del conjunto de datos de Poropat et al. (2021), la posición de *Diamantinasauria* dentro de *Titanosauria* ha fluctuado sustancialmente (comparar Poropat et al. (2015) con Poropat et al. (2016)). Se necesitan más estudios para determinar la estabilidad del clado, tanto en términos de definición como de contenido taxonómico.

Estudio anatómico y filogenético de Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda): los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Aeolosaurini como casos de estudio

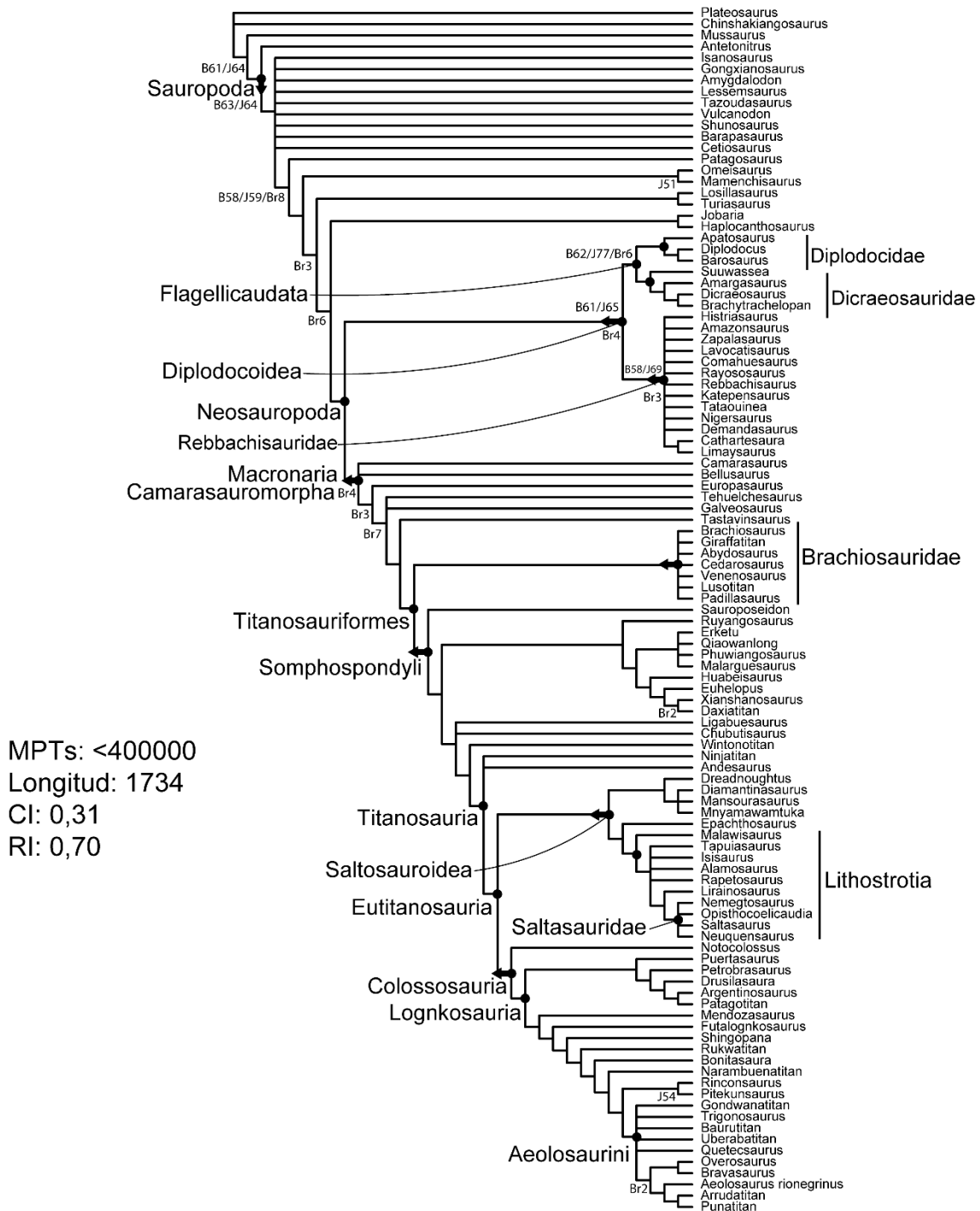


Figura VI.12. Resultados del análisis filogenético sin *Muyelensaurus*. Árbol del consenso estricto del análisis teniendo en cuenta todos los árboles más parsimoniosos y todos los taxones. Se indican los valores de Bremer (Br), Bootstrap (B) y Jackknife (J) más altos.

Upchurch et al. (2004) erigió Lithostrotia como un clado basado en nodo, definido como “*Malawisaurus*, *Saltasaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes”. En la mayoría de los análisis filogenéticos, *Malawisaurus* se recupera

como uno de los titanosaurios más "basales", de modo que Lithostrotia se compone de casi todos los titanosaurios, con la excepción de *Andesaurus* (e.g. Upchurch et al. 2004; Calvo et al. 2007b; Salgado et al. 2015; Gorscak & O'Connor 2019; Poropat et al. 2021). Aquí, es recuperado como esencialmente el taxón hermano de *Epachthosaurus*. En otros análisis independientes ya se ha visto una recuperación menos inclusiva de este clado con respecto a su posición originaria, pero como el clado hermano de Colossosauria (e.g., Carballido et al. 2011a, b, 2017; Lacovara et al. 2014; Tykoski & Fiorillo 2017). La posibilidad de que *Malawisaurus* represente una quimera (Gorscak 2016), indica precaución sobre el uso de Lithostrotia y su definición actual. Sin duda se necesita una reevaluación de los restos actualmente referidos a *Malawisaurus* para aclarar mejor su estado, así como su relación con otros titanosaurios "basales". Este clado tiene un soporte de Bremer igual a dos y está sustentado por dos sinapomorfías: 1) presencia de vértebras dorsales anterior y media con ángulo de articulación cigapofisiaria fuertemente orientado posteroventralmente con un ángulo mayor a 40° (carácter 171 [2]) y 2) presencia de tibia cuyo ancho distal supera el doble del ancho de la diáfisis ([1]).

Saltosauridae se define como "*Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes" (Sereno 1998: 63; Wilson y Upchurch 2003). En casi todos los análisis filogenéticos que han incluido estos dos taxones, Saltosauridae se ha recuperado como un clado de titanosaurios profundamente anidado (e.g., Salgado et al. 1997; Upchurch 1998; Wilson y Sereno 1998; Wilson 2002; Upchurch et al. 2004). Las excepciones a esto son los análisis de Gorscak & O'Connor (2014, 2017, 2019) y Díez Díaz et al. (2018, 2020). Estos estudios recuperaron Saltosauridae mucho más diversos, incluyendo especificadores de varios otros clados (e.g. Colossosauria, Lirainosaurinae, Lognkosauria y Nemegtosauridae).

Aquí se recupera como un clado profundamente anidado, conformado solo por *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*, con soportes de Bremer y Bootstrap de 2 y 3, respectivamente. La única sinapomorfía que respalda este clado es presencia de túbula basal en forma de lámina con una profundidad que representa un 20% de la altura dorsoventral (carácter 73 [1]).

Nueva propuesta filogenética

Con base en los conflictos vistos en los clados Rinconsauria y Lognkosauria y en el análisis presentado arriba (Fig. VI.12.), aquí se presenta una posible solución para la estabilización de la sistemática de Colossosauria, la cual también mejoraría la comunicación de los resultados filogenéticos en estudios futuros. Vale destacar que algunos de estos resultados ya se encuentran publicados en Carballido et al. (2022).

Colossosauria González Riga et al. (2019)

Definición—El clado más inclusivo que contiene *Patagotitan mayorum* (Carballido et al. 2017), pero no *Saltasaurus loricatus* (Bonaparte & Powell 1980)

Lognkosauria Calvo et al. (2007)

Definición—*Patagotitan mayorum* (Carballido et al., 2017), *Aeolosaurus rionegrinus* (Powell, 1987), su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

“Nodo A”

Definición— “Nodo A” se define filogenéticamente como el clado más inclusivo que contiene *Patagotitan mayorum* pero no *Aeolosaurus rionegrinus* (basado en la rama).

“Nodo B”

Definición—“Nodo B” se define filogenéticamente como el clado más inclusivo que contiene a *Aeolosaurus rionegrinus*, pero no a *Patagotitan mayorum* (basado en la rama).

Aeolosaurini Franco-Rosas et al. (2004)

Definición—*Aeolosaurus rionegrinus*, *Gondwanatitan faustoi*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes

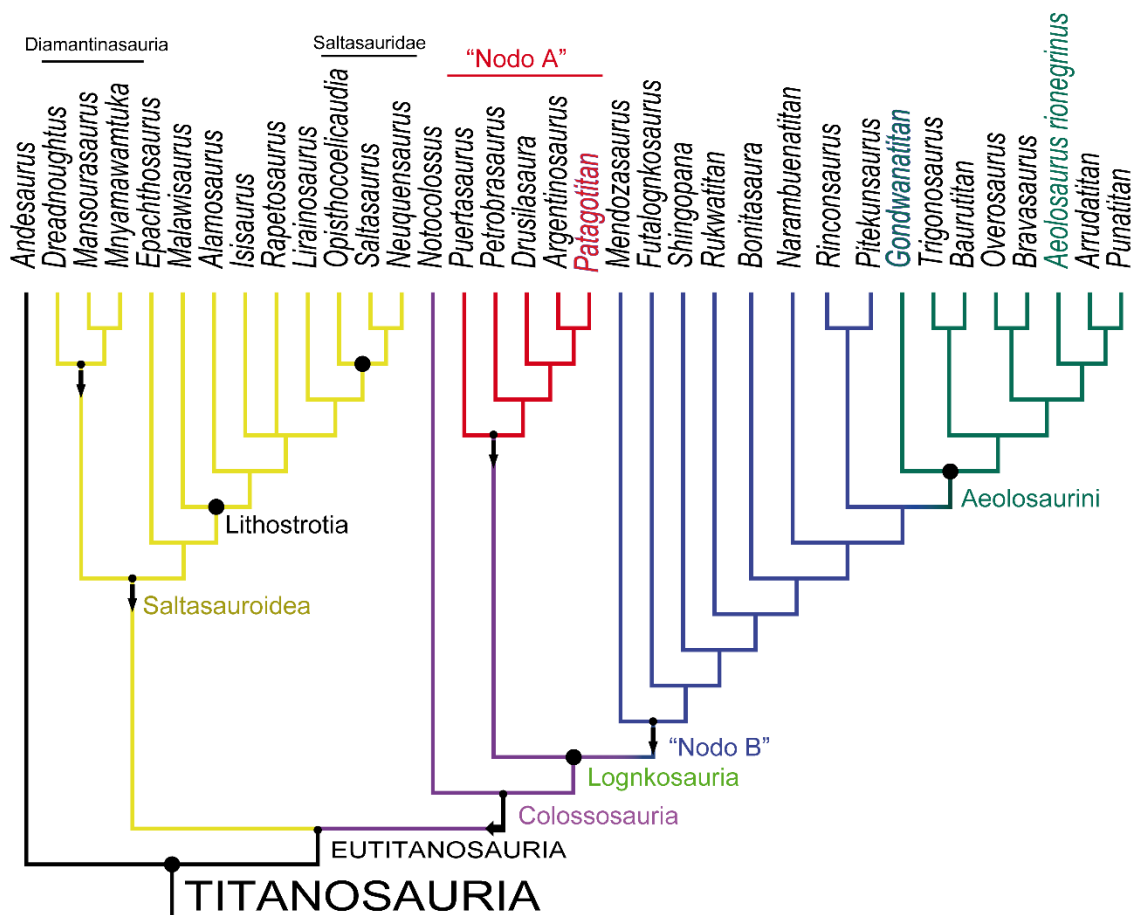


Figura VI.13. Cladograma informal mostrando las relaciones hipotéticas de los titanosauros basado en el último análisis, mostrando los clados de Saltasauroidae recuperados y los clados de Colossosauria redefinidos.

CAPÍTULO VII - ANÁLISIS DE DISPARIDAD MORFOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICO

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

Los resultados del análisis filogenético presentado, discutidos en el capítulo VI, brindan valiosa información acerca de la historia evolutiva de los saurópodos, no sólo en cuanto a la evolución de caracteres (Capítulo VI) sino además acerca de los procesos paleobiogeográficos ocurridos. Estos procesos son analizados en el presente capítulo, centrándose en la historia biogeográfica de los titanosaurios colossosaurios. Los resultados del análisis filogenético (cladogramas de máxima parsimonia) son aquí empleados con el fin de evaluar el origen de estos grupos, tanto temporal como espacial, y los principales eventos dispersivos y de extinciones regionales ocurridos durante su evolución. Estos análisis son realizados desde la biogeografía histórica con la utilización de una metodología cladista.

La biogeografía histórica es una ciencia interdisciplinaria que estudia la distribución de los seres vivos sobre la Tierra a través del tiempo, reconstruyendo la historia sobre la distribución a lo largo de la historia evolutiva de un grupo. El estudio de estas reconstrucciones puede realizarse a través de diferentes métodos, los que incluyen: 1) una aproximación narrativa, 2) un análisis fenético (con base en la similitud general de la biota) y 3) la utilización de una metodología filogenética. Esta última utiliza las relaciones filogenéticas de los taxones para reconstruir su historia paleobiogeográfica.

METODOLOGÍA

Ajuste estratigráfico

El método propuesto por Norell et al. (1992) permite ajustar las hipótesis filogenéticas con la información estratigráfica (edad de los grupos terminales) obteniendo hipótesis filogenéticas estratigráficamente calibradas. El método Norell se

basa sencillamente en la premisa de que cada grupo hermano debe tener el mismo momento de origen. Así, el cruce de esta información posibilita reconocer el momento de origen de un determinado grupo. Para la obtención de la filogenia calibrada en el tiempo se utilizó el *script* para TNT (Pol & Norell, 2001). Las edades de los taxones incluidas en la calibración están basadas en el FAD (*first appearance datum*) y LAD (*last appearance datum*) de cada uno de los taxones (ver Cap. V. – Muestreo Taxonómico).

Análisis Paleobiogeográfico

El árbol de consenso estricto sin *Muyelensaurus* resultante del análisis cladístico se utilizó como marco filético calibrado temporalmente para la reconstrucción paleobiogeográfica, infiriendo la ubicación geográfica ancestral de los nodos mediante RASP (*Reconstruct Ancestral State in Phylogenies*, Yu et al., 2015). A diferencia de la gran mayoría de los análisis encontrados en la bibliografía especializada, en esta contribución se ha dividido a Sudamérica en tres regiones distintas con el fin de explorar el flujo interno de los titanosaurios dentro del continente. La división de Sudamérica en tres áreas diferentes tuvo en cuenta diferentes reconstrucciones paleoambientales (Scotese, 2016) y el abundante registro fósil, y no responde a ningún criterio orográfico o geográficos más allá de los límites políticos de los actuales países. El área de distribución de los taxones de saurópodos seleccionados se dividió en ocho zonas: Norte argentino-chileno (A), Patagonia (B), Brasil (C), África (D), Oceanía (E), Europa (F), Norteamérica (G) y Asia (H). A cada taxón terminal se le asignó su área geográfica según el continente o continentes en los que fue registrado. Se realizaron diferentes análisis biogeográficos aplicando el análisis de dispersión-vicarianza (DIVA; Ronquist, 1997), el análisis Dispersión, Extinción y Cladogénesis (DEC; Ree & Smith, 2008), el análisis bayesiano BAYAREA (Landis et al., 2013) y sus versiones alternativas incluyendo el parámetro de dispersión a larga distancia '+j' (Matzke, 2013, 2014).

Modelo	lnL	Nº de	D	E	J	AIC c	AIC c wt

	parámetros						
DEC	-63.82	2	0.030	0.72	0	132	0.0037
DEC+J	-57.95	3	1.0e-12	0.58	0.065	122.7	0.40
DIVA	-64.75	2	0.025	0.75	0	133.9	0.0015
DIVA+J	-58.77	3	1.0e-12	0.85	0.066	124.3	0.18
BAYAREA	-71.17	2	0.015	0.33	0	146.7	2.4e-06
BAYAREA+J	-57.91	3	1.0e-07	0.64	0.061	122.6	0.42

Tabla VII.1. Resultados de las pruebas de los modelos de BioGeoBEARS. Comparaciones de diferentes modelos de evolución del área de distribución biogeográfica y estimaciones. **AICc**, criterio de información de Akaike corregido; **AICc wt**, peso del criterio de información de Akaike corregido; **D**, dispersión; **E**, extinción; **J**, peso del salto de dispersión/especiación fundadora; **lnL**, log-verosimilitud del modelo.

RESULTADOS

El modelo BAYAREA + J mostró un mayor apoyo estadístico en comparación con los modelos DEC, DIVA, DEC +J, DIVA +J y BAYAREA, según la prueba de selección del modelo de mejor ajuste (Fig. VII.1; Tabla VII.1). Todos los modelos apoyaron consistentemente un origen en el Gondwana Occidental para el grupo de los Titanosaurios con algunas incursiones a Oceanía (Fig. VII.1).

Observaciones sobre la paleobiogeografía de los titanosaurios

Cretácico Temprano ↓ (*Berriasiano-Barremiano*)—El análisis que mejor reconstruye la historia biogeográfica de los titanosaurios es el bayesiano BAYAREA con el parámetro de efecto fundador '+j' (Fig. VII.1). El análisis BAYAREA+J apoya a Sudamérica como el área ancestral más plausible de origen de los titanosaurios (valor de soporte = 0.87). El origen de Titanosauria se habría dado durante el Berriasiano (140–145 Ma.), una edad bastante cercana con los primeros fósiles inequívocos de titanosaurios representados por *Ninjatitan* (Gallina et al., 2021), del Valanginiano de Patagonia. Sin embargo, como señalaron Gorscak et al. (2017), la ausencia en todo el mundo de un registro fósil de titanosauriformes del Cretácico más temprano (Berriasiano-Barremiano, aproximadamente 145–125 Ma.) hace que nuestra comprensión del grupo durante la transición Jurásico-Cretácico sea incompleta. Afortunadamente, los esfuerzos de

muestreo han aumentado, lo cual sin duda contribuirá a una mejor caracterización de los patrones paleobiogeográficos.

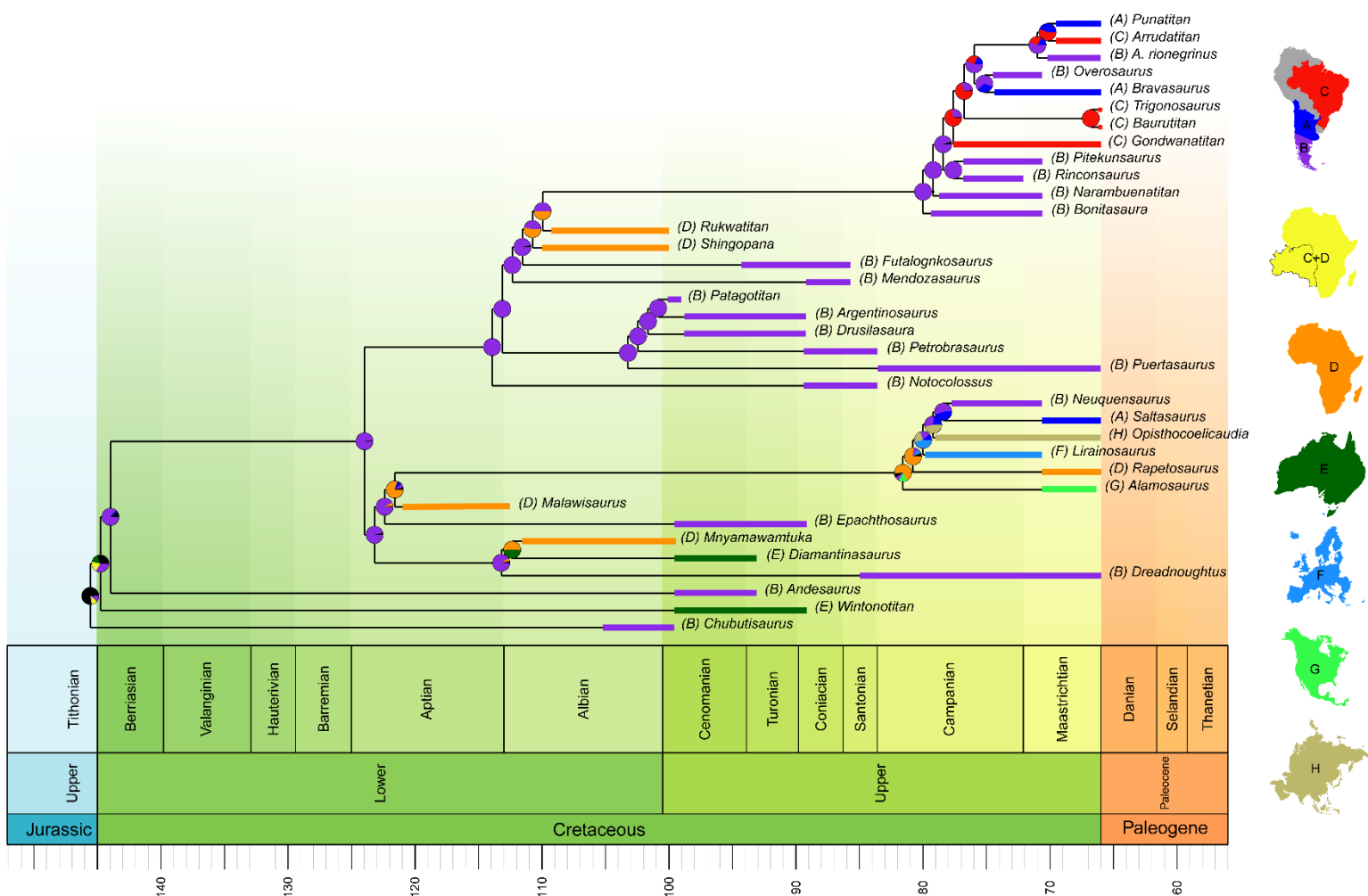


Fig. VII.1. Resultados del modelo BAYAREA+J para las interrelaciones entre titanosaurios y la reconstrucción biogeográfica. Los gráficos de torta indican el apoyo relativo a la reconstrucción del área ancestral; las puntas de las ramas representan el rango de edad HPD al 95% del taxón (longitud) y la distribución del área (color).

Cretácico Temprano ↑ (*Aptiano-Albiano*)—El origen de Eutitanosauria se habría dado hace aproximadamente 124 Ma., unos diez millones de años después del inicio del *rifting* entre Sudamérica y África en su sección Sur-Austral (Seton et al., 2012). Al igual que con los Titanosauria, el análisis BAYAREA+J apoya a Sudamérica como el área ancestral más plausible de origen para Eutitanosauria (valor de soporte = 0.99). Según los análisis sin el factor '+J', las edades de divergencia recuperadas para los linajes hermanos dentro de Eutitanosauria, Colossosauria y Saltasauroida, siguen la

"desconexión" gradual hacia el norte de Sudamérica y África y pueden haber promovido el semi-aislamiento de las faunas americanas antes de la separación final (aprox. 100 Ma.; Heine et al., 2013; Seton et al., 2012; Fig. VII.2A). En cambio, cuando se tiene en consideración el factor '+J', los análisis coinciden en que el origen de los linajes Saltasaurioidea y Colossosauria podría ser un evento de cladogénesis simpátrico asociado a otro fenómeno natural distinto a la división de Gondwana Occidental (Fig. VII.2A). En el caso de Saltasaurioidea, las discrepancias arrojadas por los distintos análisis implican también una diferente reconstrucción del área ancestral de origen. Los análisis que no contemplan el factor '+J', reconstruyen el área ancestral de Saltasaurioidea en África (valor de soporte = 0.88) mientras que los otros análisis la reconstruyen en Patagonia (valor de soporte = 0.96; Fig. VII.2B). Esta diferencia no representa una gran controversia ya que Gondwana Occidental (Sudamérica + África) es reconstruida como una gran masa continental hasta por lo menos el Cenomaniano (Heine et al., 2013; Scotese, 2016; Seton et al., 2012). Indistintamente dónde se haya originado este clado, todos los análisis coinciden en que probablemente haya aparecido hace unos 123 Ma. (Aptiano Temprano). Pocos millones de años después (121 Ma.), el origen de Lithostrotia coincide con un primer evento de dispersión del *pool* ancestral hacia tierras más orientales dentro de Gondwana Occidental (valor de soporte = 0.80). En otras palabras, existe la posibilidad de que el origen del clado Lithostrotia haya ocurrido en África,

Al final del Aptiano (aprox. 114 Ma.) se habría originado, en Gondwana Occidental (Sudamérica + África), el linaje de los Colossosauria. Al igual que lo descripto para Saltasaurioidea, el área ancestral de este clado depende de la influencia del factor '+J'. Tanto DIVA+J, DEC+J como BAYAREA+J, reconstruyen el área ancestral en Patagonia (valor de soporte = 1), mientras que los mismos análisis, pero sin la influencia del '+J', reconstruyen el área ancestral en África (valor de soporte = 0.51; Fig. VII.2B).

Ya comenzado el Albiano (aprox. 112 Ma.), se originan en Patagonia los clados Diamantinasauria (valor de soporte = 0.91) y "Nodo B". Diamantinasauria se habría dispersado hacia África y a Oceanía por dos rutas distintas (Fig. VII.2B). Diamantinasáuridos como *Mansourasaurus* y *Mnyamawamtuka* habrían cruzado por el norte de Brasil, el cual aún se encontraba unido a África, y luego habría migrado a tierras

subecuatoriales dentro del proto-continente (Fig. VII.2B). Esta ruta africana coincide con la distribución que poseen en la actualidad estos taxones africanos, sin embargo, hoy en día no existen claras evidencias de su presencia en el norte brasileño. Otros diamantinasáuridos, como *Diamantinasaurus*, habrían llegado hasta Oceanía probablemente a través de la Antártida (Fig. VII.2B). Se piensa que una posible migración desde Patagonia hasta Oceanía a través de África es poco factible ya que para el Albiano probablemente no haya existido ninguna conexión posible entre África y Oceanía (Ezcurra & Agnolín, 2012; Scotese, 2016). La hipótesis de una segunda ruta a través de Antártida está respaldada por la muy probable conexión entre Patagonia, Antártida y Oceanía en el Albiano (Ezcurra & Agnolín, 2012; Poropat et al., 2016) y por la existencia de restos de titanosaurios hallados en la Antártida (Cerdeña et al., 2012). Al igual que Diamantinasauria, el “Nodo B” habría tenido su origen en Patagonia hace aproximadamente 112 Ma. (valor de soporte = 0.99; Fig. VII.2B). Excepto por una incursión durante el Albiano medio hacia África (aprox. 110 Ma.), el “Nodo B” puede ser considerado exclusivamente Sudamericano. La dispersión de este clado hacia tierras africanas habría ocurrido unos pocos millones de años después de la dispersión de Diamantinasauria hacia África subecuatorial y es probable que hayan compartido la misma ruta por el norte de Brasil (Fig. VII.2B).

Hacia el final del Albiano (aprox. 103 Ma.), se origina en Patagonia el clado que comprende a los representantes gigantes de Colossosauria, el “Nodo A”. Este clado es un ejemplo de endemismo patagónico ya que no se ha dispersado por más de 30 Ma. de su área ancestral (valor de soporte = 1; Fig. VII.2).

Cretácico Tardío (Cenomaniano-Maastrichtiano)—Los linajes de titanosaurios del Post-Cenomaniano mantienen faunas aisladas regionalmente (Gorscak & O’Connor, 2016). Lithostrotia probablemente haya cruzado desde África hacia Eurasia y Norteamérica (Fig. VII.2B, C). Como han sugerido Gorscak & O’Connor (2016), se necesitan el registro de más fósiles africanos del Cretácico Tardío para evaluar rigurosamente y ampliar los modelos paleobiogeográficos actuales de la región. Adicionalmente, durante el Cenomaniano y el Campaniano Temprano, Sudamérica se comportó como una gran isla

con probables contactos a través de archipiélagos con África subecuatorial y la Antártida (Ezcurra & Agnolín, 2012; Fig. VII.2C). Este aislamiento prácticamente total durante 20 Ma. promovió al desarrollo de una fauna de titanosaurios muy diversa a lo largo de un corredor Andino-brasilero (Fig. VII.2C).

Todos los análisis realizados en la presente contribución recuperan la edad de origen de Saltasauridae a mediados del Campaniano (aprox. 79 Ma.) y reconstruyen el área ancestral en Sudamérica (valor de soporte = 0.53; Fig. VII.2C). Esta hipótesis implicaría que los saltasauridos asiáticos (e. g., *Opisthocoelicaudia*) son el resultado de un evento de dispersión durante el Campaniano desde Sudamérica hasta Asia a través de Norteamérica (Fig. VII.2C, D). Aunque existen evidencias que apoyan una posible ruta entre las Américas (Prieto-Márquez, 2010) y otra posible ruta entre Asia y Norteamérica (Ezcurra & Agnolín, 2012), esta hipótesis no es convincente porque es probable que los análisis aquí presentados tengan un fuerte sesgo taxonómico. Para corroborar con rigor los modelos paleobiogeográficos aquí obtenidos, es necesario incluir más taxones de saltasauridos del Cretácico Superior en los análisis paleobiogeográficos aquí propuestos.

Adicionalmente, durante el Campaniano, en Brasil se originaron los Aeolosaurini (valor de soporte 0.72; Fig. VII.2C). Este evento coincide con un evento del pull ancestral de estos colossosaurios a través del corredor Andino-brasilero (Fig. VII.2 C, D). Este corredor seguiría existiendo hasta finales del Maastrichtiano y habría sido la principal vía por la que estos titanosaurios habría migrado sucesivas veces entre el sur y el norte de Sudamérica hasta el momento de su extinción (Fig. VII.2 D).

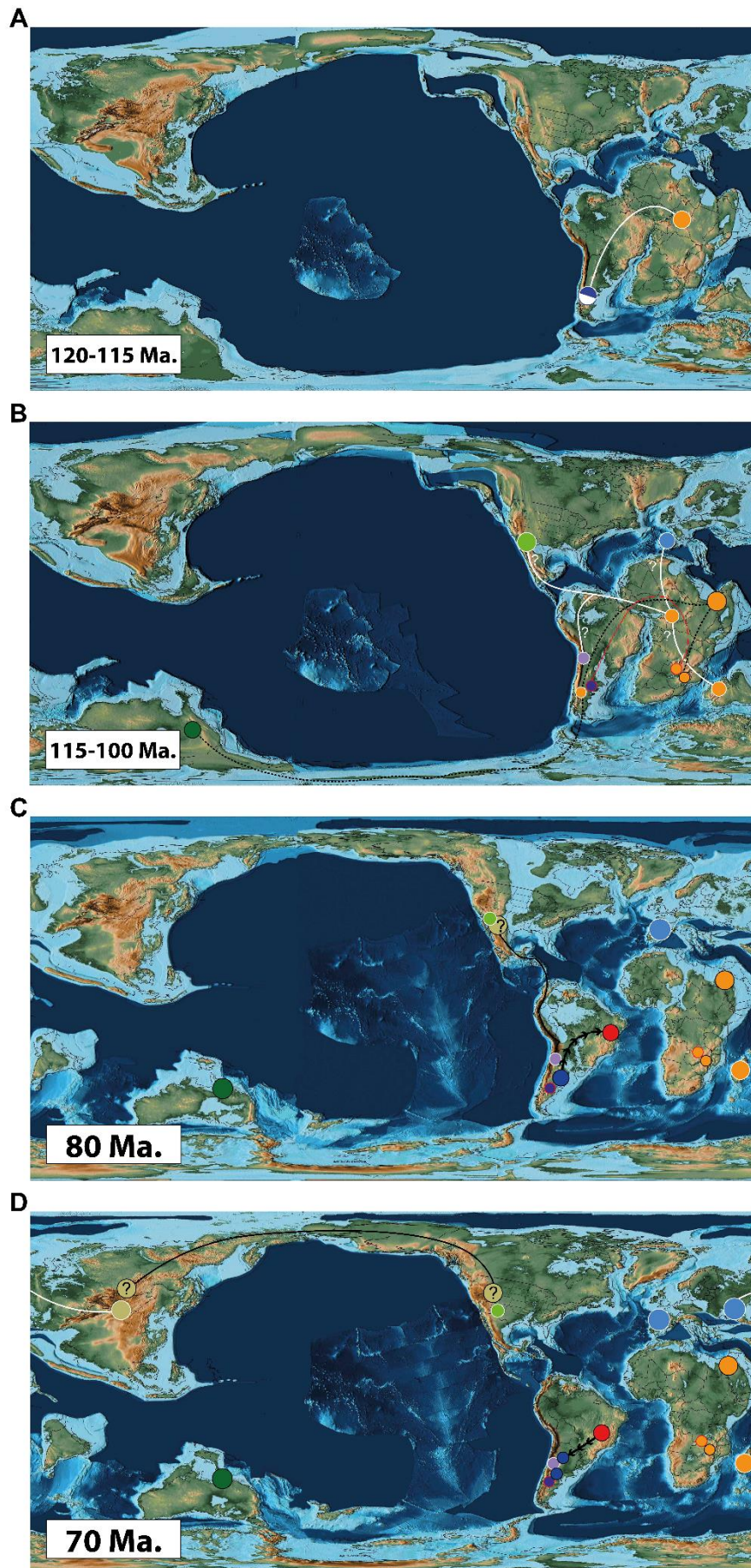


Fig. VII.2. Reconstrucciones paleogeográficas de titanosaurios del Cretácico en las que se plantea la hipótesis del desarrollo de las faunas subecuatorial africana y mundial. **A**, Dispersión de Eutitanosauria y génesis de los clados Colossosauria y Saltasaurioidea. **B**, Posibles rutas de dispersión de los Saltasaurioidea africanos hacia Europa, Norteamérica, Sudamérica y dentro de África. Además, dispersión de los Diamantinasauria hacia Oceanía y África desde Sudamérica. **C**, Dispersión de los Lognkosauria derivados patagónicos hacia Brasil y posible dispersión de los Saltasauridae asiáticos a través de Norteamérica. **D**, Dispersión de los Aeolosaurini brasileiros hacia Patagonia y posible dispersión de los Saltasauridae asiáticos. **Círculos de colores:** **Azul violáceo con blanco**, poblaciones patagónicas de eutitanosaurios; **Azul violáceo con rojo**, poblaciones patagónicas de Colossosauria; **Naranja con blanco**, poblaciones de Saltasaurioidea; **Naranja con negro**, poblaciones africanas de Diamantinasauria; **Naranja con rojo**, poblaciones africanas de lognkosaurios; **Celeste**, poblaciones europeas de titanosaurios Lithostrotia; **Verde claro**, población norteamericana de titanosaurios Lithostrotia; **Verde oscuro**, poblaciones oceánicas de Diamantinasauria; **Champagne**, poblaciones asiáticas de titanosaurios Saltasauridae; **Violeta claro**, poblaciones sudamericanas de titanosaurios Saltasauridae; **Rojo**, poblaciones brasileiras de Aeolosaurini; **Azul oscuro**, poblaciones patagónicas de Aeolosaurini. **Líneas de colores:** **Línea blanca**, rutas de los diferentes clado de Saltasaurioidea; **Línea punteada negra**, rutas de los Diamantinasauria; **Línea negra continua**, ruta de los Saltasauridae; **Línea negra con flechas**, ruta de los Aeolosaurini; **Línea roja**, ruta de los Lognkosauria.

ANÁLISIS DE DISPARIDAD MORFOLÓGICA

La codificación de la morfología en matrices discretas de caracteres-taxones tiene una larga historia en biología y constituyó la base del campo de la taxonomía numérica. Uno de los principales objetivos de esta área de estudio consistía en determinar las relaciones filogenéticas entre las especies. Sin embargo, una de las primeras controversias surgidas fue acerca de la mejor manera de lograrlo, ya sea a través de enfoques fenéticos o cladísticos. Podría decirse que este último enfoque se impuso, al menos por la frecuencia de su aplicación, aunque el enfoque fenético dejó un legado de métricas de distancia de caracteres discretos. Posteriormente, éstas se adoptaron y ampliaron, sobre todo en paleobiología, para medir la diversidad morfológica (medida en términos de disparidad morfológica). Cuando estas métricas de distancia de caracteres discretos se combinaron con una hipótesis filogenética, se comprendió que tales conjuntos de datos también podían utilizarse para medir el tempo evolutivo (Lloyd, 2016). Los enfoques paleobiológicos de disparidad morfológica y tasas evolutivas han aumentado drásticamente su aparición en la última década (Apaldetti et al., 2021), sin embargo, estas técnicas modernas aún no se han aplicado a cuestiones de larga data sobre la ecología de los titanosaurios. En la presente contribución se utilizará

esta potente herramienta para falsear las hipótesis planteadas para el Objetivo 5 (ver Cap. II - Objetivos)

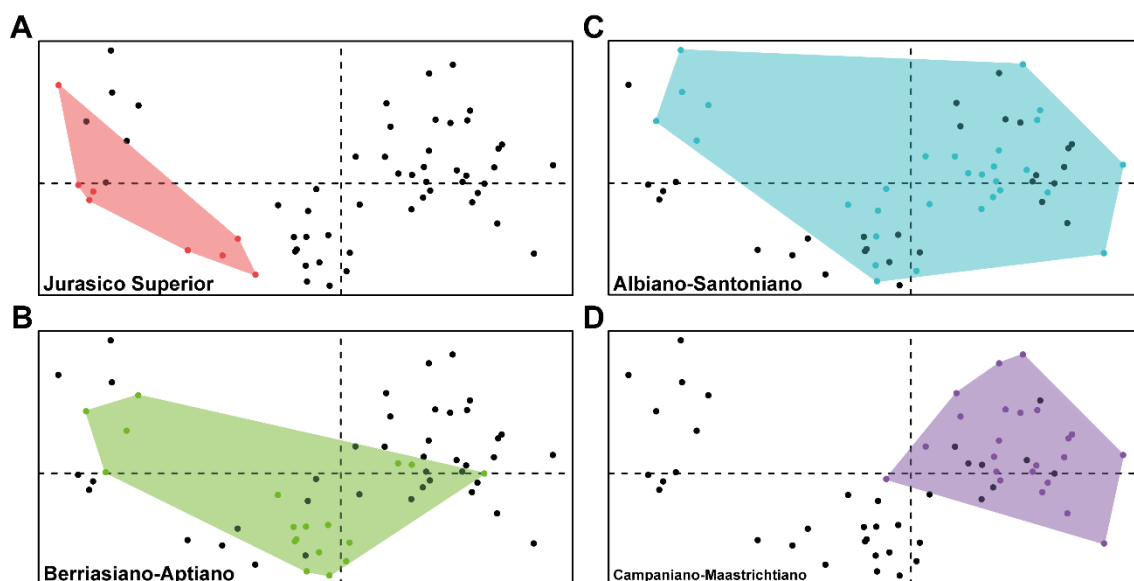


Fig. VII.3. Morfoespacios y diversidad de Neosauropoda durante el Jurásico Superior-Cretácico Superior. En **A**, Jurásico Superior; en **B**, Cretácico Inferior; **C**, intervalo Cretácico Inferior - Superior y **D**, última porción del Cretácico Superior. Cada gráfico muestra los dos primeros ejes principales de coordenadas, con una varianza del 9,82% (PCo 1, eje x) y del 3,90% (PCo 2, eje y).

METODOLOGÍA

Estimación de masa corporal

La mayoría de las estimaciones de masa corporal fueron consultadas de la bibliografía (*e. g.*, Benson et al., 2014; Otero et al., 2020; Hechenleitner et al., 2020) a excepción de la masa corporal de *Petrobrasaurus* y *Rinconsaurus*, que se calculó en esta contribución por primera vez. Estas estimaciones de masa corporal fueron calculadas, o recalculada en el caso de *Rinconsaurus*, utilizando las ecuaciones cuadráticas para cuadrúpedos propuestas por Campione (2017). Todos los análisis se realizaron en R, versión 4.0.3 con funciones de Xlsx, MASSTIMATE, QpcR, Ape, Geiger y nlme Pinheiro & Bates, 2007; Paradis, 2012; Spiess & Ritz, 2014; Campione et al., 2014; Pennell et al., 2014; Dragulescu, 2014). Las ecuaciones cuadráticas para cuadrúpedos y bípedos se integran en las funciones MASSTIMATE QE y cQE, respectivamente, mediante el

argumento 'quadratic=' (consulte el Material Suplementario de Campione, 2017 para ver el script R completo).

Análisis de disparidad morfológica en RStudio

Los análisis de exploración del morfoespacio se realizaron siguiendo parte de la metodología empleada por Apaldetti et al. (2021). La diversidad morfológica (disparidad) de los caracteres utilizados en el análisis filogenético fue cuantificada usando el paquete Claddis (Lloyd, 2016) en el programa RStudio. A partir de la matriz de caracteres confeccionada en el Capítulo VI, se confeccionaron dos nuevas matrices para este análisis. La Matriz A consta de los mismos caracteres que la matriz original, pero solo contiene a los taxones recuperados dentro del clado Neosauropoda que habitaron la Tierra desde el Jurásico Superior (Oxfordiano-Tithoniano) hasta el Cretácico Superior (Maastrichtiano). La Matriz A se diseñó de esta forma con el fin de dilucidar si existe una reducción en el morfoespacio a lo largo de la historia evolutiva de los Neosauropods. Por otro lado, la Matriz B consta solamente de los caracteres referidos a cráneo, dientes, vértebras cervicales, cintura escapular y miembro anterior de la matriz original y de los taxones recuperados dentro de Titanosauria. Esta última matriz, se diseñó de esta forma con el fin de corroborar la hipótesis de utilización diferencial del ecosistema por parte de los titanosaurios durante el Cretácico Superior.

En la Matriz A se realizó un análisis de disparidad comparando cuatro intervalos de tiempo (Jurásico Superior, Berriasiano-Aptiano, Albiano-Santoniano, y Campaniano-Maastrichtiano) y seis regiones distintas del esqueleto (cráneo + dentición, vértebras cervicales, vértebras dorsales, vértebras caudales, cintura pectoral + extremidad anterior y cintura pélvica + extremidad posterior). En cuanto a la Matriz B, se realizó un análisis de disparidad comparando los principales clados de eutitanosaurios durante el Cretácico Superior (i.e., Aeolosaurini, “Nodo B”, “Nodo A”, Saltasauridae, Lithostrotia y Diamantinasauria), un análisis comparando la masa corporal de los titanosaurios y un análisis de disparidad comparando la robustez del húmero utilizado como indicador de tamaño del miembro anterior.

Siguiendo el protocolo de Apaldetti et al. (2021), tanto la Matriz A como la B fueron utilizadas para la generación de sus respectivas matrices de distancia utilizando la Distancia Máxima Observable Reescalada (MORD por sus siglas en inglés). Se descarto el uso de la Distancia Euclidiana Generalizada (GED por sus siglas en inglés) debido a que cuando es utilizada en matrices con gran porcentaje de entradas faltantes, como son la Matriz A y B, produce un fuerte sesgo metodológico (Ezcurra & Butler, 2018; Lehmann et al., 2019). Continuando con el protocolo de Apaldetti et al. (2021), las matrices de distancia obtenidas se ordenaron mediante un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA por sus siglas en inglés) con corrección de Lingoes con el fin de crear los morfoespacios correspondientes. En el caso de la Matriz A, un total de 11 taxones con un porcentaje igual o mayor a 70% de entradas faltantes (*Rebbachisaurus*: 80.7%; *Abydosaurus*: 76.7%; *Puertasaurus*: 92.6%; *Baurutitan*: 86.07%; *Argentinosaurus*: 87.2%; *Shingopana*: 91.7%; *Erketu*: 89.9%; *Drusilasaura*: 93.15%; *Mansourasaurus*: 81.4%; *Nemegtosaurus*: 78.03%; *Quetecsaurus*: 89.7%) fueron recortados para realizar la ordenación debido a la ausencia de superposición de caracteres valorados entre pares de taxones. Por su parte, de la Matriz B fueron recortados un total de ocho taxones (*Puertasaurus*: 92.6%; *Baurutitan*: 86.07%; *Argentinosaurus*: 87.2%; *Uberabatitan*: 91.7%; *Drusilasaura*: 93.15%; *Mansourasaurus*: 81.4%; *Nemegtosaurus*: 78.03%; *Quetecsaurus*: 89.7%).

Con el fin de capturar la densidad de cada morfoespacio (Lehmann et al., 2019), previo a la ordenación de la métrica para todos los intervalos definidos para cada matriz, se calculó la Disimilitud por Pares de Media Ponderada (WMPD por sus siglas en inglés). Posterior a la ordenación, se calcularon dos medidas de disparidad: Suma de Varianzas (SoV por sus siglas en inglés), y Suma de Rangos (SoR por sus siglas en inglés). Se probó cómo cada una de estas medidas captura el tamaño, densidad y posición de los morfoespacios usando la función *test.metric* del paquete *dispaRity* (Guillerme, 2018; Guillerme et al., 2020).

A partir de la visualización del gráfico de porcentajes de varianza explicada para cada coordenada y la detección del último cambio importante de pendiente en la curva, se utilizaron las primeras 55 coordenadas para la Matriz A y las primeras 25 para la

Matriz B, para los cálculos de las métricas de disparidad. Luego se generaron gráficos bivariados de morfoespacio para cada matriz en función del análisis de PCoA.

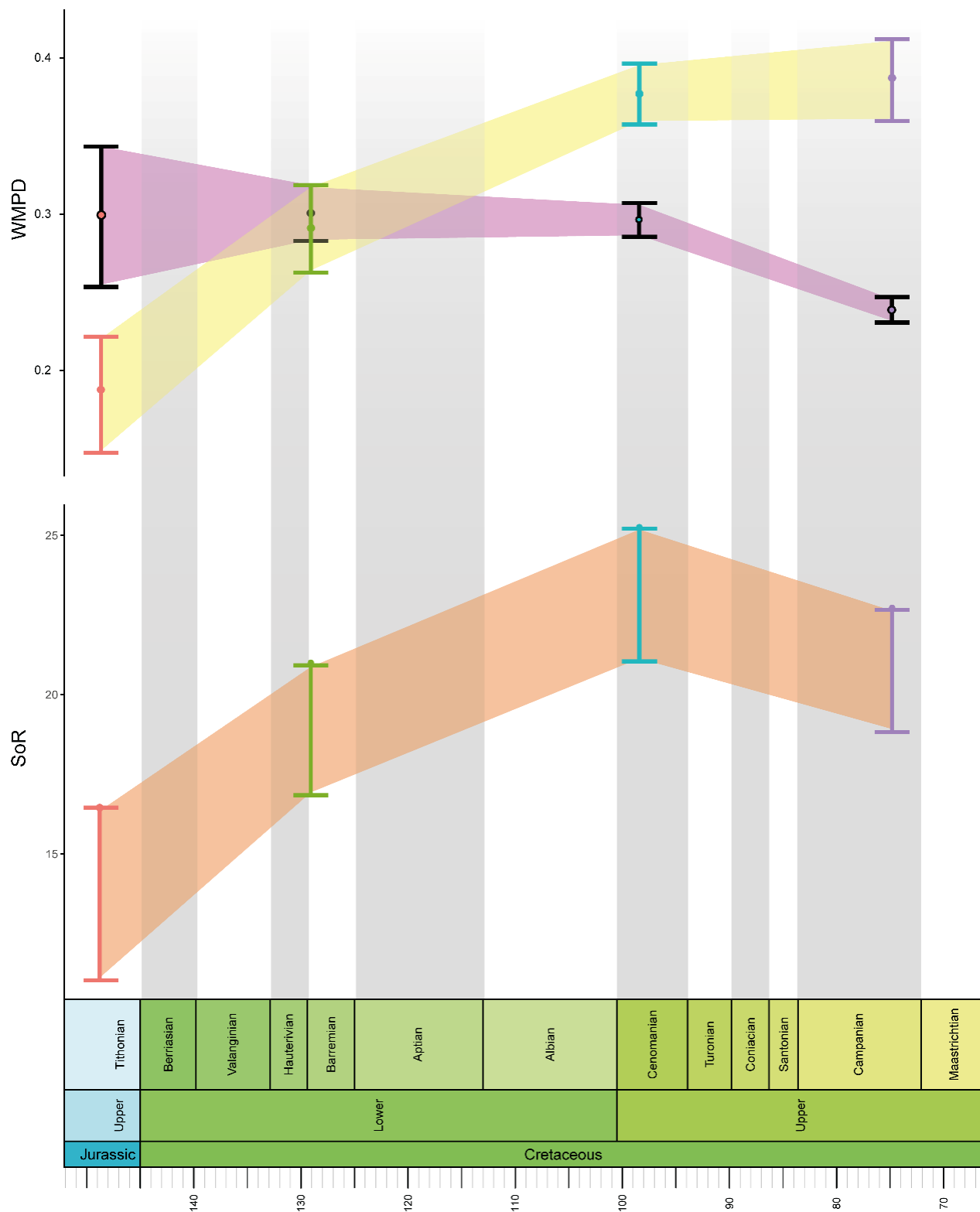


Fig. VII.4. Disimilitud morfológica de Neosauropoda durante el Jurásico Tardío-Cretácico Superior. Disimilitud media ponderada por pares (WMIPD) y suma de rangos (SoR) con sus respectivos intervalos de confianza del 95%. Estelas

violeta y rosada corresponden a todo el conjunto de datos. Estela amarilla representa solo a los datos que corresponden a cintura escapular y miembro anterior.

RESULTADOS

Matriz A

Durante el Jurásico Tardío, los neosaurópodos ya se habían diversificado y ocupaban una región amplia y bien diferenciada del morfoespacio, representando dos grandes planes corporales de saurópodos (Fig. VII.3A). Por un lado, se encuentran los Flagelicaudata con sus miembros anteriores cortos, sus cuellos preferencialmente horizontales y sus cráneos bajos y alargados. Por el otro lado, se encuentran los Macronarios (= camarasauromorfos) basales, como *Camaraaurus* y *Europasaurus*, y los Brachiosauridae caracterizados por presentar miembros anteriores alargados, cuellos oblicuos a verticales y cráneos casi tan altos como largos. Estas formas jurásicas poseen un leve solapamiento morfoespacial con taxones del Cretácico más temprano (Fig. VII.3A, B), los cuales muestran un incremento en la densidad del morfoespacio y la cantidad del morfoespacio ocupado notable. Este incremento de la disparidad y el morfoespacio ocupado se debe a la coexistencia de varios linajes como los brachiosauridos (e. g., *Brachiosaurus*, *Giraffatitan*), los primeros Somphospondyli y rebaquisáuridos durante el Berriasiano-Barremiano. Los Flagellicaudata (e. g., *Diplodocus*, *Barosaurus*, *Dicraeosaurus*, *Suuwassea*) y los camarasauromorfos basales (e. g., *Camaraaurus*, *Europasaurus*) se extinguen al comienzo del Cretácico y liberan ciertos nichos que probablemente hayan ocupado los rebaquisáuridos y los Somphospondyli respectivamente. La diversificación de los Somphospondyli y rebaquisáuridos junto a sus novedades anatómicas asociadas, sitúan a estas formas en una región hasta ese entonces inexplorada del morfoespacio. *Amargasaurus*, *Amazonsaurus* y *Comahuesaurus* amplían la región del morfoespacio solapándose con algunas formas jurásicas en las dos primeras coordenadas principales (e. g., *Suuwassea*, *Barosaurus*), mientras que algunas formas Barremianas (*Phuwiangosaurus*, *Venenosaurus*) están estrechamente posicionadas con *Brachiosaurus* en estas mismas coordenadas (Fig. VII.3B).

Después del límite Aptiano - Albiano, la disparidad morfológica (WMPD) de Neosauropoda disminuye ligeramente, mientras que ocurre un severo incremento de la cantidad de morfoespacio ocupado (SoR) (Fig. VII.3C y Fig. VII.4A). Tanto el descenso de disparidad morfológica como la cantidad de morfoespacio ocupado, probablemente se deba a la conquista de nuevas regiones del morfoespacio por parte de los titanosaurios. Hacia el final del Cretácico Inferior y comienzo del Cretácico Superior se extinguieron gran parte de los Somphospondyli no titanosaurios y comenzaron a surgir nuevos clados de titanosaurios como el “Nodo A”, Diamantinasauria, Lithostrotia y el “Nodo B”. En concordancia con lo mencionado anteriormente, el morfoespacio ocupado por los neosaurópodos del Cretácico Superior temprano se solapa en gran medida con el de las últimas formas del Cretácico Inferior evidenciando la dominancia de los titanosaurios durante este periodo (Fig. VII.3C, D).

En cuanto a los rebaquisáuridos, si bien su disparidad morfológica no crece ni descende, el morfo espacio que ocupan durante el intervalo Albiano – Santoniano se eleva ligeramente. Esto queda evidenciado en el solapamiento mínimo entre los representantes de este clado del Cretácico Inferior y los más modernos.

Los neosaurópodos Campaniano-Maastrichtianos ocupan una porción acotada del morfoespacio con respecto a las porciones ocupadas por los intervalos temporales anteriores (Berriasiano-Aptiano y Albiano-Cenomaniano), sin embargo, su solapamiento con el intervalo Albiano-Cenomaniano es prácticamente completo. Se puede observar una disminución significativa del tamaño del morfoespacio ocupado y de la densidad del morfoespacio (SoR y WMDP) (Fig. VII.3D y Fig. VII.4) cuando se analiza el set de datos completo. Esto es concordante con la extinción de los rebaquisáuridos y los Somphospondyli no titanosaurios durante el Cretácico Superior temprano.

Cuando se analiza el set de datos en seis particiones anatómicas diferentes (cráneo + dentición, vértebras cervicales, vértebras dorsales, vértebras caudales, cintura pectoral + miembro anterior, y cintura pélvica + miembro posterior), se recuperan patrones de disminución de la disparidad a lo largo del tiempo (captado por WMPD) diferentes. Para todas las particiones, excepto para la partición cintura pectoral + miembro anterior, el patrón obtenido es semejante al patrón obtenido con la totalidad

del set de datos analizado. Por otro lado, el conjunto de datos de la cintura pectoral + extremidad anterior presenta una disparidad (WMPD) ascendente significativa desde el Jurásico Superior hasta el Maastrichtiano, siendo el periodo Cenomaniano – Maastrichtiano el menos ascendente.

Esto quiere decir que, una vez establecidos como los saurópodos dominantes del ecosistema, y previo a su extinción total, los titanosaurios comenzaron a adaptarse de a poco para poder conquistar los nichos ecológicos liberados producto de la extinción de los rebaquisáuridos y los Somphospondyli no titanosaurios.

Matriz B

Análisis de disparidad morfológica entre clados—Como se ha mencionado con anterioridad, los principales clados de titanosaurios que coexistieron durante el Cretácico Superior se resumen en seis: Diamantinasauria, Lithostrotia (entiéndase como los Lithostrotia que no son Saltasauridae), Saltasauridae, “Nodo A”, “Nodo B” (entiéndase como los “Nodo B” que no son Aeolosaurini) y Aeolosaurini. Diamantinasauria posee altos índices de disparidad morfológica (WMPD), sin embargo, la cantidad de morfoespacio que ocupa es reducida (SoR). Su superposición con respecto a los Lithostrotia es mínima, siendo *Diamantinasaurus* el único ubicado dentro del área de Lithostrotia. Sin duda Lithostrotia es el clado más diverso y que ocupa mayor cantidad del morfoespacio (Fig. VII.5A). Sus valores de WMPD, SoV y SoR son los más altos de todos. *Malawisaurus* y *Tapuiasaurus* amplían la región del morfoespacio acercándose a “Nodo A” y Diamantinasauria en las dos primeras coordenadas principales (Fig. VII.5B, C). Opuestamente a Lithostrotia, Saltasauridae es el clado menos diverso y que ocupa una porción menor del morfoespacio. Tanto su WMPD, SoV y SoR, son los más bajos de todos. Su solapamiento con otras formas es nulo, es decir, sus novedades anatómicas asociadas sitúan a estas formas en una región bien definida y poco explorada del morfoespacio. Dentro de los Colossosauria (“Nodo A”, “Nodo B” y Aeolosaurini), el clado con mayor disparidad morfológica (WMPD) es “Nodo A”, sin embargo, este clado es el que menos ocupa morfoespacio (SoR). Se solapa mínimamente con “Nodo B”, sin embargo, ocupa una región diferenciada y poco explorada del morfoespacio. “Nodo B”

es el clado dentro de Colossosauria que ocupa la mayor cantidad de morfoespacio (SoR), pero es el segundo con la disparidad morfológica más alta (WMPD). Finalmente, los Aeolosaurini poseen una disparidad morfológica ligeramente menor que los “Nodo B” y la cantidad de morfoespacio que ocupan es casi tan amplio como el de éstos (WMPD y Sor). Este clado se encuentra en una región del morfoespacio sumamente alejada de los otros dos clado que conforman a Colossosauria y relativamente cerca de Saltasauridae. Debido a la ubicación de taxones como *Bravasaurus*, *Trigonosaurus* y *Overosaurus*, este clado se solapan con Lithostrotia y Diamantinasauria. Su solapamiento con el clado Lithostrotia es significativo, mientras que su solapamiento con Diamantinasauria es mínimo (Fig. VII.5A, B y C).

Análisis de disparidad morfológica entre categorías de masa corporal— Se usaron cuatro intervalos de masa corporal: Pequeño, Mediano, Grande y Gigantesco. El intervalo Pequeño corresponde a las masas corporales menores de 10 toneladas, El intervalo Mediano corresponde a las masas corporales mayores a 10 toneladas, pero menores a 25 toneladas. El intervalo Grande corresponde a las masas corporales superiores a 25 toneladas, pero por debajo de las 60 toneladas. El intervalo Gigantesco corresponde a las masas corporales mayores o iguales a 60 toneladas. El intervalo Pequeño es el tercero más diverso, sin embargo, es el intervalo que ocupa mayor cantidad del morfoespacio (Fig. VII.5D). Sus valores SoV y SoR son los más altos de todos. Principalmente son los titanosaurios pertenecientes a los clado “Nodo B”, Saltasauridae y Aeolosaurini los que expanden tanto los límites de este morfoespacio y provoca un solapamiento prácticamente total con todos los intervalos restantes (Fig. VII.5E, F). El intervalo Mediano es el más diverso de todos. Esto queda evidenciado por su gran valor de WMPD, sin embargo, sus valores de SoR lo posicionan como uno de los conjuntos que menos morfoespacio ocupa al igual que el conjunto Gigantesco (Fig. VII.5E, F). El intervalo Mediano está compuesto principalmente por titanosaurios representantes de los clado Lithostrotia, Diamantinasauria y “Nodo B”. Además de su gran solapamiento con el intervalo Pequeño, un tercio solapa con el intervalo Gigantesco y una pequeña porción solapa con el intervalo Grande. El intervalo Grande es el segundo más diverso y el segundo en ocupar morfoespacio (Fig. VII.5D). Principalmente está conformado por

representantes de Lithostrotia, Saltasauridae, “Nodo A” y “Nodo B”. Este intervalo solapa ligeramente con los intervalos Mediano y Gigantesco. El Intervalo Gigantesco es el menos diverso y uno de los más pequeños (Fig. VII.5E, F). Principalmente está conformado por representantes de Diamantinasauria y “Nodo A”. Además de su solapamiento con los intervalos Pequeño y Mediano, es solapado por el intervalo Grande.

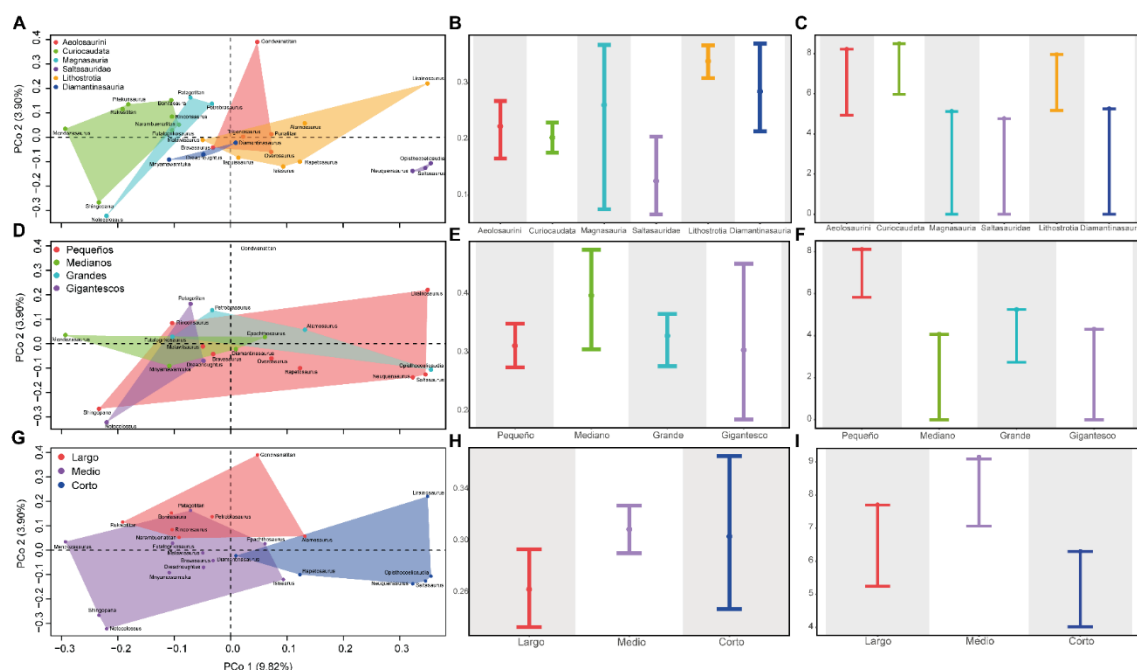


Fig. VII.5. Morfoespacios y diversidad de Titanosauria. **A – C,** Análisis de disparidad morfológica entre clados; **D – F,** Análisis de disparidad morfológica entre categorías de masa corporal; **G – I,** Análisis de disparidad morfológica entre categorías de tamaño del miembro anterior. **A-G,** Morfoespacio de cada análisis; **B-H,** Disimilitud media ponderada por pares (WMPD) con sus respectivos intervalos de confianza del 95%; **C-I,** Suma de rangos (SoR) con sus respectivos intervalos de confianza del 95%.

Análisis de disparidad morfológica entre categorías de tamaño del miembro anterior— Como bien señalan Vidal et al., (2020), la mayoría de los análisis que intentan profundizar sobre la capacidad de alimentación de los distintos taxones de saurópodos se han centrado en la morfología funcional del cráneo, los dientes y el cuello. Estudios previos demostraron que la posición de la cintura pectoral y las extremidades anteriores crean una inclinación dorsal de las vértebras pre-sacras, lo que sugiere que estudiar únicamente la anatomía craneal y cervical podría ser insuficiente para comprender el

plan corporal y las capacidades alimentarias de los saurópodos (Schwarz et al., 2007b; Stevens, 2013).

En este sentido se piensa que la longitud de las extremidades anteriores y la altura de los hombros son factores importantes para estimar la capacidad de alimentación de los dinosaurios saurópodos. Aquellos con extremidades anteriores más largas en relación con sus extremidades posteriores se interpretan como de alta capacidad de ramoneo (Vidal et al., 2020).

La gran mayoría de los titanosaurios tienen una relación fémur-húmero semejante (< 1), por lo cual este proxy no sería útil para dilucidar si estos saurópodos se diferenciaron en diferentes gremios en función de su altura. Una posible aproximación a la longitud relativa del miembro anterior podría ser el índice de robustez del húmero (IR). Como ha señalado Paul (2017), otros saurópodos, como los Brachiosauridae, exhiben miembros anteriores extremadamente largos y sus húmeros son gráciles ($IR < 0,27$), mientras que saurópodos con miembros anteriores cortos, como los Rebbachisauridae, poseen húmeros robustos ($IR > 0,32$). En función de los rangos del IR, dentro de los titanosaurios existen taxones con húmeros gráciles ($IR < 0,27$), medianamente gráciles ($IR > 0,27; 0,32 <$) y robustos ($IR > 0,32$), por lo cual se puede interpretar que los húmeros que tienen un índice de robustez inferior a 0,27 pertenecen a una extremidad larga, los húmeros que tienen un índice de robustez entre 0,28 y 0,32 son parte de una extremidad anterior mediana y que los húmeros que tienen un índice superior a 0,32 son parte de una extremidad anterior corta (Fig. VII.6).

La categoría Miembro Corto (MC) es la segunda más diversa, pero la que ocupa menor cantidad del morfoespacio (Fig. VII.5G). Los titanosaurios que se ubican en esta región del morfoespacio son principalmente representantes de los clados Lithostrotia y Saltasauridae y en menor medida del clado Diamantinasauria. El solapamiento con la categoría Miembro Largo (ML) es prácticamente nula, mientras que el solapamiento con la categoría Miembro Mediano (MM) es muy pequeño. La categoría MM es la más diversa y la que mayor morfoespacio ocupa. Principalmente son los “Nodo A” y “Nodo B” los que se disponen en esta región del morfoespacio, aunque también hay taxones como *Bravasaurus* y *Dreadnoughtus* y *Mnyamawamtuka* que se ubican allí. Esta porción

del morfoespacio se solapa mínimamente tanto con ML como con MC, siendo el solapamiento con ML mucho mayor que al solapamiento con MC. Finalmente, ML es la segunda categoría que mayor morfoespacio ocupa, pero la menos diversa de las tres. Solo los “Nodo B” y algunos Aeolosaurini (e. g., *Gondwanatitan*) se hallan en esta región del morfoespacio (Fig. VII.5G).

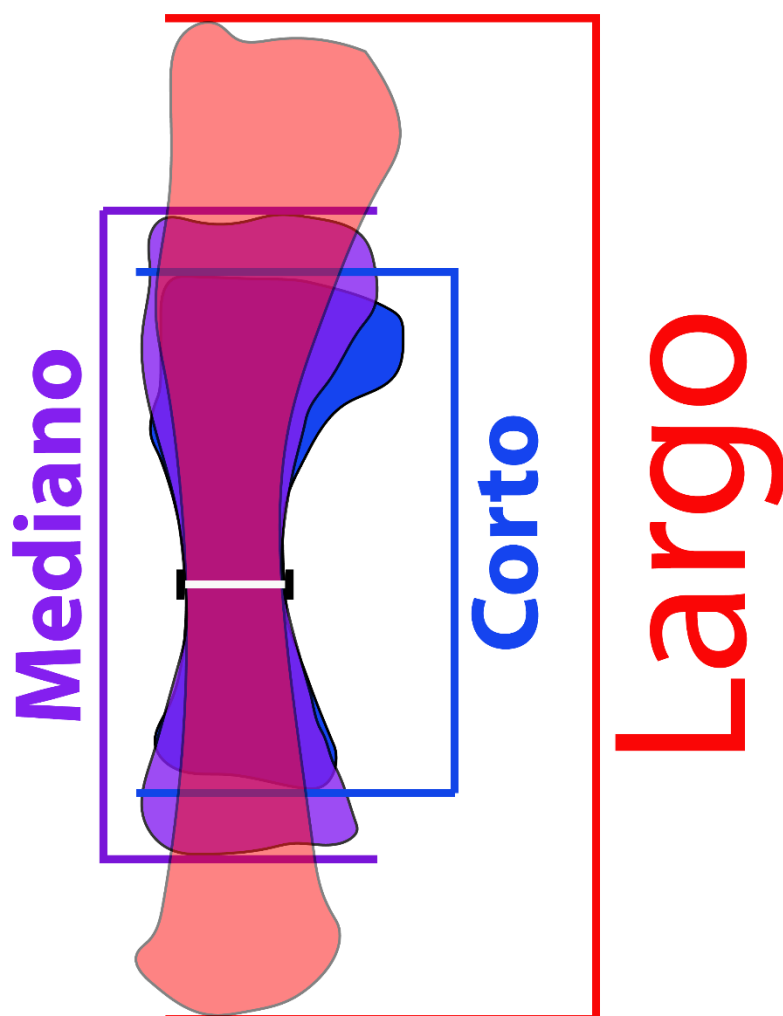


Fig. VII.6. Relación entre la robustez del húmero y su longitud. En azul, el húmero de *Neuquensaurus*. En violeta, el húmero de *Patagotitan*. En rojo el húmero de *Narambuenatitan*. Todos los húmeros fueron escalados de tal forma que todos tuvieran el mismo ancho lateromedial en la mitad del eje principal.

TESTEO DE HIPÓTESIS

BIOGEOGRAFÍA

Los análisis paleobiogeográficos apoyan a Sudamérica como el área ancestral más plausible de origen de Titanosauria. Este evento habría ocurrido durante el Berriasiano (140-145 Ma) siendo compatible con los primeros fósiles inequívocos de titanosaurios conocidos como *Ninjatitan* (Gallina et al., 2021). Al igual que con los Titanosauria, Los análisis paleobiogeográficos apoyan a Sudamérica como el área ancestral más plausible de origen para Eutitanosauria. Según los análisis sin el factor '+J', las edades de divergencia recuperadas para los linajes hermanos dentro de Eutitanosauria, Colossosauria y Saltasauroida, siguen la "desconexión" gradual hacia el norte de África y Sudamérica y pueden haber promovido el semi-aislamiento de las faunas americanas antes de la separación final (aprox. 100 Ma.; Heine et al., 2013; Seton et al., 2012). Tanto el clado "Nodo A" como los "Nodo B" habrían tenido su origen en Patagonia, siendo "Nodo A" un clado de titanosaurios gigantes endémicos de esta región de Sudamérica.

EXPLORACIÓN DEL MORFOESPACIO

El análisis morfoespacial realizado a partir de la Matriz A mostró diferentes agrupaciones bien definidas para el Jurásico Superior, Cretácico Inferior, Cretácico Superior temprano y Cretácico Superior tardío. Cuando se estudia la totalidad de la disparidad morfológica desde el Jurásico Superior hasta el Cretácico Superior temprano, se puede observar que la tendencia general es una reducción progresiva. Contrariamente, cuando se estudia la cantidad de morfoespacio ocupado, la tendencia es creciente desde el Jurásico hasta el Cretácico Superior temprano. Esta discrepancia entre la reducción de la disparidad morfológica y el tamaño del morfoespacio es

congruente con las sucesivas extinciones de grupos emblemáticos dentro de Neosauropoda, como por ejemplo los Flagellicaudata y Brachiosauridae, y evidencian un recambio faunístico entre estas formas jurásicas y formas cretácicas como los Rebbachisauridae y los Somphospondyli. Durante del Cretácico inferior, los Somphospondyli dominaban el ecosistema, sin embargo, no ocupaban la totalidad de los nichos ecológicos. Los Rebbachisauridae, eran formas de tamaño modesto y cuello corto, mejor adaptadas al pastoreo, mientras que los Somphospondyli, con cuellos más largos y de hombros más altos, eran ramoneadores de nivel medio y alto (Paul, 2017). Esto se ve evidenciado por la baja disparidad morfológica y el gran morfoespacio ocupado.

Al comenzar el Cretácico superior, los saurópodos que dominaban el ecosistema eran los Titanosauria, descendientes directos de los Somphospondyli. Al extinguirse los Somphospondyli más basales y los Rebbachisauridae, gran parte de los nichos ecológicos quedaron vacantes. Es probable que, al igual que sus antecesores, los primeros titanosaurios fueran ramoneadores de nivel medio y alto. Durante el Campaniano - Maastrichtiano, los titanosaurios dejaron de ser herbívoros de gran altura y tamaño, que explotaban el follaje alto, y comenzaron a adaptarse para poder aprovechar los nichos ecológicos vacantes. Esto se evidencia cuando se analiza la disparidad morfológica de los miembros anteriores. Entre el Cretácico superior temprano y el Cretácico superior tardío, se ve un incremento significativo en la disparidad morfológica de los miembros anteriores. Este incremento de la disparidad podría estar asociado a la aparición de formas de hombros bajos y cuellos cortos. Las formas de cuellos cortos y hombros bajos habrían surgido para aprovechar el abundante follaje de angiospermas de bajo nivel (Paul, 2017). De no ser por la crisis del K/Pg., los titanosaurios podrían haber explotado prácticamente todos los estratos arbóreos.

A la luz de estas conclusiones, se pueden aceptar las hipótesis de que, hacia el Cretácico Superior, los saurópodos redujeron su morfoespacio, pero podrían haber revertido la tendencia si hubieran sobrevivido al cataclismo que dio fin a la era Mesozoica, ya que los titanosaurios dan clara evidencia de que utilizaban de forma diferencial el ecosistema. Dentro de los titanosaurios por debajo de las 5 toneladas de

masa corporal, son los Saltasauridae quienes se desempeñaban como ramoneadores de niveles bajos, mientras que los ramoneadores de nivel medio y alto estaban repartidos entre los Aeolosaurini y algunos “Nodo B” pequeños como *Rinconsaurus*. Los titanosaurios entre 5 y 25 toneladas parecen haber sido generalistas adaptados al ramoneo a todos los niveles. Dentro de estos titanosaurios se encuentran representantes no aeolosaurinos de “Nodo B” y los Lithostrotia no saltasauridos. Los titanosaurios grandes con una masa corporal inferior a 50 toneladas, están representados principalmente por Lithostrotia, aunque también hay algunos “Nodo B” y titanosaurios no eutitanosaurios como *Epachthosaurus*. *Mendozasaurus* es un claro ejemplo de un ramoneador de nivel alto, mientras que *Mnyamawamtuka* representaría a un ramoneador de nivel bajo. Finalmente, Los “Nodo A” y los Diamantinasauria eran ramoneadores de alto nivel, no por lo alto de sus hombros sino por los tamaños descomunales que alcanzaron (Fig. VII.7). El aumento colosal de tamaño (= masa corporal por arriba de las 50 toneladas) podría haber sido una estrategia para poder vencer en altura a aquellos saurópodos cuya relación húmero-fémur era igual o superior a 1 (e. g., *Giraffatitan*, *Sauroposeidon*) sin tener que modificar el plan corporal.

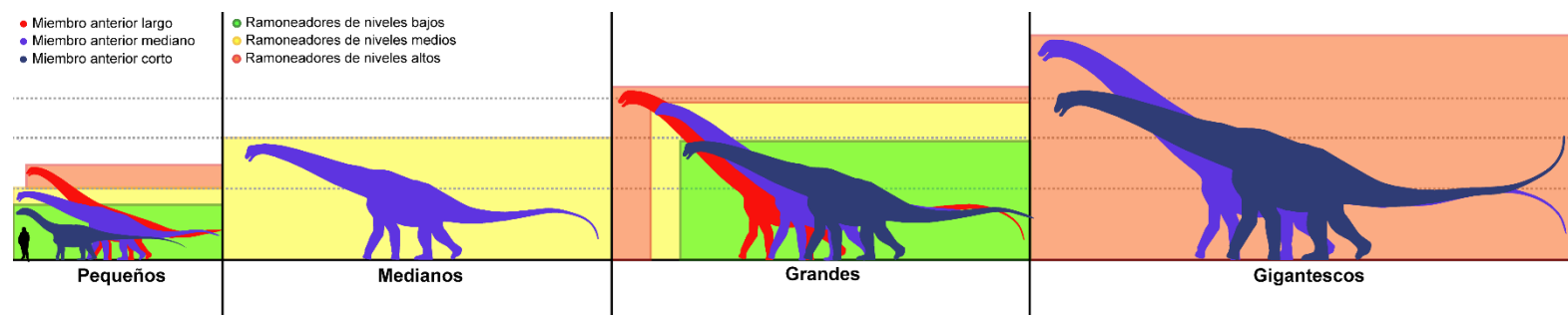


Fig. VII.7. Niveles de ramoneo alcanzado por categoría de peso (masa corporal).

CAPÍTULO - VIII CONCLUSIONES

En la presente tesis se estudió en detalle la anatomía de dos titanosaurios; *Rinconsaurus caudamirus* y *Muyelensaurus pecheni*, los cuales provienen de dos niveles del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina. Ambos taxones provienen de los alrededores de la localidad Rincón de los Sauces, pero de dos sitios distintos. *Rinconsaurus* proviene del sitio Cañadon rio Seco, mientras que *Muyelensaurus* proviene del sitio Loma del Lindero. De la misma área también provienen numerosos titanosaurios colossosaurios del Cretácico Superior (e. g., *Pitekunsaurus*, *Overosaurus*, *Narambuenatitan*, *Petrobrasaurus*). El estudio osteológico completo de estos taxones y su comparación con taxones filogenéticamente cercanos ayudó a comprender la evolución de ciertas características anatómicas que caracterizan a los titanosaurios. En esta sección se hará un breve repaso de las consideraciones finales de este estudio, cumpliendo con cada objetivo propuesto en el inicio de la tesis, y contrastando las hipótesis planteadas para cada uno de ellos.

Con el fin de cumplir con el **Objetivo 1**, se realizó una descripción osteológica detallada de todos los restos atribuidos al taxón *Rinconsaurus caudamirus*. El estudio en detalle de estos materiales permitió contrastar las siguientes hipótesis:

H1: El total de los materiales asignados originalmente a *Rinconsaurus* pueden ser afirmativamente asignados a este taxón—Al no encontrarse diferencias anatómicas entre los elementos repetidos, se considera que todos los elementos fósiles provienen de una misma especie, confirmando así esta hipótesis.

H2: Entre los materiales de *Rinconsaurus* se encuentran estadios ontogenéticos juveniles y adultos—Originalmente, Calvo & González Riga (2003) sugirieron la presencia de dos ejemplares adultos y un ejemplar juvenil. Aquí se observó que las vértebras caudales anteriores articuladas MAU-PV-CRS-25 presentan una sutura neurocentral visible, y probablemente representan el espécimen más joven. Se notaron diferencias de tamaño para los elementos apendiculares y axiales (especialmente en las

vértebras caudales), las cuales podrían estar relacionadas con diferentes etapas ontogenéticas, diferentes tamaños en la población o la combinación de ambos, sin embargo, no se pudo concluir ni cuales ni cuantos son los ejemplares sub-adultos señalados por Calvo & González Riga (2003).

H3. *Rinconsaurus* puede ser diagnosticado tanto por caracteres autapomórficos como por combinación única de caracteres—Gracias a las comparaciones de *Rinconsaurus* con otros titanosaurios conocidos se pudo observar la presencia de caracteres únicos, así como una combinación única de caracteres, lo que ha permitido brindar un diagnóstico actualizado, que valida la especie con base en lo que se conoce hoy. Además de los caracteres diagnósticos propuestos por Calvo & González Riga (2003), se presentan aquí tres nuevas autapomorfías y una combinación de estados de caracteres apendiculares que lo distingue de otros titanosaurios. En lo que respecta al esqueleto axial, se reconocen tres nuevas autapomorfia: 1) Vértebra dorsal anterior media con lámina accesoria "parapofisiaria varada" incrustada entre el PPDL y el PCDL; 2) Vértebras caudales con superficies articulares posteriores marcadamente más bajas que las de las superficies articulares anteriores; 3) Relación entre el ancho de la superficie ventral en el borde anterior y su ancho en la línea media en los centros vertebrales caudales: >4 en vértebras caudales anteriores, entre 4 y 2 en vértebras caudales medias y >2 en vértebras caudales posteriores

Al igual que con el **Objetivo 1**, en el **Objetivo 2** se realizó una descripción osteológica detallada de todos los restos atribuidos al taxón *Muyelensaurus pecheni*. El estudio en detalle de estos materiales permitió contrastar las siguientes hipótesis:

H1: El total de los materiales asignados originalmente a *Muyelensaurus* pueden ser afirmativamente asignados a este taxón—Como ya se ha indicado (ver Cap. V), los elementos óseos asignados como paratipo de *Muyelensaurus* exhiben una gran variedad de morfologías anatómicas entre los elementos repetidos que impide aceptar la **Hipótesis 1**.

H2: Entre los materiales de *Muyelensaurus* se encuentran estadios ontogenéticos juveniles y adultos—Ciertamente existen elementos óseos de diferentes tamaños y,

probablemente, de diferentes estadios ontogenéticos, sin embargo, no se ha encontrado evidencia suficiente para determinar si estos materiales óseos pertenecen al taxón *Muyelensaurus pecheni*, por lo cual se debe rechazar la **Hipótesis 2**.

H3: *Muyelensaurus* puede ser diagnosticado tanto por caracteres autapomórficos únicos como por combinación de caracteres—Gracias a las comparaciones de *Muyelensaurus* con otros titanosaurios conocidos, se pudo observar la presencia de dos caracteres únicos: 1) Túberas basales divergentes entre sí a 90°; 2) Cóndilo occipital más ancho que la porción proximal de la tubera basal. La diagnosis ofrecida por Calvo et al. (2007) ha sido desestimada, ya que los caracteres empleados o bien no diagnostican lo que los huesos muestran o bien diagnostican entidades taxonómicas supra-genéricas.

H4: *Muyelensaurus* presenta caracteres derivados compartidos con formas de Lognkosauria—La combinación de caracteres presentes en el neurocráneo holotípico de *Muyelensaurus*, corresponde a la combinación típica de un titanosaurio. En la presente contribución no se hayo evidencia suficiente para poder aceptar que el taxón *Muyelensaurus* presenta caracteres derivados compartidos con colossosaurios no aeolosaurinos.

La finalidad del **Objetivo 3** es evaluar las relaciones filogenéticas de los dinosaurios saurópodos *Rinconsaurus caudamirus* y *Muyelensaurus pecheni*, y a su vez testear la influencia de este último sobre la estabilidad de las relaciones filogenéticas, dentro de Titanosauria. Las hipótesis que encausan el **Objetivo 3** son:

H1: Rinconsauria representa un clado monofilético válido—Rinconsauria es un clado monofilético, ya que ambos especificadores de este clado son especies válidas, sin embargo, la inestabilidad observada en el especificador *Muyelensaurus* no permite su recuperación. Es por esta razón que se sugiere no utilizar este clado hasta que *Muyelensaurus* logre estabilizarse.

H2: La definición de Aeolosaurini resulta poco apropiada teniendo en cuenta el uso histórico que se le ha dado a este clado—Históricamente, en la mayoría de los análisis filogenéticos que incluyen a *Aeolosaurus* y *Gondwanatitan*, Aeolosaurini se restringió a

estos dos taxones y no al clado monofilético de titanosaurios más estrechamente relacionado con *Aeolosaurus* que con *Saltasaurus* (Calvo et al., 2007; González Riga et al., 2009; González Riga y Ortiz David, 2014; Salgado et al., 2014; Gallina & Otero, 2015). Es por esta razón que recientemente Carballido et al. (2017) redefinieron a Aeolosaurini. Con base en el nodo como "*Aeolosaurus rionegrinus*, *Gondwanatitan faustoi*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes. En esta contribución se ha corroborado que la definición que mejor captura el espíritu inicial de la definición del clado es aquella propuesta por Carballido et al. (2017). El uso de la definición original de Aeolosaurini, convertiría a este clado en un sinónimo de Colossosauria.

H3: Aeolosaurini representa un clado derivado de Rinconsauria—Los análisis aquí presentados, son un ejemplo concluyente de la estrecha relación entre el taxón *Rinconsaurus* y el clado Aeolosaurini. En ese sentido se podría aseverar que los aeolosaurinos son un clado que comparten ancestralidad con *Rinconsaurus*. No obstante, hoy en día no existen evidencias suficientes para poder dictaminar si Aeolosaurini es un clado derivado de Rinconsauria, ya que, como se mencionó anteriormente, este clado no muestra evidencia clara de ser un grupo natural.

H4: Rinconsauria es el grupo hermano de Lognkosauria y ambos clados son recuperados como grupo hermano de Lithostrotia—Ya que no se puede recuperar a Rinconsauria debido a la inestabilidad de uno de sus especificadores, no es posible constatar que Lognkosauria y Rinconsauria sean grupos hermanos. Por otro lado, Lithostrotia es recuperado aquí como un clado anidado dentro del linaje de los Saltasauroides. Debido a que no hay evidencia de parentesco entre los Lithostrotia y los Colossosauria, la **Hipótesis 4** debe ser rechazada.

Siguiendo con los objetivos propuestos, el siguiente paso fue analizar la historia biogeográfica de los titanosaurios y su distribución (**Objetivo 4**). Para esto se utilizaron las hipótesis filogenéticas, obtenidas en etapas previas de la presente tesis, en el contexto de un análisis de reconstrucción de áreas ancestrales a través del programa de computación RASP. Este estudio implicó la calibración en el tiempo de los árboles

filogenéticos obtenidos a partir de las edades de los taxones implicados. Para este objetivo se plantearon y contrastaron las siguientes hipótesis:

H1. Los Titanosauria se originaron en Gondwana en el Cretácico Temprano—Los análisis paleobiogeográficos apoyan a Sudamérica como el área ancestral más plausible de origen de Titanosauria. Este evento habría ocurrido durante el Berriasiano (140-145 Ma) siendo compatible con los primeros fósiles inequívocos de titanosaurios conocidos como *Ninjatitan* (Gallina et al., 2021). Al igual que con los Titanosauria, Los análisis paleobiogeográficos apoyan a Sudamérica como el área ancestral más plausible de origen para Eutitanosauria.

H2. El clado formado por Rinconsauria + Lognkosauria representa un linaje endémico de América del Sur—Según los análisis sin el factor '+J', las edades de divergencia recuperadas para los linajes hermanos dentro de Eutitanosauria, Colossosauria y Saltasauroida, siguen la "desconexión" gradual hacia el norte de África y Sudamérica y pueden haber promovido el semi-aislamiento de las faunas americanas antes de la separación final (aprox. 100 Ma.; Heine et al., 2013; Seton et al., 2012). Tanto el clado "Nodo A" como los "Nodo B" habrían tenido su origen en Patagonia, siendo "Nodo A" un clado de titanosaurios gigantes endémicos de esta región de Sudamérica y los "Nodo B" un clado de distribución gondwanica. Sin embargo, la hipótesis planteada de que el clado formado por Rinconsauria + Lognkosauria representa un linaje endémico de América del Sur debe ser rechazada.

Por último, el análisis de disparidad morfológica permitió reconocer diferentes usos de los espacios ecológicos entre los saurópodos y los titanosaurios durante el Cretácico Superior, cumpliendo así con el **Objetivo 5** de la presente tesis. Las hipótesis que encausan el **Objetivo 5** son:

H1. La utilización del morfoespacio, medido en sus componentes principales, indica la utilización diferencial del ecosistema por parte de los titanosaurios durante el Cretácico Superior—Al comenzar el Cretácico superior, los saurópodos que dominaban el ecosistema eran los Titanosauria, descendientes directos de los Somphospondyli. Al

extinguirse los Somphospondyli más basales y los Rebbachisauridae, gran parte de los nichos ecológicos quedaron vacantes. Es probable que, al igual que sus antecesores, los primeros titanosaurios fueran ramoneadores de nivel medio y alto. Durante el Campaniano - Maastrichtiano, los titanosaurios dejaron de ser herbívoros de gran altura y tamaño con el fin de explotar el alto follaje y comenzaron a adaptarse para poder aprovechar los nichos ecológicos vacantes. Esto se evidencia cuando se analiza la disparidad morfológica de los miembros anteriores. Entre el Cretácico superior temprano y el Cretácico superior tardío, se ve un incremento significativo en la disparidad morfológica de los miembros anteriores. Este incremento de la disparidad podría estar asociado a la aparición de formas de hombros bajos y cuellos cortos. Las formas de cuellos cortos y hombros bajos habrían predominado en un contexto de abundante follaje de angiospermas de bajo nivel (Paul, 2017). En este sentido, los titanosaurios se organizarían espacialmente de la siguiente manera: Dentro de los titanosaurios por debajo de las 5 toneladas de masa corporal, son los Saltosauridae quienes se habrían desempeñado como ramoneadores de niveles bajos, mientras que los ramoneadores de nivel medio y alto estaban repartidos entre los Aeolosaurini y algunos “Nodo B” pequeños como *Rinconsaurus*. Los titanosaurios entre 5 y 25 toneladas parecen haber sido generalistas adaptados al ramoneo a todos los niveles. Dentro de estos titanosaurios se encuentran representantes no aeolosaurinos de “Nodo B” y los Lithostrotia no saltosauridos. Los titanosaurios grandes con una masa corporal inferior a 50 toneladas, están representados principalmente por Lithostrotia, aunque también hay algunos “Nodo B” y titanosaurios no eutitanosaurios como *Epachthosaurus*. *Mendozasaurus* es un claro ejemplo de un ramoneador de nivel alto, mientras que *Mnyamawamtuka* representaría a un ramoneador de nivel bajo. Finalmente, Los “Nodo A” y los Diamantinasauria eran ramoneadores de alto nivel, no por lo alto de sus hombros sino por los tamaños descomunales que alcanzaron. El aumento colosal de tamaño (= masa corporal por arriba de las 50 toneladas) podría haber sido una estrategia para poder vencer en altura a aquellos saurópodos cuya relación húmero-fémur era igual o superior a 1 (e. g., *Giraffatitan*, *Sauroposeidon*) sin tener que modificar el plan corporal.

H2. Analizando Sauropoda en conjunto se observa una reducción en el morfoespacio a lo largo de la historia evolutiva del grupo—El análisis morfoespacial realizado a partir de la Matriz A mostró diferentes agrupaciones bien definidas para el Jurásico Superior, Cretácico Inferior, Cretácico Superior temprano y Cretácico Superior tardío. Cuando se estudia la totalidad de la disparidad morfológica desde el Jurásico Superior hasta el Cretácico Superior temprano, se puede observar que la tendencia general es una reducción progresiva. Contrariamente, cuando se estudia la cantidad de morfoespacio ocupado, la tendencia es creciente desde el Jurásico hasta el Cretácico Superior temprano. Esta discrepancia entre la reducción de la disparidad morfológica y el tamaño del morfoespacio es congruente con las sucesivas extinciones de grupos emblemáticos dentro de Neosauropoda, como por ejemplo los Flagellicaudata y Brachiosauridae, y evidencian un recambio faunístico entre estas formas jurásicas y formas cretácicas como los Rebbachisauridae y los Somphospondyli. Durante del Cretácico inferior, los Somphospondyli dominaban el ecosistema, sin embargo, no ocupaban la totalidad de los nichos ecológicos. Los Rebbachisauridae, eran formas de tamaño modesto y cuello corto, mejor adaptadas al pastoreo, mientras que los Somphospondyli, con cuellos más largos y de hombros más altos, eran ramoneadores de nivel medio y alto. Esto se evidencia por la baja disparidad morfológica y el gran morfoespacio ocupado.

AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento a mis directores de tesis Dr. Alejandro Otero, José Luis Carballido y Leonardo Salgado por orientarme en la elaboración de este trabajo.

Al artista Juan Gil Barberá por la realización de las ilustraciones de la tapa y las reconstrucciones de los esqueletos de *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus*.

Por el acceso a colecciones, agradezco al Doc. Leonardo S. Filippi, Doc. Bernardo González Riga, Dr. Jorge Calvo, al Dr. Martín Ezcurra y al Dr. Ignacio Cerda.

Al geólogo Alberto Garrido por facilitar información de la ubicación de los yacimientos de Cañadon Rio Seco y Loma del Lindero, Rincón de los Sauces, Neuquén.

A mis colegas de trabajo en el MEF y en la FCNyM- UNLP, por su colaboración y permanente estímulo.

A mis queridos amigos de la vida: Ruella, Pato, Mily, Sansi, Nicky, Nadia, Sabrina, Maila, Agustina, Facu, etc.

A mi querido padre Osvaldo, por sus consejos y su cariño

A mis hermanos, Mica y Juan, por su interés y apoyo en mi profesión

A mis sobrinos Mile, Joaco e Ima, por su amor y su alegría

Y especialmente a mi amorosa madre, la cual me instruyó para ser el ser humano y el profesional que soy hoy.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allain, R., & Aquesbi, N. (2008). Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. *Geodiversitas*, 30(2), 345–424. <https://doi.org/10.1080/08912960903562317>
- Apaldetti, C., Pol, D., Ezcurra, M. D., & Martínez, R. N. (2021). Sauropodomorph evolution across the Triassic–Jurassic boundary: body size, locomotion, and their influence on morphological disparity. *Scientific Reports*, 11(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01120-w>
- Apesteguía, S. (2004). *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: A beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften*, 91(10), 493–497. <https://doi.org/10.1007/s00114-004-0560-6>
- Apesteguía, S. (2005). The Evolution of The Titanosaur Metacarpus. *Thunder Lizard*, 1405, 321–345.
- Bellardini, F., Coria, R. A., Pino, D. A., Windholz, G. J., Baiano, M. A., & Martinelli, A. G. (2022). *Osteology and phylogenetic relationships of Ligabuesaurus leanzai (Dinosauria : Sauropoda) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin, Patagonia, Argentina*. 1–61.
- Benson, R. B. J., Campione, N. E., Carrano, M. T., Mannion, P. D., Sullivan, C., Upchurch, P., & Evans, D. C. (2014a). Rates of Dinosaur Body Mass Evolution Indicate 170 Million Years of Sustained Ecological Innovation on the Avian Stem Lineage. *PLoS Biology*, 12(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001853>
- Benson, R. B. J., Campione, N. E., Carrano, M. T., Mannion, P. D., Sullivan, C., Upchurch, P., & Evans, D. C. (2014b). Rates of Dinosaur Body Mass Evolution Indicate 170 Million Years of Sustained Ecological Innovation on the Avian Stem Lineage. *PLoS Biology*, 12(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001853>
- Bonaparte, J. F. (1996). Cretaceous Tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30(7), 73–130.
- Bonaparte, J. F. (1999). Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, 36(2), 115–187.
- Bonaparte, J. F., & Coria, R. A. (1993). UN NUEVO Y GIGANTESCO SAUROPODO TITANOSAURIO DE LA FORMACION RIO LIMAY (ALBIANO-CENOMANIANO) DE LA PROVINCIA DEL NEUQUEN, ARGENTINA. In *Ameghiniana* (Vol. 30, Issue 3, pp. 271–282).
- Bonaparte, J. F., González Riga, B. J., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2005.07.004>
- Bonaparte, J. F., & Powell, J. E. (1980). *A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves)*.
- Borsuk-Białynicka, M. (1977). A New Camarasaurid Sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii* gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica*, 37, 5–64.

- Brochu, C. A. (1996). Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: Implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), 49–62. <https://doi.org/10.1080/02724634.1996.10011283>
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Cuny, G., Tong, H., Le Loeuff, J., Khansubha, S., & Jongautchariyakul, S. (2000). The earliest known sauropod dinosaur. *Nature*, 407(September), 72–74. <https://doi.org/10.1038/nature01341.1>
- Cabrera, A. (1947). *Un saurópodo nuevo del Jurásico de Patagonia*. Instituto del Museo de la Universidad Nacional de La Plata.
- Calvo, J. O. (1994). Jaw mechanics in sauropod dinosaurs. *Gaia*, 10, 183–193.
- Calvo, J. O., Coria, R. A., & Salgado, L. (1997). Uno de los más completos titanosáuridos (Dinosauria-Sauropoda) registrados en el mundo. *Ameghiniana*, 34(4), 534.
- Calvo, J. O., & Gonzalez Riga, B. J. (1999). Hallazgos de Theropoda y Titanosauridae, y su paleoambiente en una nueva localidad de Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 97.
- Calvo, J. O., & 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. <https://doi.org/10.4067/S0716-02082003000200011>
- Calvo, J. O., González Riga, B. J., Porfiri, J. D., González Riga, B. J., & Kellner, A. W. A. (2007c). A new titanosaur sauropod from the Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos Do Museu Nacional*, 65(4), 485–504. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652007000300013>
- Calvo, J. O., & Porfiri, J. D. (2010). Panamericansaurus schroederi gen. nov. sp. nov. Un nuevo Sauropoda (Titanosauridae-Aeolosaurini) de la Provincia del Neuquén, Cretácico Superior de Patagonia, Argentina. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities Research Medium*, 1, 100–115.
- Calvo, J. O., Porfiri, J. D., González Riga, B. J., & Kellner, A. W. A. (2007a). A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, 79(3), 529–541. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652007000300013>
- Calvo, J. O., Porfiri, J. D., González Riga, B. J., & Kellner, A. W. A. (2007b). 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(4), 511–526.
- Campione, N. E. (2017). Extrapolating body masses in large terrestrial vertebrates. *Paleobiology*, 43(4), 693–699. <https://doi.org/10.1017/pab.2017.9>
- Campione, N. E., Evans, D. C., Brown, C. M., & Carrano, M. T. (2014). Body mass estimation in non-avian bipeds using a theoretical conversion to quadruped stylopodial proportions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 913–923.
- Canudo, J., Carballido, J. L., Salgado, L., & Garrido, A. C. (2018). A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian–Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63(X). <https://doi.org/10.4202/app.00524.2018>

- Canudo, J. i., Royo-torres, R., & 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. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[712:ANSTSG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[712:ANSTSG]2.0.CO;2)
- Carballido, J. L., Otero, A., Mannion, P. D., Salgado, L., & Pérez Moreno, A. (2022). Titanosauria A Critical Reappraisal of Its Systematics and the Relevance of the South American Record.pdf. In *South American Sauropodomorph Dinosaurs* (pp. 269–298).
- Carballido, J. L., Pol, D., Cerda, I., & 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(1), 93–110. <https://doi.org/10.1080/02724634.2011.539651>
- Carballido, J. L., Pol, D., Otero, A., Cerda, I. A., Salgado, L., Garrido, A. C., Ramezzani, J., Cúneo, N. R., & Krause, M. J. (2017). A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proceedings B*, 284(1860), 20171219. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/royprsb/284/1860/20171219.full.pdf>
- Carballido, J. L., Rauhut, O. W. M., Pol, D., & 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. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00723.x>
- Carballido, J. L., & Sander, P. M. (2014). 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. <https://doi.org/10.1080/14772019.2013.764935>
- Carballido, J. L., Scheil, M., Knötschke, N., & Sander, P. M. (2020). The appendicular skeleton of the dwarf macronarian sauropod *Europasaurus holgeri* from the Late Jurassic of Germany and a re-evaluation of its systematic affinities. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(9), 739–781. <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1683770>
- Casal, G. (2007). *Aeolosaurus colhuehuapensis* sp. nov. (Sauropoda, Titanosauria) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico superior de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10(1), 53–62. <https://doi.org/10.4072/rbp.2007.1.05>
- Casal, G. A., & Ibiricu, L. M. (2010). Materiales asignables a *Epachthosaurus* Powell, 1990 (Sauropoda: Titanosauria), de la formaci??n Bajo Barreal, cret??cico superior, Chubut, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 13(3), 247–256. <https://doi.org/10.4072/rbp.2010.3.08>
- Cerda, I. A., Carabajal, A. P., Salgado, L., Coria, R. A., Reguero, M. A., Tambussi, C. P., & Moly, J. J. (2012). The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. *Naturwissenschaften*, 99(1), 83–87. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0869-x>
- Cerda, I. A., & García, R. A. (2010). DENTITION AND HISTOLOGY IN TITANOSAURIAN DINOSAUR EMBRYOS FROM UPPER CRETACEOUS OF PATAGONIA , ARGENTINA. 2008, 1–12. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2010.00937.x>

- Chure, D., Britt, B. B., Whitlock, J. A., & Wilson, J. A. (2010). First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition. *Naturwissenschaften*, 97(4), 379–391. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0650-6>
- Coria, R. A., Filippi, L. S., Chiappe, L. M., García, R. A., & 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. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3683.4.2>
- Csiki, Z., Codrea, V., Jipa-Murzea, C., & Godefroit, P. (2010). A partial titanosaur (Sauropoda, Dinosauria) skeleton from the Maastrichtian of Nălaț-Vad, Hațeg Basin, Romania. *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie - Abhandlungen*, 258(3), 297–324. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0098>
- Curry Rogers, K. (2009). The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda : Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(4), 1046–1086. <https://doi.org/10.1671/039.029.0432>
- Curry Rogers, K. A. (2005). Titanosauria: a phylogenetic overview. In *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* (p. 50-103).
- Curry Rogers, K., & Forster, C. A. (2001). The last of the dinosaur titans: A new sauropod from Madagascar. *Nature*, 412(6846), 530–534. <https://doi.org/10.1038/35087566>
- Curry Rogers, K., & Wilson, J. a. (2014). *Vahiny depereti*, gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous Maevarano Formation, Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(3), 606–617. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.822874>
- de ALMEIDA CAMPOS, D., Kellner, A. W. A., Bertini, R. J., & Santucci, R. M. (2005). On a Titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) Vertebral Column from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Palaeontology*, 63(3), 565–593.
- de La Fuente, M. S., Calvo, J. O., & González Riga, B. J. (2007). A new Cretaceous chelid turtle from the northern Neuquén Basin, Argentina. *Ameghiniana*, 44(2), 485–492.
- D’Emic, M. D. (2012). The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166(3), 624–671. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00853.x>
- D’Emic, M. D., & Foreman, B. Z. (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. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.671204>
- D’Emic, M. D., Foreman, B. Z., & 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. <https://doi.org/10.1017/jpa.2015.67>
- D’Emic, M. D., & Wilson, J. A. (2011). New Remains Attributable to the Holotype of the Sauropod Dinosaur *Neuquensaurus australis*, with Implications for Saltasaurine Systematics. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(1), 61–73. <https://doi.org/10.4202/app.2009.0149>

- Díez Díaz, V., García, G., Knoll, F., Pereda Suberbiola, X., & Valentin, X. (2012). New cranial remains of titanosaurian sauropod dinosaurs from the Late Cretaceous of Fox-Amphoux-Métisson (Var, SE France). *Proceedings of the Geologists' Association*, 123, 626–637.
- Díez Díaz, V., Pereda Suberbiola, X., & Luis Sanz, J. (2011). Braincase Anatomy of the Titanosaurian Sauropod *Lirainosaurus astibiae* from the Late Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(3), 521–533. <https://doi.org/10.4202/app.2010.0043>
- Díez Díaz, V., Pereda Suberbiola, X., & Sanz, J. L. (2012). Juvenile and adult teeth of the titanosaurian dinosaur *Lirainosaurus* (Sauropoda) from the Late Cretaceous of Iberia. *Geobios*, 45(3), 265–274. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2011.10.002>
- Díez Díaz, V., Pereda Suberbiola, X., & Sanz, J. L. (2013a). Appendicular skeleton and dermal armour of the late cretaceous titanosaur *Lirainosaurus astibia* (Dinosauria: Sauropoda) from Spain. *Palaeontologia Electronica*, 16(2). <https://doi.org/10.26879/350>
- Díez Díaz, V., Pereda Suberbiola, X., & Sanz, J. L. (2013b). The axial skeleton of the titanosaur *Lirainosaurus astibiae* (Dinosauria: Sauropoda) from the latest Cretaceous of Spain. *Cretaceous Research*, 43, 145–160. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.03.002>
- Díez Díaz, V., Tortosa, T., & le Loeuff, J. (2013). Sauropod diversity in the Late Cretaceous of southwestern Europe: The lessons of odontology. *Annales de Paleontologie*, 99(2), 119–129. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2012.12.002>
- Dong, Z., Zhou, S., & Zhang, Y. (1983). Dinosaurs from the Jurassic of Sichuan. *Palaeontologica Sinica*, 162(3), 1–136.
- Dragulescu, A. A. (2014). *Read, write, format Excel 2007 and Excel 97/2000/XP/2003 files*.
- Ezcurra, M. D., & Agnolín, F. L. (2012). A new global palaeobiogeographical model for the late mesozoic and early tertiary. *Systematic Biology*, 61(4), 553–566. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr115>
- Ezcurra, M. D., & Butler, R. J. (2018). The rise of the ruling reptiles and ecosystem recovery from the Permo-Triassic mass extinction. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1880), 20180361.
- Filippi, L. S. (2015). Los Dinosaurios Sauropoda Del Cretácico Superior DEL NORTE DE LA CUENCA NEUQUINA, PATAGONIA ARGENTINA. *Boletín Del Instituto de Fisiografía y Geología*, 85, 19–28.
- Filippi, L. S., Canudo, J. I., Salgado, L., Garrido, A. C., García, R. A., Cerda, I. A., & Otero, A. (2011). A new sauropod titanosaur from the Plottier Formation (upper cretaceous) of Patagonia (Argentina). *Geologica Acta*, 9(1), 1–12. <https://doi.org/10.1344/105.000001648>
- Filippi, L. S., García, R. a., & Garrido, A. C. (2011). A New Titanosaur Sauropod Dinosaur from the Upper Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(3), 505–520. <https://doi.org/10.4202/app.2010.0019>
- Filippi, L. S., & Garrido, A. C. (2008). *Pitekunsaurus macayai* gen. et sp. nov., nuevo titanosaurio (*Saurischia, Sauropoda*) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina Article. September.

- Filippi, L. S., Juárez Valieri, R. D., & Barrios, F. (2021). The prefrontal of *Rinconsaurus caudamirus* (Sauropoda, Titanosauria) as a crocodyliform ilium. *Cretaceous Research*, 103307. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104852>
- Filippi, L. S., Salgado, L., & Garrido, A. C. (2019). A new giant basal titanosaur sauropod in the Upper Cretaceous (Coniacian) of the Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research*, 100, 61–81. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.03.008>
- Filippi, L. S., Valieri, R. D. J., Gallina, P. A., Mendez, A. H., Gianechini, F. A., & Garrido, A. C. (2017). A new titanosaur specimen with highly derived skull from the Santonian of northern Patagonia, Argentina. In XI Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina, Gral. Roca, Río negro, Argentina. *Ameghiniana*, 54(4), 20.
- Filippini, F. S., Otero, A., & Gasparini, Z. (2016). The phylogenetic relevance of the sacrum among macronarian sauropods: insights from a pelvis from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Alcheringa*, 5518(1), 69–78. <https://doi.org/10.1080/03115518.2016.1180806>
- Franco-Rosas, A. (2004). Nuevos materiales de titanosaurios (Sauropoda) en el Cretácico Superior de Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(3), 329–336. <https://doi.org/10.4072/rbp.2004.3.04>
- Gallina, P. A. (2011a). Estudio anatómico, sistemático y paleobiológico de *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria, Sauropoda): su importancia en el contexto de la evolución de los titanosaurios del Cretácico Superior de la Argentina.
- Gallina, P. A. (2011b). Notes on the axial skeleton of the titanosaur *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria-Sauropoda). *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, 83(1), 1–11. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652011005000001>
- Gallina, P. A. (2012). Histología Ósea Del Titanosaurio *Bonitasaura Salgadoi* (Dinosauria: Sauropoda) Del Cretácico Superior De Patagonia. *Ameghiniana (Rev. Assoc. Paleontol. Argent.)*, 49(3), 289–302.
- Gallina, P. A., & Apesteguía, S. (2011). Cranial Anatomy and Phylogenetic Position of the Titanosaurian Sauropod *Bonitasaura salgadoi*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(1), 45–60. <https://doi.org/10.4202/app.2010.0011>
- Gallina, P. A., & Apesteguía, S. (2015). Postcranial anatomy of *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda, Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(3), 37–41. <https://doi.org/10.1080/02724634.2014.924957>
- Gallina, P. A., Canale, J. I., & Carballido, J. L. (2021). THE EARLIEST KNOWN TITANOSAUR SAUROPOD DINOSAUR. *Ameghiniana (Rev. Assoc. Paleontol. Argent.)*, 58(1), 35–31. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-60984-5.00062-7>
- Gallina, P. A., González Riga, B. J., & Ortiz David, L. D. (2022). Time for Giants: Titanosaurs from the Berriasian–Santonian Age. In *South American Sauropodomorph Dinosaurs: Record, Diversity and Evolution* (pp. 299–340). Cham: Springer International Publishing.

- Gallina, P. A., & Otero, A. (2015). Reassessment of *Laplatasaurus araukanicus* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 52(5), 487–501. <https://doi.org/10.5710/AMGH.08.06.2015.2911>
- García, R. A., Carabajal, A. P., & Salgado, L. (2008). Un nuevo basicráneo de titanosaurio de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), Provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina. *Geobios*, 41(5), 625–633. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2007.11.005>
- García, R. A., & CERDA, I. A. (2010). Dentición de titanosaurios (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina: morfología, inserción y reemplazo. *Ameghiniana*, 47(1), 45–60.
- García, R. A., & Salgado, L. (2013). The titanosaur sauropods from the late Campanian – early Maastrichtian Allen Formation of Salitral Moreno, Río Negro, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58(2), 269–284.
- Garrido, A. C. (2010). Estratigrafía del Grupo Neuquén, cretácico superior de la cuenca Neuquina (Argentina): Nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 12(2), 121–177.
- Gilmore, C. W. (1922). A new sauropod dinosaur from the Ojo Alamo Formation of New Mexico. In *Smithsonian Miscellaneous Collections* (Vol. 72, Issue 14). <https://doi.org/10.1038/127512a0>
- Gilmore, C. W. (1946). Reptilian fauna of the North Horn Formation of central Utah. In *United States Geological Survey Professional Paper* (Vols. 201–C, pp. 29–53).
- Gomani, E. M. (2005). Sauropod Dinosaurs from the Early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontologia Electronica*, 8(1), 1–37. <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:SAUROPOD+DINOSAURS+FROM+THE+EARLY+CRETACEOUS+OF+MALAWI+,+AFRICA#0>
- González Riga, B. J. (2003). A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana*, 40(2), 155–172. <https://doi.org/10.5710/AMEGH.26.12.1013.1889>
- González Riga, B. J., & Calvo, J. O. (1999). Unusual caudal series of Titanosauridae of the Late Cretaceous in the Rio Colorado Formation, border between the Neuquén and Mendoza provinces, Argentina. *7º International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems (Buenos Aires)*, 29–30.
- González Riga, B. J., Lamanna, M. C., Ortiz David, L. D., Calvo, J. O., & Coria, J. P. (2016). A gigantic new dinosaur from Argentina and the evolution of the sauropod hind foot. *Scientific Reports*, 6, 19165. <https://doi.org/10.1038/srep19165>
- González Riga, B. J., Lamanna, M. C., Otero, A., David, L. D. O., Kellner, A. W. A., Ibiricu, L. M., (2019). An overview of the appendicular skeletal anatomy of South American titanosaurian sauropods, with definition of a newly recognized clade. In *Anais da Academia Brasileira de Ciências* (Vol. 91, Issue suppl 2). <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180374>

- González Riga, B. J., & Mannion, P. D. (2018). Osteology of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Mendozasaurus neguyelap*: implications for basal titanosaur relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, January 1–30. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx103/4816851>
- González Riga, B. J., Mannion, P. D., Poropat, S. F., Ortiz David, L. D., & Coria, J. P. (2018). Osteology of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Mendozasaurus neguyelap*: implications for basal titanosaur relationships. 1. *Zoological Journal of the Linnean Society*, January, zlx103–zlx103. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx103/4816851>
- González Riga, B. J., & Ortiz David, L. D. (2014). a New Titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) From the Upper Cretaceous (Cerro Lisandro Formation) of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana*, 51(1), 3–25. <https://doi.org/10.5710/AMGH.24.12.2013.1889>
- González Riga, B. J., Previtera, E., & Pirrone, C. A. (2009). *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research*, 30(1), 135–148. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.06.006>
- Gorscak, E., & O'Connor, P. M. (2016). Time-calibrated models support congruency between Cretaceous continental rifting and titanosaurian evolutionary history. *Biology Letters*, 12(4). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.1047>
- Gorscak, E., & O'Connor, P. M. (2019). A new African Titanosaurian Sauropod Dinosaur from the middle Cretaceous Galula Formation (Mtuka Member), Rukwa Rift Basin, Southwestern Tanzania. In *Plos One* (Vol. 14, Issue 2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211412>
- Gorscak, E., O'Connor, P. M., Roberts, E. M., & Stevens, N. J. (2017). The second titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) from the middle Cretaceous Galula Formation, southwestern Tanzania, with remarks on African titanosaurian diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4634(August), e1343250. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1343250>
- Gorscak, E., O'Connor, P. M., Stevens, N. J., & 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. <https://doi.org/10.1080/02724634.2014.845568>
- Griffin, C. T., & Nesbitt, S. J. (2020). Does the Maximum Body Size of Theropods Increase across the Triassic–Jurassic Boundary? Integrating Ontogeny, Phylogeny, and Body Size. *Anatomical Record*, 303(4), 1158–1169. <https://doi.org/10.1002/ar.24130>
- Guillerme, T. (2018). dispRity: a modular R package for measuring disparity. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(7), 1755–1763.
- Guillerme, T., Puttick, M. N., Marcy, A. E., & Weisbecker, V. (2020). Shifting spaces: Which disparity or dissimilarity measurement best summarize occupancy in multidimensional spaces? *Ecology and Evolution*, 10(14), 7261–7275.
- Hechenleitner, E. M., Leuzinger, L., Martinelli, A. G., Rocher, S., Fiorelli, L. E., Taborda, J. R. A., & Salgado, L. (2020). Two new Late Cretaceous sauropods reveal titanosaur dispersal across South America. *Communications Biology*, 1–13. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01338-w>

- Heine, C., Zoethout, J., & Müller, R. D. (2013). Kinematics of the South Atlantic rift. *Solid Earth*, 4(2), 215–253. <https://doi.org/10.5194/se-4-215-2013>
- Hocknull, S. A., White, M. A., Tischler, T. R., Cook, A. G., Calleja, N. D., Sloan, T., & Elliott, D. A. (2009). New mid-cretaceous (Latest Albian) dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *PLoS ONE*, 4(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006190>
- Hone, D. W. E., Farke, A. A., & Wedel, M. J. (2016). Ontogeny and the fossil record: What, if anything, is an adult dinosaur? *Biology Letters*, 12(4). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0947>
- Huene, F. von. (1929). Los Saurisquios Y Ornitisquios Del Cretáceo Argentino. *Anales Del Museo De La Plata*, 17(5), 489–496.
- Huene, F. von. (1932a). *Die Fossile Reptil-ordnung Saurischia: Ihre Entwicklung und Geschichte*. Gebrüder Borntraeger.
- Huene, F. von. (1932b). Ein neuartiger Stegocephalen-Fund aus dem oberhessischen Buntsandstein. *Palaeontologische Zeitschrift*, 14(3), 200–228. <https://doi.org/10.1007/BF03041634>
- Huene, F. von. (1933). *The cretaceous Saurischia and Ornithischia of the central provinces of India: Palaeontologia Indica*.
- Ibiricu, L. M., Lamanna, M. C., & Lacovara, K. J. (2014). The influence of caudofemoral musculature on the titanosaurian (Saurischia: Sauropoda) tail skeleton: morphological and phylogenetic implications. *Historical Biology*, 26(4), 454–471. <https://doi.org/10.1080/08912963.2013.787069>
- Jain, S. L., & Bandyopadhyay, S. (1997). New titanosaurid (dinosauria: Sauropoda) from the late cretaceous of central india. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(1), 114–136. <https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10010958>
- Janensch, W. (1936a). Die Schädel der Sauropoden Brachiosaurus, Barosaurus und Dicraeosaurus aus den Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas (Schluß). *Palaeontographica-Supplementbände*, 249–298.
- Janensch, W. (1936b). Über Bahnen von Hirnvenen bei Saurischiern und Ornithischiern, sowie einigen anderen fossilen und rezenten Reptilien. *PalZ*, 18(3), 181–198.
- Janensch, W. (1938). *Gestalt und Größe von Brachiosaurus und anderen riesenwüchsigen Sauropoden*. JF Lehmanns Verlag.
- Jasinoski, S. C., Russell, A. P., & Currie, P. J. (2006). An integrative phylogenetic and extrapolatory approach to the reconstruction of dromaeosaur (Theropoda: Eumaniraptora) shoulder musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 146(3), 301–344. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2006.00200.x>
- Kellner, A. W. A., Azevedo, S. A. K., & de Azevedo, S. A. K. (1999). A new sauropod dinosaur (titanosauria) from the late cretaceous of Brazil. *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, 15, 111–142.

- Kellner, A. W. A., de ALMEIDA CAMPOS, D., & Trotta, M. N. F. (2005). Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos Do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63(3), 529–564.
- Knoll, F., & Schwarz-Wings, D. (2009). Palaeoneuroanatomy of Brachiosaurus. *Annales de Paleontologie*, 95(3), 165–175. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2009.06.001>
- Kues, B. S., & Rigby, J. K. (1980). The Teeth of Alamosaurus sanjuanensis, a Late Cretaceous Sauropod. *Journal of Paleontology*, 54(4), 864–869.
- Kurzanov, S. M., & Bannikov, A. F. (1983). A new sauropod from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontological Journal*, 2, 90–96.
- Lacovara, K. J., Lamanna, M. C., Ibiricu, L. M., Poole, J. C., Schroeter, E. R., Ullmann, P. v., Voegele, K. K., Boles, Z. M., Carter, A. M., Fowler, E. K., Egerton, V. M., Moyer, A. E., Coughenour, C. L., Schein, J. P., Harris, J. D., Martínez, R. D., & Novas, F. E. (2014). A gigantic, exceptionally complete titanosaurian sauropod dinosaur from southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports*, 4, 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep06196>
- Landis, M. J., Matzke, N. J., Moore, B. R., & Huelsenbeck, J. P. (2013). Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic Biology*, 62(6), 789–804.
- Leanza, H. A., & Hugo, C. A. (2001). Cretaceous red beds from southern Neuquén Basin (Argentina): age, distribution, and stratigraphic discontinuities. 7 ° *International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Asociación Paleontológica Argentina*, 7, 111–122.
- Lehman, T. M., & Coulson, A. B. (2002). A juvenile specimen of the sauropod dinosaur Alamosaurus sanjuanensis from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Paleontology*, 76(1), 156–172. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2002\)076<0156: AJSOTS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2002)076<0156: AJSOTS>2.0.CO;2)
- Lehmann, O. E. R., Ezcurra, M. D., Butler, R. J., & Lloyd, G. T. (2019). Biases with the Generalized Euclidean Distance measure in disparity analyses with high levels of missing data. *Palaeontology*, 62(5), 837–849.
- Lloyd, G. T. (2016). Estimating morphological diversity and tempo with discrete character-taxon matrices: implementation, challenges, progress, and future directions. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(1), 131–151.
- Lü, J. (2014). *Osteology of the giant sauropod dinosaur Ruyangosaurus giganteus*.
- Lü, J., Xu, L., Jia, S., Zhang, X., ZHANG, J., Yang, L., You, H.-L., & Ji, Q. (2009). A new gigantic sauropod dinosaur from the Cretaceous of Ruyang, Henan, China. *Geological Bulletin of China*, 28(1), 1–10.
- Lü, J., Xu, L., Jiang, X., Jia, S., Li, M., Yuan, C., Zhang, X., & Ji, Q. (2009). A preliminary report on the new dinosaurian fauna from the Cretaceous of the Ruyang Basin, Henan Province of central China. *고생물학회지*, 25(1), 43–56.
- Lydekker, Lydekker, R., Lydekker, Lydekker, R., Lydekker, Lydekker, R., Lydekker, Lydekker, R., & Lydekker. (1893). The dinosaurs of Patagonia. *Anales Del Museo de La Plata*, 2, 1–14.

- Mannion, P. D., Allain, R., & Moine, O. (2017). The earliest known titanosauriform sauropod dinosaur and the evolution of Brachiosauridae. *PeerJ*, 5, e3217. <https://doi.org/10.7717/peerj.3217>
- Mannion, P. D., & 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(1), 155–181. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00699.x>
- Mannion, P. D., & Otero, A. (2012). A reappraisal of the Late Cretaceous argentinean sauropod dinosaur *Argyrosaurus superbus*, with a description of a new titanosaur genus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(May), 614–638. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.660898>
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Barnes, R. N., & 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. <https://doi.org/10.1111/zoj.12029>
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Schwarz, D., & Wings, O. (2019). Taxonomic affinities of the putative titanosaurs from the Late Jurassic Tendaguru Formation of Tanzania: Phylogenetic and biogeographic implications for eusauropod dinosaur evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(3), 784–909. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly068>
- Martin Sander, P., Mateus, O., Laven, T., Knötschke, N., Kno, N., & Sander, P. M. (2006). Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, 441(7094), 739–741. <https://doi.org/10.1038/nature04633>
- Martin, V., Buffetaut, E., & 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*, 319(9)(2), 1085–1092.
- Martinelli, A. G., & Forasiepi, A. M. (2004). Late Cretaceous vertebrates from Baj o de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 6(2), 257.305.
- Martínez, R. D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M., & Lamanna, M. C. (2004). An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(1), 107–120. <https://doi.org/10.1671/9.1>
- Martínez, R. D., Lamanna, M. C., Novas, F. E., Ridgely, R. C., Casal, G. A., Martínez, J. E., Vita, J. R., & Witmer, L. M. (2016). A basal lithostrotian titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) with a complete skull: Implications for the evolution and paleobiology of titanosauria. *PLoS ONE*, 11(4), 1–82. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151661>
- Mateus, O., Jacobs, L. L., Schulp, A. S., & Polcyn, M. J. (2011). *Angolatitan adamastor*, a new sauropod dinosaur and the first record from Angola. 83, 221–233.
- Matzke, N. J. (2013). *Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing*. University of California, Berkeley.

- Matzke, N. J. (2014). Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, 63(6), 951–970.
- Mazzetta, G. v, Christiansen, P. E. R., & Farin, R. A. (2004). *Giants and Bizarres : Body Size of Some Southern South American Cretaceous Dinosaurs*. 1–13.
<https://doi.org/10.1080/08912960410001715132>
- Meers, M. B. (2003). Crocodylian Forelimb Musculature and Its Relevance to Archosauria. *Anatomical Record - Part A Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 274(2), 891–916.
<https://doi.org/10.1002/ar.a.10097>
- Méndez, A. H., Gianechini, F. A., Paulina-Carabajal, A., Filippi, L. S., Juárez-Valieri, R. D., Cerda, I. A., & Garrido, A. C. (2022). New furileusaurian remains from La Invernada (northern Patagonia, Argentina): A site of unusual abelisaurids abundance. *Cretaceous Research*, 129.
- Navarrete, C., Casal, G., & 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 Paleontologia*, 14(1), 1–14.
<https://doi.org/10.4072/rbp.2011.1.01>
- Nopcsa, F. (1915). *Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns: Von Franz Baron Nopcsa. Mit Tafel I-IV und 3 Figuren im Texte.[Umschlagtitel.]*. Buchdruckerei des Franklin-Vereins.
- Norell, M. A., Novacek, M. J., & Wheeler, Q. D. (1992). Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny. *Extinction and Phylogeny*, 89–118.
- Novas, F. E., Salgado, L., Calvo, J. O., & Agnolin, F. (2005). Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 7(1), 37–41.
- Nowiński, A. (1971). Nemegtosaurus mongoliensis n. gen., n. sp. (Sauropoda) from the Uppermost Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica*, 25(1929), 57–81.
- Osborn, H. F., & MOOK, C. C. (1921). *Camarasaurus, Amipheicelias, and other sauropods of Cope: Memoirs of the American Museum of Natural History*, v. 3
- Otero, A. (2010). The appendicular skeleton of Neuquensaurus, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55(3), 399–426.
<https://doi.org/10.4202/app.2009.0099>
- Otero, A. (2018). Forelimb musculature and osteological correlates in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia). In *PLoS ONE* (Vol. 13, Issue 7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198988>
- Otero, A., Carballido, J. L., & Moreno, A. P. (2020). The appendicular osteology of Patagotitan mayorum (Dinosauria, Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(4), 1–19.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1793158>
- Otero, A., Gallina, P. A., Canale, J. I., & Haluza, A. (2012). *Sauropod haemal arches: morphotypes, new classification and phylogenetic aspects*. November, 37–41.
- Owen, R. (1841). *A description of portion of the skeleton of the Setiosaurus—Proc. geol. sci.* London.

- Pang, Q., & Cheng, Z. (2000). A New Family of Sauropod Dinosaur from the Upper Cretaceous of Tianzhen, Shanxi Province, China. *Acta Geologica Sinica*, 74(2), 117–125. <https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2000.tb00438.x>
- Paradis, E. (2012). *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R* (Vol. 2). Springer.
- 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. *Hunteria*, 2(3), 1–13.
- Paul, G. S. (2017). Restoring Maximum Vertical Browsing Reach in Sauropod Dinosaurs. *Anatomical Record*, 300(10), 1802–1825. <https://doi.org/10.1002/ar.23617>
- Pennell, M. W., Eastman, J. M., Slater, G. J., Brown, J. W., Uyeda, J. C., FitzJohn, R. G., Alfaro, M. E., & Harmon, L. J. (2014). geiger v2. 0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 30(15), 2216–2218.
- Pérez Moreno, A., Carballido, J. L., Otero, A., Salgado, L., & Calvo, J. O. (2022). The Axial Skeleton of Rinconsaurus caudamirus (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 59(1), 1–46. <https://doi.org/10.5710/amgh.13.09.2021.3427>
- Pérez Moreno, A., Carballido, J. L., Otero, A., Salgado, L., & Calvo, J. O. (2023). The appendicular skeleton of Rinconsaurus caudamirus (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 142, 1–32. <https://doi.org/10.5710/AMGH.13.09.2021.3427>
- Pinheiro, J., & Bates, D. (2007). Linear and nonlinear mixed effects models. *R Package Version*, 3(57), 1–89.
- Pol, D., & Norell, M. A. (2001). Comments on the Manhattan stratigraphic measure. *Cladistics*, 17(3), 285–289. <https://doi.org/10.1006/clad.2001.0166>
- Poropat, S. F., Kundrát, M., Mannion, P. D., Upchurch, P., Tischler, T. R., & Elliott, D. A. (2021). Second specimen of the Late Cretaceous Australian sauropod dinosaur Diamantinasaurus matildae provides new anatomical information on the skull and neck of early titanosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 192(2), 610–674. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa173>
- Poropat, S. F., Mannion, P. D., Upchurch, P., Hocknull, S. A., Kear, B. P., & Elliott, D. A. (2015). Reassessment of the non-titanosaurian somphospondylan Wintonotitan wattsi (Dinosauria: Sauropoda: Titanosauriformes) from the mid-Cretaceous Winton Formation, Queensland, Australia. *Papers in Palaeontology*, 1(1), 59–106. <https://doi.org/10.1002/spp2.1004>
- Poropat, S. F., Mannion, P. D., Upchurch, P., Hocknull, S. A., Kear, B. P., Kundrát, M., Tischler, T. R., Sloan, T., Sinapius, G. H. K., Elliott, J. A., & Elliott, D. A. (2016). New Australian sauropods shed light on Cretaceous dinosaur palaeobiogeography. *Scientific Reports*, 6(October), 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep34467>
- Poropat, S. F., Upchurch, P., Mannion, P. D., Hocknull, S. A., Kear, B. P., Sloan, T., Sinapius, G. H. K., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.03.014>

- Powell, J. E. (1990). EPACHTOSAURUS SCIUTTOI (gen. et sp. nov.) UN DINOSAURIO SAUROPODO DEL CRETACICO DE PATAGONIA (PROVINCIA DE CHUBUT, ARGENTINA). *Actas Del V Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, Argentina, 1*, 123–128.
- Powell, J. E. (1992). Osteología de Saltasaurus loricatus (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del noroeste argentino. In *Los Dinosaurios y Su Entorno Biotico Actas del Segundo Curso de Paleontología in Cuenca* (Vol. 4, pp. 165–230).
- Powell, J. E. (2003). *Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects*. Records of the Queen Victoria Museum Launceston.
- Prieto-Márquez, A. (2010). Global historical biogeography of hadrosaurid dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159(2), 503–525. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00642.x>
- Ree, R. H., & Smith, S. A. (2008). Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57(1), 4–14.
- Romer, A. S. (1956). *Osteology of the Reptiles* University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Ronquist, F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46(1), 195–203.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., & Alcalá, L. (2006). A giant European dinosaur and a new sauropod clade. *Science*, 314(5807), 1925–1927. <https://doi.org/10.1126/science.1132885>
- Royo-torres, R., Upchurch, P., Mannion, P. D., Mas, R., Cobos, A., Gascó, F., Alcalá, L., & Sanz, J. L. (2014). *The anatomy, phylogenetic relationships, and stratigraphic position of the Tithonian – Berriasian Spanish sauropod dinosaur Aragosaurus ischiaticus*. <https://doi.org/10.1111/zoj.12144>
- Salgado, L., Apesteguía, S., & Heredia, S. E. (2005). A new specimen of Neuquensaurus australis, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from North Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(3), 623–634. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2005\)025\[0623: ANSONA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0623: ANSONA]2.0.CO;2)
- Salgado, L., & Azpilicueta, C. (2000). Un nuevo saltasaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana (Rev. Assoc. Paleontol. Argent.)*, 37(3), 259–264.
- Salgado, L., & Calvo, J. O. (1997). Evolution of titanosaurid sauropods. II: The cranial evidence. *Ameghiniana*, 34(1), 33–48.
- Salgado, L., & Coria, R. A. (2009). Barrosasaurus casamiquelai gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria... *Zootaxa*, 2222(2222), 1–16.
- Salgado, L., Coria, R. A., & 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. (2008). Uberabatitan ribeiroi, a new titanosaur from the marília formation (bauru group, upper cretaceous), minas gerais, Brazil. *Palaeontology*, 51(4), 881–901. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2008.00781.x>

- Salgado, L., Gallina, P. A., & Paulina Carabajal, A. (2015). Redescription of Bonatitan reigi (Sauropoda: Titanosauria), from the Campanian–Maastrichtian of the Río Negro Province (Argentina). *Historical Biology*, 27(5), 525–548. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.894038>
- Salgado, L., Gallina, P. A., Paulina Carabajal, A., Carabajal, A. P., & Paulina Carabajal, A. (2015). Redescription of Bonatitan reigi (Sauropoda: Titanosauria), from the Campanian–Maastrichtian of the Río Negro Province (Argentina). *Historical Biology*, 27(5), 525–548. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.894038>
- Salgado, L., & García, R. A. (2002). Variación morfológica en la secuencia de vértebras caudales de algunos sauropodos titanosaurios. *Revista Española De Paleontología*, 17(2), 211–216.
- Sallam, H. M., Gorscak, E., O'Connor, P. M., El-Dawoudi, I. A., El-Sayed, S., Saber, S., Kora, M. A., Sertich, J. J. W., Seiffert, E. R., & Lamanna, M. C. (2018). New Egyptian sauropod reveals Late Cretaceous dinosaur dispersal between Europe and Africa. *Nature Ecology and Evolution*, 2(3), 445–451. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0455-5>
- Santucci, R. M., & de Arruda-Campos, A. C. (2011). A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. *Zootaxa*, 33(3085), 1–33.
- Sanz, J. L., Powell, J. E., Le Loeuff, J., Martínez, R. D., & Pereda-Suberbiola, X. (1999). Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (north central Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios Del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14(1), 235–255.
- Schwarz, D., Frey, E., & Meyer, C. A. (2007a). Novel Reconstruction of the Orientation of the Pectoral Girdle in Sauropods. 47(May 2006), 32–47. <https://doi.org/10.1002/ar.a.20405>
- Schwarz, D., Frey, E., & Meyer, C. A. (2007b). Novel reconstruction of the orientation of the pectoral girdle in sauropods. *Anatomical Record*, 290(1), 32–47. <https://doi.org/10.1002/ar.20405>
- Scotese, C. R. (2016). Tutorial: PALEOMAP paleoAtlas for GPlates and the paleoData plotter program.
- Sereno, P. C., Wilson, J. A., Witmer, L. M., Whitlock, J. A., Maga, A., Ide, O., & Rowe, T. A. (2007). Structural extremes in a cretaceous dinosaur. *PLoS ONE*, 2(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001230>
- Seton, M., Müller, R. D., Zahirovic, S., Gaina, C., Torsvik, T., Shephard, G., Talsma, A., Gurnis, M., Turner, M., Maus, S., & Chandler, M. (2012). Global continental and ocean basin reconstructions since 200Ma. *Earth-Science Reviews*, 113(3–4), 212–270. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2012.03.002>
- Silva, J. C. G., Marinho, T. S., Martinelli, A. G., & Langer, M. C. (2019). Osteology and systematics of Uberabatitan ribeiroi (Dinosauria; Sauropoda): A Late Cretaceous titanosaur from Minas Gerais, Brazil. *Zootaxa*, 4577(3), 401–438. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4577.3.1>
- Silva Junior, J. C. G., Martinelli, A. G., Iori, F. v., Marinho, T. S., Hechenleitner, E. M., & Langer, M. C. (2022). Reassessment of Aeolosaurus maximus, a titanosaur dinosaur from the Late Cretaceous of Southeastern Brazil. *Historical Biology*, 34(3), 403–411. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1920016>

- Simón, E., Salgado, L., & Calvo, J. O. (2018). A New Titanosaur Sauropod From the Upper Cretaceous of Patagonia, Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana*, 55(5500), 485–504. <https://doi.org/10.5710/AMGH.01.08.2017.3051>
- Spieß, A.-N., & Ritz, C. (2014). qpcR: Modelling and analysis of real-time PCR data. *R Package Version*, 1–4.
- Stevens, K. A. (2013). The Articulation of Sauropod Necks: Methodology and Mythology. *PLoS ONE*, 8(10), e78572. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078572>
- Tykoski, R. S., & Fiorillo, A. R. (2016). An articulated cervical series of *Alamosaurus sanjuanensis* Gilmore, 1922 (Dinosauria, Sauropoda) from Texas: new perspective on the relationships of North America's last giant sauropod. *Journal of Systematic Palaeontology*, 2019(June), 1–26. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1183150>
- Ullmann, P. v., & Lacovara, K. J. (2016). Appendicular osteology of *Dreadnoughtus schrani*, a giant titanosaurian (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(6), e1225303. <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1225303>
- Upchurch, P. (1995). *The Evolutionary History of Sauropod Dinosaurs*.
- Upchurch, P., & Barrett, P. M. (2005). Phylogenetic and Taxic Perspectives on Sauropod Diversity. In *The Sauropods: evolution and paleobiology* (pp. 104–124).
- Upchurch, P., & 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. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2003\)23\[208:TAATOC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2003)23[208:TAATOC]2.0.CO;2)
- Vidal, D., Mocho, P., Aberasturi, A., Sanz, J. L., & Ortega, F. (2020). High browsing skeletal adaptations in *Spinophorosaurus* reveal an evolutionary innovation in sauropod dinosaurs. *Scientific Reports*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63439-0>
- Voegelé, K., Lamanna, M., & Lacovara, K. J. (2017). Osteology of the dorsal vertebrae of the giant titanosaurian sauropod dinosaur *Dreadnoughtus schrani* from the Late Cretaceous of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62(4), 667–681. <https://doi.org/10.4202/app.00391.2017>
- von Huene, F. R. F. (1927). *Contribución a la paleogeografía de Sud América*. Coni.
- Wilson, J. a. (1999). Nomenclature for Vertebral Lámina e in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(4), 639–653. <https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011178>
- Wilson, J. A. (2002). Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(2), 215–275. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x>
- Wilson, J. A. (2012). New vertebral lámina e and patterns of serial variation in vertebral lámina e of sauropod dinosaurs. *Contributions from the Museum of Paleontology University of Michigan*, 32(7), 91–110.

- Wilson, J. a, D'emic, M. D., Curry Rogers, K., Mohabey, D. M., & Sen, S. (2009). REASSESSMENT OF THE SAUROPOD DINOSAUR JAINOSAURUS (=“ANTARCTOSAURUS”) SEPTENTRIONALIS FROM THE UPPER CRETACEOUS OF INDIA. *America*, 32(2), 17–40.
<http://141.213.232.243/handle/2027.42/63584>
- Wilson, J. A., D'Emic, M. D., Ikejiri, T., Moacdieh, E. M., & Whitlock, J. A. (2011). A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS ONE*, 6(2).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017114>
- Wilson, J. a., & Sereno, P. C. (1998). EARLY EVOLUTION AND HIGHER-LEVEL PHYLOGENY OF SAUROPOD DINOSAURS. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(2), 1–79.
<https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011115>
- Wilson, J. A., & Upchurch, P. (2003). Arevision of Titanosaurus Lydekker (Dinosauria – Sauropoda), the first dinosaur genus with a ‘Gondwanan’ distribution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1(3), 125–160. <https://doi.org/10.1017/S1477201903001044>
- Wilson, J. A., & 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. <https://doi.org/10.1017/S1477201908002691>
- Wiman, C. (1929). The Cretaceous Dinosaur from Shantung. *Palaeontologia Sinica*, 6(1), 1–44.
- You, H. L., Li, D. Q., Zhou, L. Q., & Ji, Q. (2008). Daxiatitan binglingi: a giant sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of China. *Gansu Geology*, 17(4), 1–10.
- You, H.-L., & 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.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1278>
- Yu, Y., Harris, A. J., Blair, C., & He, X. (2015). RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87, 46–49.
- Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A. B., Nascimento, P. M., Riccomini, C., Larson, P., Juarez-Valieri, R., Pires-Domingues, R., da Silva, N. J., & de Almeida Campos, D. (2011). A complete skull of an early cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurs. *PLoS ONE*, 6(2).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016663>
- Zurriaguz, V. L., & Powell, J. E. (2015). New contributions to the presacral osteology of Saltasaurus loricatus (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of northern Argentina. *Cretaceous Research*, 54, 283–300. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.12.012>