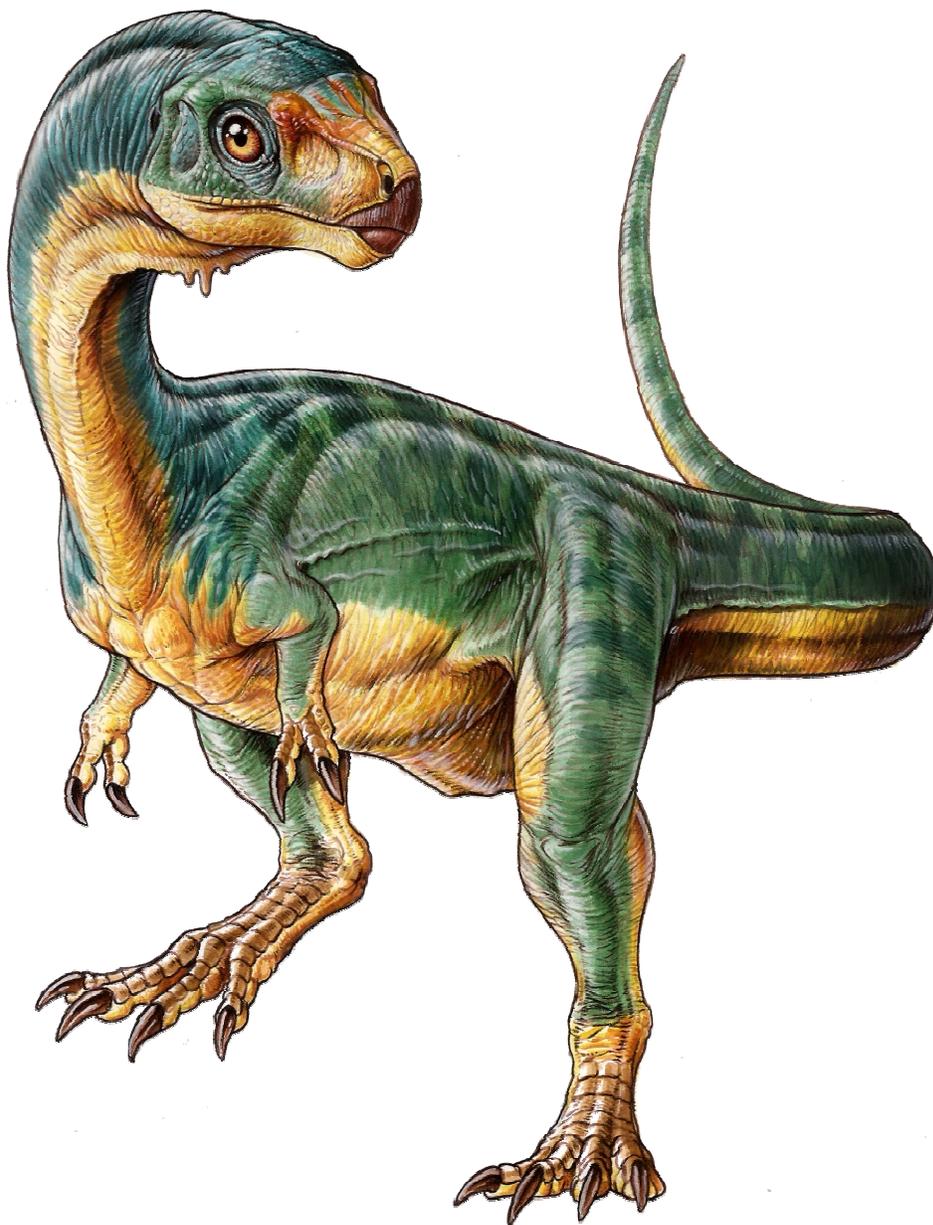


Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Universidad Nacional de La Plata

**Descripción anatómica y relaciones filogenéticas de
Chilesaurus diegosuarezi (Theropoda, Dinosauria)**



Lic. Nicolás R. Chimento

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

Director: Fernando E. Novas

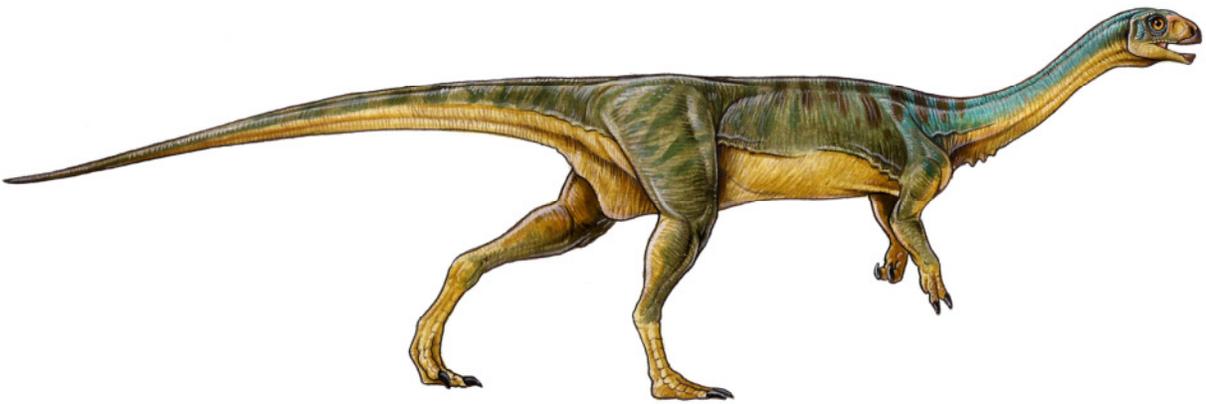
Co-directora: Marta Fernández

2017

A mis dos familias...

Mis viejos, hermanos, y especialmente mi abuelo...

Mi esposa y mis hijos...



AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

En primer lugar deseo agradecerle y dedicarles este trabajo a mis padres, Nicolás y Mariel, quienes desde siempre me alentaron a estudiar lo que me gustaba y quienes me acompañaron durante el transcurso de mi carrera de grado. Ellos supieron ver en el horizonte, lo valioso de una carrera universitaria, y arriesgaron en muchas ocasiones su economía familiar (y en consecuencia su bienestar), estando lejos de mí, y conviviendo con mis tres hermanos. Este trabajo está dedicado a ustedes, aquí están los frutos de tantos años de esfuerzo.

A mis hermanos Joaquín, Maximiliano y Rocío, quienes acompañaron a mis padres cuando me alejé a realizar mis estudios universitarios, y quienes posteriormente se sumaron a acompañarme a mí en la convivencia universitaria.

Por otro lado, agradezco y dedico este trabajo a mi nueva familia, la que he formado en Gualaguay junto a Carolina, Francisco y Felipe, quienes me han acompañado y apoyado durante mi carrera de posgrado. Esta vez, ellos fueron quienes arriesgaron junto a mí, su bienestar en consecuencia de mis logros, y quienes supieron afrontar el alejamiento cada semana, con el fin de que al final este trabajo llegara a su conclusión.

Deseo dedicarle este trabajo a mis abuelos, Nicolás y Gladis, especialmente a mi abuelo, “lelo”, quien fuera el que formó mi cabeza hacia las ciencias naturales, fomentándome la lectura de textos de ciencia y quien siempre me mostraba un libro (Maravillas y Misterios del Mundo Animal), en cuyo interior aparece el mural “The Age of Reptiles” de Rudolf Zallinger, pintado en el Peabody Museum (Yale, USA). Estas imágenes de dinosaurios y otros animales fueron determinantes para mi elección de una carrera universitaria orientada en la biología. Por estos incentivos desde pequeño, gracias lelo, desde el cielo me verás defender este trabajo.

Muchos otros familiares me alentaron durante mi carrera de grado y posgrado, a través de comentarios, curiosidades, bromas y diferentes charlas. Entre ellos, ya no está entre nosotros mi bisabuela Mari, quien cuidó de mí y de mis hermanos en numerosas ocasiones, y de la que pude disfrutar varios años de mi vida. Agradezco a mi tío abuelo Juan Carlos, y sus hijos y nietos, quienes han sido muy allegados a mí en distintos momentos. Además, a mis tías, tío materno, y mis primos. Entre ellos, muy especialmente a mi primo Sergio, con quien disfruté de muchas reuniones durante mi estadía en La Plata, muchos asados juntos, divirtiéndonos, y quién no paraba de reír y disfrutar la vida. Me quedé con ganas de darte un último abrazo primo...

A la familia Rubianes, quienes siempre preguntan por mis trabajos. Entre ellos a mí cuñado Emanuel “Pachu” Rubianes quien ha formado una familia con mi hermana dándome dos hermosos sobrinos (Benjamín y Gerónimo), que siempre me llenan de alegría hablando de su “tío paleontólogo, como Florentino Ameghino, paleontólogo argentino”, y uno de los cuales (Benjamín) siempre me sorprende con su conocimiento y sus ganas de ser paleontólogo. Por otro lado, a todos mis sobrinos políticos, mis cuñados y concuñados, y mis suegros (Celia y Oscar), quienes me han acompañado y ayudado en muchas ocasiones durante mi trayectoria de posgrado.

Además de mis familiares, muchos amigos se han interesado en mi carrera y mis logros, a los cuales deseo agradecer por estar siempre ahí. Entre ellos, especialmente a Sebastián Leguizamón y su familia, quienes desde chico me han recibido con mucha cordialidad, alentándome e incluso ayudándome en trabajos de campo.

Por numerosos favores y experiencias compartidas en mi vida de casado, le agradezco mucho al padre “Pancho” y a muchas personas que me han acompañado de la Parroquia San José.

Durante mi carrera de grado, siempre fui alentado por diferentes personas, muchas de las cuales se hicieron mis amigos, y perduran así hasta la fecha. Entre ellos quiero agradecer por los distintos momentos compartidos a Rubén Lucero, Juan Fachal, Rosario Zingoni, Maria Rosa Derguy, Roman Segovia, Luz Irrazábal, etc. Fuera del ámbito universitario, pero durante mi etapa de estudios de grado, agradezco al grupo de jóvenes Parusia (Paola, Celina, Luisina, Matias, Juan, Fede, Roberto, Franca, Carlos, etc.), quienes me ayudaron y compartieron innumerables momentos conmigo, y donde conocí a mi actual esposa; a todos ellos les estoy eternamente agradecido.

En los primeros años en que comencé a investigar, previo a recibirme en mi carrera de grado, el doctor Alfredo Carlini y su gente (Martín Ciancio, Fernando Galliari, Analía Francia, Cecilia Krmpotic, Mara Loza, etc.) me recibieron cordialmente y me guiaron en mis primeros pasos. A todos ellos, les agradezco por eso. Además, extendiendo el agradecimiento a varios paleontólogos, muy buenas personas, que me han alentado y ayudado en diferentes ocasiones, entre ellos a Alfredo Zurita, Ángel Miño Boilini, Diego Brandoni, Esteban y Leopoldo Soibelzon, “Nacho” Noriega, Cristian Oliva, Carlos Luna, Raúl Vezzosi, Carolina Madozzo-Jaen y Martín Ezcurra. Otras dos excelentes personas con las que he tenido suerte de trabajar y que han sido muy alentadores sobre mi carrera, han sido Eduardo De Lucca y Pablo Rimoldi, a quienes les agradezco mucho sus palabras y su interés por mis trabajos. Asimismo, le extiendo este

agradecimiento a Sergio Bogán, quien siempre tiene buenas palabras para conmigo y quien siempre está disponible para cualquier consulta.

Durante mis estudios de grado conocí en los primeros años a mis actuales compañeros del laboratorio y amigos, con quienes compartí numerosas campañas y viajes, congresos, y otros entrañables momentos. Entre ellos agradezco a Gabriel Lío, Elian Guerrero, Julia D'angelo y Federico Brisson Egli. De este grupo, agradezco muy especialmente a Federico Agnolin, que además de amigo y compañero de muchos de estos momentos, me ha ayudado a formarme como científico en numerosas ocasiones, sin ningún tipo de interés y con mucha paciencia. En contraparte, en mi etapa de posgrado, muchos amigos se han sumado a mi vida, entre ellos agradezco mucho a Matías Motta, Mauro Aranciaga Rolando, Sebastián Rozadilla, Gonzalo Muñoz, Adriel Gentil, Jordi García-Marsá y Gastón Lo Coco. También extendiendo este saludo a Ianina Godoy y Anyelén Godoy, compatriotas de mis pagos, amigas, y sobre todo, excelentes personas. Por el gran aprendizaje que me ha proporcionado durante las campañas, le agradezco a Marcelo Isasi (quien para mí es el Carlos Ameghino de la actualidad) sabiendo sobrellevar la búsqueda, la extracción y la preparación de los materiales fósiles en cualquier ámbito y situación posible. Extiendo mis agradecimientos a quienes han participado de la preparación de los materiales que aquí describo, como Marcela Milani, Hernan "Pocho" Alsina, Ricardo y German Stoll, Francisco De Cianni, entre otros.

Por las grandes alegrías brindadas en los últimos años de desarrollo de esta tesis agradezco mucho al equipo de rugby de Jockey Club Gualeguay. Este grupo fraterno ha sido de suma importancia como un cable a tierra cuando los afrontes de la vida cotidiana se vuelven difíciles.

Nada me alcanzará para agradecerle a mi amigo y colega Sergio Lucero, quien me ha proporcionado alojamiento durante varios años en el transcurso de mi carrera de posgrado.

Agradezco a mi codirectora Marta Fernández por aceptar codirigirme, por sus sugerencias durante el transcurso de este trabajo, y por sus palabras alentadoras siempre que se dirigió hacia mi persona.

Finalmente quiero agradecerle a mi director, Fernando Novas, quien siempre me alienta en todo. Él me aceptó en su laboratorio a pesar de mi inexperiencia en el mundo de los dinosaurios, y no me dejó afuera cuando el tema de tesis no se veía claro, al contrario, me propuso este interesante tema con el cual me adentré en la paleontología de dinosaurios. Sin embargo, Fernando no dejó de alentarme para que siga trabajando e

indagando en distintas ideas en la evolución de los mamíferos, el grupo que me apasiona. Por todo esto, gracias Fernando.

INDICE

Agradecimientos y dedicatorias.....	3
Resumen	11
Abstract	14
CAPÍTULO 1:	
INTRODUCCIÓN	17
CAPÍTULO 2:	
OBJETIVOS	25
Objetivo general.....	25
Objetivos particulares.....	25
HIPÓTESIS	26
Anatómicas	26
Sistemáticas y filogenéticas.....	26
Paleoecológicas.....	26
CAPÍTULO 3:	
MATERIALES Y MÉTODOS	27
Nomenclatura osteológica	29
Materiales consultados	30
Abreviaturas institucionales.....	30
Ubicación geográfica, contexto geológico y paleontológico.....	31
CAPÍTULO 4:	
PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA	35
Holotipo	35
Materiales referidos.....	37
Diagnosis	44
CAPÍTULO 5:	
DESCRIPCIÓN OSTEOLÓGICA	45
Cráneo	45
Premaxilar.....	46
Maxilar	49
Frontales	53
Postorbitarios	56
Escamoso	59

Cuadrado.....	63
Basioccipital	66
Dentario	70
Dentición	74
Esqueleto post-cranial	78
Columna vertebral.....	78
Axis	79
Vértebras cervicales postaxiales	83
Cervicales 3-4?.....	83
Cervical 6?	85
Cervical 7?	98
Cervical 8?	92
Cervicodorsal.....	95
Comparaciones de las cervicales postaxiales	102
Vértebras dorsales	107
Vertebras sacras	125
Vértebras caudales	135
Arcos hemales.....	141
Cintura pectoral.....	145
Escápula.....	145
Coracoides	152
Miembro anterior	160
Húmero	160
Radio	166
Ulna	170
Manos	176
Carpo	184
Metacarpiano I	186
Metacarpiano II.....	191
Metacarpiano III.....	195
Dígito I, falanges 1-I y 2-I.....	199
Dígito II, falanges 1-II, 2-II y 3-II	202
Cintura Pélvica.....	209
Ilion	209

Pubis	219
Isquion	228
Miembro posterior.....	237
Fémur	237
Tibia	246
Fíbula.....	253
Astrágalo.....	259
Calcáneo	268
Pies	271
Tarsal distal.....	275
Metatarsianos.....	276
Metatarsiano I	279
Metatarsiano II.....	282
Metatarsiano III.....	288
Metatarsiano IV	293
Metatarsiano V	299
Falanges.....	300
Dígito I, falange 1-I.....	302
Dígito II, falanges 1-II y 2-II	305
Falanges del dígito III (excepto ungueal).....	308
Dígito IV, falange 1-IV	308
Dígito IV, falanges 2-IV, 3-IV y 4-IV	309
Falanges ungueales	309

CAPÍTULO 6:

ANÁLISIS FILOGENÉTICO	311
Matriz de datos de Nesbitt et al. (2009)	312
Matriz de datos de Otero & Pol (2013)	315
Matriz de datos de Smith et al. (2008)	317
Matriz de datos de Carrano et al. (2012).....	320
Matriz de datos de Baron et al. (2017) y posteriores	323
Discusión y análisis de los resultados obtenidos con las dos versiones de la matriz de Baron et al. (2017)	330
Resultados y discusión de caracteres	332
Rasgos conflictivos de <i>Chilesaurus</i>	354

Diagnosis extendida	367
CAPÍTULO 7:	
ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS	371
La postura de las extremidades anteriores en <i>Chilesaurus diegosuarezi</i> y sus implicancias filogenéticas y de comportamiento	371
Resultados y discusión acerca de la posición de las extremidades	378
Hábitos herbívoros	383
Estimación de la masa corporal	387
El tamaño de <i>Chilesaurus</i>	390
Implicancias paleoecológicas	394
CAPÍTULO 8:	
CONCLUSIONES	397
Conclusiones anatómicas.....	397
Conclusiones filogenéticas	399
Conclusiones paleobiológicas.....	399
Conclusiones generales	400
BIBLIOGRAFÍA	401
APÉNDICES	444
Apéndice 1.....	444
Apéndice 2.....	452
Apéndice 3.....	487

Los dinosaurios Theropoda de la Formación Toqui (Jurásico Superior), sur de Chile: Anatomía, relaciones filogenéticas y significado paleobiogeográfico

RESUMEN. En la actualidad, se reconocen más de 50 especies de dinosaurios en todo Sudamérica, la mayor parte de éstos registrados en Argentina y Brasil. Los dinosaurios se distinguen en dos grandes grupos: Ornithischia y Saurischia, diferenciación principalmente efectuada por varios rasgos de la cintura pélvica. A su vez, los Saurischia se subdividen en Sauropodomorpha y Theropoda. Estos dos grupos poseen características corporales distintivas que permiten distinguirlos a simple vista. Los Sauropodomorpha se separan principalmente en los sauropodomorfos basales y el grupo de los Sauropoda. Dentro de los Theropoda, muchos grupos se encuentran establecidos con un fuerte consenso entre los autores. En general se acepta la separación de una rama basal conformada por los Coelophysoidea y los Ceratosauria, y una rama derivada constituida por el clado de los Tetanurae. A su vez este último grupo se divide en varios clados basales (Megalosauridae, Spinosauridae, Allosauridae, etc.) y el clado de los Coelurosauria. Los sauropodomorfos se diversificaron a través de un rol ecológico netamente herbívoro, mientras que los Terópodos se diversificaron a través de un rol ecológico predominantemente carnívoro.

En este contexto, gran parte del aporte sudamericano ha sido de taxones del Triásico (*Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Staurikosaurus*, *Pisanosaurus*, etc.), que han contribuido a la elucidación del origen de los grandes grupos; y por otro lado, taxones del Cretácico que aportaron en el conocimiento de las relaciones entre los Tetanurae y Coelurosauria. Sin embargo, el aporte Jurásico es aún muy escaso, conociéndose unos pocos taxones del Jurásico Medio (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Condorraptor*), y ninguno del Jurásico Superior. El principal objetivo de esta tesis es realizar una detallada descripción anatómica del dinosaurio *Chilesaurus diegosuarezi*, hallado en la Formación Toqui, Aisén, sur de Chile. Además, se pretende comparar los restos con materiales de taxones bien reconocidos de ornitiscios basales, sauriscios basales, sauropodomorfos basales y terópodos. La descripción y comparación permitirá realizar análisis filogenéticos e inferencias dentro de la evolución de los Theropoda.

Los restos descritos provienen de la parte inferior de la Formación Toqui, la cual ha sido datada en aproximadamente 148 millones de años, correspondiendo al Titoniano superior. Los materiales descritos están formados por un esqueleto casi completo (SNGM-1935) y más de 10 ejemplares constituidos por esqueletos parciales y restos

aislados de diferentes tamaños. La anatomía observada permite asignar todos los materiales a una misma entidad taxonómica, *Chilesaurus diegosuarezi*. Este taxón se caracteriza por una única combinación de caracteres: premaxilar corto y alto, con un prominente proceso postnarial aplanado; dientes en forma de hoja, con los dientes en erupción finamente denticulados en el ápice de la corona; coracoides subcuadrangular en vista lateral y de márgenes transversalmente gruesos; dígito II de las manos con falanges preungueales bien cortas proximodistalmente; dígito III de las manos atrofiado; hoja ilíaca con proceso posterodorsal; ilión con pedicelo isquiónico más robusto que el pedicelo púbico; cresta supracetabular ausente; pubis fuertemente retrovertido; vástago del pubis en forma de fina varilla y sin expansión distal; cresta mediodistal del fémur ausente; tibia sin cresta fibular. La morfología dentaria de *Chilesaurus* permite asignarle una dieta herbívora, ya que los mismos presentan una forma espatulada, con coronas de superficies oclusales rectas y superficies lateral y medial lisas, sin crenulaciones ni denticulos, y con dientes de reemplazo finamente denticulados en el ápice de la corona. Adicionalmente, *Chilesaurus* muestra numerosos caracteres presentes en sauropodomorfos y saurisquios basales (cresta mediodistal del fémur ausente, tibia sin cresta fibular, astrágalo con proceso ascendente bajo y con una conspicua fosa ovoidal en su superficie anterior, astrágalo con cuenca dorsal presente, calcáneo con un gran tubérculo calcaneal, etc.), terópodos basales (extremos proximales de los metatarsianos careciendo de torsión), tetanuros basales (dos pleurocelos septados en cada cervical, carpal distal 1+2 presente, tibia con el extremo distal expandido, metatarsiano II y IV aproximadamente del mismo tamaño y proporciones, etc.) y celurosaurios (extremo proximal de la tibia de forma subtriangular, con el cóndilo fibular distanciado del cóndilo interno y un surco tendinoso amplio, pelvis opistopúbica, ilion con proceso supratrocantérico, cresta supracetabular ausente, etc.).

Esta particular morfología obliga a colocar a *Chilesaurus* en distintos análisis filogenéticos. Se seleccionaron cuatro matrices previamente publicadas, con amplios muestreos de taxones y basadas en distintos grupos: 1) dinosauriformes y dinosaurios basales, 2) sauropodomorfos y saurisquios basales, 3) terópodos, y 4) tetanuros basales. En todos los análisis filogenéticos, *Chilesaurus* quedó incluido dentro de los Theropoda. La matriz basada en un amplio muestreo de terópodos fue modificada agregando más taxones, y al incluir a *Chilesaurus*, éste se ubicó como el Tetanurae más basal. Lo mismo ocurrió al utilizar la matriz basada en tetanuros basales. Adicionalmente, se

colocó a *Chilesaurus* en una matriz de reciente publicación, que propone un arreglo distinto de los principales grupos de Dinosauria.

Se analizaron las posiciones en que se encontraron los distintos ejemplares de *Chilesaurus*. El holotipo presenta la parte anterior del tronco en postura de descanso, como ha sido reconocido para otros dinosaurios (e.g. *Guaibasaurus*, *Mei*, *Sinornithoides*) y dinosauriformes (e.g. *Saltopus*, *Scleromochlus*). Sin embargo, la parte posterior del esqueleto no corresponde a la postura de descanso descrita en los taxones antedichos. Adicionalmente, se observa que en todos los ejemplares articulados de *Chilesaurus* (SNGM-1935, SNGM-1936, SNGM-1937, SNGM-19338), las extremidades anteriores están fuertemente flexionadas, ubicándose hacia los lados y ventrales al eje axial. Los ángulos observados en los codos y muñecas de estos ejemplares son menores a 90°, incluso algunos son menores a 45°, demostrando la gran flexión de estas extremidades. Esta gran flexión de las extremidades anteriores ha sido asociada en los celurosaurios derivados con la presencia de estructuras blandas asociadas al control de las alas, como músculos y otras estructuras propatagiales. De acuerdo con la dentición descrita y comparada, *Chilesaurus* sería un dinosaurio herbívoro, con rasgos postcraneos observados en otros dinosaurios bípedos de hábitos herbívoros, como sauropodomorfos basales y terópodos celurosaurios. Los distintos ejemplares de *Chilesaurus* muestran distintos tamaños. Algunos ejemplares (SNGM-1935, SNGM-1936 y SNGM-1937) pudieron ser analizados con el fin de calcular la masa corporal, mientras que otros (SNGM-1938, SNGM-1887, SNGM-1888) no preservaron elementos que puedan permitir estos cálculos, aunque por comparación directa se pudo estimar una masa corporal.

La presencia de un tetanuro no celurosaurio de hábitos herbívoros, bípedo y de pequeño tamaño, permite realizar distintas inferencias paleoecológicas teniendo en cuenta la anatomía del taxón.

Estos resultados aportan novedosa información respecto a la evolución de los terópodos.

ABSTRACT. Currently, more than 50 dinosaur species are recognized throughout South America, most in Argentina and Brazil. Dinosaurs are distinguished into two main groups: Ornithischia and Saurischia. This division is according mainly to the conformation of the pelvic girdle. In turn, the Saurischia are distinguished in Sauropodomorpha and Theropoda. These groups have distinctive body plans that allow them to be distinguished with the naked eye. Sauropodomorpha are mainly separated in the basal sauropodomorpha, and the Sauropoda. Within Theropoda, many groups are established with a strong consensus among the authors. In general the separation of a basal branch conformed by the Coelophysoidea and the Ceratosauria, and a derived branch constituted by the clade of the Tetanurae is accepted. In turn, this latter group is divided into several basal clades (Megalosauridae, Spinosauridae, Allosauridae, etc.) and the clade of the Coelurosauria. The sauropodomorphs diversified through a purely herbivorous ecological role, while the theropods diversified through a predominantly carnivorous ecological role. In this context, much of the South American contribution has been from Triassic taxa (*Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Staurikosaurus*, *Pisanosaurus*, etc.), which have contributed to the elucidation of the origin of large groups. On the other hand, many South American Cretaceous taxa have contributed in the knowledge of the relations between the Tetanurae and Coelurosauria. Nevertheless, the Jurassic contribution is still very scarce, with a few taxa from the Middle Jurassic (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Condorraptor*), and none theropod from the Upper Jurassic. The main aim of this thesis is to make a detailed anatomical description of *Chilesaurus diegosuarezi*, found in Toqui Formation, XI Region (Aisén), Chile. In addition, the remains described were compared with well-recognized taxa of basal saurischians, sauropodomorphs and theropods. The description and comparison allowed to make phylogenetic analysis and inferences regarding the evolution of Theropoda. Additionally, a comparison of the fauna described for the Toqui Formation with other faunas from different localities from the Upper Jurassic of Gondwana and Laurasia allowed inferences about the paleobiogeographic affinities and their relationships in the world context. The described remains come from the lower layers of the Toqui Formation, which has been dated in ~148 million years, corresponding to the upper Tithonian (Upper Jurassic). The materials described are constituted by a nearly complete skeleton (SNGM-1935) and more than 10 specimens consisting of partial skeletons and isolated

remains of different sizes. The anatomy observed allows assigning all the materials to the same taxonomic entity, *Chilesaurus diegosuarezi*.

Chilesaurus differs from other dinosaurs in the following combination of features: premaxilla short and deep, with prominent plate-like postnarial process; teeth leaf-shaped, being finely denticulate only on the crown apex of erupting teeth; coracoid subquadrangular in side view and with transversely thick margins; manual digit II with short pre-ungual phalanges; manual digit III atrophied; iliac blade with posterodorsal prominence; ischiadic peduncle of ilium robust; supracetabular crest absent; pubis fully retroverted; pubic shaft rod-like and distally unexpanded; femoral mediodistal crest absent; tibia without fibular crest. The dental morphology of *Chilesaurus* allows to assign a herbivorous diet, as they have a spatulate shape, with straight occlusal surfaces, and smooth lateral and medial surfaces, without crenulations or denticles, and with finely denticulate only on the crown apex of erupting teeth. In addition, *Chilesaurus* shows numerous traits present in sauropodomorphs and basal saurischians (femoral mediodistal crest absent; tibia without fibular crest, astragalar ascending process low and broad, and with an ovoidal fossa on its anterior surface; well-defined posterior basin to the ascending process, well-developed tuber calcanei, etc.), basal theropods (metatarsal proximal ends lacking torsion), basal tetanurans (cervicals with septate and paired pleurocoels, distal carpal 1+2 “semilunate” present, tibial distal end transversely expanded, II and IV metatarsals approximately of the same size and proportions), and coelurosaurs (tibial proximal end of subtriangular shape, with the fibular condyle distanced of the internal condyle and with a tendinous groove, opisthopic pelvis, iliac supratrochanteric process present, supracetabular crest absent, etc.).

This particular morphology obliges to place *Chilesaurus* in different phylogenetic analyzes. Four previously published matrices were selected, with extensive taxon samplings and based on different groups: 1) dinosauriforms and basal dinosaurs; 2) basal sauropodomorphs and saurischians; 3) theropods, and 4) basal tetanurans. All these analyses placed *Chilesaurus* as a member of Theropoda, near the origin of tetanurans. The matrix based on a high sampling of theropods was modified by adding more taxa. In this, *Chilesaurus* was located as the most basal Tetanurae.

The positions in which the different specimens of *Chilesaurus* were found were analyzed. The holotype shows the anterior part of the trunk in resting posture, resembles previous descriptions for resting posture in some dinosaurs (e.g. *Guaibasaurus*, *Mei*, *Sinornithoides*) and dinosauriformes (e.g. *Saltopus*, *Scleromochlus*). However, the

hindlimbs position of *Chilesaurus* is inconsistent with this pattern. Additionally, it is observed that all articulated specimens of *Chilesaurus*, have the forelimbs ventrally flexed and laterally extended, with the elbows slightly displaced laterally. The angles observed in the elbows and wrist of these specimens are less than 90°, some are even lower than 45°, showing the great flexion of these limbs. This forelimb flexion has been associated in derived coelurosaurian with the presence of soft structures linked to the flying control, as muscular and propatagial structures.

According to the *Chilesaurus* dentition, this taxon would be an herbivorous dinosaur, with postcranial features observed in other bipedal dinosaurs of herbivorous habits, such basal sauropodomorphs and coelosaur theropods. The different specimens of *Chilesaurus* show different sizes. Body masses from some specimens were calculated (SNGM-1935, SNGM-1936 y SNGM-1937). However, others specimens (SNGM-1938, SNGM-1887, SNGM-1888) did not preserve elements that could allow these calculations, although a body mass could be estimated by comparison.

The presence of a non-coelurosauria tetanuran of herbivorous habits, biped and of small size, allows making different paleoecological inferences according to the anatomy of the taxon, and the paleobiogeographic and temporal context.

These results provide novel information regarding the evolution of theropods.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

Los dinosaurios (Archosauria, Dinosauria) constituyen, sin duda alguna, el grupo de vertebrados que más ha atraído la atención y el interés no sólo de los paleontólogos, sino de todo el común de la gente. Los hallazgos de huesos gigantes desde mediados del siglo XIX despertó la curiosidad de grandes personalidades, como Richard Owen, Gideon Mantell, George Cuvier, Harry Seeley, Edward Cope, Othniel Marsh y Florentino Ameghino. Este interés creciente llevó a organizar grandes expediciones a lugares alejados de Europa y Norteamérica, con el único fin de hallar restos de estos gigantes extinguidos. En Sudamérica, la primera noticia sobre restos de dinosaurios fue dada por Richard Lydekker, quien dio nombre por primera vez a un dinosaurio para este continente (Lydekker, 1893). Otra de las primeras noticias sobre dinosaurios fue dada a conocer por el gran sabio Florentino Ameghino, en un artículo periodístico de finales del siglo XIX (La Nación, 23-marzo-1883) (Huene, 1929; Coria & Salgado, 2000), quien posteriormente nombraría al dinosaurio como *Loncosaurus argentinus* (Ameghino, 1899). Posteriormente, se descubrieron y nombraron algunos dinosaurios hallados en Argentina (Woodward, 1901; Tapia, 1918; Cabrera, 1947). Uno de los trabajos clave de la primera mitad del siglo XX fue el de Frederick von Huene (1929) titulado “*Los saurisquios y ornitisquios del Cretáceo Argentino*”, en el cual este autor describió numerosos restos de reptiles mesozoicos en general y varios dinosaurios en particular. Sin embargo, no sería hasta la segunda mitad del siglo XX cuando surgiría la verdadera carrera de descubrimientos (Reig, 1963; Casamiquela, 1963; 1967; Del Corro, 1966; 1974; 1975; Bonaparte, 1969; 1972; 1976; 1978; 1979).

En la actualidad, se reconocen más de 50 especies de dinosaurios en todo Sudamérica, la mayor parte de éstos registrados en Argentina (Novas, 2009; Martinelli et al., 2010).

Desde el punto de vista de la sistemática, el clado Dinosauria Owen 1842 se encuentra dentro del clado Archosauria Cope 1896, donde también se incluyen a los Pterosauria Kaup 1834, y los Crocodylomorpha Walker 1970, y varios grupos vinculados a los dinosaurios y que se incluyen dentro del grupo Dinosauriomorpha Benton 1985 (ver Figura 1). Dentro del clado Dinosauriomorpha, los taxones más vinculados a los dinosaurios han sido incluidos junto con ellos en un clado llamado

Dinosauriformes Novas 1992, donde se encuentran incluidos taxones que ya muestran ciertos rasgos dinosaurianos (e.g. *Marasuchus*, *Lagosuchus*, *Pseudolagosuchus*, etc.; ver Novas, 1992; 1993; Ezcurra, 2006)

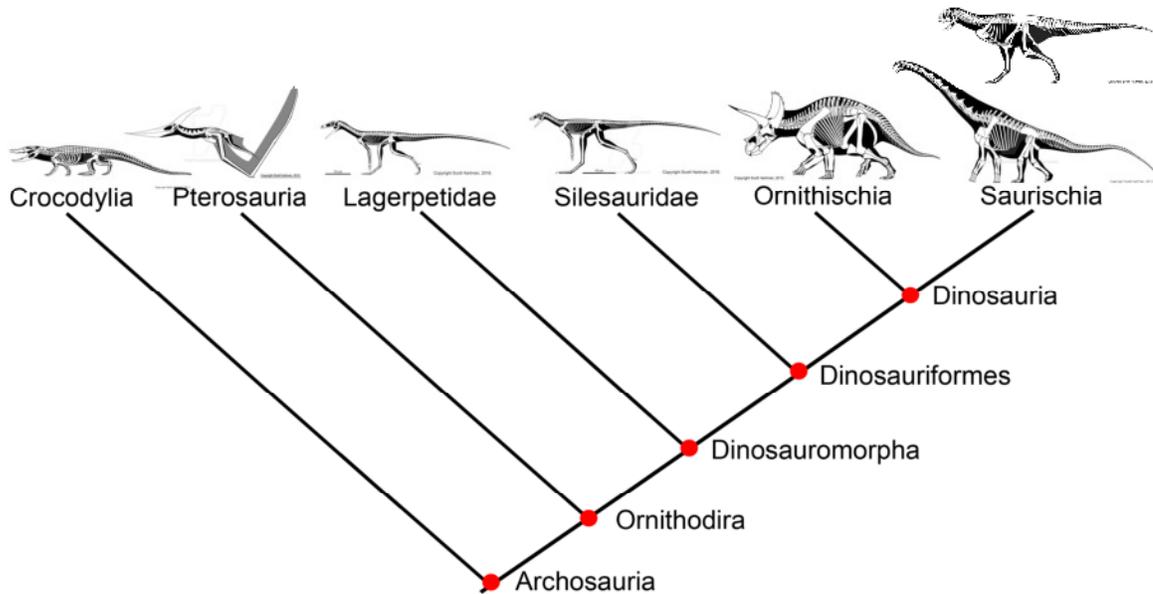


Figura 1. Cladograma mostrando las relaciones de parentesco entre los principales grupos que forman el clado Archosauria.

Dentro de los Dinosauria se incluyen dos grupos principales: los Ornithischia Seeley 1887 y los Saurischia Seeley 1887. Los nombres de estos grupos devienen de una de las características más notorias para separarlos, que es la forma de la cintura pélvica, la cual en los Ornithischia recuerda a simple vista a la forma de la cintura pélvica de las aves, mientras que los Saurischia muestran una cintura pélvica con una morfología mucho más similar a la del resto de los reptiles. A su vez, los Saurischia están divididos en dos grupos principales: los Sauropodomorpha von Huene 1932 y los Theropoda Marsh 1881 (ver Figura 2).

Los Sauropodomorpha se pueden separar en los Sauropodomorpha basales y los Sauropoda, el grupo de dinosaurios que llegó a tener los mayores tamaños que cualquier otro vertebrado terrestre. El clado de los Sauropodomorpha agrupa a dinosaurios que se diversificaron a través de un rol ecológico netamente herbívoro. En general, los representantes de este grupo poseen locomoción cuadrúpeda, con miembros bien columnares, tendencia a la reducción de los dígitos en ambos miembros, cuellos largos, cráneos proporcionalmente pequeños en relación al resto del cuerpo, dientes numerosos y pequeños, etc.

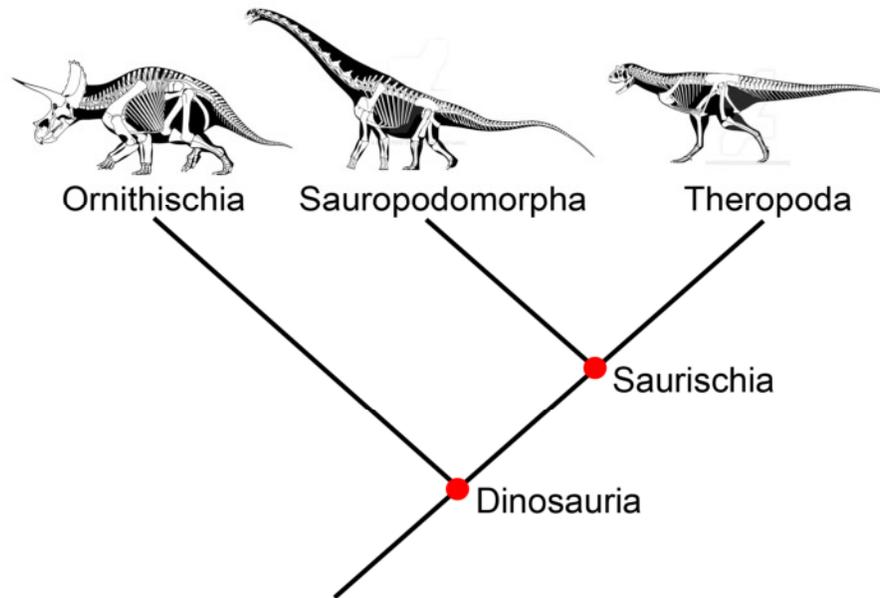


Figura 2. Cladograma mostrando las relaciones de parentesco entre los principales grupos que forman los Dinosauria.

Los Theropoda forman un grupo de saurisqueos muy diverso, con amplia variedad de formas y tamaños, y que se diversificaron a través de un rol ecológico predominantemente carnívoro. Los terópodos no avianos, se registran a lo largo de toda la Era Mesozoica y en todos los continentes. A pesar de la gran cantidad de taxones y el amplio lapso durante el cual dominaron los terópodos no avianos, todos presentan un plan corporal característico: locomoción bípeda, tendencia a los cráneos proporcionalmente grandes en relación al resto del cuerpo, cuellos cortos, tendencia a la reducción de los miembros anteriores y gran desarrollo de los miembros posteriores, etc. El clado de los Theropoda constituye el único grupo de dinosaurios que no se extinguió en el límite Cretácico-Terciario, extendiendo su biocrón hasta la actualidad a través del grupo conocido como Aves.

A pesar de que los “planes” corporales de sauropodomorfos y terópodos son bien distinguibles, existen numerosas discrepancias entre los autores cuando se tratan taxones basales de ambos grupos (ver Bonaparte, 1969). Estos taxones tienen planes corporales muy generalizados, con rasgos de ambos grupos principales de saurisqueos, lo que hace difícil su asignación a uno de ellos. Por ejemplo, *Eoraptor* constituye un saurisqueo bípedo, con dientes que denotan hábitos carnívoros pero con rasgos primitivos en la cintura pélvica, similares a los que muestran otros dinosaurios basales.

Esto ha llevado a que algunos autores agrupen a este taxón en distintos clados de saurisquios, por ejemplo como el Theropoda más basal (Sereno et al., 1993; Novas, 1996; Sereno, 1999), en algunos casos como taxón hermano de los Neotheropoda (Ezcurra, 2010) o como parte de un grupo basal de Sauropodomorpha (Martínez et al., 2011; Nesbitt & Ezcurra, 2015). Las mismas problemáticas se observan en las afinidades de otros saurisquios basales, como *Guaibasaurus*, *Saturnalia*, etc. (ver Rauhut, 2003; Langer & Benton, 2006; Nesbitt et al., 2009; Martínez & Alcober, 2009; Alcober & Martínez, 2010).

Estas discrepancias se siguen manteniendo en la actualidad debido principalmente a que en los últimos años se han descrito numerosos representantes basales de Saurischia, los cuales muestran “características corporales” muy generalizadas, con locomoción bípeda, dientes cónicos carnívoros, cintura pélvica primitiva, etc. (e.g. *Panphagia*, *Chromogisaurus*, *Pampadromeus*; Martínez & Alcober, 2009; Ezcurra, 2010; Cabreira et al., 2011; etc.).

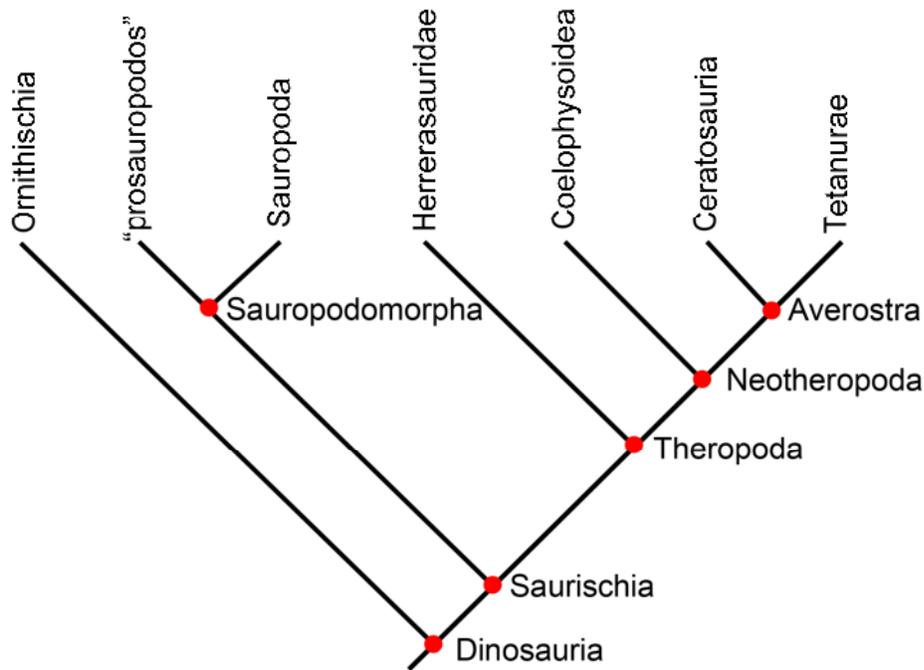


Figura 3. Relaciones filogenéticas de los principales clados de Saurischia (Combinado de Novas, 1996; Sereno, 1999; Nesbitt et al., 2009; Langer et al., 2011; Martínez et al., 2011, entre otras)

Dentro de los Theropoda se distinguen dos ramas principales: los grupos basales conformados por el grupo de los Coelophysoidea (Nopcsa 1928) y los Ceratosauria

Marsh 1884 (antes se reunían ambos dentro de los Ceratosauria), y una rama más derivada conocida como Tetanurae Gauthier 1986. A su vez, estos últimos se diferencian en varias ramas de taxones basales y el clado Coelurosauria Huene 1920. Entre los Tetanurae basales se distinguen varios agrupamientos que, según los autores, han sido nominados como Megalosauroidae (Fitzinger, 1843) (ver Benson, 2009; Carrano et al., 2012; Porfiri et al., 2014), Spinosauroidae Stromer 1915 (ver Allain, 2002), Allosauroidae Marsh 1878 (ver Sereno et al., 1994; Benson et al., 2010), entre otros.

Más allá de estos grupos basales, existe consenso en que estos clados son Tetanurae basales y por otro lado se encuentran los Coelurosauria. Este último grupo incluye a terópodos muy diversos, tanto en tamaños, morfología y hábitos, e incluye a varios grupos basales (Compsognathidae, Tyrannosauroidae, etc.) y un clado derivado conocido como Maniraptora, donde se incluyen el grupo de las Aves.

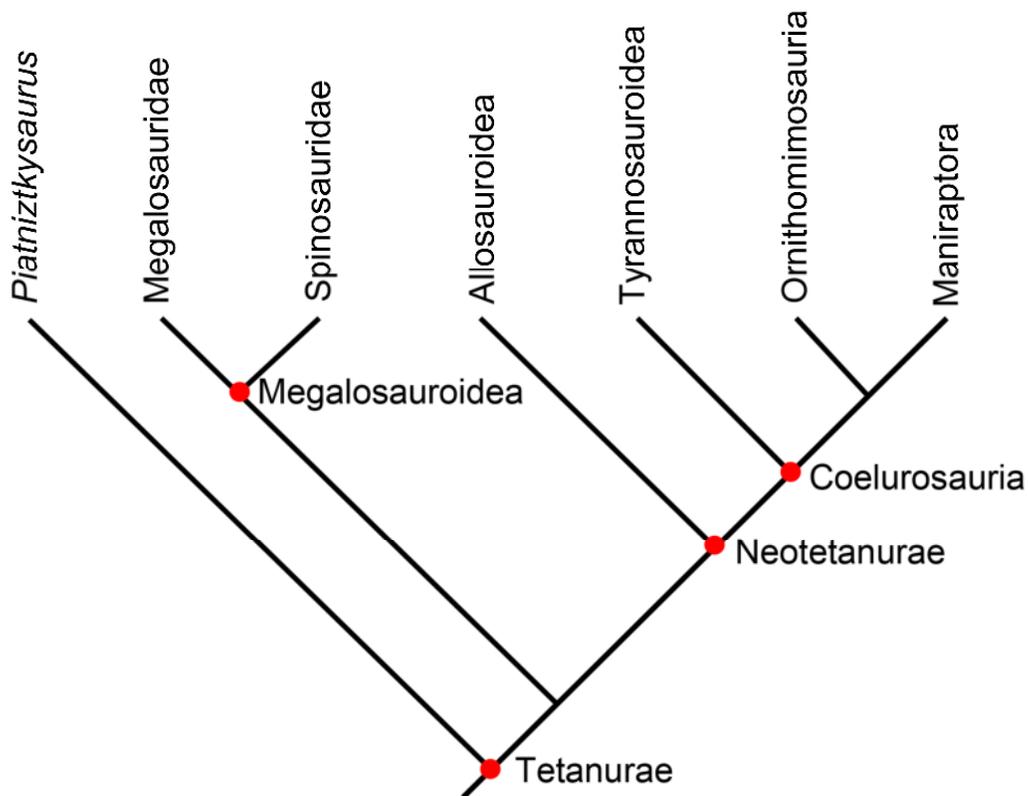


Figura 4. Relaciones filogenéticas de los principales clados en el contexto de los Tetanurae (basado en Smith et al., 2007; Xu et al., 2009).

A nivel temporal y geográfico, el registro de dinosaurios saurisquios en América del Sur comienza en el Carniano (Triásico Tardío; ver Reig, 1963; Sereno & Novas,

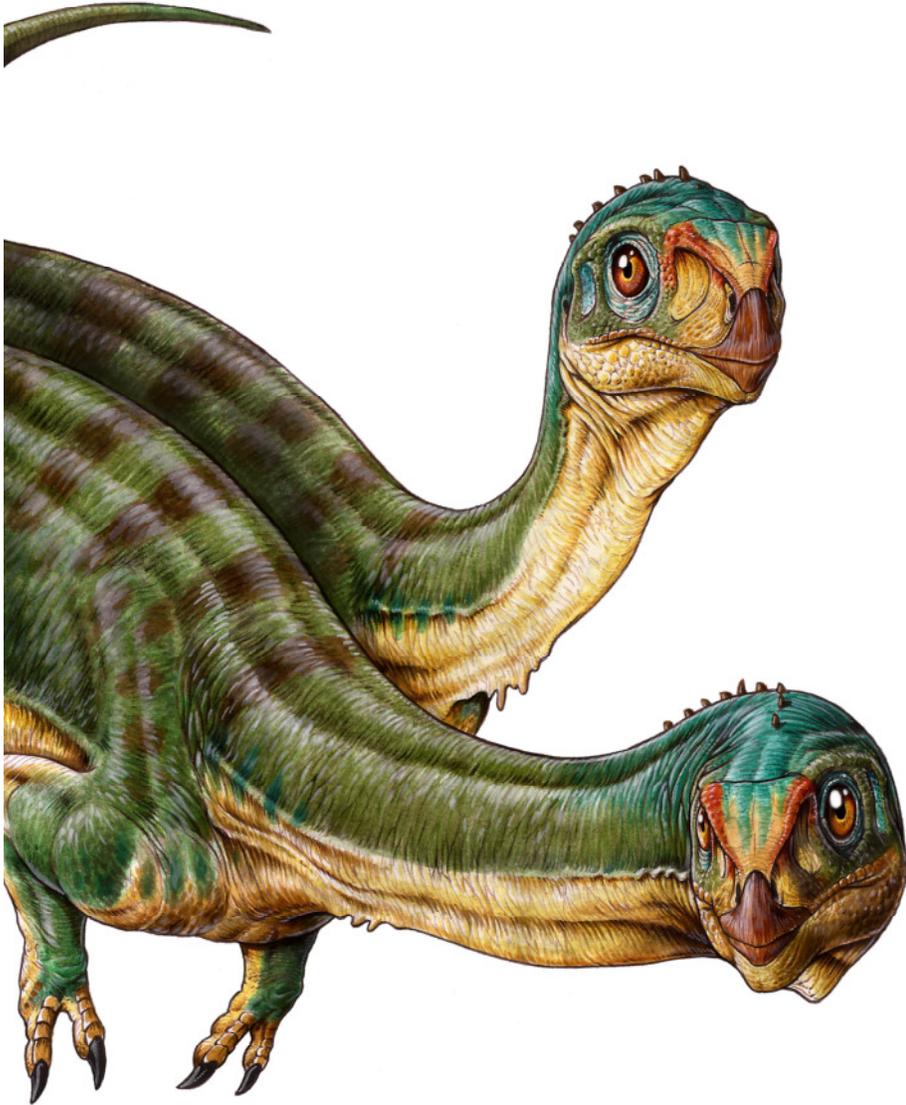
1993; Novas, 1993; Langer, 2003), con una rica presencia de taxones con planes corporales muy similares entre sí, provenientes de la Formación Ischigualasto, en la provincia de San Juan, Argentina (e.g. *Herrerasaurus*, *Sanjuansaurus*, *Eoraptor*, *Chromogisaurus*, *Panphagia*, *Eodromeus*; Reig, 1963; Novas, 1992; Martínez & Alcober, 2009; Ezcurra, 2010; Alcober & Martínez, 2010; Martínez et al., 2011; Sereno et al., 2013), y de la Formación Santa María, en el sur de Brasil (*Staurikosaurus*, *Saturnalia*, *Pampadromeus*; Colbert, 1970; Langer et al., 1999; Cabreira et al., 2011). Sin embargo, para el Triásico más tardío (Noriano) los saurisquios se hacen morfológicamente más dispares, apareciendo las características corporales más típicas de Theropoda y Sauropodomorpha y distribuyéndose en forma cosmopolita. Ejemplo de esto son los taxones registrados en la Formación Los Colorados (La Rioja), como *Coloradisaurus* y *Riojasaurus* que muestran una morfología típicamente sauropodomorfa (Bonaparte, 1972; 1979; Bonaparte & Pumares, 1995; Apaldetti et al., 2013; 2014), y *Zupaysaurus* con rasgos que lo incluyen dentro de los Theropoda (Arcucci & Coria, 2003; Ezcurra & Novas, 2007; Ezcurra, 2007). Para el Noriano ya se registran también varios terópodos en América del Norte (e.g. *Coelophysis*, *Camposaurus*; Colbert, 1989; Hunt et al., 1998; Ezcurra & Brussatte, 2011) y Europa (e.g. *Liliensternus*, *Procompsognathus*; Fraas, 1913; Rauhut & Hungerbühler, 2000; Knoll, 2008).

Comparado con el Triásico, el registro de dinosaurios jurásicos es mucho más escaso, no sólo en América del Sur, sino también en el resto del Hemisferio Sur (Rauhut, 2007; Rauhut & López-Albarello, 2008). Sin embargo, para el Hemisferio Norte las faunas de dinosaurios del Jurásico Superior son particularmente muy conocidas debido a los restos que han aportado los vastos afloramientos de la Formación Morrison en América del Norte (Carpenter et al., 1998; Foster & Lucas, 2006). Además de esta, en Europa existen varias unidades estratigráficas de origen continental correspondientes al Jurásico más tardío, que han aportado restos de tetrápodos, como las formaciones Lourinhã, Alcobaça y Bombarral en Portugal (Kimmeridgiano-Titoniano; ver Antunes & Mateus, 2003; Yaguë et al., 2006; Taylor et al., 2014; Mateus et al., 2013), la Formación Villar del Arzobispo, en España (Titoniano-Berriasiano; ver Mas et al., 1984; Bádenas & Aurell, 2010), la Formación Solhofen, en Alemania (Titoniano, ver Barthel, 1970; Barthel et al., 1990). Por otro lado, en el Hemisferio Sur han sido bien estudiadas las secuencias de la Formación Tengaduru, en Tanzania, asignadas al Oxfordiano-Titoniano (Bussert et al., 2009), la

cual ha aportado numerosos restos de dinosaurios desde hace casi un siglo (e.g. *Elaphrosaurus*, *Giraffatitan*, *Kentrosaurus*, etc.; Hennig, 1915; Janensch, 1920; 1925; 1929; 1955; Remes, 2006; Taylor, 2009; Rauhut, 2011).

En América del Sur, entre los yacimientos más conocidos se encuentran los depósitos de las formaciones Cañadón Asfalto (Bajociano?-Calloviano, ver Cabaleri et al., 2010; 2013) y Cañadón Calcáreo (Titoniano, ver Proserpio, 1987; Rauhut, 2006; Cúneo et al., 2013), en el norte de la provincia de Chubut, que han aportado varios restos de dinosaurios de distintos linajes: *Manidens* entre los Ornithischia (Pol et al., 2011b), *Patagosaurus*, *Tehuelchesaurus* y *Brachytrachelopan* entre los Sauropodomorpha (Bonaparte, 1979; Rich et al., 1999; Rauhut et al., 2005; Carballido et al., 2011), *Piatnitzkysaurus*, *Condorraptor* y *Eoabelisaurus* entre los Theropoda (Bonaparte, 1979; Rauhut, 2005; Pol & Rauhut, 2012).

En este contexto, el descubrimiento reciente de yacimientos titonianos en el sur de Chile, en la localidad de Mallín Grande, Región XI (Aysén), con facies continentales que aportaron restos de terópodos (Salgado et al., 2008), amerita a realizar un estudio más exhaustivo de los materiales hallados. Adicionalmente, sucesivas campañas encaradas desde el año 2010 por el Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”) a dicha localidad aportaron nuevos y más completos materiales de terópodos y que resultaron en la publicación de un nuevo tetanuro nominado como *Chilesaurus diegosuarezi* Novas et al. (2015). Esta publicación es un resultado parcial de esta tesis, por lo cual, los materiales publicados se redesciben y comparan, adhiriendo la descripción y comparación detallada de demás ejemplares de esta especie. Además de una detallada descripción anatómica de los ejemplares encontrados, se procederá a realizar un exhaustivo análisis filogenético en el contexto evolutivo de los saurisquios y con el objeto de discutir las afinidades de los materiales descritos. Las comparaciones con otros saurisquios, el análisis filogenético y los datos paleoecológicos generarán un marco sobre el cual se discutirán las afinidades de este extraño taxón en el contexto de la información reciente.



CAPÍTULO 2

OBJETIVOS

Objetivo general:

El objetivo principal de esta tesis es realizar la descripción detallada del terópodo *Chilesaurus diegosuarezi* procedente del Jurásico Superior de la Región de Aysén, Chile. Una descripción exhaustiva de este taxón es de gran relevancia debido a que posee una notable mezcla de caracteres anatómicos correspondientes a varios grupos de dinosaurios, que lo convierten en un caso excepcional. Además, se dispone de varios ejemplares parcialmente articulados, hecho que no es común para el registro de Theropoda del Jurásico sudamericano.

Objetivos particulares:

1. Realizar estudios anatómicos en profundidad en los ejemplares de *Chilesaurus*, incluyendo el material tipo, así como de los ejemplares recuperados de los mismos niveles estratigráficos.
2. Comparar a *Chilesaurus* con diferentes grupos de dinosaurios saurisquios con el fin de reconocer diferencias significativas que sustenten el reconocimiento del mismo.
3. Estudiar en detalle la morfología de los miembros, con énfasis en los anteriores, con el objeto de inferir posturas en vida.
4. Comparar distintos individuos de *Chilesaurus* con el propósito de reconocer variabilidad intraespecífica o bien variaciones ontogenéticas.
5. Calcular y comparar los tamaños de los diferentes ejemplares de *Chilesaurus*.
6. Analizar, sobre la base de las evidencias sobre alimentación aportadas por los nuevos registros, las implicancias paleocológicas.

HIPÓTESIS

Se consideran las siguientes hipótesis de trabajo:

1. *Anatómicas:*

1.1. Las características anatómicas de los materiales recuperados son similares y diagnósticas permitiendo referir los ejemplares de la Formación Toqui a una única entidad taxonómica, *Chilesaurus diegosuarezi*. Las diferencias entre ellos son atribuibles a variaciones ontogenéticas y/u otras individuales.

2. *Sistemáticas y filogenéticas:*

- 2.1. El taxón identificado para el titoniano de la Formación Toqui es muy diferente de los terópodos previamente documentados para el mismo periodo.
- 2.2. *Chilesaurus diegosuarezi* es un Tetanurae basal. Su posición filogenética, y las características de su morfología dentaria, indican que en las etapas más tempranas de la evolución del grupo ya se habrían diversificado hábitos alimentarios y adquiridos morfologías de los miembros compatible con los Coelurosauria.
- 2.3. Las características morfológicas de los miembros anteriores de *Chilesaurus* son compatibles con las de los terópodos derivados.

3. *Paleoecológicas:*

- 3.1. El tetanuro de Aisén, presenta numerosas evidencias que denotan una alimentación herbívora, similar a la de algunos grupos de sauropomorfos basales y celurosaurios derivados, evidenciando que durante el Jurásico Superior existía un grupo de Tetanurae basales, único hasta el momento, que habría adquirido convergentemente estos hábitos alimentarios.
- 3.2. *Chilesaurus* presenta los miembros anteriores dispuestos de forma plegada, comparable a la de varios celurosaurios derivados, denotando la adquisición temprana de rasgos relacionados al control del vuelo.
- 3.3. El ejemplar holotipo de *Chilesaurus diegosuarezi* es un ejemplar juvenil dado su pequeño tamaño en relación a los demás ejemplares hallados. *Chilesaurus* habría sido un dinosaurio pequeño a mediano, no superando los 100 kg de masa corporal.

CAPÍTULO 3

MATERIALES Y MÉTODOS

Para poder cumplir con los objetivos planteados se lleva adelante una descripción anatómica de todos los elementos óseos disponibles de *Chilesaurus*. Después de la descripción de cada elemento se ofrecen comparaciones con diferentes géneros de Saurischia, cuyas osteologías están bien documentadas, como por ejemplo *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Eustreptospondylus*, *Deinonychus*, etc. Debido a las características particulares de *Chilesaurus*, se realizó un análisis filogenético incluyendo a diferentes Saurischia y eligiendo como grupo externo a Dinosauriformes basales y Dinosauria basales. Las especies incluidas en el análisis pertenecen a distintos momentos del Mesozoico (ver sección ANÁLISIS FILOGENÉTICO).

Posteriormente se analiza las posturas que presentan los esqueletos dentro del sedimento. Además, se comparan las faunas del Jurásico Superior de los yacimientos más importantes a nivel global teniendo en cuenta el aporte de la Formación Toqui.

Finalmente, se analizan aspectos evolutivos sobre los Theropoda basales y los principales clados dentro de este grupo.

Los taxones supragenéricos mencionados en esta tesis son definidos como sigue:

Dinosauria: clado que reúne a *Triceratops*, Neornithes, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Serenó, 1998).

Ornithischia: clado que reúne a todos los dinosaurios más emparentados a *Triceratops* que a Neornithes (Serenó, 1998).

Heterodontosauridae: es el clado más inclusivo que contiene a *Heterodontosaurus*, pero no a *Parasaurolophus*, *Pachycephalosaurus*, *Triceratops* y *Ankylosaurus* (Serenó, 2012).

Cerapoda: clado que reúne a *Parasaurolophus*, *Triceratops*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Butler et al., 2008).

Thyreophora: clado que reúne a todos los ornitiskios más emparentados a *Ankylosaurus*, que a *Parasaurolophus*, *Triceratops* o *Pachycephalosaurus* (Butler et al., 2008).

Saurischia: clado que reúne a todos los dinosaurios más emparentados a Neornithes que a *Triceratops* (Sereno, 1998).

Herrerasauridae: clado que reúne a *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (modificada de Novas, 1992).

Sauropodomorpha: clado que reúne a *Plateosaurus*, *Saltasaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Sereno, 1998).

Theropoda: clado que reúne a todos los saurisquios más emparentados a Neornithes que a *Saltasaurus* (Sereno, 1998).

Neotheropoda: es el clado que reúne a *Coelophysis*, Neornithes, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Sereno, 1998).

Coelophysoidea: es el clado que reúne a todos los neoterópodos más cercanos a *Coelophysis* que a *Ceratosaurus* (Padian et al., 1999).

Ceratosauria: es el clado que reúne a todos los neoterópodos más cercanos a *Ceratosaurus* que a Neornithes (Rowe, 1989).

Abelisauroidea: es el clado que reúne a *Carnotaurus*, *Noasaurus* su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Wilson et al., 2003).

Averostra: es el clado que reúne a *Ceratosaurus*, Neornithes, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Ezcurra & Novas, 2007).

Tetanurae: es el clado que reúne a todos los neoterópodos más cercanos a Neornithes que a *Ceratosaurus* (Rowe, 1989).

Neotetanurae: es el clado que reúne a *Allosaurus*, Neornithes, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Sereno et al., 1994).

Allosauroidea: es el clado que reúne a todos los neotetanuros más cercanamente emparentados a *Allosaurus* que a Neornithes (Brusatte & Sereno, 2008).

Coelurosauria: es el clado que reúne a todos los neotetanuros más cercanamente emparentados a Neornithes que a *Allosaurus* (Sereno, 1998).

Tyrannosauroida: el clado más inclusivo conteniendo a *Tyrannosaurus*, pero no a *Ornithomimus*, *Troodon* o *Velociraptor* (Sereno et al., 2009).

Maniraptoriformes: es el clado que reúne a *Ornithomimus*, Neornithes, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Sereno, 1998).

Ornithomimosauria: es el clado que reúne a *Pelecanimimus* y *Ornithomimus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Padian et al., 1999).

Maniraptora: es el clado que reúne a todos los maniraptoriformes más cercanamente emparentados a Neornithes que a *Ornithomimus* (Padian et al., 1999).

Therizinosauria: es el clado más inclusivo conteniendo a *Therizinosaurus*, pero no a *Tyrannosaurus*, *Ornithomimus*, *Mononykus*, *Oviraptor* o *Troodon* (Zanno, 2010a).

Oviraptorosauria: es el clado que reúne a todos los maniraptores más cercanamente emparentados a *Oviraptor* que a *Passer* (Maryanska et al., 2002).

Nomenclatura osteológica. Para el tratado de estructuras anatómicas, su orientación y componentes se utilizó la nomenclatura usada en terminología aviana según la propuesta de Baumel & Witmer (1993). De esta forma, en las descripciones se utiliza la terminología tradicional para la orientación de los huesos y las estructuras anatómicas, adhiriendo a las expresiones “dorsal” y “ventral” para orientar las estructuras en el plano longitudinal, las expresiones “lateral” y “medial” para el plano sagital, y los términos “proximal” y “distal” para describir las estructuras de los huesos largos según su proximidad respecto al centro del cuerpo (ver Wilson, 2006). Para los elementos craneanos, las vértebras y las cinturas, se utilizan los términos “anterior” y “posterior” para el plano transversal, siguiendo a Romer (1956), no cranial y caudal como proponen Baumel & Witmer (1993). En el caso de la dentición y las estructuras bucales se utilizan las expresiones “labial” y “lingual” para referirse a los lados lateral y medial, respectivamente, del plano sagital, y “oclusal” para referirse a las superficies de desgaste de las coronas dentarias en el plano longitudinal. Para las vértebras y otros elementos impares (e.g. basioccipital) se utilizan las expresiones “lateral izquierdo” y “lateral derecho” para orientar los lados según el plano sagital. Adicionalmente, se tuvieron en cuenta los términos anatómicos utilizados en distintos trabajos sobre terópodos (e.g. Rauhut, 2003). Para las estructuras óseas que representan inserciones musculares se tuvieron en cuenta los trabajos de Hutchinson (2001a; 2001b), Carpenter (2002), Carrano & Hutchinson (2002), Langer (2003), Langer et al. (2007), Snively & Russell (2007) y Maidment & Barrett (2011), entre otros.

Las vértebras se describen comenzando con las series más anteriores y finalizando con las más posteriores, dividiendo a todas ellas en: cervicales, cervicodorsal, dorsales, sacras y caudales. Esta división es de suma utilidad al momento de describir los caracteres generales, aunque se acepta que es una separación arbitraria (Brochu, 2003). La transición entre vértebras cervicales y dorsales es difícil de determinar en los

dinosaurios terópodos y se han tomado diferentes maneras de asignarlas o llamarlas. Osborn (1906) llama “vértebra cervicodorsal” a la vértebra que muestra características tanto de cervicales y dorsales. En esta contribución tomaremos esta nomenclatura. De esta forma, la vértebra cervicodorsal se diferencia de las cervicales por la reducción del centro vertebral y la mayor extensión dorsoventral de la parte espinal, y de las dorsales por la presencia de una conspicua hipapófisis y por la posición de las diapófisis y parapófisis (Wilson, 1999).

Las medidas fueron tomadas utilizando un calibre digital, cuyo error es de 0,1 mm. Se tomaron medidas de todos los elementos óseos presentes en el esqueleto descrito y de numerosos restos adicionales. En algunos casos no se pudieron tomar algunas medidas con exactitud, debido a que el material estaba fragmentado o que el resto está articulado y con sedimentos, para lo cual se determinó una medida aproximada.

Materiales consultados. Se consultaron y revisaron diferentes materiales originales de *Chilesaurus diegosuarezi* los cuales están listados y detallados en el capítulo siguiente.

Se consultaron especímenes de los terópodos: *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Piatnitzkysaurus* (MACN-CH 895) y *Zupaysaurus* (PULR 076). Adicionalmente, se utilizaron calcos de *Riojasaurus*, *Dilophosaurus*, *Syntarsus*, *Allosaurus*, *Megaraptor*, *Deinonychus*. Se emplearon fotografías, notas y dibujos tomadas por Fernando Novas, Martín Ezcurra y Federico Agnolin de los siguientes taxones: *Lesothosaurus*, *Scutellosaurus*, *Guaibasaurus*, *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, *Chindesaurus*, *Eoraptor*, *Adeopapposaurus*, *Plateosaurus*, *Saturnalia*, *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Elaphrosaurus*, *Condorraptor*, *Deltadromaeus*, *Dilophosaurus*, *Eustreptospondylus*, *Allosaurus*, *Orkoraptor*, *Coelurus*, *Dilong*, *Guanlong*, *Ornitholestes*, *Shaochilong*, *Deinonychus*, *Unenlagia*, *Patagonykus*.

Abreviaturas institucionales.

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

PULR, Paleontología, Universidad de La Rioja, Provincia de La Rioja, República Argentina.

Ubicación geográfica, contexto geológico y paleontológico.

La Formación Toqui aflora en el sur de Chile, Región XI (Aysén). Dentro de ésta, los afloramientos se ubican en zonas de altura de los Andes chilenos, en el centro este de la Patagonia Chilena (ver Figura 5A). La localidad donde se han extraído los restos fósiles que se describen en este trabajo corresponde a la cima del rodeado por los ríos Maitenes y Horquetas, al sur de la localidad de Mallín Grande (ca. 46°50'S – 72°25'O), del lado sur del Lago General Carrera, a una altura de aproximadamente 1400 m.s.n.m (Salgado et al., 2008).

En el centro de la cordillera patagónica de la Región de Aysén se registran tres episodios volcánicos mesozoicos que comienzan en el Jurásico Superior y el desarrollo de cuencas marinas de intra y retroarco durante el Titoniano hasta el Aptiano conocidas como cuenca de Aysén. La sucesión sedimentaria está representada por tres formaciones: Formación Toqui, Formación Katterfeld y Formación Apeleg, las cuales constituyen el Grupo Coyhaique (ver Figura 5B). Al norte del Lago General Carrera, la Formación Toqui está representada por secuencias diacrónicas transgresivas del Titoniano-Berriasiano de la cuenca de Aysén o del engolfamiento Río Mayo (Aguirre-Urreta & Ramos, 1981; Bell & Suarez, 1997), que forma el sector norte de la Cuenca Austral. En estos sectores los fósiles hallados en la Formación Toqui indican claramente un origen marino, ya que se han reportado amonites perisfintidos similares a *Aulacosphinctes* y *Himalayites*, en secuencias titonianas del área Futaleufú-Palena (De la Cruz et al., 1996; Suárez et al., 2009). Además, se han registrado amonites del Berriasiano (*Blanfordiceras*, *Groebericeras*, *Neocosmoceras sayni* y *N. wichmanni*) en la misma área, en la costa oeste del río Ñireguao, Lago Norte y en Estero La Horqueta (Covacevich et al., 1994; De la Cruz et al., 1996; Suárez et al., 2009).

Al sur del Lago General Carrera se encuentran las capas con restos de dinosaurios de la Formación Toqui (De la Cruz & Suarez, 2006). La unidad fosilífera es una arenisca, en sucesión conglomerádica, con tobas y tufitas intercaladas compuestas por restos piroclásticos retrabajados, que puede ser dividida en dos asociaciones de facies principales (Suarez et al., 2016):

- 1) Una asociación inferior de capas grises directamente apoyada sobre las ignimbritas de la Formación Ibañez.

- 2) Una asociación superior, de color verde, con tonos rojizos, y con intercalaciones de tufas y tufitas (ver Figura 5C), subyacente a una potente sucesión de ignimbritas de color rojo de más de 50 m de espesor.

Una facies distintiva dentro de esta asociación son unas capas de cuatro metros de potencia, con areniscas de grano fino cuarzo-feldespáticas laminadas, de color gris, coronadas por un milímetro de gruesas láminas de arcilla, que presentan trazas fósiles de *Paleophycus* o *Planolites*, y abundante biotita detrítica y escasos huesos fósiles. Algunas de las capas verdes son interpretadas como depósitos marinos debido a la presencia de glauconita (De la Cruz & Suárez, 2006). Sin embargo, en otras capas verdes analizadas no se obtuvo glauconita pero sí chamosita y celadonita. El cemento es de calcita y en algunos sectores localizados de clorita y hematita/limonita. Estos minerales sumados a la presencia de estructuras tractivas, debritas y tobas caídas en agua, sugieren depósitos deltaicos en un entorno de arco volcánico activo (Suarez et al., 2016).

Con respecto a los fósiles descubiertos en la Formación Toqui, al sur del Lago General Carrera, el registro incluye restos de dinosaurios terópodos, los cuales en su mayor parte están representados por esqueletos parcialmente articulados de pequeño tamaño (Salgado et al., 2008; Novas et al., 2015), dinosaurios saurópodos representados por elementos aislados de gran tamaño (Salgado et al., 2015), varios restos asociados de cocodrilos terrestres de pequeño tamaño (Lio et al., 2011), y restos de troncos fósiles de *Podocarpoxylon* asociados a esporas triletes (Salgado et al., 2008).

Los restos de vertebrados pequeños, en su mayoría esqueletos parciales del terópodo *Chilesaurus* y unos pocos restos de cocodrilos, aparecen casi siempre parcialmente articulados o asociados y con muy buena preservación, mostrando muy escasas alteraciones diagenéticas. Por otro lado, los restos de gran tamaño, como los materiales de saurópodos, aparecen aislados, desarticulados y con mucha alteración post-mortem.

Todos los restos fósiles han sido hallados en la asociación de facies superior, de la cual existen varios datos geocronológicos obtenidos con análisis de datación de zircones U-Th-Pb (Salgado et al., 2008; Novas et al., 2015; Suarez et al., 2016). Las muestras analizadas de la asociación de facies inferior arrojaron números promediados aproximados de 148 Ma AP, mientras que las correspondientes a la asociación de facies

superior indicaron tiempos de entre 148 y 147 Ma AP. En total, todas las muestras dieron un rango de datos de entre 150,1 a 146 Ma AP, indicando que la cristalización del zircón fue durante el Títonio (ver Suárez et al., 2016).

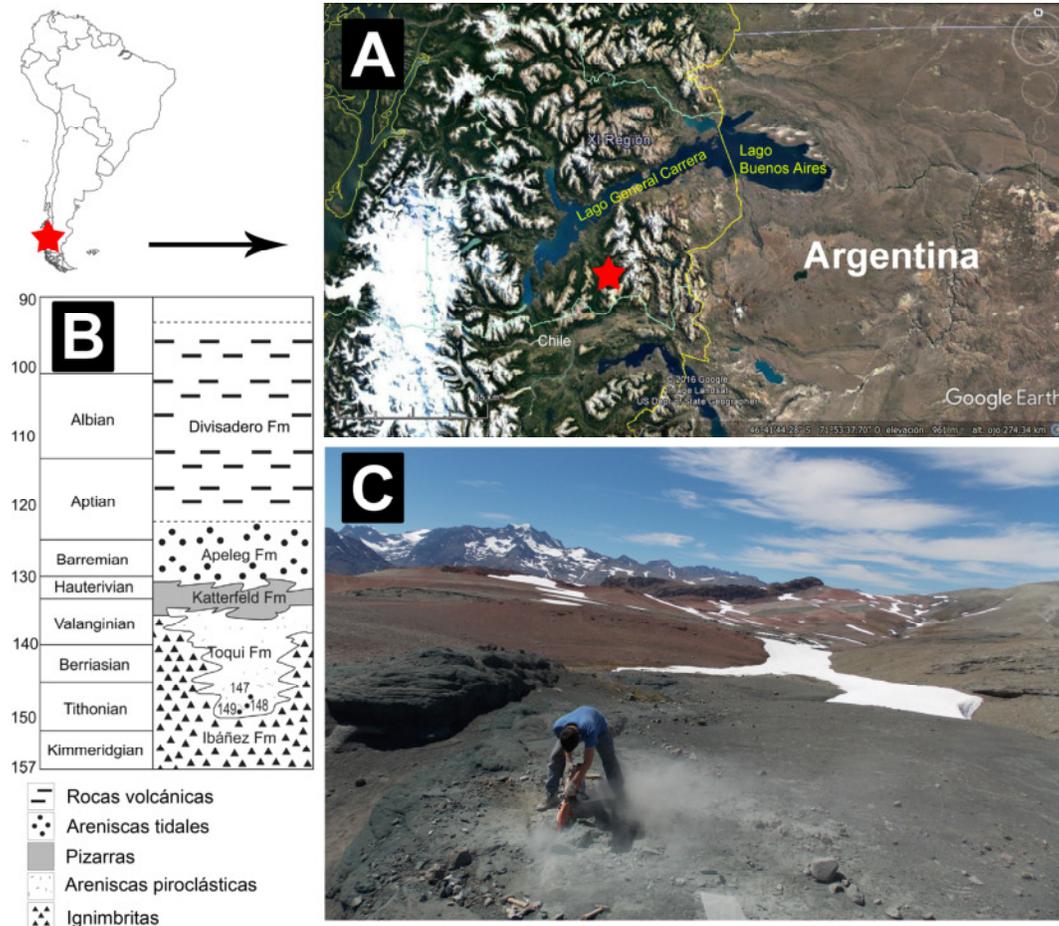


Figura 5. Ubicación geográfica de los afloramientos de la Formación Toqui, estrella roja (A), columna estratigráfica del área (B, tomada de Suárez et al., 2016), y fotografía mostrando los tonos verdes y rojizos correspondientes a la asociación de facies superior, donde se hallaron los restos descritos (C).

CAPÍTULO 4

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.

DINOSAURIA Owen 1842

SAURISQUIA Seeley 1887

THEROPODA Marsh, 1881

TETANURAE Gauthier, 1986

Chilesaurus diegosuarezi Novas et al., 2015

Holotipo. SNGM-1935. Esqueleto casi completo, articulado, de un ejemplar juvenil o subadulto de aproximadamente 1,5 metros de largo. Los restos craneanos del esqueleto incluyen: basioccipital, escamoso derecho, post-orbitarios derecho e izquierdo, frontales derecho e izquierdo, maxilar derecho con dientes, premaxilar izquierdo, dentario derecho con dientes y varios fragmentos indeterminados. Los restos poscraneanos presentes son: serie vertebral parcialmente articulada de vértebras cervicales (axis y 5 cervicales post-axiales, cervicales 3,4, 6, 7 y 8), cervicodorsal, dorsales, muchas con sus respectivas costillas, sacro de 6 vértebras y caudales proximales con sus arcos hemales; ambas escápulas y coracoides; miembro anterior derecho compuesto por húmero, radio y ulna, carpal distal, mano parcialmente completa donde se preservaron los metacarpianos I, II y III, falanges I-1, II-1, II-2; miembro anterior izquierdo compuesto por húmero, radio y ulna completos, una mano parcialmente completa donde se incluyen los metacarpianos I, II y III, y la primera falange del dedo II; cintura pélvica parcial incluyendo el ilión izquierdo, pubis e isquión izquierdos parciales; ambos miembros posteriores compuestos por fémures, tibia y fibulas casi completos. No se preservaron el tarso, metatarso y falanges.

A



B

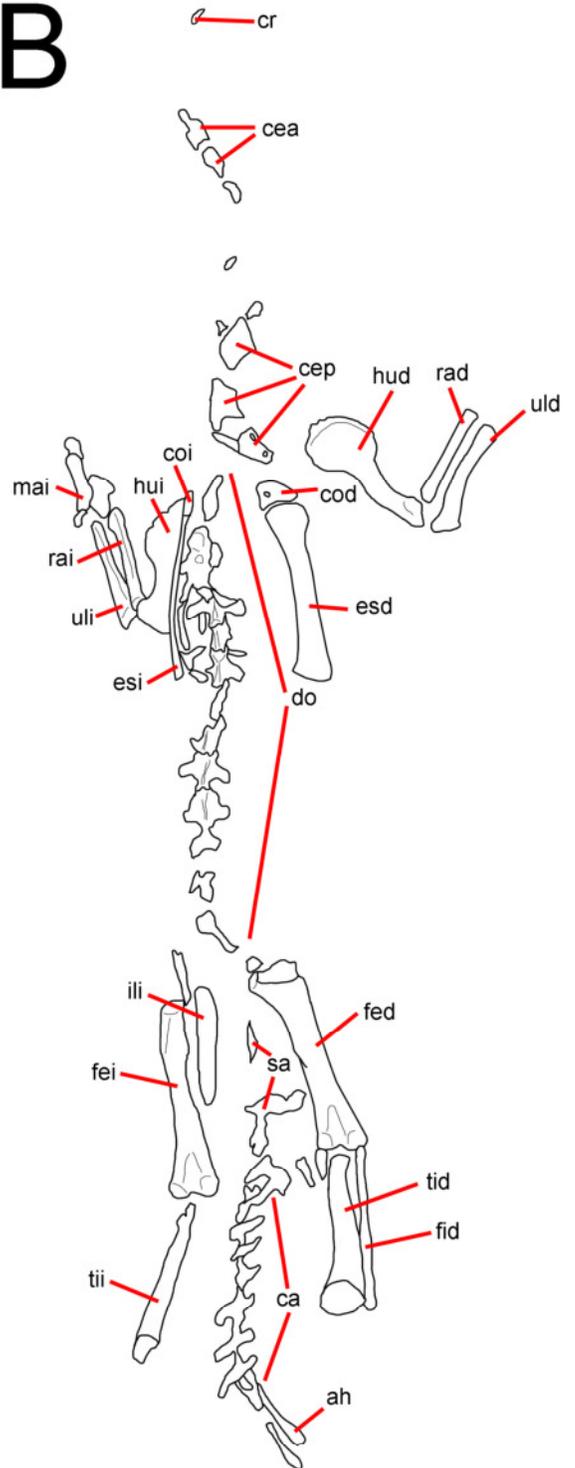


Figura 6. Ejemplar SNGM-1935 (holotipo) de *Chilesaurus diegosuarezi*.

Referencias: **ah**, arcos hemales; **ca**, vértebras caudales; **cea**, vértebras cervicales anteriores; **cep**, vértebras cervicales posteriores; **cod**, coracoides derecho; **coi**, coracoides izquierdo; **cr**, restos craneanos; **do**, vértebras dorsales; **esd**, escápula derecha; **esi**, escápula izquierda; **fed**, fémur derecho; **fei**, fémur izquierdo; **fid**, fibula derecha; **hud**, húmero derecho; **hui**, húmero izquierdo; **ili**, ilión izquierdo; **mai**, mano izquierda; **rad**, radio derecho; **rai**, radio izquierdo; **sa**, vértebras sacras; **tid**, tibia derecha; **tii**, tibia izquierda; **uld**, ulna derecha; **uli**, ulna izquierda. Escala: 10 cm.

Materiales referidos

SNGM-1936. Un esqueleto parcial de un ejemplar un 20% más pequeño que el holotipo. Esta representado sólo por restos poscraneanos, incluyendo tres dorsales anteriores fragmentadas, cinco vértebras sacras, cuatro costillas posteriores parciales; restos de húmero, radio y ulna izquierdos, y mano izquierda con restos de metacarpianos y falanges; cintura pélvica formada por ambos iliones, isquiones y pubis casi completos; miembros posteriores formados por fémur izquierdo completo y mitad proximal de fémur derecho, ambas tibias casi completas y fragmentos de ambas fibulas; astrágalo derecho completo; metatarsianos derechos completos y fragmentos de falanges del pie.

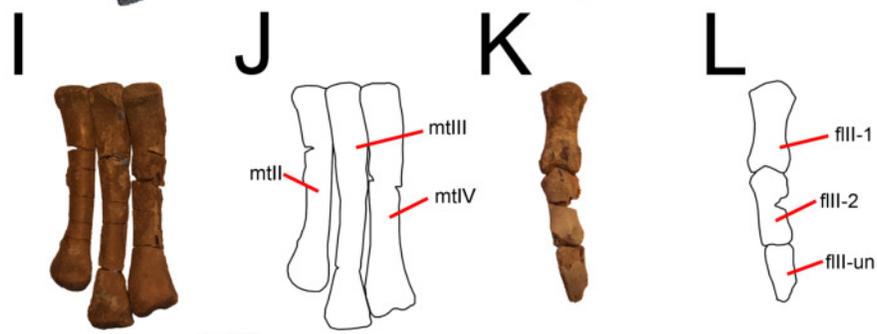
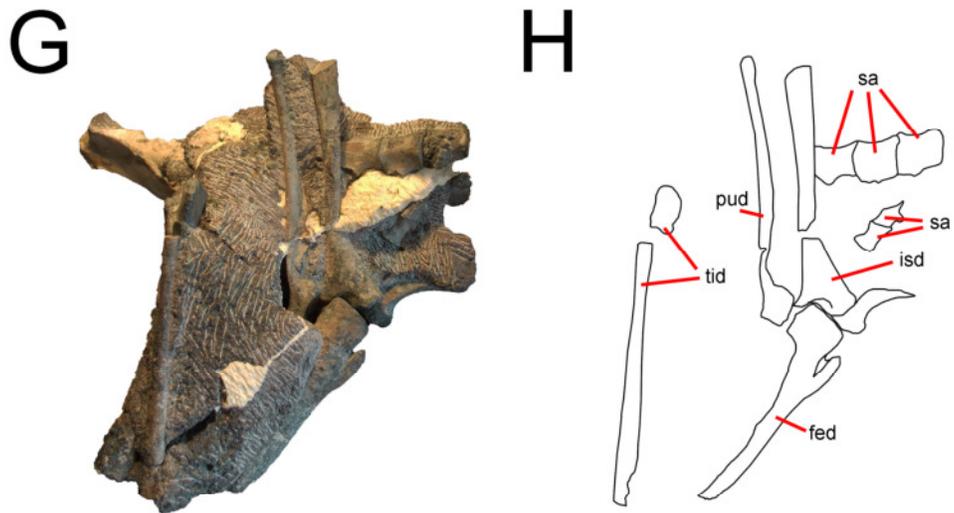
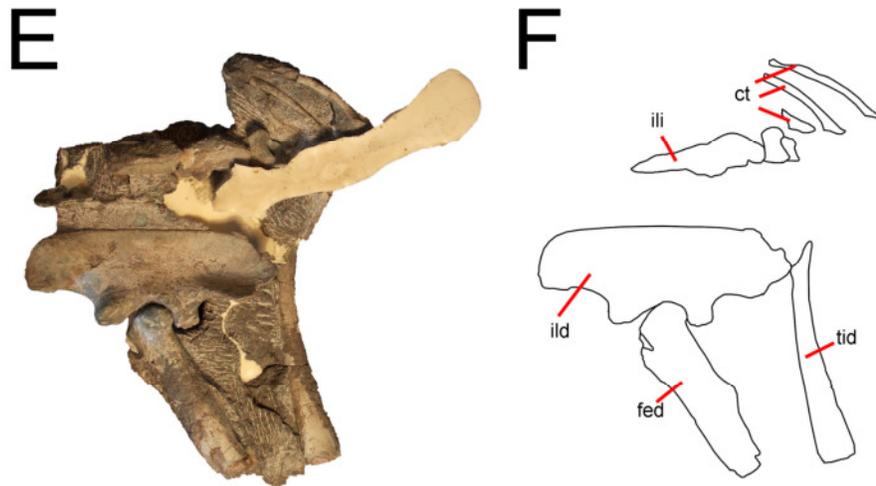
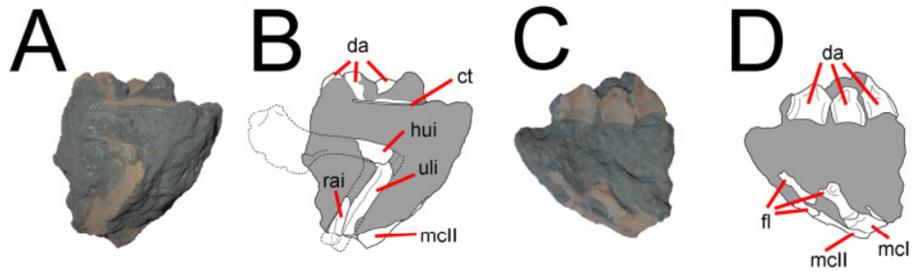


Figura 7. Ejemplar SNGM-1936 referido a *Chilesaurus diegosuarezi*. Bloque (A, C) y esquemas (B, D) de los elementos postcraneos anteriores preservados (A-D) en vistas lateral izquierda (A-B) y lateral derecha (C-D); bloque (E, G) y esquemas (F, H) de los elementos postcraneos posteriores preservados (E-H) en vistas dorsal (E-F) y ventral (G-H); metatarsianos derechos (I) y esquemas (J) en vista dorsal; falanges del pie derecho (K) y esquemas (L) en vista dorsal. **Referencias:** **ct**, costillas; **da**, dorsales anteriores; **fed**, fémur derecho; **fl**, falanges; **fIII-1**, falange primera del dedo II; **fIII-2**, falange segunda del dedo II; **fIII-un**, falange ungueal del dedo II.; **hui**, húmero izquierdo; **ild**, ilión derecho; **ili**, ilión izquierdo; **isd**, isquión derecho; **mcI**, metacarpiano primero; **mcII**, metacarpiano segundo; **mtII**, metacarpiano segundo; **mtIII**, metacarpiano tercero; **mtIV**, metacarpiano cuarto; **pud**, pubis derecho; **rai**, radio izquierdo; **sa**, vértebras sacras; **tid**, tibia derecha; **uli**, ulna izquierda. Escala: 20 mm.

SNGM-1937. Esqueleto parcial de un ejemplar un 10% menor al holotipo. Formado por ambos brazos asociados que incluyen la mitad proximal del húmero derecho y el coracoides casi completo; el coracoides izquierdo, húmero, radio y ulna, y mano todos articulados; fragmento distal de fémur, tibia y fibula izquierdos casi completos, pie casi completo formado por cuatro metatarsianos y todas las falanges con excepción de la falange ungueal del cuarto dígito y del metatarsiano V.

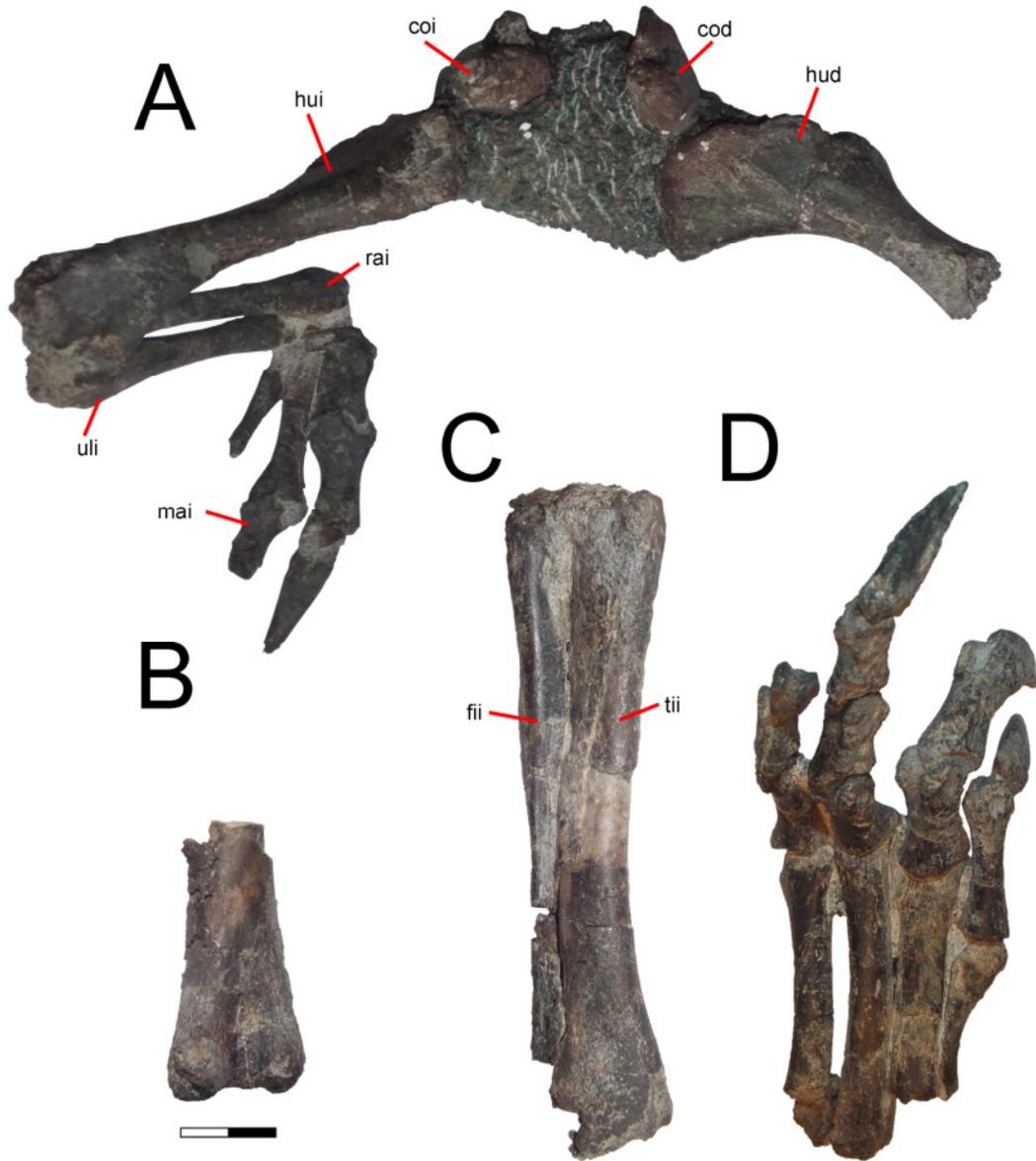


Figura 8. Ejemplar SNGM-1937 referido a *Chilesaurus diegosuarezi*. **A**, extremidades anteriores en vista dorsal; **B**, mitad distal de fémur izquierdo; **C**, tibia y fibula izquierdos; **D**, pie izquierdo casi completo. **Referencias:** **cod**, coracoides derecho; **coi**, coracoides izquierdo; **hud**, húmero derecho; **hui**, húmero izquierdo; **fii**, fibula izquierda; **mai**, mano izquierda; **rai**, radio izquierdo; **tii**, tibia izquierda; **uli**, ulna izquierda. Escala: 20 mm.

SNGM-1938. Esqueleto parcial de un ejemplar aproximadamente un 33% mayor que el holotipo. Este espécimen está compuesto por un bloque de sedimentos donde están los siguientes elementos articulados: cervicodorsal y serie vertebral formada de 10 dorsales casi completas (dorsales 1 a 10), con varias costillas asociadas; ambas escápulas y coracoides casi completos, fragmento proximal del húmero derecho, húmero izquierdo casi completo, mitad proximal del radio y ulna izquierdos, metacarpianos III de ambas manos y una falange ungual de la mano derecha.

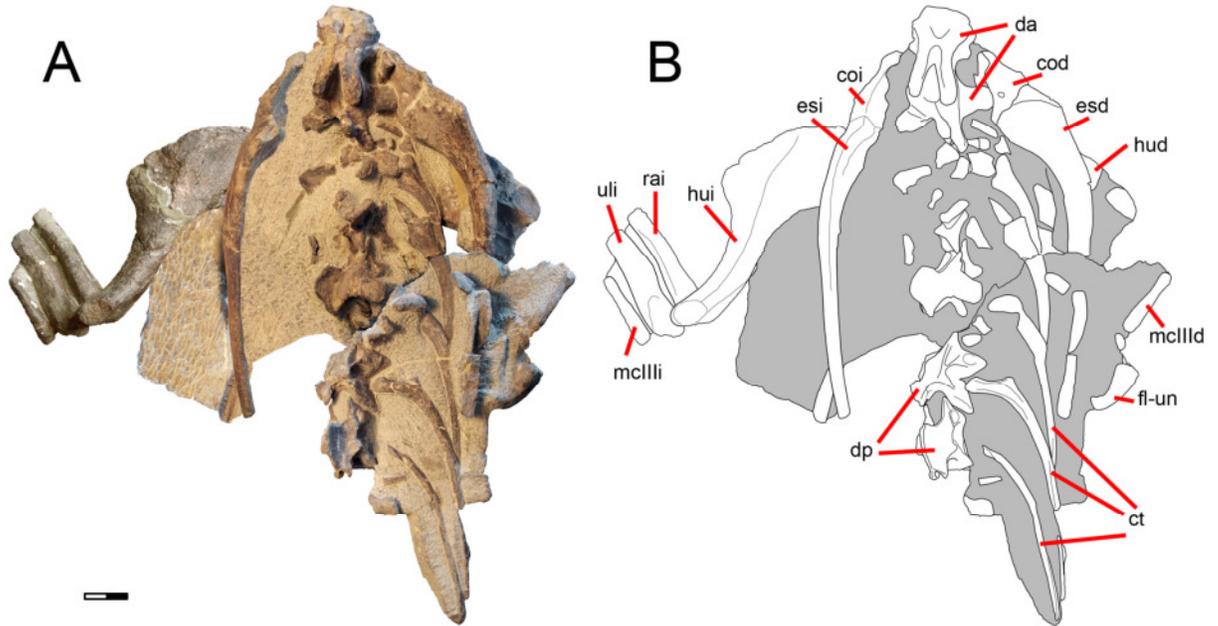


Figura 9. Ejemplar SNGM-1938 referido a *Chilesaurus diegosuarezi*. Bloque (A) y esquema (B) en vista dorsal. **Referencias:** **dp**, dorsales posteriores; **fi-un**, falange ungual; **mclliid**, metacarpiano tercero derecho; **mcllii**, metacarpiano tercero izquierdo; otras abreviaturas como en las figuras 6, 7 y 8. Escala: 20 mm.

SNGM-1887. Ejemplar de aproximadamente 90% mayor en tamaño al espécimen tipo, únicamente constituido por una mano izquierda articulada formada por el carpal distal (semilunar), los tres metacarpianos I, II y III completos y el extremo proximal de la falange I-1 articulado con el metacarpiano I (ver Salgado et al., 2008).

SNGM-1888. Ejemplar un 70% mayor al holotipo constituido por una extremidad izquierda que preserva los extremos distales de tibia y fibula articuladas entre sí y con astrágalo y calcáneo, ambos completos; pie izquierdo formado por un tarsal distal asociado con el metatarsiano IV, metatarsianos II, III y IV completos, extremos proximales de las falanges II-1 y IV-1 articuladas con los metatarsianos correspondientes, falanges II-1 y II-2 completas y una falange ungueal incompleta (Salgado et al., 2008).

SNGM-1889. Ejemplar representado sólo por un ilion derecho fragmentado, aproximadamente del mismo tamaño que el holotipo (Salgado et al., 2008).

SNGM-1890. Ejemplar representado por pie derecho aproximadamente un 25% mayor al ejemplar SNGM-1937 y constituido por los metatarsianos II y III completos y mitad distal del metatarsiano IV.

SNGM-1892. Astrágalo izquierdo.

SNGM-1913 y 1918. Extremos proximales y distales de tibias un 30% mayor en tamaño al ejemplar holotipo.



Figura 10. Otros materiales referidos a *Chilesaurus diegosuarezi*. **A**, SNGM-1887, mano izquierda en vista dorsal; **B-C**, SNGM-1888, extremo distal de tibia y fíbula articulados con astrágalo y calcáneo izquierdos en vista anterior (**B**), y pie izquierdo en vista dorsal (**C**); **D**, SNGM-1889, ili6n derecho; **E**, SNGM-1918, extremo proximal y distal de tibia derecha; **F**, SNGM-1890, metatarsianos de pie derecha; **G**, SNGM-1913, extremo distal de tibia derecha; **H**, SNGM-1892, astrágalo izquierdo. Escala: 20 mm.

Diagnosis (Novas et al., 2015)

Chilesaurus se diferencia de los demás dinosaurios saurisquios por presentar las siguientes autapomorfias y combinación única de caracteres: premaxilar corto y alto con un prominente proceso postnarial aplanado; dentario más alto anteriormente que posteriormente; dientes en forma de hoja, con los dientes en erupción finamente denticulados en el ápice de la corona; cervicales con pleurocelos septados; coracoides subcuadrangular en vista lateral y de márgenes transversalmente gruesos; dígito II de la mano con falanges preungueales proximodistalmente cortas; dígito III de la mano atrofiado; ilion con pedicelo isquiónico más robusto que el pedicelo púbico; cresta supracetabular ausente; pubis fuertemente retrovertido; lámina medial del pubis transversalmente estrecha; vástago del pubis en forma de fina varilla y sin expansión distal; isquiones conectados a través de una lámina medial proximodistalmente extendida; cresta mediodistal del fémur ausente; trocánter mayor del fémur anteroposteriormente expandido; proceso ascendente del astrágalo más bajo que el cuerpo astragalar; calcáneo subtriangular en vista distal; pies con dígito I grande; metatarsiano I robusto, elongado y comprimido transversalmente en su extremo proximal; metatarsiano II transversalmente más ancho que los demás metatarsianos, elongado y robusta.

CAPÍTULO 5

DESCRIPCIÓN OSTEOLÓGICA

En esta sección se presenta una descripción anatómica de los elementos óseos del holotipo de *Chilesaurus diegosuarezi*, así como de los distintos ejemplares asignados a este taxón (Novas et al., 2015). Luego de la descripción de cada elemento se realizan comparaciones y comentarios sobre los rasgos descritos y consideraciones filogenéticas de distintas estructuras mencionadas. Finalmente, se proporcionan tablas de medidas de los elementos descritos, donde son ubicadas en columnas las longitudes anteroposterior (LAP), dorsoventral (LDV), proximodistal (LPD) y/o lateromedial (LLM), según corresponda.

Cráneo. El holotipo es el único ejemplar que presenta varios elementos relativamente completos del cráneo. Entre éstos se cuentan el premaxilar izquierdo, un fragmento de maxilar derecho, ambos frontales, ambos postorbitales, escamoso derecho, cuadrado derecho, el basicraneo y la parte anterior del dentario derecho con varios dientes. Todos los huesos preservados se encontraron desarticulados pero en cercana asociación (Figuras 6 y 11).

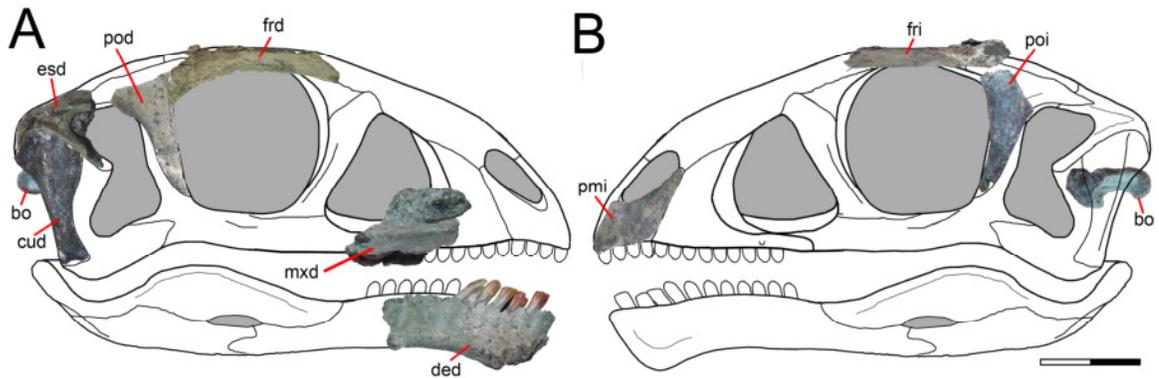


Figura 11. Reconstrucción del cráneo de *Chilesaurus* (SNGM-1935) en vista lateral derecha (A) e izquierda (B) con los materiales preservados. **Referencias:** **bo**, basioccipital; **cud**, cuadrado derecho; **ded**, dentario derecho; **esd**, escamoso derecho; **frd**, frontal derecho; **fri**, frontal izquierdo; **mxd**, maxilar derecho; **pmi**, premaxilar izquierdo; **pod**, postorbital derecho; **poi**, postorbital izquierdo. Escala: 20 mm.

Premaxilar. Se conserva un premaxilar izquierdo fragmentado. La superficie externa es lisa, sin observarse forámenes, el margen rostral es rugoso, lo que sugiere la presencia de una ranfoteca en vida del animal. Sin embargo, no hay que descartar posible abrasión post-mortem. El cuerpo principal del premaxilar es de forma subcuadrangular, es decir, presenta la misma extensión anteroposterior que dorsoventral. Se interpreta que el proceso nasal está roto en su base la cual está representada por una prominencia en el sector dorsorostral del hueso. Esta prominencia es robusta y ancha, y parece dirigirse más dorsalmente que el proceso nasal posterior (o proceso maxilar). Entre esta estructura y el proceso maxilar, el borde del premaxilar está deprimido, marcando el límite ventral de la fosa narial. El proceso maxilar está muy desarrollado y dirigido posterodorsalmente, delimitando parcialmente el borde posterior de la fosa nasal. Es de base ancha y se va angostando dorsalmente, generando una forma triangular. El borde posterior del premaxilar es recto, y posiblemente haya estado en contacto con el maxilar a lo largo de toda su extensión. El borde ventral del premaxilar posee los alvéolos para cuatro dientes premaxilares. Sin embargo, no se preservaron los dientes premaxilares. Inmediatamente por delante del primer alvéolo se observa una superficie bien demarcada, plana y recta, que constituye la superficie de articulación con el premaxilar derecho. Dorsalmente al primer y cuarto alvéolos se observan forámenes nutricios. El foramen nutricio anterior es grande y redondeado, mientras que dorsalmente al cuarto alvéolo se observan dos pequeños forámenes nutricios posteriores, uno ventral muy pequeño y uno dorsal algo más grande. El borde posterior del premaxilar del lado medial muestra un largo surco que representa la superficie de articulación con el maxilar.

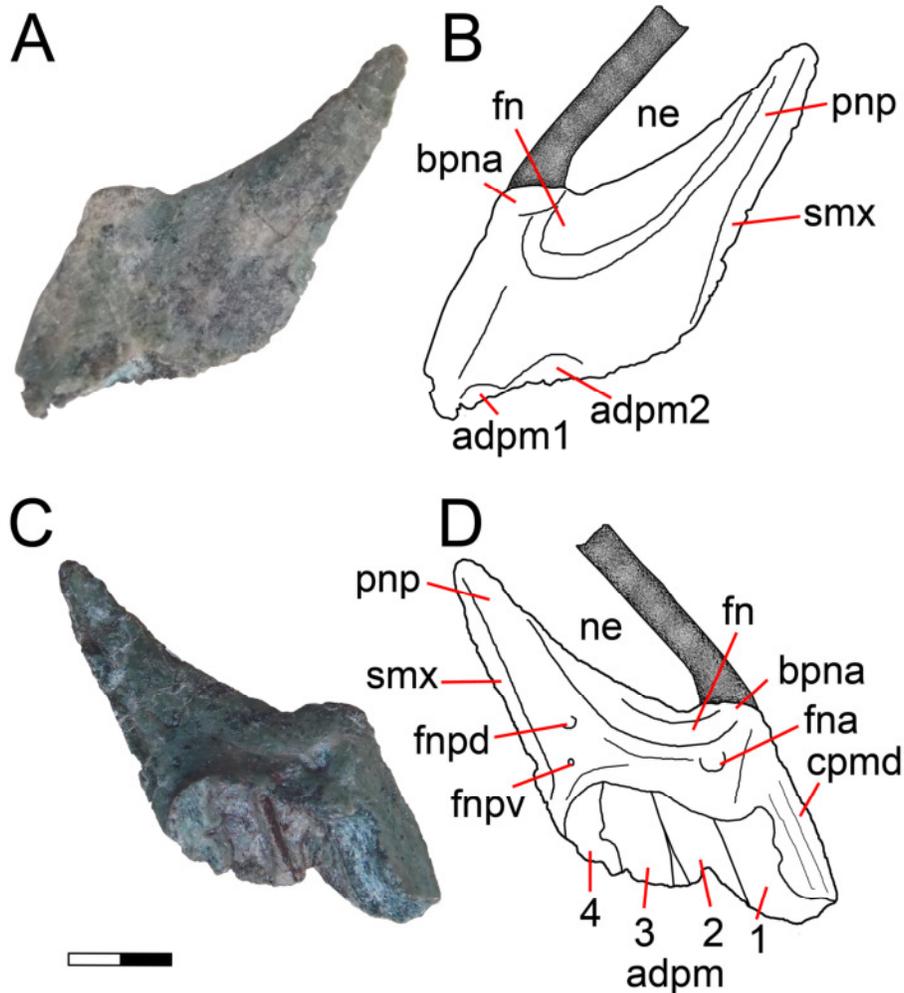


Figura 12. Premaxilar izquierdo (A, C) y esquemas (B, D) de *Chilesaurus diegosuarezi* (SNGM-1935) en vista bucal (A-B) y medial (C-D). **Referencias: 1,2,3,4,** ubicación de los dientes; **adpm**, alveólos de los dientes premaxilares; **bpna**, base del proceso nasal anterior; **cpmd**, contacto con el premaxilar derecho; **fn**, fosa nasal; **fna**, foramen nutricio anterior; **fnpd**, foramen nutricio posterior dorsal; **fnpv**, foramen nutricio posterior ventral; **ne**, narina externa; **pnp**, proceso narial posterior; **smx**, sutura con el máxilar. Escala: 5 mm.

Comparaciones. *Chilesaurus* se asemeja a los Ornithischia en la presencia de un proceso narial posterior aliforme y expandido que cubre gran parte del margen posterior de la apertura narial (véase Baron et al., 2017a). En este aspecto recuerda a la condición exhibida por formas basales como *Heterodontosaurus* y *Lesothosaurus* (Sereno, 1991). A diferencia de Ornithischia basales (e.g. *Heterodontosaurus*, *Lesothosaurus* o *Echinodon*), *Chilesaurus* carece de una fosa narial premaxilar amplia y bien definida

(Sereno, 2012) y de un foramen premaxilar anterior desplazado lateralmente (Baron et al., 2017a). Adicionalmente, el cuerpo premaxilar de *Chilesaurus* posee una altura dorsoventral y una extensión anteroposterior aproximadamente subiguales, de manera semejante a lo que ocurre en *Heterodontosaurus* y *Echinodon* (Sereno, 2012) y a diferencia de lo que ocurre en *Lesothosaurus* y *Scutellosaurus*, en los cuales el cuerpo premaxilar es notablemente bajo y anteroposteriormente elongado.

Los rasgos generales del premaxilar de *Chilesaurus* concuerdan con los de otros saurisquios, presentando un cuerpo extenso anteroposteriormente, un proceso nasal posterior ancho y plano, bien extendido, formando el borde posterior del orificio nasal, y cuatro dientes premaxilares. Estos rasgos generales están también presentes en sauropodomorfos basales y terópodos basales (e.g. *Plateosaurus*, *Pantyraco*, *Arcusaurus*, *Massospondylus*, *Adeopapposaurus*, *Eoraptor*, *Pampadromaeus*, *Dilophosaurus*, *Sinraptor*; etc.; Gow et al., 1990; Currie & Zhao, 1993; Martínez, 2009; Welles, 1984; Galton & Kermack, 2010; Cabreira et al., 2011; Yates et al., 2011; Sereno et al., 2013). Sin embargo, *Chilesaurus* presenta ciertos rasgos que no están en los Sauropodomorpha. Uno de estos rasgos es la orientación del proceso nasal posterior. En los sauropodomorfos basales este proceso está orientado en dirección posterior y es paralelo o subparalelo al margen alveolar del premaxilar (e.g. *Efraasia*, *Plateosaurus*, *Unaysaurus*, *Mussaurus*, *Ammosaurus*; ver Yates, 2003b; Leal et al., 2004; Pol & Powell, 2007; Sereno, 2007; Prieto-Márquez & Norell, 2011), mientras que en los terópodos en general esta estructura se dirige dorsalmente o posterodorsalmente. Un premaxilar muy similar al de *Chilesaurus* se observa en *Herrerasaurus*, donde el cuerpo es cuadrangular, con cuatro dientes premaxilares, y con el proceso nasal posterior (proceso posterolateral de Sereno & Novas, 1993) robusto, transversalmente plano y de forma triangular. Esta forma también está en *Eoraptor*, pero el proceso nasal posterior se hace más estiliforme, alargándose y proyectándose dorsalmente. La única diferencia notoria entre estos dos últimos taxones y *Chilesaurus*, es que este último carece de forámenes en la superficie externa del premaxilar.

Este tipo de morfología básica (cuerpo cuadrangular, cuatro dientes premaxilares y el proceso nasal posterior robusto, plano y de forma triangular) se mantiene en numerosos grupos de terópodos, aunque mostrando ciertas variaciones. En los Ceratosauria (a diferencia de *Chilesaurus*), el premaxilar es más comprimido anteroposteriormente, el borde anterior del premaxilar es convexo y el proceso nasal posterior está reducido o se orienta dorsalmente, es elongado y no tiene forma plana

(e.g. *Ceratosaurus*, *Carnotaurus*, *Genyodectes*, *Indosuchus*, *Limusaurus*; ver Gilmore, 1920; Chatterjee, 1978; Bonaparte et al., 1990; Madsen & Welles, 2000; Rauhut, 2004b; Xu et al., 2009). En Tetanurae basales se mantiene la condición basal observada en los Coelophysoidea, con un cuerpo del premaxilar subcuadrangular y anteroposteriormente extenso, cuatro dientes premaxilares, y un proceso nasal posterior inexistente o poco desarrollado dorsalmente o subparalelo al borde alveolar (e.g. *Syntarsus*, *Eustreptospondylus*, *Allosaurus*, *Sciurumimus*, *Dubreuillosaurus*; ver Madsen, 1976a; Rowe, 1989; Allain, 2002; Sadleir et al., 2008; Rauhut et al., 2012). En Coelurosauria basales, el proceso narial posterior se extiende más dorsalmente que en los taxones anteriores siendo muy angosto y elongado en la mayoría (e.g., *Aorun*, *Yutyranus*, *Bistahieversor*; ver Carr & Williamson, 2010; Xu et al., 2012; Choiniere et al., 2014), mientras que en otros celurosaurios es más bien subtriangular y ancho en la base (e.g. *Tyrannosaurus*, *Zuolong*; ver Brochu, 2003; Choiniere et al., 2010b). En la mayoría de los maniraptores la forma angosta y elongada se mantiene (e.g. *Bambiraptor*, *Huaxiagnathus*, *Dromaeosaurus*, *Aurornis*; ver Currie, 1995; Burnham et al, 2000; Hwang et al., 2004; Godefroit et al., 2013b), aunque ciertos taxones muestran un premaxilar subcuadrangular con un proceso narial posterior subtriangular y ancho en la base, similar a *Chilesaurus*, pero diferenciándose de éste en que reducen la cantidad de dientes premaxilares (e.g. Ornithomimosauria, Oviraptorosauria, Therizinosauria, Avialae; ver Osmólska et al., 1972; Clark et al., 1994; Barrett, 2005; Balanoff et al, 2009; Lü et al, 2013; 2015; Pu et al., 2013; Lee et al., 2014). Sólo algunos maniraptores basales conservan cuatro dientes premaxilares (e.g. *Tanycolagreus*, Carpenter et al., 2005a). En síntesis, *Chilesaurus* presenta un premaxilar que, a pesar de asemejarse a varios terópodos, posee una combinación de rasgos no verificados en otros terópodos.

Maxilar. El maxilar preservado corresponde al lado derecho y sólo conserva la parte posterior del mismo, que articulaba con el yugal (no preservado). Además, está algo deformado y algunas estructuras se observan en posiciones no naturales. No se preservó el proceso anterior, y se conserva la base del proceso ascendente. El cuerpo del maxilar es de forma subrectangular, algo grácil y posteriormente se observa un proceso posterior. La superficie del maxilar es lisa, careciendo de forámenes y ornamentación. El cuerpo principal del maxilar posee una marcada cresta lateral horizontalmente dispuesta que separa la rama horizontal del proceso dorsal, del cual sólo se preservaron algunos fragmentos. El proceso dorsal exhibe en su base el margen anterior de la fosa

anteorbitaria. Sobre la cara medial se distingue una cresta longitudinal que termina posteriormente en la base del proceso posterior.

El proceso posterior posee un ápice redondeado y sobresaliente, en el cual se distinguen, tanto lateral como medialmente, sendas caras articulares, interpretándose la externa para contactar con el yugal y la interna para articular con los huesos del paladar (probablemente el ectopterigoides no preservado).

Del lado medial se observan varios alvéolos y dientes maxilares (estos últimos desplazados de su ubicación original). Los alvéolos son largos dorsoventralmente y se conservan al menos parte de cuatro.

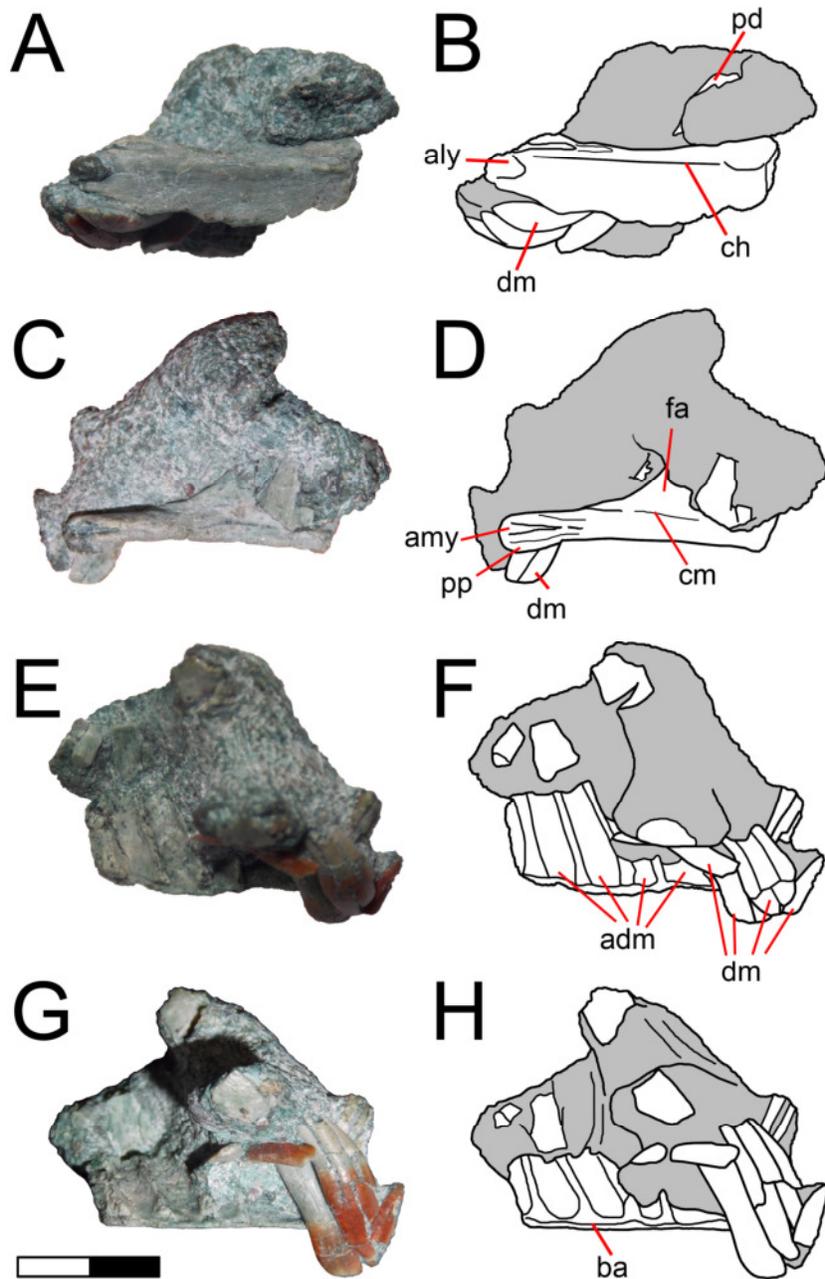


Figura 13. Maxilar derecho (A, C, E, G) y esquemas (B, D, F, H) de *Chilesaurus* en vistas lateral (A-B), laterodorsal (C-D), medial (E-F) y medioventral (G-H).

Referencias: **adm**, alvéolos de los dientes maxilares; **aly**, articulación lateral para el yugal; **amy**, articulación medial para el yugal o para el ectopterigoides; **ba**, borde alveolar; **dm**, diente maxilar; **ch**, cresta horizontal; **cm**, cresta medial; **fa**, margen anterior de la fosa anteorbitaria; **pd**, proceso dorsal; **pp**, proceso posterior. Escala: 10 mm.

Comparaciones. La naturaleza fragmentaria del maxilar no permite efectuar comparaciones detalladas.

Un rasgo que *Chilesaurus* comparte con Ornithischia es la presencia de una cresta horizontal en la superficie lateral del maxilar, una condición que es considerada tradicionalmente como una sinapomorfia que engloba a la totalidad de los ornitisquios (Galton, 1974).

En *Chilesaurus* el proceso ascendente parece estar dirigido posterodorsalmente, siendo casi perpendicular a la rama horizontal, semejante a saurisquios y sauropodomorfos basales (e.g. *Plateosaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*, *Herrerasaurus*, Martínez et al., 2011), y a algunos tetanuros basales (e.g. *Sinraptor*; Currie & Zhao, 1993) y distinto de lo que sucede en muchos terópodos (e.g. *Alioramus*, *Zuolong*, *Megaraptor*, Dromaeosauridae, *Erlicosaurus*; Clark et al., 1994; Barsbold & Osmólska, 1999; Choiniere et al., 2010b; Brusatte et al., 2012; Evans et al., 2013; Porfiri et al., 2014).

A diferencia de *Chilesaurus*, en los sauropodomorfos basales el proceso posterior de la rama horizontal del maxilar es mucho más alargado posteriormente en proporción con la ubicación del proceso ascendente (e.g. *Unaysaurus* y los taxones nombrados más arriba; Leal et al., 2004).

En vista general puede notarse que la rama horizontal no es muy robusta en proporción con la rama ascendente. Esto diferencia claramente a *Chilesaurus* de muchos de los grandes terópodos carnívoros, en los que la rama horizontal es corta anteroposteriormente y alta dorsoventralmente (e.g. Ceratosauria; Carcharodontosauridae, Tyrannosauridae; Gilmore, 1920; Bonaparte et al., 1990; Bonaparte & Novas, 1995; Coria & Salgado, 1998; Lamanna et al., 2002; Brochu, 2003; Carr et al., 2005; Brusatte & Sereno, 2007; Sereno & Brusatte, 2008; etc.).

En *Chilesaurus*, la fosa antorbital está limitada ventralmente por una cresta horizontal, pero ésta es poco marcada. En el extremo posterior de la rama horizontal hay una faceta de articulación para el yugal, con forma de “V” horizontal. Esta forma y ubicación de la faceta es diferente de la morfología observada en los sauropodomorfos y saurisquios basales, donde el extremo posterior es aguzado en su borde ventral (e.g. *Plateosaurus*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Prieto-Márquez & Norell, 2011; Sereno et al., 2013) y semejante a varios terópodos (e.g. *Dilophosaurus*, *Zupaysaurus*, *Syntarsus*, *Allosaurus*, *Alioramus*, *Jianchangosaurus*; Madsen, 1976a; Welles, 1984; Rowe, 1989; Arcucci & Coria, 2003; Brusatte et al., 2012; Pu et al., 2013).

En muchos terópodos el proceso posterior de la rama horizontal posee el borde ventral recto y el borde dorsal oblicuo en relación con este, formando un ángulo entre ambos de aproximadamente 45° (e.g. Ceratosauria, *Sinraptor*; Currie & Zhao, 1993; Lamanna et al., 2002). En *Chilesaurus*, ambos bordes son subparalelos, mostrando la condición observada en otros terópodos.

Frontales. Se conservan ambos frontales del ejemplar holotipo (SNGM-1935) aunque el frontal derecho está mejor preservado que el izquierdo.

En vista dorsal se observa que los frontales son alargados. Presentan contorno subrectangular con el sector posterior transversalmente más expandido que el resto del hueso. La superficie dorsal es ligeramente rugosa y el borde orbital presenta pequeñas tuberosidades que se van haciendo más conspicuas posteriormente hasta formar pequeños denticulos redondeados en la superficie de articulación con el postorbital.

El extremo anterior de los frontales presenta la superficie de articulación con el prefrontal y el nasal. La faceta para el prefrontal es recta y se extiende desde el borde orbital por un corto trayecto hasta que comienza la faceta para el nasal, la cual es más larga y orientada posteromedialmente. Esto denota que la faceta para el prefrontal ocupa una posición más anterior que la faceta para los nasales. Las facetas de articulación para los nasales de ambos frontales juntas tienen forma de “V”, dando cuenta de que los huesos nasales habrían tenido procesos posteriores bien desarrollados pero no tan alargados posteriormente. La articulación entre ambos frontales es bien recta. Aunque no se preservaron por completo, los bordes posteriores de los frontales (para articular con los parietales no conservados) parecen haber sido rectos o algo convexos.

La faceta articular para el postorbital es de superficie levemente cóncava y algo proyectada hacia el borde orbital.

En vista ventral se observa que los frontales poseen una cresta cranial conspicua, que se extiende anteriormente, desde la faceta articular para el prefrontal, hasta alcanzar el proceso postorbital posteriormente, describiendo una curva amplia por el medio del hueso. En el extremo anterior existe una pequeña faceta entre la cresta cranial y el borde orbital que posiblemente sea una articulación interna con el prefrontal. A la mitad del frontal, la cresta cranial está en el centro mediolateral del hueso, lo que da un borde orbital redondeado y poco desarrollado. Hacia el lado lateral de cada cresta cranial está el borde orbital, redondeado y poco marcado. Del lado medial a la cresta cranial hay anteriormente una gran concavidad que corresponde a la superficie de apoyo del lóbulo

olfatorio del encéfalo. Posteriormente, otra concavidad algo mayor correspondería al apoyo de la parte anterior del cerebro.

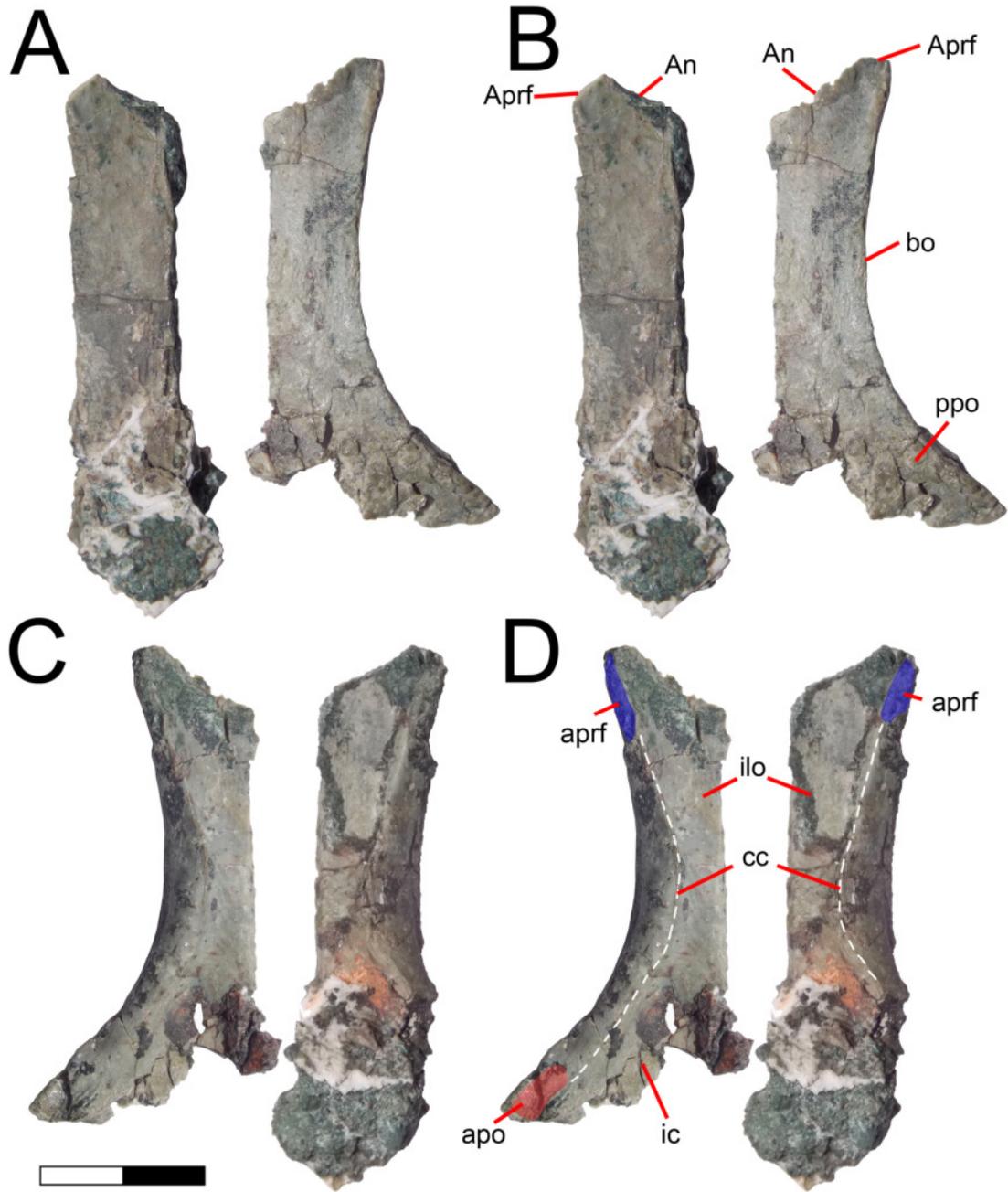


Figura 14. Frontales del holotipo (SNGM-1935) en vistas dorsal (A-B) y ventral (C-D). Referencias: **an**, articulación con el nasal; **apo**, articulación con el postorbital; **aprf**, articulación con el prefrontal; **bo**, borde orbital; **cc**, cresta cranial; **ic**, impresión cerebral; **ilo**, impresión del lóbulo olfatorio; **ppo**, proceso postorbitario. Escala: 10 mm.

Comparaciones. Los frontales en Ornithischia basales (e.g. *Heterodontosaurus* y *Lesothosaurus*; Sereno, 1988, 2012) son anteroposteriormente cortos y transversalmente anchos; en este aspecto, en estos taxones la longitud del frontal apenas triplica el ancho transversal del mismo elemento. En este respecto difieren de *Chilesaurus*, en donde los frontales son muy elongados y transversalmente angostos. Por otro lado, en Ornithischia los prefrontales se solapan a gran parte de los márgenes orbitarios de los frontales, lo cual resulta en una amplia superficie de contacto, una condición considerada como diagnóstica de los ornitisquios (Sereno, 1986). En *Chilesaurus* la superficie de articulación para los prefrontales está muy reducida, apenas restringida al margen anterior de los frontales.

El frontal de *Chilesaurus* posee ciertos rasgos que lo hacen único. En primer lugar es bien alargado anteroposteriormente. Esta forma no es común entre los Saurischia, en los cuales el frontal es generalmente corto anteroposteriormente y ancho transversalmente. En los sauropodomorfos basales es común observar esta morfología (e.g. *Plateosaurus*, *Massospondylus*, *Leyesaurus*, *Mussaurus*, *Lamplughsauro*, *Adeopapposaurus*, *Saraksaurus*; Pol & Powell, 2007; Kuttu et al., 2007; Martínez, 2009; Barrett, 2009; Rowe et al., 2010; Prieto-Márquez & Norell, 2011; Apaldetti et al., 2011). Sin embargo, en ciertos saurodomorfos basales se observa una morfología más semejante a la de *Chilesaurus*, con frontales más largos, un cuerpo principal recto y un proceso postorbitario grande y bien proyectado lateralmente (e.g. *Eoraptor*, *Panphagia*, *Pampadromeus*, *Pantydraco*; Martínez & Alcober, 2009; Galton & Kermarck, 2010; Cabreira et al., 2011; Sereno et al., 2013). La forma de las suturas anteriores de *Chilesaurus*, con una sutura con el prefrontal más anteriormente dirigida que la de los nasales, las cuales son más posteriores y centradas en el medio del techo craneano, es un rasgo que también presentan algunos sauropodomorfos basales (e.g. *Plateosaurus*, *Pantydraco*, Galton, 1984a; Galton & Kermarck, 2010). En *Herrerasaurus*, los frontales no son tan alargados y la forma de las suturas anteriores tienen una forma contraria a la de *Chilesaurus*, con la parte medial más proyectada anteriormente que la parte lateral (Sereno & Novas, 1993).

Como en *Chilesaurus*, frontales proporcionalmente largos se observan también en los terópodos basales, pero con una configuración en las suturas anteriores distinta (e.g. *Syntarsus*, *Coelophysis*, *Zupaysaurus*; Colbert, 1989; Ezcurra, 2007; Ezcurra & Novas, 2007). En Ceratosauria son mucho más cortos y anchos (*Ceratosaurus*, *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, *Majungatholus*; Gilmore, 1920; Bonaparte & Novas 1985; Bonaparte et

al., 1990; Sampson et al., 1998). A diferencia de *Chilesaurus*, en Tetanurae y Coelurosauria basales los frontales son cortos anteroposteriormente, la configuración de las suturas anteriores es como en *Coelophysis*, y en la parte posterior poseen una superficie cóncava que forma la parte anterior de la fosa supratemporal, además de que varios taxones poseen ambos frontales fusionados (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, Megalosauria, Carcharodontosauria; Tyrannosauroida; Madsen, 1976a; Chatterjee, 1978; Currie & Zhao, 1993; Sereno et al., 1996; Allain, 2002; Brochu, 2003; Brusatte & Sereno, 2007; Sereno & Brusatte, 2008; Choiniere et al., 2010b; Bever et al., 2013). Como en *Chilesaurus*, algunos Maniraptora basales presentan frontales algo alargados y con similar contorno de las suturas anteriores, sin estar muy marcada la fosa supratemporal en la parte posterior y sin fusión de la sutura interfrontal, como ocurre con el therizinosauroida *Erlicosaurus* (Clark et al., 1994.). Sin embargo, en los maniraptores, los frontales son algo más cortos presentando una forma más triangular, las suturas anteriores presentan procesos nasales conspicuos y grandes depresiones orbitarias del lado lateroventral de cada frontal (e.g. *Falcarius*; Zanno, 2010b; Sues & Averianov, 2016b). La forma triangular o truncada que constituyen los procesos nasales de los frontales bien dirigidos anteriormente se acentúa en los Ornithomimidae y otros grupos de maniraptores derivados (e.g. *Gallimimus*, *Bambiraptor*, *Saurornithoides*, *Velociraptor*; Osmólska et al., 1972; Barsbold, 1974; Currie, 1995; Burnham et al., 2000; Sues & Averianov, 2016a). Sin embargo, esta forma es distinta en otros maniraptores derivados, asemejándose mucho a la morfología de *Chilesaurus*, como en *Dromaeosaurus* y *Mahakala* (Barsbold & Osmólska, 1999; Turner et al., 2011). Además, como en *Chilesaurus*, en estos taxones, el borde lateroventral de los frontales no está extendido formando una proyección orbitaria.

Postorbitarios. Se conservaron ambos postorbitales del ejemplar holotipo. Ambos elementos están bien preservados aunque se han perdido ciertas partes.

La superficie externa de los postorbitales es lisa, no poseen ornamentación ni proyecciones a modo de cuernos. Presentan una forma triangular, con el proceso ventral bien alargado y los procesos anterior y posterior simétricos entre sí. El proceso anterior presenta el borde posterodorsal de la órbita, el cual es bien marcado y ancho. El proceso ventral es alargado y se va aguzando ventralmente curvándose ligeramente hacia adelante. Sobre la superficie posterior se observa en su sector distal una cara para la articulación con el yugal, que ocupa casi la mitad de la extensión del proceso ventral y

es de superficie lisa y bien cóncava. Esta articulación tiene bien desarrollado el borde lateral. En corte transversal el proceso ventral tiene una forma triangular con ápice hacia adelante. El proceso posterior es más angosto lateromedialmente que el proceso anterior. Del lado medial los postorbitales son lisos y levemente cóncavos.

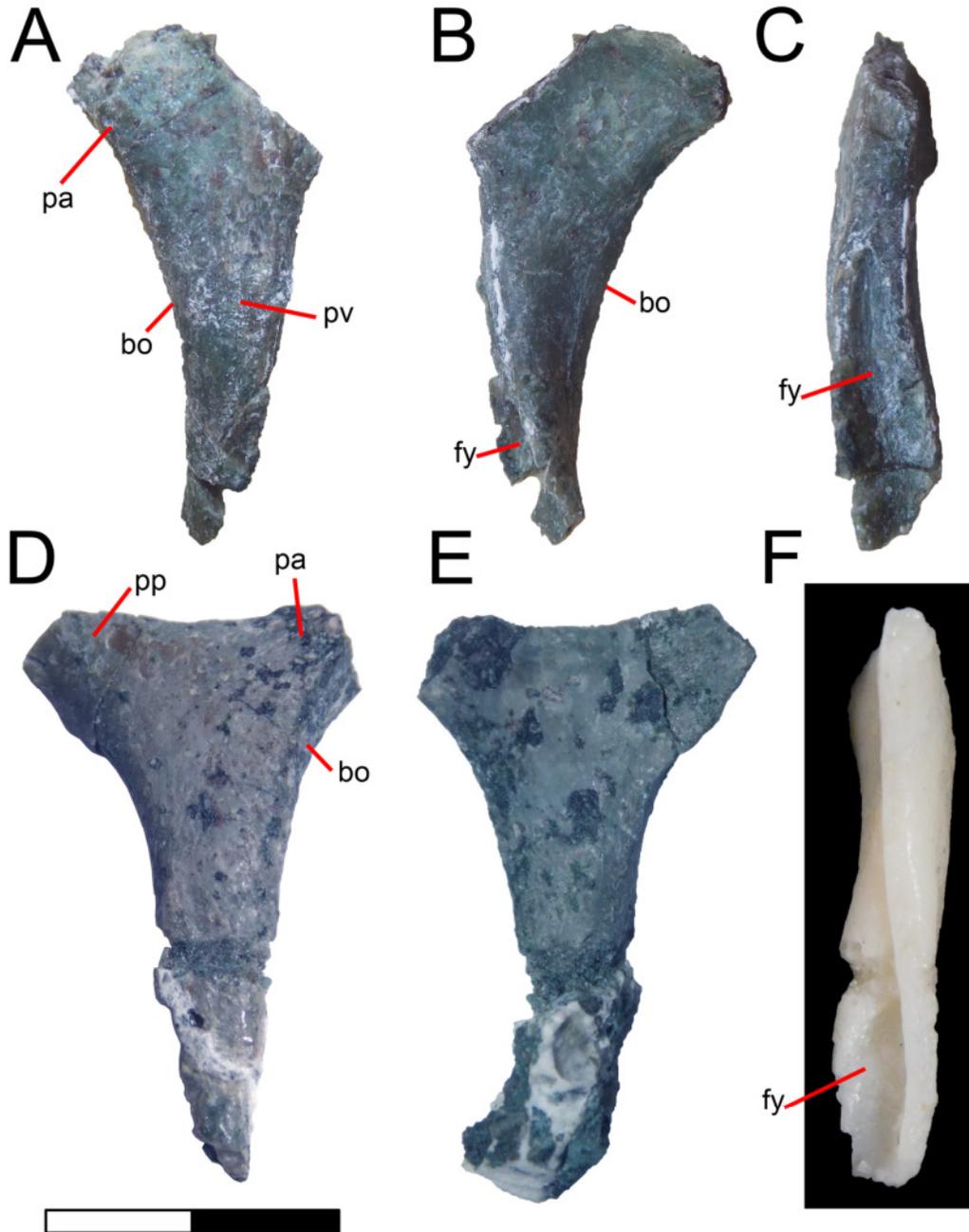


Figura 15. Postorbital izquierdo (A-C) y derecho (D-F) del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral (A,D), medial (B,E) y posterior (C,F). **Referencias:** bo, borde orbitario; fy, faceta para el yugal; pa, proceso anterior; pp, proceso posterior; pv, proceso ventral. Escala: 10 mm.

Comparaciones. Los postorbitales de *Chilesaurus* llaman la atención por su simpleza, es decir, presentan las superficies lateral y medial totalmente lisas, y la única articulación que se observa es la faceta para el jugal en el proceso ventral.

La morfología general del postorbital de *Chilesaurus* es muy diferente a los observado en los Ornithischia basales, como *Heterodontosaurus* y *Lesothosaurus*, en los cuales el proceso ventral es dorsoventralmente muy bajo y anteroposteriormente extenso, exhiben el margen anterior profundamente cóncavo y el posterior fuertemente convexo (Serenó, 1988, 2012). Más aún, en el caso de *Heterodontosaurus*, el postorbital exhibe una fuerte cresta orientada dorsoventralmente hacia el margen posterior (Norman et al., 2011), totalmente ausente en *Chilesaurus*. Adicionalmente, el proceso posterior del postorbital en ornitiscios basales como *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus* está muy desarrollado y es dorsoventralmente alto, mientras que en *Chilesaurus*, si bien el proceso posterior está incompleto, la porción preservada indica que no presentaba el gran desarrollo exhibido por los ornitiscios.

En los sauropodomorfos basales, los postorbitales suelen ser también bastante simples, pero la forma general se diferencia de aquella de *Chilesaurus*, ya que el proceso ventral se proyecta anteriormente y forma todo el borde posterior y ventral de la órbita, haciendo que el borde anterior del proceso ventral sea bien cóncavo, mientras que el proceso anterior se proyecta más dorsalmente que el proceso posterior (e.g. *Riojasaurus*, *Mussaurus*, *Adeopapposaurus*, *Leyesaurus*, *Arcusaurus*, *Lufengosaurus*, *Yunnanosaurus*; Bonaparte & Pumares, 1995; Barrett et al., 2005a; 2007; Pol & Powell, 2007; Yates et al., 2011; Apaldetti et al., 2011). *Chilesaurus* se diferencia de muchos sauropodomorfos basales, en las proporciones de los procesos anterior y posterior, y en las superficies articulares bien marcadas en estos procesos (e.g. *Massospondylus*, *Plateosaurus*, *Pantyraco*; Gow et al., 1990; Barrett, 2009; Galton & Kermarck, 2010; Prieto-Márquez & Norell, 2011).

Chilesaurus presenta los postorbitales con un proceso anterior dirigido anterodorsalmente y más ancho que el proceso posterior, y el proceso ventral es más robusto y recto, similar a la de varios grupos de saurisquios basales, incluyendo ciertos sauropodomorfos basales, herrerasáuridos y celofisoideos (e.g. *Coloradisaurus*, *Ignavusaurus*, *Pampadromeus*, *Eodromeus*, *Herrerasaurus*, *Coelophysus*, *Syntarsus*, *Zupaysaurus*; ver Colbert, 1989; Raath, 1977; Rowe, 1989; Sereno & Novas, 1993;

Ezcurra, 2007; Knoll, 2010; Martínez et al., 2011; Cabreira et al., 2011; Apaldetti et al., 2014).

La superficie lisa y sin muchas estructuras de los postorbitales de *Chilesaurus*, es muy diferente de la observada en los Ceratosauria (ver Gilmore, 1920; Bonaparte & Novas, 1985; Bonaparte et al., 1990; Coria & Salgado, 1998; Canale et al., 2009), como en muchos otros grupos de terópodos gigantes y robustos (*Allosaurus*, *Sinraptor*, *Monolophosaurus*, Carcharodontosauridae, Tyrannosauroidae; Madsen, 1976a; Currie & Zhao, 1993; Sereno & Brusatte, 2008; Brusatte et al., 2010; 2012; Carr & Williamson, 2010; Motta et al., 2016), donde el postorbital presenta numerosas procesos y osificaciones accesorias, que posiblemente muchas estuvieran vinculadas con estructuras a modo de cuernos o protuberancias. En Tetanurae y Coelurosauria basales de proporciones más gráciles (e.g. *Eustrerospondylus*, Spinosauridae, Megalosauridae, *Zuolong*; Allain, 2002; Sadleir et al., 2008; Choiniere et al., 2010b), la morfología general del postorbital es muy similar a *Chilesaurus*, con los procesos anterior y posterior más simétricos en proporciones, ubicados aproximadamente al mismo nivel, y con un proceso ventral largo, grácil, recto, y articulando con el jugal a través de su borde posterior.

Escamoso. Se preservó el escamoso derecho del ejemplar holotipo (SNGM-1935). Los principales procesos están fragmentados, aunque varias estructuras son reconocibles.

El escamoso es tetraradiado, con un proceso para articular con el cuadrado proyectado anteroventralmente, un proceso postorbitario ubicado anterodorsalmente, proceso opistótico posteroventral y lateralizado, y proceso posterodorsal que forma el límite posterior de la fenestra supratemporal. En vista lateral se observa un proceso para el cuadrado grácil, con una cresta media muy marcada y aguda. Este proceso es largo y recto y está orientado anteroventralmente. La parte terminal de este proceso está fragmentada aunque se observa una tendencia al aumento del espesor del hueso, por lo cual es posible que el extremo de este proceso haya sido bien ancho, articulando con el cuadradoyugal. Teniendo en cuenta la forma y el tamaño del extremo dorsal preservado del cuadrado (ver más abajo), es probable que el proceso ventral del escamoso haya articulado en su extremo anteroventral con el cuadradoyugal, dejando al cuadrado fuera del borde de la fenestra temporal inferior. Dorsalmente está el proceso postorbitario, bien ancho y recto en dirección anterior. Aunque el extremo anterior está fragmentado

se observa parte de la faceta articular para el proceso posterior del postorbitario. El proceso postorbitario presenta una cresta lateral bien marcada en la base que junto con la cresta del proceso del cuadrado forman una V. Entre ambos procesos existe una lámina formando la fosa temporal inferior, ubicada en el extremo posterodorsal de la fenestra temporal inferior. Posteriormente al proceso del cuadrado se observa un proceso opistótico. Este proceso se curva ventralmente y está proyectado lateralmente. La superficie anterior del proceso opistótico y la base del proceso del cuadrado forman el cótilo para el cuadrado.

En vista dorsal se observa que el proceso postorbitario presenta una cresta medial muy marcada y sobreelevada del techo craneano. Hacia el lado medial se observa el borde lateral de la fenestra temporal superior. Posteriormente se observa parte del extremo posterior de la misma fenestra.

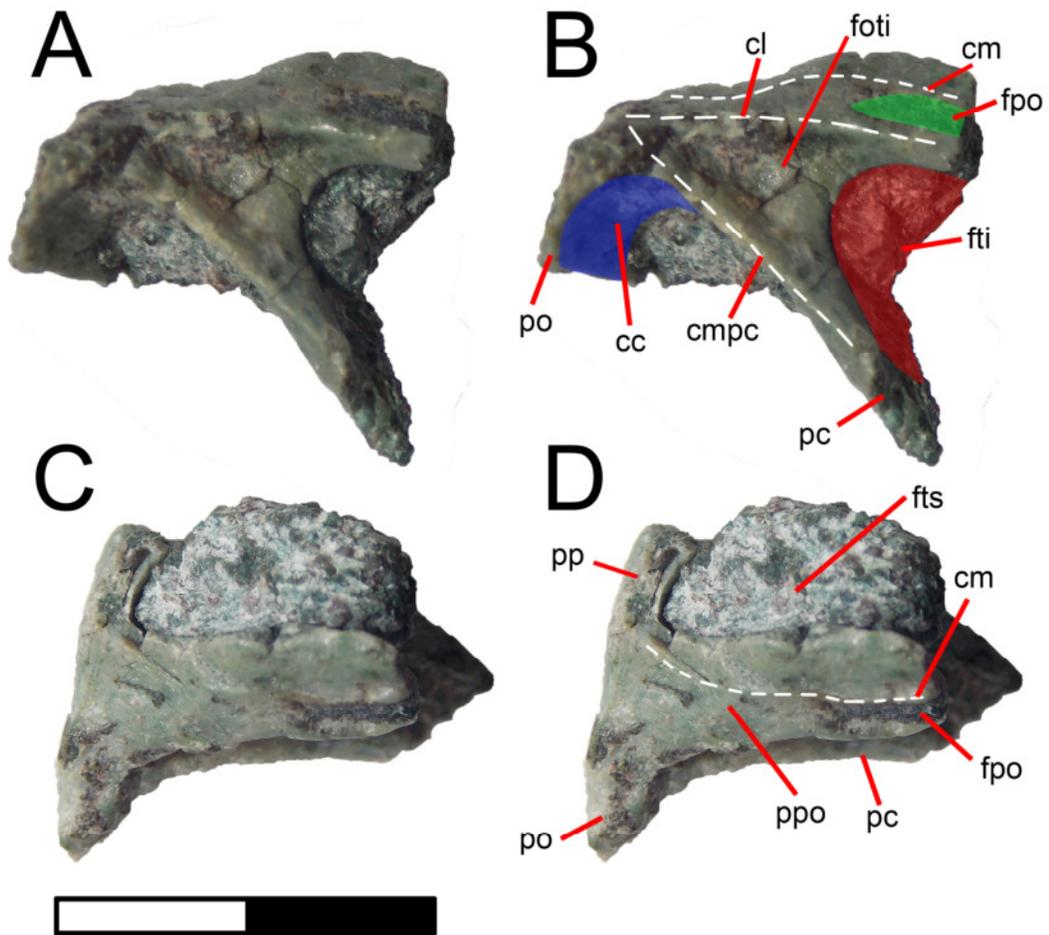


Figura 16. Escamoso derecho del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral (A-B) y dorsal (C-D). **Referencias:** **cc**, cótilo del cuadrado; **cl**, cresta lateral del proceso postorbitario; **cm**, cresta media del proceso postorbitario; **cmpc**, cresta media del proceso del cuadrado; **foti**, fosa temporal inferior; **fpo**, faceta para el postorbitario; **fti**, fenestra temporal inferior; **fts**, fenestra temporal superior; **pc**, proceso del cuadrado; **po**, proceso opistótico; **pp**, proceso posterior; **ppo**, proceso postorbitario. Las líneas punteadas indican las crestas señaladas según cada abreviatura. Escala: 10 mm.

Comparaciones. El escamoso de *Chilesaurus* es muy semejante en proporciones y caracteres al de ornitisquios basales como *Lesothosaurus* (Serenó, 1991). Sin embargo, presenta notables diferencias con el escamoso descrito para *Heterodontosaurus*, donde el proceso para la articulación con el cuadrado es de contorno subrectangular en vista lateral, próximodistalmente corto y anteroposteriormente ancho (Norman et al., 2011). Esta condición difiere de la exhibida por *Chilesaurus*, otros ornitisquios basales como *Lesothosaurus* y gran parte de los

Saurischia, en los cuales el proceso cuadrado del escamoso es anteroposteriormente comprimido, y en forma de varilla.

En vista posterior, el escamoso de *Chilesaurus* es transversalmente estrecho, mientras que en *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus* el extremo dorsal de este elemento se expande notablemente y conforma una repisa sobresaliente, ausente en *Chilesaurus*.

Chilesaurus muestra un proceso para el cuadrado angosto y dirigido anteroventralmente, diferente de los sauropodomorfos y saurisquios basales, donde el proceso del cuadrado es elongado y grácil, de forma estiliforme, dirigido ventralmente o anteroventralmente y sobrepasando dos veces la longitud anteroposterior del cuerpo del escamoso (e.g. *Eoraptor*, *Pampadromeus*, *Saturnalia*, *Plateosaurus*, *Riojasaurus*, *Coloradisaurus*, *Massospondylus*, *Pantydraco*, *Adeopapposaurus*, *Anchisaurus*, *Yunnanosaurus*, *Leyesaurus*; Galton, 1984a; 1985a; 1990; Gow et al., 1990; Bonaparte & Pumares, 1995; Barrett et al., 2007; Martínez, 2009; Galton & Kermarck, 2010; Yates, 2010; Cabreira et al., 2011; Prieto-Márquez & Norell, 2011; Sereno et al., 2013; Apaldetti et al., 2011; 2014). Este carácter ha sido considerado una sinapomorfía de algunos grupos de sauropodomorfos basales (Gow et al., 1990; Bonaparte & Pumares, 1995; Langer & Benton, 2006).

Chilesaurus se diferencia de *Herrerasaurus*, en que éste presenta un proceso ventral bien ancho anteroposteriormente, corto, robusto y de forma cuadrangular (ver Sereno & Novas, 1993).

La morfología general del escamoso de *Chilesaurus* se asemeja a la de muchos terópodos basales, como los Coelophysoidea, Ceratosauria y Tetanurae basales, donde proceso ventral del escamoso es más corto que en los sauropodomorfos basales, extendiéndose aproximadamente el mismo largo que el proceso postorbitario, el proceso postorbitario es corto y con una articulación en forma de “V” horizontal, y presentan un proceso opistótico bien conspicuo y dirigido ventralmente (e.g. *Zupaysaurus*, *Coelophysus*, *Cryolophosaurus*, *Syntarsus*, *Ceratosaurus*, *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, *Eoabelisaurus*, *Skorpiovenator*; Megalosauria, Spinosauridae, Allosauroidea; , Gilmore, 1920; Raath, 1977; Bonaparte & Novas, 1985; Colbert, 1989; Bonaparte et al., 1990; Arcucci & Coria, 2003; Smith et al., 2007; Ezcurra, 2007; Canale et al., 2009; Pol & Rauhut, 2012).

El escamoso de *Chilesaurus* muestra varios rasgos de Tetanurae basales: una cresta lateral en el proceso postorbitario, una cresta medial elevada en este mismo proceso, un proceso opistótico dirigido ventralmente y un cótilo del cuadrado bien

cóncavo ubicado entre el proceso opistótico y la base del proceso ventral (e.g. *Allosaurus*, *Dubreuillosaurus*, *Monolophosaurus*, *Eustretospondylus*, *Scipionyx*; Madsen, 1976a; Allain, 2002; Sadleir et al., 2008; Brusatte et al., 2010; Del Sasso & Maganuco, 2011). *Chilesaurus* se diferencia de varios de estos tetanurae y de los Coelurosauria en la orientación del proceso ventral respecto al proceso postorbitario, que tienen una relación de casi 90°, en la robustez del proceso ventral, y en las proporciones de los distintos procesos (ver por ejemplo *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*, *Alioramus*, *Zuolong*; Currie & Zhao, 1993; Brochu, 2003; Choiniere et al., 2010b; Brusatte et al., 2012). Sin embargo, *Chilesaurus* exhibe proporciones similares a los maniraptoriformes (e.g. *Erlicosaurus*, *Velociraptor*, *Deinonychus*, *Tsaagan*, *Fukuivenator*; Ostrom, 1969a; Barsbold & Osmólska, 1999; Clark et al., 1994; Norell et al., 2006; Azuma et al., 2016).

En conclusión de *Chilesaurus* presenta proporciones y rasgos generales para los Theropoda: proceso para el cuadrado angosto y dirigido anteroventralmente, aproximadamente del mismo largo que el proceso postorbitario, el cual es corto y con una articulación en forma de “V” horizontal, y proceso opistótico bien conspicuo y dirigido ventralmente.

Cuadrado. Se preservó el cuadrado derecho casi completo del ejemplar holotipo. Este elemento es grácil, algo alargado dorsoventralmente y poco extendido anteroposteriormente.

El extremo dorsal está parcialmente roto. La cabeza del cuadrado se perdió por lo cual no puede definirse si el capítulo escamosal y el capítulo ótico están diferenciados. No obstante, se aprecia que es mucho más robusto en comparación con el extremo ventral. Desde el extremo dorsal en dirección anteroventral se extiende el borde dorsal de la lámina lateral, la cual no se extiende demasiado anteriormente. Esta lámina es ancha lateromedialmente y su vértice más anterior está del lado dorsal, desde el cual nace en dirección posteroventral un borde bien grueso. Del lado externo, la lámina lateral es plana a levemente cóncava. El vástago del cuadrado tiene una constricción poco marcada en la mitad ventral. La lámina pterigoidea está muy poco desarrollada, siendo de posición bien dorsal y poco expandida anteriormente. Del lado medial, entre la lámina lateral y la lámina pterigoidea se forma una fosa dorsomedial, elongada dorsoventralmente. Del lado externo la lámina pterigoidea termina a la mitad del cuadrado uniéndose con una marcada cresta posterior que recorre todo el cuerpo del

cuadrado a nivel dorsoventral. No se observa un foramen del cuadrado. El extremo ventral posee los cóndilos lateral y medial bien marcados. El cóndilo lateral está ubicado más anteriormente que el cóndilo medial. Ambos son redondeados y están al mismo nivel. Del lado medial, entre los cóndilos se observa una fosa intercondilar poco profunda. No se observa una superficie de contacto con el cuadradoyugal bien marcada, aunque es posible que éste haya articulado a lo largo de todo el borde anterior de la lámina lateral, ya que el mismo es bien marcado y agudo.

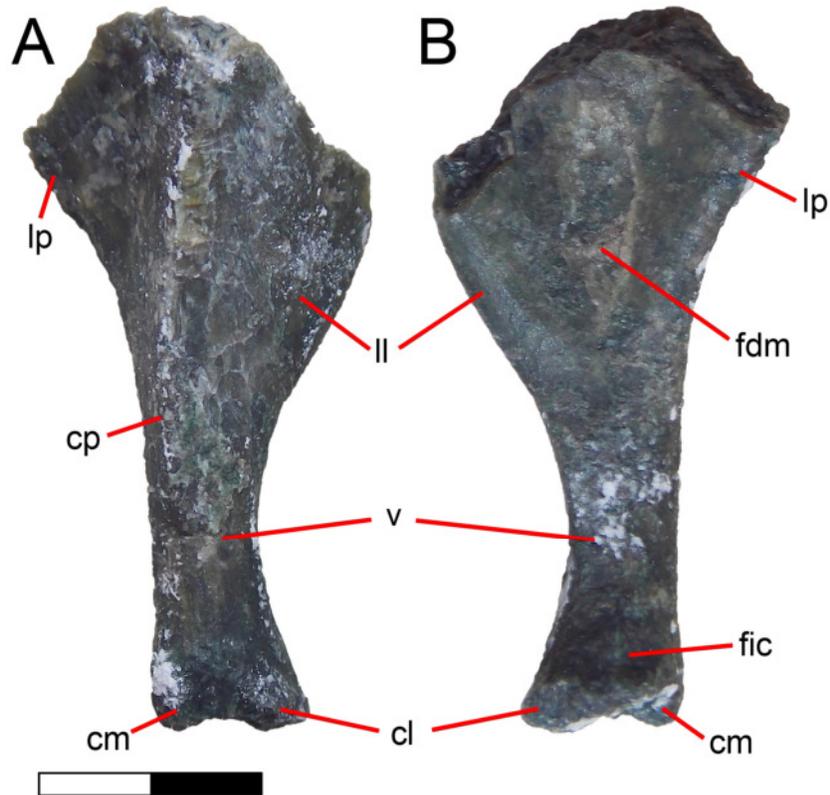


Figura 17. Cuadrado derecho del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vista posterolateral (A) y anteromedial (B). **Referencias:** **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **cp**, cresta posterior; **fdm**, fosa dorsomedial; **fic**, fosa intercondilar; **ll**, lámina lateral; **lp**, lámina pterigoidea; **v**, vástago. Escala: 5 mm.

Comparaciones. El cuadrado en general es bastante simple. Las principales diferencias de *Chilesaurus* con respecto al resto de los dinosaurios, son la ausencia de un foramen perforando el cuerpo del cuadrado y la ausencia de lámina pterigoidea desarrollada.

Comparaciones entre el hueso cuadrado en *Chilesaurus* y ornitisquios basales como *Heterodontosaurus* resulta en el reconocimiento de una gran cantidad de rasgos no compartidos entre ambos taxones. *Chilesaurus* presenta la mitad proximal del elemento relativamente robusta y transversalmente expandida cuando es observado en vistas anterior o posterior. Por otro lado, en *Heterodontosaurus* (Norman et al., 2011) el cuadrado es notablemente comprimido transversalmente y es proximalmente estrecho. Adicionalmente, *Chilesaurus* carece de todo vestigio de foramen cuadrado.

Chilesaurus se diferencia claramente de los sauropodomorfos basales y algunos saurisquios basales en que éstos presentan láminas laterales o láminas pterigoideas bien extendidas anteriormente (*Panphagia*, *Plateosaurus*, *Coloradisaurus*, *Mussaurus*, *Efraasia*, *Lamplugsaura*, *Pantydraco*, *Eoraptor*; Galton, 1973; Kuttly et al., 2007; Pol & Powell, 2007; Martínez & Alcober, 2009; Galton & Kermack, 2010; Prieto-Márquez & Norell, 2011; Sereno et al., 2013; Apaldetti et al., 2014). Por otro lado, *Chilesaurus* se asemeja a *Adeopapposaurus* y *Herrerasaurus* (Sereno & Novas, 1993; Martínez, 2009) en las láminas laterales poco expandidas pero se diferencia en la presencia de un foramen entre el cuadrado y el cuadradoyugal o foramen del cuadrado. Rasgos similares a *Chilesaurus* poseen los terópodos basales *Coelophysis*, *Cryolophosaurus*, *Syntarsus*, *Zupaysaurus* (Raath, 1977; Rowe, 1989; Smith et al., 2007; Ezcurra, 2007), con cuadrados largos dorsoventralmente, láminas laterales y pterigoideas no tan extendidas anteriormente y ubicadas en la mitad dorsal. Sin embargo, en algunos de estos taxones el cuadrado está fusionado al cuadradoyugal y presentan un foramen conspicuo (e.g. *Cryolophosaurus*, *Zupaysaurus*; Arcucci & Coria, 2003; Ezcurra, 2007; Smith et al., 2007). *Chilesaurus* se diferencia de *Dilophosaurus* (Welles, 1984) y los Ceratosauria, en que el cuadrado es más robusto, con láminas bien proyectadas anteriormente y con foramen en el cuadrado en la mayoría de los taxones (e.g. *Limusaurus*, *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, *Noasaurus*, *Masiakasaurus*; Bonaparte & Novas, 1985; Bonaparte et al., 1990; Madsen & Welles, 2000; Xu et al., 2009; Bonaparte & Powell, 1980; Madsen & Welles, 2000; Carrano et al., 2011; Pol & Rauhut, 2012).

El cuadrado de *Chilesaurus* es distinto del de los Tetanurae y Coelurosauria en que presentan un foramen dentro del cuerpo principal del cuerpo, el extremo ventral del cuadrado es muy ancho, los cóndilos ventrales están unidos formando como un solo cóndilo alargado, y las láminas pterigoidea y lateral están bien expandidas anteriormente (e.g. *Allosaurus*, *Torvosaurus*, *Eustretospondylus*, *Sinraptor*,

Monolophosaurus, *Baryonyx*, *Bicentenaria*, *Zuolong*, *Dromaeosaurus*, *Bambiraptor*, *Velociraptor*, *Mahakala*, *Tsaagan*; Madsen, 1976a; Britt, 1991; Currie & Zhao, 1993; Currie, 1995; Charig & Milner, 1997; Barsbold & Osmólska, 1999; Burnham et al., 2000; Norell et al., 2006; Sadleir et al., 2008; Brusatte et al., 2010; Choiniere et al., 2010b; Turner et al., 2011; Novas et al., 2012). Diferente a *Chilesaurus*, en varios grupos de Coelurosauria (Tyrannosauroidae, Ornithomimidae, Oviraptorosauridae, Troodontidae; Witmer, 1990; 1995; 1997; Maryanska & Osmólska, 1997; Clark et al., 2002; Rauhut, 2003; Kundrát & Janáček, 2007; Balanoff et al., 2009; Brusatte et al., 2012; Lee et al., 2014) el cuadrado se neumatisa.

En conclusión, la morfología que muestra *Chilesaurus*, es similar a la que se observa en los terópodos basales, aunque con algunos rasgos derivados (ausencia de foramen del cuadrado, láminas pterigoidea y lateral poco extendidas).

Basioccipital. Este es el único hueso preservado del basicraneo de *Chilesaurus*. El basioccipital no parece mostrar indicios de fusión con otros elementos del basicráneo, algo que podría deberse al desarrollo ontogenético del holotipo. Sin embargo, las facetas de contacto con los demás elementos del cráneo están poco marcadas, y son muy rugosas, posiblemente debido a que el ejemplar es juvenil.

El basioccipital tiene una forma subrectangular, con el eje mayor dispuesto anteroposteriormente. El cóndilo occipital está ubicado posteriormente, es expandido transversalmente en el sector anterior, subesférico es vista posterior, con el borde dorsal en forma de U debido a la salida del foramen magno.

Entre el cóndilo occipital y el sector expandido anterior hay un ancho y largo cuello. Anteriormente a este hay un sector expandido transversalmente.

Sobresalen hacia afuera los procesos donde se ubican las fisuras metóticas. Las fisuras metóticas están proyectadas lateralmente a modo de canales, con una leve constricción en el centro del canal y de extremos redondeados. Entre las fisuras metóticas y las facetas para el basiesfenoides están las facetas para el opistótico, las cuales poseen forma subcircular y se observan muy bien en vista lateral. Las facetas para el basiesfenoides están divididas en dos partes subtriangulares en vista anterior. En vista dorsal esta faceta es recta, aunque está algo dañada. En la parte anterior de la superficie dorsal del basioccipital hay una cresta media bien marcada que se dirige posteriormente hasta la mitad del hueso, sobrepasando levemente el nivel de las fisuras metóticas. Posteriormente se observa un canal central ancho que termina en la superficie

dorsal del cóndilo occipital, en lo que sería la parte ventral del foramen magno. A los lados de este canal están las superficies articulares de los exoccipitales. En vista lateral se observa que estas facetas están ensanchadas dorsoventralmente a la altura de las tuberosidades basales.

En vista lateral se observa que el cóndilo tiene un reborde anteroventral que lo proyecta más anteriormente respecto de su borde dorsal. Del lado ventral y lateral se observan las tuberosidades basales bien desarrolladas y proyectadas ventralmente. En vista ventral se observa que estas estructuras son robustas, de forma subtriangular y ubicadas posterolateralmente respecto al receso basiesfenoideo. Los bordes anterolaterales de las tuberosidades basales son rectos, y posiblemente allí esté el contacto con la parte basiesfenoidea de estos procesos. Entre ambas tuberosidades está la lámina basituberal que en el medio presenta una pequeña muesca en forma de V. El receso basiesfenoideo es relativamente grande, subcircular y profundo. Inmediatamente por detrás a las tuberosidades basales, y a los lados del cuello del basiesfenoideos, hay unas profundas y pequeñas fosas aún rellenas de sedimentos, las cuales podrían corresponder a la salida del nervio XII.

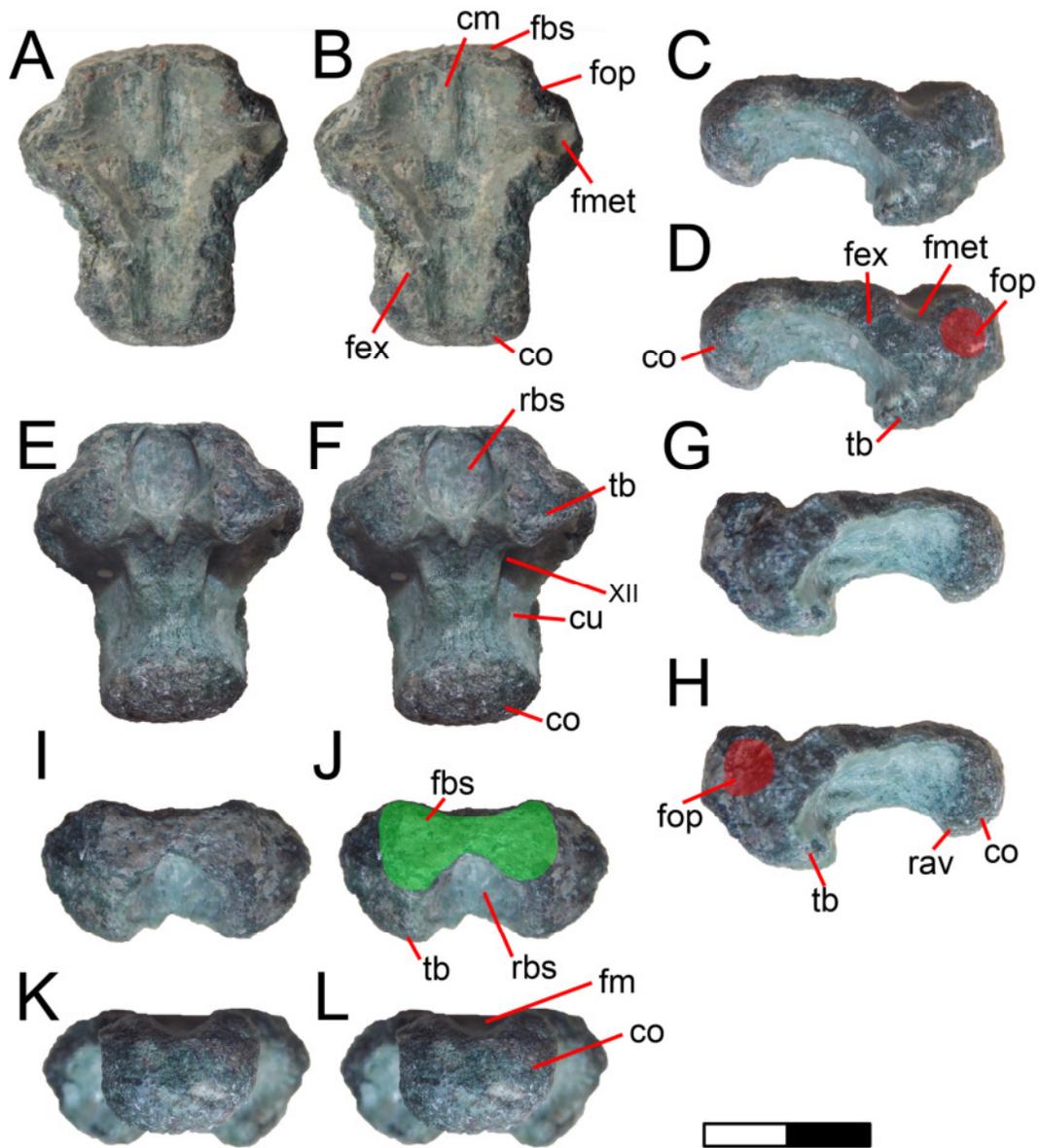


Figura 18. Basioccipital del ejemplar holotipo en vistas dorsal (A-B), lateral derecha (C-D), ventral (E-F), lateral izquierda (G-H), anterior (I-J), posterior (K-L). **Referencias:** co, cóndilo occipital; cu, cuello; cm, cresta media; fbs, faceta para el basiesfenoides (verde); fex, faceta para el exoccipital; fop, faceta para el opistótico (rojo); fmet, fisura metótica; rav, reborde anteroventral; rbs, receso basiesfenoideo; tb, tubérculo basal; XII, salida del nervio hipoglosa (XII). Escala: 10 mm.

Comparaciones. El basioccipital de *Chilesaurus* es difícil de comparar debido a que está separado del resto de los elementos del basicráneo, diferente de la mayoría de

los dinosaurios en los que está fusionado a los restantes. No obstante, esta diferencia se debe, seguramente, a que el ejemplar holotipo es juvenil.

Comparación del basioccipital de *Chilesaurus* con ornitisquios basales como *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus*, resulta en el reconocimiento de algunos rasgos diferenciales. *Chilesaurus* presenta una profunda y bien definida fosa en la superficie ventral del basioccipital, mientras que en *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus*, así como en todos los ornitisquios conocidos, dicha fosa no existe o está representada solo por una suave concavidad poco definida.

En vista general el basioccipital es muy similar al de algunos sauropodomorfos basales (e.g. *Pantydraco*; Galton & Kermarck, 2010). Sin embargo, *Chilesaurus* se diferencia de éstos en que el cóndilo occipital es convexo ventralmente y cóncavo dorsalmente, mientras que en muchos sauropodomorfos basales el cóndilo occipital es bien esférico, con ambos bordes convexos o con el borde ventral convexo y el dorsal recto (e.g. *Thecodontosaurus*, *Coloradisaurus*; Benton et al., 2000; Apaldatti et al., 2014) aunque no así en *Pantydraco* y otros sauropodomorfos basales, con ambos bordes similares a *Chilesaurus* (e.g. *Riojasaurus*, *Massospondylus*, *Lufengosaurus*; Bonaparte & Pumares, 1995; Barrett et al., 2005a; Barrett, 2009; Galton & Kermarck, 2010: Fig. 10E-I).

En *Chilesaurus* las tuberosidades basales son poco proyectadas ventralmente, como en los sauropodomorfos basales, donde las mismas están formadas por partes equivalentes del basioccipital y del basiesfenoides (e.g. *Plateosaurus*, *Sellosaurus*, *Thecodontosaurus*; Galton & Bakker, 1985; Benton et al., 2000; Rauhut, 2003) *Chilesaurus* es similar a la mayoría de los terópodos, en los que en general las tuberosidades basales no están tan proyectadas ventralmente y no están muy desplazadas lateralmente (e.g. *Dilophosaurus*, *Syntarsus*, *Cryolophosaurus*, *Eustreptospondylus*, *Allosaurus*, *Dubreuillosaurus*, *Alioramus*; Madsen, 1976a; Welles, 1984; Tykoski, 1998; Allain, 2002; Smith et al., 2007; Sadleir et al., 2008; Bever et al., 2013).

Chilesaurus se diferencia de los Therizinosauria en que las tuberosidades basales están hipertrofiadas y fusionadas (Smith, 2014).

Chilesaurus presenta una muesca con forma de V presente entre las tuberosidades basales, en el medio de la lámina basituberal (*sensu* Bakker et al., 1988; lámina intertuberal de Bever et al., 2013) que ha sido descrita en algunos terópodos basales (e.g. *Cryolophosaurus*; Smith et al., 2007), y también en algunos maniraptores

derivados (e.g. *Byronosaurus*; Makovicky et al., 2003), aunque algunos autores afirman que no serían estructuras homólogas (Smith et al., 2007).

El cuello del basioccipital es largo en *Chilesaurus*, comparado con otros terópodos basales y tetanuros (*Dilophosaurus*, *Allosaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Giganotosaurus*; Chure & Madsen, 1998; Coria & Currie, 2002; Rauhut, 2004a), y además, no está neummatizado como se ha descrito para otros tetanuros y celurosaurios basales (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Giganotosaurus*, *Murusraptor*, *Ornithomimus*; Witmer, 1997; Coria & Currie, 2002; Rauhut, 2004a; Tahara & Larsson, 2011; Coria & Currie, 2016). El receso basiesfenoideo de *Chilesaurus* presenta las proporciones observadas en otros tetanuros basales, como *Eustreptospondylus* y *Allosaurus* (Chure & Madsen, 1998; Sadleir et al., 2008).

En síntesis, el basioccipital presenta rasgos son muy similares a las que se observan en los terópodos y tetanuros basales.

Dentario. Este hueso es el único elemento preservado de la mandíbula de *Chilesaurus*. La parte preservada es casi todo el sector anterior del dentario derecho y con un pequeño fragmento del dentario izquierdo. En vista general es relativamente corto y alto. El borde dorsal del dentario es recto, aunque está muy fragmentado debido a que el grosor labiolingual de este elemento disminuye a la altura de los alvéolos dentarios. El borde ventral del hueso es cóncavo, mostrando un proceso ventral bien marcado en el extremo anteroventral del hueso. La mayor altura entre los bordes dorsal y ventral está a la altura de la sínfisis. El extremo posterior del dentario no está preservado por lo cual no se pueden observar facetas de articulación con el surangular y prearticular. Se observan la presencia de al menos 10 alvéolos de los cuales 7 presentan los respectivos dientes.

Del lado labial puede observarse un dentario liso, con pequeños forámenes neurovasculares debajo del borde alveolar y a la altura de cada diente. Estos forámenes están dispuestos en una hilera anteroposterior y en el extremo anterior se dirigen dorsalmente. Además, existen otros forámenes dispersos en la superficie lateral. En el extremo anterior se observa parte de la sínfisis, con el borde anterior levemente convexo.

Medialmente, el dentario es recorrido por un notorio surco meckeliano, que está desplazado hacia el margen ventral del hueso. Dorsalmente al surco meckeliano la superficie es lisa, en cambio, ventralmente al mismo, la superficie del dentario es mucho

más rugosa que la del sector dorsal. En el extremo anterior y ventral del dentario, ventralmente al surco meckeliano, existen dos conspicuos forámenes vasculares. Por debajo, el surco meckeliano se extiende posterodorsalmente hasta confluir con el borde dorsal de la faceta para el esplenial. La faceta para el esplenial tiene forma de “V” horizontal, es amplia dorsoventralmente y en el extremo anterior presenta una gran abertura correspondiente a parte del canal mandibular, y de conservarse el esplenial es probable que lo atravesara desembocando en el foramen esplenial. El borde ventral de la faceta para el esplenial no está bien definido comparado con el borde dorsal. El borde dorsal del dentario del lado medial presenta un surco muy marcado y longitudinalmente extendido a lo largo de todo el hueso preservado que corresponde a la faceta para el supradentario o intercoronoides.

En vista dorsal se observa que el dentario es estrecho lateromedialmente y curvado anteromedialmente, mostrando una superficie lingual bien cóncava.

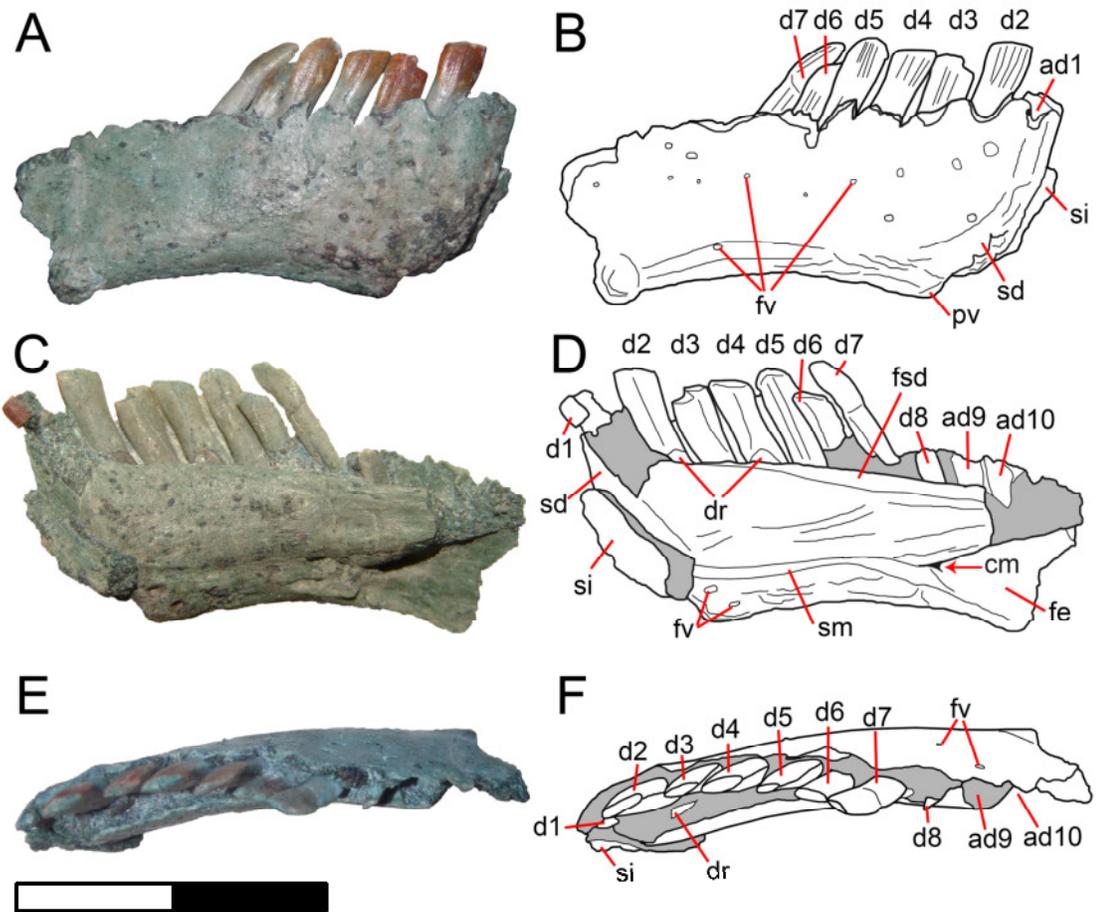


Figura 19. Dentario derecho del ejemplar holotipo y esquemas en vista lateral (A-B), medial (C-D) y dorsal u oclusal (E-F). **Referencias:** números, ubicación de cada diente o alvéolo respectivo; **ad**, alvéolo del diente; **cm**, canal mandibular; **dr**, dientes de reemplazo; **fe**, faceta para el esplénico; **fsd**, faceta para el supradentario; **fv**, forámenes vasculares; **pv**, proceso ventral; **sd**, sínfisis derecha; **si**, sínfisis izquierda; **sm**, surco meckeliano. Escala: 20 mm.

Comparaciones. *Chilesaurus* posee numerosas diferencias con respecto a los ornitisquios basales. En primer lugar, *Chilesaurus* carece de la superficie de articulación para el hueso predentario (Serenó, 1986). En ornitisquios basales como *Scutellosaurus*, *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus* (Colbert, 1981; Sereno, 1991; Norman et al., 2011) el dentario conserva un aspecto sigmoideo en vista dorsal, en contraposición con la curvatura homogénea que se observa en *Chilesaurus*. En vista lateral, la mayor parte de los ornitisquios exhiben una cresta longitudinal ausente en *Chilesaurus* (Galton, 1973). Adicionalmente, los márgenes dorsal y ventral del dentario son subparalelos en

Chilesaurus, mientras que en ornitiscios, incluyendo *Scutellosaurus* y *Heterodontosaurus* ambos márgenes divergen posteriormente, una condición considerada como diagnóstica de Ornithischia (Boyd, 2015).

Chilesaurus se diferencia de la mayoría de los sauropodomorfos basales por presentar un dentario corto y alto, con borde dorsal recto y borde ventral recto y subparalelo al dorsal (e.g. *Anchisaurus*, *Arcusaurus*, *Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus*, *Massospondylus*, *Plateosaurus*, *Pantydraco*, *Riojasaurus*, *Thecodontosaurus*; Galton, 1984a; Bonaparte & Pumares, 1995; Benton et al., 2000; Martínez, 2009; Barrett, 2009; Galton & Kermack, 2010; Yates, 2010; Yates et al., 2011; Apaldetti et al., 2014). Sin embargo, hay algunos taxones de sauropodomorfos basales que exhiben una morfología similar a *Chilesaurus*, con el borde dorsal recto y el ventral cóncavo, aunque con dentarios más largos (e.g. *Unaysaurus*, *Aardonyx*, *Tazoudasaurus*; Leal et al., 2004; Allain et al., 2004; Yates et al., 2010).

En vista dorsal, el dentario de *Chilesaurus* presenta una forma marcadamente curvada, diferente de la morfología rectilínea que se observa en los sauropodomorfos basales (e.g. *Plateosaurus*, *Sellosaurus*, *Mussaurus*; Galton, 1985; Pol & Powell, 2007; Prieto-Márquez & Norell, 2011), sauriscios basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Eoraptor*; Sereno & Novas, 1993; Sereno et al., 2013), y la mayoría de los terópodos (Rauhut, 2003). En *Chilesaurus* los dentarios son curvos, como ocurre en los Sauropoda, pero con una curvatura en menor grado que estos últimos (e.g. *Diplodocus*; Gilmore, 1932). Estos rasgos derivados del sector rostral de *Chilesaurus*, podría relacionarse con la aprensión del alimento (ver Zanno & Makovicky, 2011).

Por otro lado, en varios grupos de celurosaurios derivados los dentarios se hacen curvos en vista dorsal, con las sínfisis relacionadas entre sí en forma transversal respecto al eje longitudinal de la mandíbula. Esto puede observarse claramente en varios grupos de maniraptoriformes derivados, como los Therizinosauria, Oviraptorosauria, algunos Troodontidae (e.g. *Erlicosaurus*, *Falcarius*, *Incisivosaurus*, *Urbacodon*, *Zanabazar*; Clark et al., 1994; Averianov & Sues, 2007; Balanoff et al., 2009; Norell et al., 2009; Zanno, 2010b; Sues & Averianov, 2016b).

En síntesis, el dentario de *Chilesaurus* posee caracteres considerados derivados en los terópodos.

Dentición. El premaxilar de *Chilesaurus* no conservó dientes aunque se observan cuatro alvéolos bien conspicuos. Se conservaron al menos tres dientes maxilares y varios fragmentos de otros dientes maxilares. Por otro lado, el dentario preserva parte de 8 dientes y dos alvéolos posteriores. En vista general los dientes superiores e inferiores presentan la misma forma y tamaño. Los dientes son altos, es decir, presentan una corona dorsoventralmente bien extendida, y se observan altas raíces. Las raíces presentan bordes paralelos y son lisas. Entre la raíz y la corona se observa una leve constricción. La corona presenta forma de hoja o espatulada, con un leve ensanchamiento anteroposterior en la base de la misma. El borde labial de la corona es algo convexo mientras que el borde lingual es levemente cóncavo, es decir, la corona dentaria se hace algo aplanada labiolingualmente. Los dientes más gastados presentan una corona truncada, como puede observarse en uno de los dientes maxilares y en los dientes 2, 3 y 4 del dentario. En éstos, la corona es subcuadrangular en vista lateral, con un extremo agudo anterior y posterior al mismo nivel de la corona y un borde recto y cortante entre ellos. Del lado labial de las coronas se observan varias estrías dorsoventrales. Tanto en los dientes maxilares como dentarios del lado labial se observa una capa distintiva en la corona de coloración anaranjada, que probablemente esté evidenciando una diferencia composicional entre la cara labial y lingual de la corona dentaria. En el dentario, los últimos dientes preservados no presentan el mismo desgaste que los anteriores, por lo cual, el borde dorsal de la corona tiene forma más redondeada y las estrías no son tan marcadas. Además, los dientes del dentario presentan una disposición levemente procumbente. En vista oclusal las coronas dentarias presentan un desgaste más notorio en los dientes anteriores que en los posteriores. La corona tiene una forma fuertemente ovalada anteroposteriormente dada por la superficie de desgaste. Los dientes dentarios están implantados del lado labial del hueso. Del lado lingual se observó la presencia de dos dientes de reemplazo en la base de los dientes 2 y 4 del dentario. Estos dientes de reemplazo están representados únicamente por la parte más terminal de la corona. Tienen forma subtriangular y observando en detalle el ápice de la corona de los mismos se pueden observar pequeños dentículos. Estas estructuras no se observan en los demás dientes descritos, por lo cual es posible que los dientes de reemplazo hayan tenido distinta morfología que los anteriormente descritos. Además, en el diente de reemplazo anterior los dentículos están del lado anterior mientras que en el diente de reemplazo posterior, los dentículos están en la cara cortante posterior de la corona.

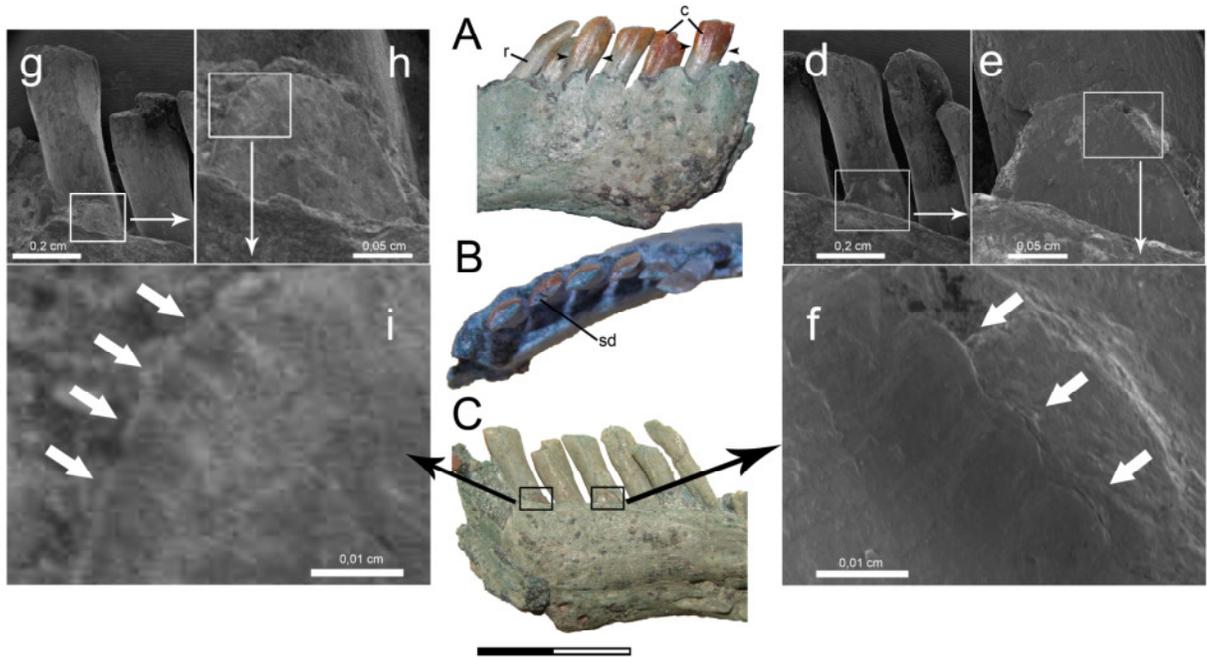


Figura 20. Parte anterior del dentario derecho en vista lateral (A), oclusal (B) y medial (C) y detalle de los dientes de reemplazo (d-f, g-i). **Referencias:** c, coronas; r, raíz; sd, superficie de desgaste. Las flechas en A marcan las constricciones entre las raíces y las coronas. Las flechas en f e i marcan la presencia de denticulos en las coronas de los dientes de reemplazo. Escala de A, B y C: 10 mm.

Comparaciones. La dentición de los ornitisquios difiere claramente de la morfología exhibida por *Chilesaurus*. Ornithischia se diagnostica sobre la base de los siguientes caracteres de la dentición: 1-dientes de mayor tamaño ubicadas en la región posterocentral de la serie dentara, 2-cíngulo basal más expandido lingualmente, 3-dientes bajos de corona no recurvada, 4-constricción corona-raíz bien desarrollada, y 5-dientes asimétricos en vistas mesial y distal (Serenó, 1986; Hunt & Lucas, 1994; Norman et al., 2004; Ferigolo & Langer, 2007). Todos estos rasgos están ausentes en *Chilesaurus*, a excepción de la presencia de una constricción entre la corona y la raíz.

Aunque no se preservaron los dientes premaxilares, en el premaxilar de *Chilesaurus* se observa claramente la presencia de cuatro alvéolos. Este número de dientes premaxilares es considerado plesiomórfico por lo menos para Saurischia (ver Rauhut, 2003). Sin embargo, la mayor parte de los Theropoda mantiene este número de dientes premaxilares, incluso en maniraptoros derivados (e.g. *Velociraptor*, *Bambiraptor*, *Tsaagan*, *Incisivosaurus*, *Byronosaurus*, *Zanabazar*; Barsbold &

Osmólska, 1999; Burnham et al., 2000; Norell et al., 2000; 2006; 2009; Balanoff et al., 2009), reduciéndose sólo en grupos que tienden a la reducción dentaria extrema (e.g. Ornithomimosauria, Oviraptorosauria, Alvarezsauridae).

Con respecto a los dientes maxilares y dentarios, la morfología concuerda con la que muestran algunos sauropodomorfos basales, con raíces altas, coronas espatuladas, con pequeños denticulos o careciendo de ellos, con el lado lingual cóncavo y el labial convexo. Sin embargo, en los sauropodomorfos basales no es común la presencia de superficies de desgaste, y en taxones donde podría reconocerse una superficie de desgaste, la corona no tiene forma recta, tipo subcuadrangular, y la base de la corona está mucho más ensanchada anteroposteriormente, haciendo a los dientes más cónicos y con fuertes denticulos en ambas caras (e.g. *Massospondylus*, *Plateosaurus*, *Sellosaurus*, *Mussaurus*, *Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus*, *Pantyraco*, Galton, 1984a; 1985a; Pol & Powell, 2007; Barrett, 2009; Martínez, 2009; Galton & Kermack, 2010; Apaldetti et al., 2014). Por otro lado, una morfología mucho más similar a la de *Chilesaurus*, se observa en algunos terópodos de supuestos hábitos herbívoros (e.g. *Falcarius*, *Jianchangosaurus*; Zanno, 2010b; Pu et al., 2013), incluso los dientes de reemplazo de *Chilesaurus*, parecen ser similares a los pequeños dientes que muestran algunos de estos maniraptores derivados (e.g. *Erlicosaurus*; Clark et al., 1994).

En conclusión, el cráneo, mandíbula y dientes de *Chilesaurus* revelan adaptaciones para procesar material vegetal y por lo tanto, semejantes con ciertos grupos de dinosaurios herbívoros, incluyendo algunos sauropodomorfos basales y therizinosaurios.

Tabla 1. Medidas (en mm) de los elementos del cráneo del ejemplar holotipo (SNGM-1935). **Referencias:** **D**, dentario; **F**, frontal; **PO**, postorbital; **d**, derecho, **i**, izquierdo; **Fdppo**, proceso postorbitario del frontal derecho; **Fdba**, borde anterior del frontal derecho; **Fdv**, mitad del vástago del frontal derecho; **Dsin**, sínfisis del dentario.

	LDV	LAP	LLM
POd	19,48	11,18	
Poi	18,20	11,84	
Fd		32,70	
Fdppo			17,50
Fdba			8,67
Fdv			6,08
Dd	9,99	30,88	
Dsin	13,20		

Esqueleto post-cranial

Columna vertebral. Se preservaron varias cervicales desarticuladas pero asociadas y la serie dorsal completa, las vértebras sacras y caudales anteriores articuladas. En la nomenclatura de las láminas y estructuras asociadas se utilizó la propuesta por Bonaparte (1999), Wilson (1999, 2012) y Salgado et al. (2006). Aunque las láminas vertebrales son mencionadas en castellano, se siguió las abreviaturas en inglés de Wilson (1999), y para las fosas y cavidades las de Wilson et al. (2011).

Las comparaciones fueron efectuadas con saurisquios, debido a que *Chilesaurus* muestra la presencia de pleurocelos en los centros vertebrados y láminas vertebrales bien desarrolladas, rasgos ausentes en los Ornithischia.

Se asume un conteo de las vértebras presacras de 10 cervicales y 12 dorsales, como ocurre en Saurischia ancestralmente. Las cervicales son bajas y largas, conformando un cuello grácil, coherente con el tamaño pequeño del cráneo.

Comentarios sobre las vértebras cervicales. La única vértebra que es distinta a todas las demás en todas las estructuras y proporciones en el axis (cervical 2). En líneas generales las cervicales van cambiando sus proporciones desde la cervical 3 hasta la cervicodorsal de manera que las anteriores son bajas y alargadas, mientras que las cervicales posteriores se van volviendo cada más cortas, robustas y altas. A su vez, en las cervicales anteriores, las prezigapófisis y postzigapófisis se proyectan bien hacia adelante y hacia atrás, respectivamente, y no están muy sobreelevadas respecto al cuerpo vertebral; mientras que en las cervicales posteriores estos procesos se separan cada vez más del cuerpo vertebral y se proyectan menos hacia delante y atrás, respectivamente.

Los pleurocelos conservan su morfología y ubicación a lo largo de la serie cervical, presentando un cambio sustancial en la cervicodorsal, donde son ligeramente más grandes y con los tabiques más planos.

Las diapófisis y parapófisis cambian desde la cervical 6 a la cervicodorsal, manteniendo casi la misma posición y relación entre ellas, y siempre en la misma relación de tamaño. La diapófisis de la cervicodorsal presenta la misma forma general que en las cervicales anteriores, con excepción de su superficie dorsal, en la que se desarrollan tres concavidades, posiblemente para inserciones de músculos y tendones que se extenderían en el cuello hacia adelante y en la espalda hacia atrás. Una de estas

concavidades (la más medial) se observó únicamente en la cervical 8, y podría corresponder a la inserción del músculo *longissimus capitis superficialis*, el cual se extiende por encima de todas las diapófisis cervicales, insertándose anteriormente en el basicráneo y posteriormente en las últimas cervicales (Snively & Russell, 2007).

Las prezigapófisis y postzigapófisis mantienen su forma general, destacándose la presencia de una fosa postzigapofisial espinodiapofisial en todas las cervicales reconocidas.

La morfología de la espina neural cambia de manera notoria desde las cervicales anteriores a la cervicodorsal, donde se hace mucho más alta y se desarrollan mucho más las láminas espinopostzigapofisiales.

Finalmente, una particularidad de todas las vértebras, es la neumaticidad que muestran, ya que en todas se pudo reconocer una gran abertura neumática infradiapofisial, que se comunica con los forámenes infradiapofisiales anterior y posterior. Además, existe una cavidad neumática infraespinal (que sólo se pudo reconocer en forma directa en la cervical 7) que desemboca en los forámenes infrapostzigapofisiales y podría estar desembocando anteriormente en los forámenes infraprezigapofisiales.

En vista anterior puede verse que los centros vertebrales de las cervicales tienen forma subcircular salvo en la cervicodorsal, donde la presencia de la hipapófisis produce un contorno triangular del cuerpo vertebral. Sin embargo, la cara posterior de esta última vértebra conserva la misma forma que las vértebras cervicales.

Axis. Esta vértebra es conocida por parte del arco neural, y forma parte del ejemplar holotipo (SNGM-1935).

El axis es transversalmente angosto, como ocurre también con las cervicales que le siguen (cervicales 3ra y 4ta), pero, a diferencia de las mismas, es bastante más corto anteroposteriormente.

La espina neural es relativamente baja y anteroposteriormente extensa, abarcando casi toda la extensión anteroposterior de la vértebra. Anteriormente está muy fragmentada pero pueden observarse las láminas espinoprezigapofisiales. Entre éstas se observa una amplia fosa espinoprezigapofisial. Posteriormente, la espina neural se hace más ancha transversalmente, desarrollando en el extremo una prominente tuberosidad ligamentaria interespinosa. Entre la espina neural y las postzigapófisis están las láminas

espinopostzigapofisiales, las cuales son cortas y poco desarrolladas. Las postzigapófisis son robustas, bien extendidas lateral y posteriormente. La superficie articular de cada una es bien plana y están orientadas ventralmente. Sobre las postzigapófisis están las epipófisis, bien desarrolladas en comparación con las cervicales restantes y continuándose anteriormente por láminas epipofisiales que se continúan posteriormente hasta alcanzar la mitad de la vértebra. Entre las epipófisis y las postzigapófisis se desarrolla, del lado externo, una marcada fosa espinodiapofisial. Uniendo a las postzigapófisis hay una lámina intrapostzigapofisial, bien conspicua y delimitando el borde inferior de la fosa espinopostzigapofisial, grande y de forma triangular. Ventralmente a la lámina intrapostzigapofisial se observa el canal neural, amplio y de forma subcircular, delimitado lateralmente por las láminas centropostzigapofisiales, de forma cóncava. No se observan indicios de diapófisis ni cavidades neumáticas.

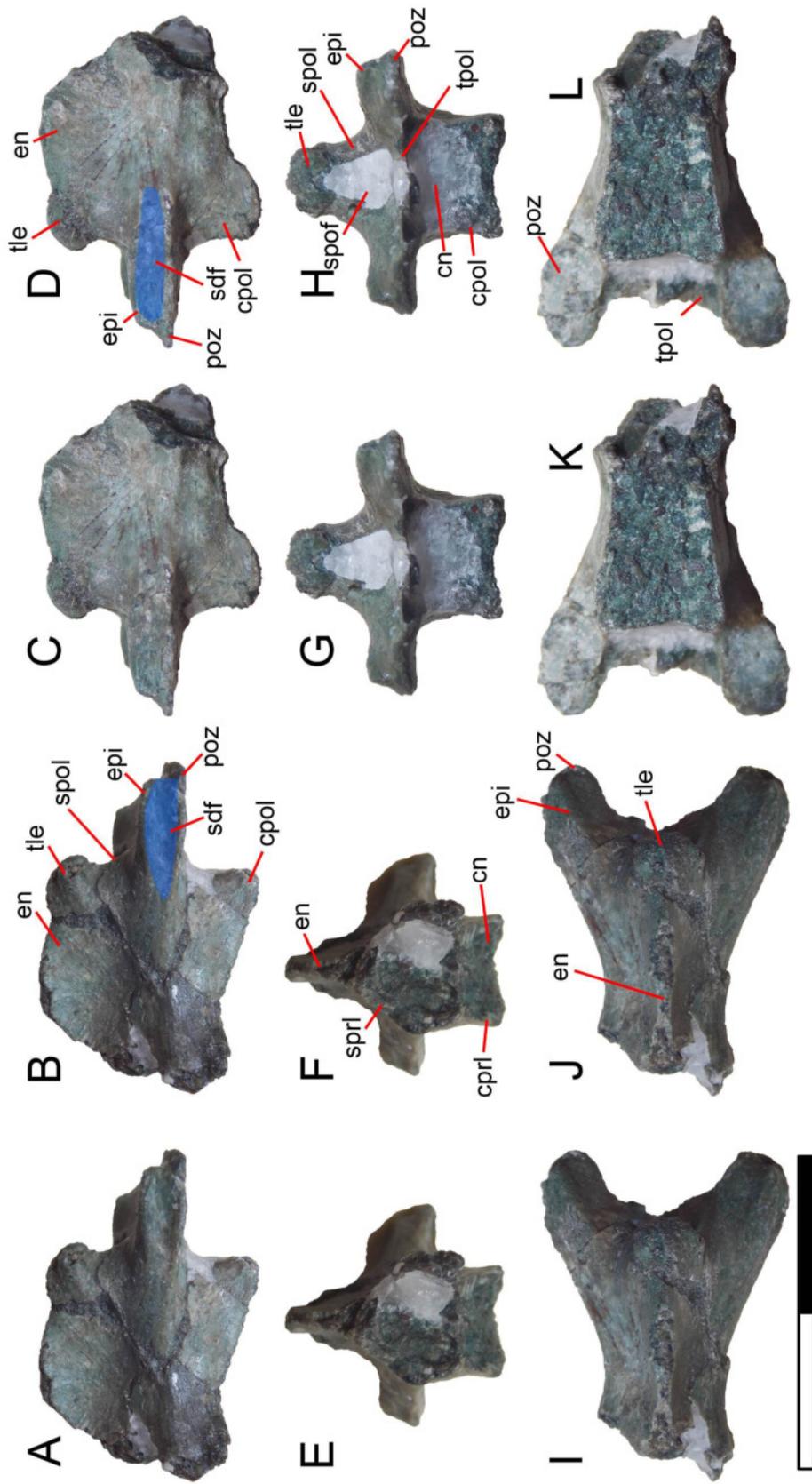


Figura 21. Arco neural del axis del holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral izquierda (A-B), lateral derecha (C-D), anterior (E-F), posterior (G-H), dorsal (I-J) y ventral (K-L). **Referencias:** **cn**, canal neural; **cpol**, lámina centropostzigapofisial; **cpri**, lámina centroprezigapofisial; **en**, espina neural; **epi**, epipófisis; **spof**, fosa espinopostzigapofisial; **sdf**, fosa espinodiapofisial (color azul); **spol**, lámina espinopostzigapofisial; **spri**, lámina espinoprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **poz**, postzigapófisis; **tle**, tuberosidad ligamentaria interespinosa. Escala: 20 mm.

Comparaciones. La morfología general del arco neural del axis es bastante generalizada. *Chilesaurus* comparte con varios sauropodomorfos basales (e.g. *Adeopapposaurus*, *Lamplughsaura*, *Riojasaurus*, *Leyesaurus*, etc.; Bonaparte, 1972; Kutty et al., 2007; Martínez, 2009; Apaldetti et al., 2011) la presencia de epipófisis inmediatamente por encima de las postzigapófisis y no expandidas o hipertrofiadas, a diferencia de los terópodos (Rauhut, 2003). Esta morfología se observa también en *Herrerasaurus*, pero como en muchos terópodos, las postzigapófisis están desplazadas más dorsalmente que las prezigapófisis. En *Chilesaurus*, aunque no se preservaron las prezigapófisis, se pueden ver las bases de las mismas a los lados de la base de la espina neural, las cuales están al mismo nivel que las postzigapófisis, y las epipófisis están poco desarrolladas como en *Herrerasaurus* y los sauropodomorfos basales. La expansión lateral y posterior de las epipófisis, sumado a la unión mediante conspicuas láminas entre éstas y el extremo posterior de la espina neural, es un rasgo que se observa desde los primeros terópodos, por lo cual, en este aspecto *Chilesaurus* presentaría un estado plesiomórfico para Saurischia (Rauhut, 2003). Sin embargo, en Tetanurae reaparece esta morfología (lo que parece ser una característica del clado ya que se conserva hasta las aves; Rauhut, 2003), pero como fuera señalado más arriba, las postzigapófisis están más elevadas que las prezigapófisis (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Acrocanthosaurus*, entre otros; Madsen, 1976a; Currie & Zhao, 1993; Harris, 1998).

Chilesaurus comparte con *Herrerasaurus* (ver Sereno & Novas, 1993) y con la mayoría de los terópodos (e.g. *Dilophosaurus*, *Sinraptor*, Ceratosauria, *Tyrannosaurus*, *Deinonychus*; Ostrom, 1969; Welles, 1984; Bonaparte et al., 1990; Currie & Zhao, 1993; Brochu, 2003; Méndez, 2014) la carencia de una división posterior de la espina neural en dos láminas. Entre las láminas que forman el extremo posterior de la espina

neural hay una cresta que forma la inserción ligamentaria interespinosa (presente en terópodos como *Majungasaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Shaochilong*, *Alioramus*, etc.; Harris, 1998; O'Connor, 2007; Brusatte et al., 2010; 2012). En *Chilesaurus*, esta inserción está representada por una tuberosidad en el extremo caudal de la espina neural. Un rasgo que parece ser una autapomorfía de *Chilesaurus* es la presencia de una fosa del lado externo entre la epipófisis y la postzigapófisis, que aquí llamamos fosa espinodiapofisial (ver Figura 21). Esta fosa es alargada anteroposteriormente, con un borde dorsal marcadamente convexo y un borde ventral levemente convexo. El extremo anterior de esta fosa es agudo y está levemente anterior al nivel del borde posterior de la espina neural.

Vértebras cervicales postaxiales. Se asume la presencia de 10 cervicales en este taxón. El material tipo (SNGM-307) preserva cinco vértebras cervicales postaxiales en secuencia y asociación parcial, lo que permite conocer su ubicación topográfica relativa. Se reconocen las cervicales posaxiales 3ra, 4ta, 6ta, 7ma, 8va y 10ma.

Cervicales 3-4? Las primeras dos vértebras preservadas por detrás del axis están articuladas. Estas dos vértebras se conservan parcialmente pero pueden observarse varios rasgos importantes. Los centros son bien alargados y de forma cuadrangular. En vista lateral puede verse un margen ventral cóncavo. Ambas vértebras presentan pleurocelos grandes, de forma subelíptica y ubicados uno en la parte anterior y otro en la parte posterior del centro vertebral. Los pleurocelos presentan un tabique medial fino y dirigido de forma oblicua respecto al centro vertebral, dirigiéndose de forma posteroventral-anterodorsal. Esta forma y estructura se observa completa en el pleurocelo posterior derecho de la cervical 4? Ambas prezigapófisis se conservaron casi completas en la cervical 4?, aunque están fragmentadas las bases de ambas, y la derecha está articulada con la postzigapófisis de la cervical 3? La superficie articular prezigapoficiaria es convexa y de posición oblicua. En vista lateral las prezigapófisis son alargadas y de base robusta, con diámetro dorsoventral en la base mucho mayor al del extremo articular. En vista dorsal son menos robustas (transversalmente). Las postzigapófisis son mucho más robustas en ambos sentidos (dorsoventralmente y transversalmente). Sobre la superficie dorsal de las postzigapófisis se observan las epipófisis, muy pobremente desarrolladas. En vista lateral se observa una amplia fosa postzigapofisial espinodiapofisial, localizada bien cerca de la articulación con la

prezigapófisis. Además, se preserva parte de la base de la espina neural. En vista ventral puede observarse que la superficie de los centros vertebrales son lisas, careciendo de crestas o surcos. Debido a lo fragmentario del material no se pueden individualizar diapófisis, parapófisis y otras estructuras.

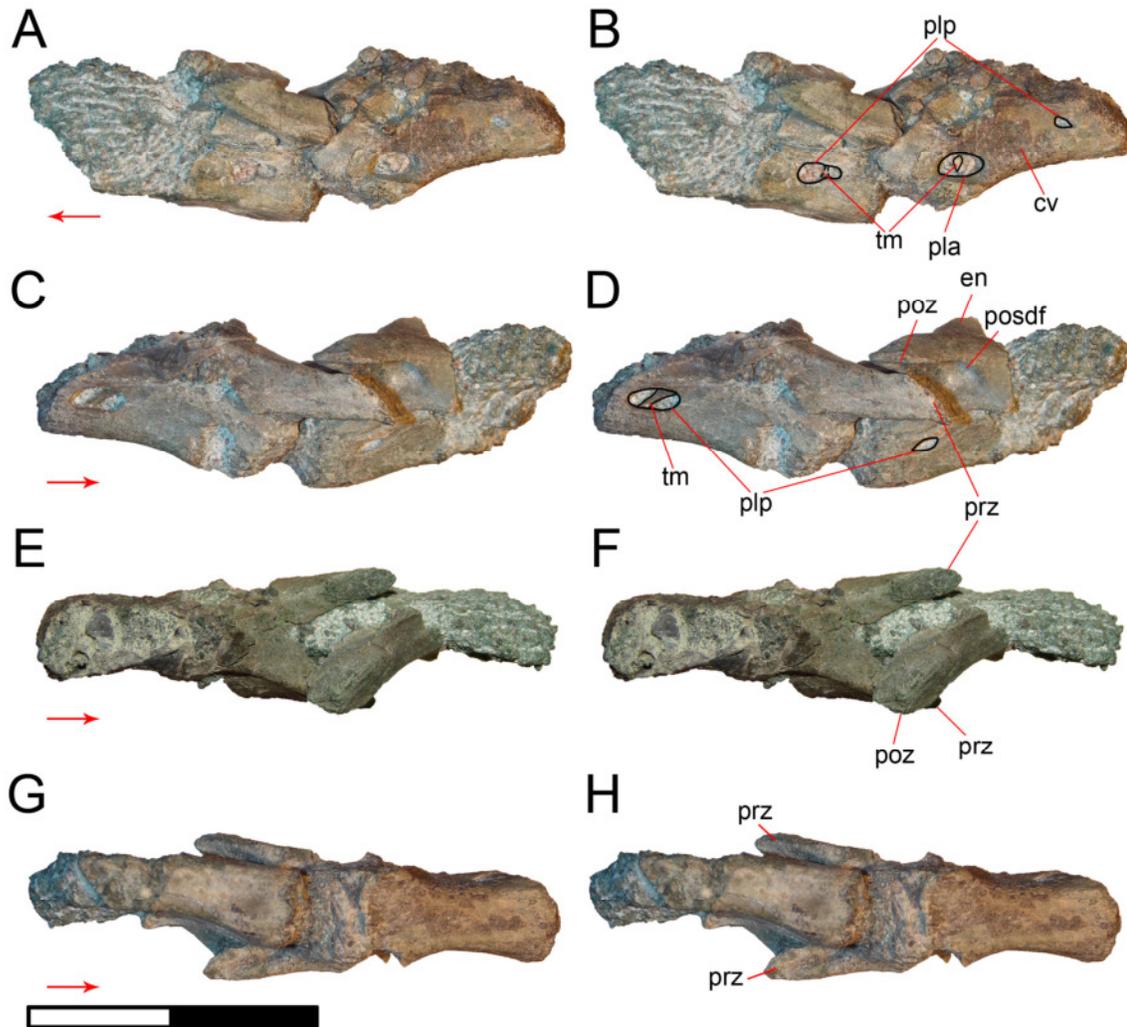


Figura 22. Vértebras posaxiales anteriores (3-4?) del holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral izquierda (A-B), lateral derecha (C-D), dorsal (E-F) y ventral (G-H).

Referencias: **cv**, centro vertebral; **en**, espina neural; **pla**, pleurocelos anteriores; **plp**, pleurocelos posteriores; **poz**, postzigapófisis; **posdf**, fosa postzigapofisial espinodiapofisial; **prz**, prezigapófisis; **tm**, tabique medial. Las flechas indican la dirección anterior. Escala: 20 mm.

Cervical 6? La vértebra que aquí reconocemos como la cervical 6, se preserva casi completa, de acuerdo a su ubicación en el esqueleto antes de su separación de los sedimentos. Preserva el centro vertebral completo y gran parte de las estructuras anteriores del arco neural (ver Figura 23). El centro vertebral es alargado, aunque en menor proporción que las cervicales anteriores. Posee una forma general cuadrangular, con la superficie ventral netamente separada de los lados a través de una cresta lateral bien marcada. Esta cresta une el centro de la parapófisis con el extremo posteroventral. La parapófisis se ubica en el extremo anteroventral, justo por debajo del pleurocelo anterior. Las parapófisis están algo fragmentadas aunque puede notarse que parte de superficie articular está proyectada ventralmente. El borde ventral es más cóncavo que las cervicales anteriores, arqueándose más del lado posterior. Las superficies anterior y posterior del cuerpo vertebral son cóncavas, es decir, posee una condición anficélica. Ambas superficies presentan un contorno circular. En la misma posición que las cervicales anteriores, a ambos lados del cuerpo vertebral existen dos grandes pleurocelos. Los pleurocelos están divididos por un tabique medial, relativamente ancho, orientado verticalmente, diferenciándose de las cervicales anteriores, en las que el tabique es oblicuo. Los pleurocelos presentan contorno subcircular a elíptico. Dorsalmente al cuerpo vertebral están preservadas las diapófisis, las prezigapófisis y otras estructuras del arco neural. A pesar de que presenta una buena preservación, toda esta parte de la vértebra se ha torcido ventralmente y hacia el lado izquierdo, por lo cual la orientación de las estructuras no es la original. De la espina neural sólo se conserva una pequeña parte de su base. La diapófisis izquierda se preserva completa mientras que la derecha sólo conserva la base. Esta estructura forma un ángulo recto con las prezigapófisis, y se une a las mismas a través de una lámina prezigodiapofisial bien desarrollada y más marcada que la lámina postzigodiapofisial. La lámina prezigodiapofisial se extiende anteriormente a través de una cresta bien marcada hasta el extremo ventral de la prezigapófisis. En vista dorsal se puede observar que los extremos de las diapófisis se orientan anteriormente. En vista anterior se observa debajo de la diapófisis un foramen infradiapofisial, el cual es, en vista ventral, muy grande. En vista lateral izquierda se observa una pequeña lámina centrodiapofisial posterior. Desde las prezigapófisis se extienden posteriormente las láminas epipofisial-prezigapofisiales, las cuales son marcadas aunque bajas y sin proyecciones. Conectando a la base de las prezigapófisis y al cuerpo vertebral se observan las láminas centroprezigapofisiales.

Estas láminas están bien desarrolladas y en vista lateral izquierda puede verse que presentan una proyección anterior antes de unirse al centro vertebral. En vista anterior se observa que del lado interno a la lámina centroprezigapofisial y debajo de la prezigapófisis hay un pequeño foramen infraprezigapofisial.

En vista dorsal se observa una fosa espinoprezigapofisial bien marcada. Desde la base de la espina neural se observan dos láminas espinoprezigapofisiales, cortas y poco marcadas, una hacia cada prezigapófisis, las cuales limitan lateralmente a la fosa espinoprezigapofisial. Esta fosa se extiende hacia adelante a través de una lámina intraprezigapofisial. En vista anterior se observa un canal neural proporcionalmente grande. Del lado derecho, en la parte posterior, el cuerpo vertebral está fragmentado lo que permite observar las grandes cavidades neumáticas internas que están conectadas con los pleurocelos. En vista posterior puede verse un pequeño foramen en la parte inferior de la raíz de la espina neural, que podría corresponder al foramen infrapostzigapofisial.

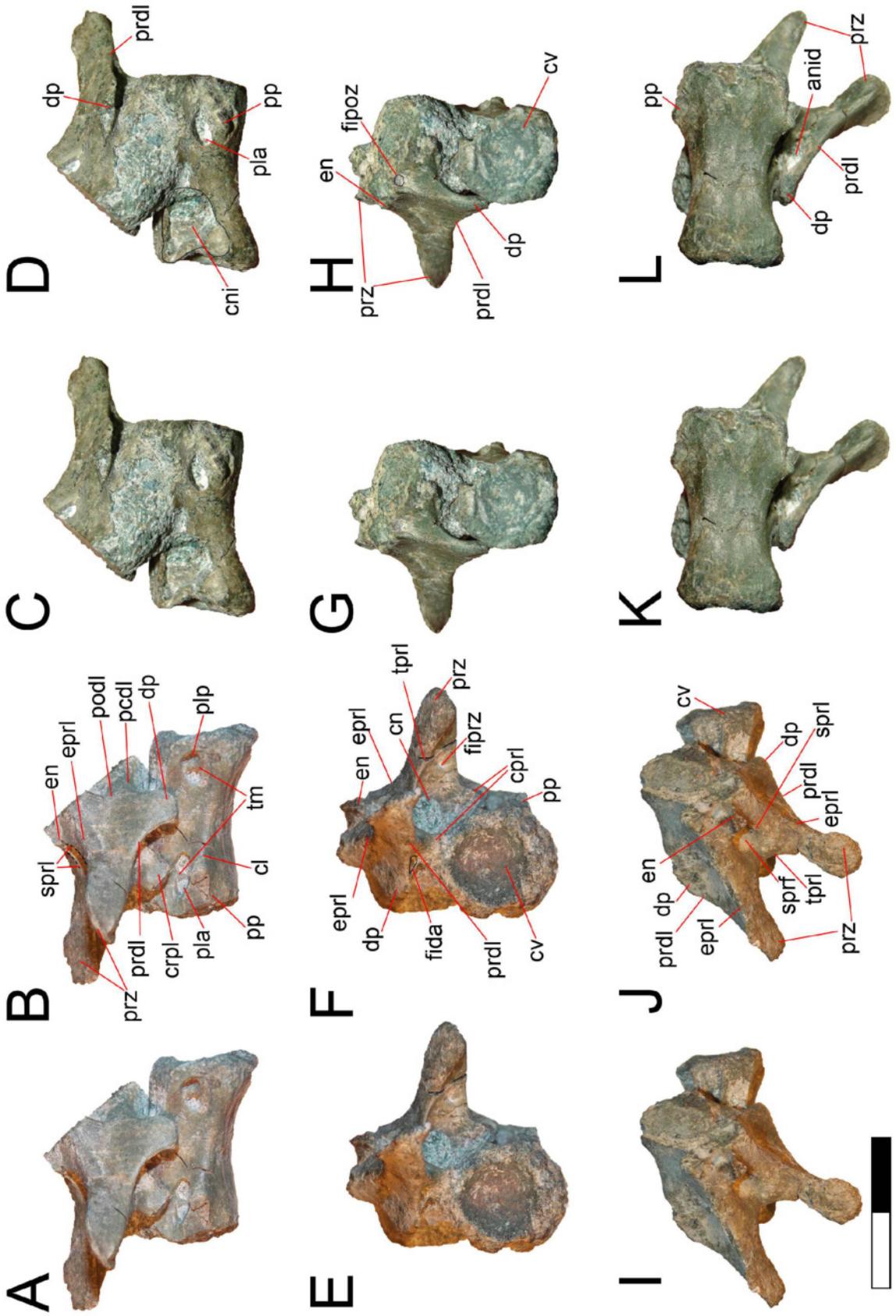


Figura 23. Vértebra cervical 6? del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral izquierda (A-B), lateral derecha (C-D), anterior (E-F), posterior (G-H), dorsal (I-J) y ventral (K-L). **Referencias:** **anid**, abertura neumática infradiapofisial; **cl**, cresta lateral; **cn**, canal neural; **cni**, cavidad neumática interna; **cpol**, lámina centrodiapofisial posterior; **cpri**, lámina centroprezigapofisial; **cv**, centro vertebral; **dp**, diapófisis; **epri**, lámina epipofisial-prezigapofisial; **en**, espina neural; **fida**, foramen infradiapofisial anterior; **fipoz**, foramen infrapostzigapofisial; **fiprz**, foramen infraprezigapofisial; **pla**, pleurocelos anteriores; **plp**, pleurocelos posteriores; **pp**, parapófisis; **podl**, lámina postzigodiapofisial; **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prz**, prezigapófisis; **sprf**, fosa espinoprezigapofisial; **spri**, lámina espinoprezigapofisial; **tm**, tabique medial; **tpri**, lámina intraprezigapofisial;. Escala: 20 mm.

Cervical 7? Esta vértebra está representada por su mitad derecha (ver Figura 24).

El centro vertebral presenta casi la misma forma que la cervical 6?, aunque es más corto y simétrico, presentando los extremos ventrales anterior y posterior al mismo nivel. La cresta lateral del centro vertebral está menos marcada que en la cervical 6? aunque presenta la misma disposición. Los pleurocelos son casi idénticos en forma y tamaño a los de la vértebra precedente, exceptuando la forma del tabique medio: en el pleurocelo anterior el tabique medio es oblicuo (vertical en la cervical 6?), orientándose en sentido anteroventral a posterodorsal. El pleurocelo posterior presenta el tabique fragmentado. La parapófisis se ubica anteroventralmente al pleurocelo anterior. La misma presenta una superficie rugosa y no está bien definida. Su contorno es subcircular y su diámetro es mayor al pleurocelo anterior. Las superficies anterior y posterior del cuerpo vertebral son cóncavas, es decir, es una vértebra de condición anficélica.

Dorsalmente al cuerpo vertebral se pueden observar numerosas estructuras bien preservadas. La diapófisis está fragmentada desde la base lo que permite observar las estructuras que solapa la misma cuando está presente. Se observa una gran abertura neumática infradiapofisial, de contorno subelíptico, más alargada y de mayor tamaño que el pleurocelo anterior. Esta abertura se conecta exteriormente a través de un canal anterior hasta desembocar en el foramen infradiapofisial, cercano a la base de la prezigapófisis. Entre la abertura neumática infradiapofisial y el canal anterior se observan varios tabiques óseos. Las prezigapófisis son robustas, al mismo nivel que las

postzigapófisis. Del lado dorsolateral de la prezigapófisis se observa una lámina epipofisial-prezigapofisial bien marcada y extendida posteriormente hasta la parte dorsal de las postzigapófisis. Del lado lateral de las prezigapófisis se observa el final de la lámina prezigodiapofisial, la cual está bien marcada. Ventralmente se extiende la lámina centroprezigapofisial, la cual no presenta la proyección anterior que se observa en la vértebra anterior. El límite ventral de esta lámina lo marca la salida de la lámina centrodiapofisial anterior.

La postzigapófisis, está bien desarrollada y es más extendida dorsoventralmente y aplanada que las prezigapófisis. Lateroventralmente se observa una amplia fosa postzigapofisial espinodiapofisial. En el límite posterior de esta fosa se ubica un foramen infradiapofisial posterior grande, que se encontraría comunicado con la abertura neumática infradiapofisial. Limitando la parte ventral de la fosa postzigapofisial espinodiapofisial hay una lámina infrapostzigapofisial, que marca el límite dorsal de la lámina centropostzigapofisial. Entre ambas láminas hay un pequeño foramen infradiapofisial posterior pequeño, que también se encontraría comunicado con la abertura neumática infradiapofisial. Los dos forámenes infradiapofisiales posteriores se pueden observar en vista posterolateral derecha (ver Figura 24G). El límite ventral de la lámina centropostzigapofisial lo marca la salida de la lámina centrodiapofisial posterior.

En vista lateral izquierda puede observarse la estructura interna de la vértebra. Se conserva la parte posterior del cuerpo vertebral, donde puede observarse parte del pleurocelo posterior. Se observa la comunicación interna del pleurocelo posterior con las cavitaciones internas. A pesar de que se pueden observar varios tabiques óseos internos, estas cavidades comunicarían al pleurocelo posterior con el pleurocelo anterior, confiriéndole gran neumaticidad a la vértebra. El canal neural, es ancho, presentando el mismo diámetro dorsoventral en toda su longitud anteroposterior. Entre la base de la espina neural y el canal neural, se observa una cavidad neumática infraespinal, la cual desemboca a través de un largo canal en el foramen infrapostzigapofisial (ver Figura 24D). En la cara anterior se observa una leve lámina epipofisial-prezigapofisial. Las fosas espinoprezigapofisial y espinopostzigapofisial, son estrechas y limitadas ventralmente por las láminas intraprezigapofisial e infrapostzigapofisial, respectivamente. En vista dorsal puede observarse que la prezigapófisis no presenta una faceta articular muy desarrollada.

Finalmente, en vista ventral esta vértebra presenta una quilla ventral en el cuerpo vertebral, poco marcada pero bien extendida anteroposteriormente.

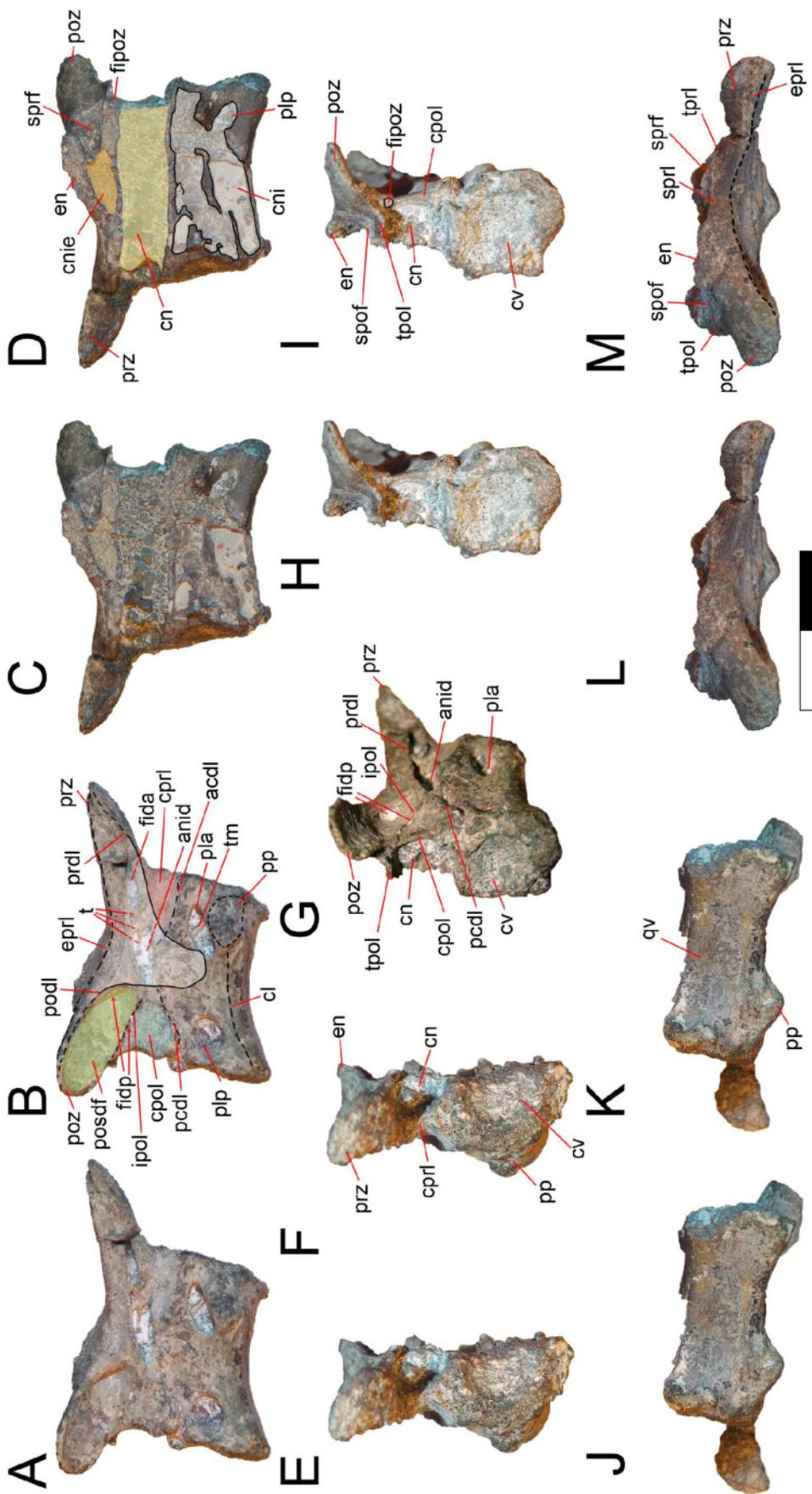


Figura 24. Vértebra cervical 7? del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral derecha (A-B), lateral izquierda (C-D), anterior (E-F), posterolateral derecha (G), posterior (H-I), dorsal (J-K) y ventral (L-M). **Referencias:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **anid**, abertura neumática infradiapofisial; **cl**, cresta lateral; **cn**, canal neural; **cni**, cavidad neumática interna; **cnie**, cavidad neumática infraespinal; **cpol**, lámina centropostzigapofisial; **cpri**, lámina centroprezigapofisial; **cv**, cuerpo vertebral; **dp**, diapófisis; **en**, espina neural; **epri**, lámina epipofisial-prezigapofisial; **fida**, foramen infradiapofisial anterior; **fidp**, foramen infradiapofisial posterior; **fipoz**, foramen infrapostzigapofisial; **fiprz**, foramen infraprezigapofisial; **ipol**, lámina infrapostzigapofisial; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pla**, pleurocelos anteriores; **plp**, pleurocelos posteriores; **podl**, lámina postzigodiapofisial; **pp**, parapófisis; **posdf**, fosa postzigapofisial espinodiapofisial; **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prz**, prezigapófisis; **spof**, fosa espinopostzigapofisial; **sprf**, fosa espinoprezigapofisial; **spri**, lámina espinoprezigapofisial; **qv**, quilla ventral; **t**, tabiques; **tm**, tabique medial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **tpri**, lámina intraprezigapofisial. Escala: 20 mm.

Cervical 8? La última cervical de la secuencia presente en el material tipo es interpretada como cervical 8? La misma presenta una leve deformación que hace que el lado izquierdo se encuentre desplazado más ventralmente respecto al lado derecho. Esta vértebra está muy completa, aunque perdió ambas prezigapófisis. El lado izquierdo está mejor preservado que el lado derecho, ya que en este último se ha fragmentado la parte anterior del cuerpo vertebral, perdiéndose la parapófisis correspondiente.

En vista lateral el cuerpo vertebral presenta casi la misma forma y proporciones que en la cervical 7? La parapófisis y el pleurocelo anterior están en la misma ubicación, algo que se conserva desde la vértebra 6? (ver Figuras 23, 24 y 25). La diferencia se observa en la forma del pleurocelo posterior, el cual es más alargado anteroposteriormente y muestra un tabique medio ancho y de forma aplanada. En el pleurocelo anterior el tabique medio no se conservó. Las parapófisis y las diapófisis están ubicadas anteriormente casi al mismo nivel en el cuerpo vertebral. La diapófisis está muy bien desarrollada y es bien ancha anteroposteriormente. La lámina prezigodiapofisial y postzigodiapofisial están desarrolladas de manera similar, presentando casi las mismas proporciones. Entre ambas láminas, del lado dorsal de la

diapófisis, hay una pronunciada concavidad, de forma subcircular, posiblemente para la inserción del músculo *longissimus capitis superficialis* (ver Snively & Russell, 2007). Esta concavidad forma una fosa algo profunda y dirigida anteriormente, presentando del lado posterior una cresta semicircular bien marcada que marca el límite de la inserción muscular. Las diapófisis están dirigidas en sentido ventral, lo que puede observarse mejor en vista anterior o posterior. Posteriormente, la diapófisis está conectada a la parte dorsal del cuerpo vertebral a través de la lámina centrodiapofisial posterior, muy bien desarrollada. Las láminas centrodiapofisiales anteriores están fragmentadas en ambos lados, aunque puede observarse que no estarían igualmente desarrolladas que las posteriores. Entre estas láminas y las zigapófisis correspondientes están las láminas centroprezigapofisiales y centropostzigapofisiales, las cuales están bien desarrolladas, son planas y bien rectas dorsoventralmente. La lámina centropostzigapofisial se interrumpe en la fosa postzigapofisial espinodiapofisial, un límite marcado por una corta y leve lámina infrapostzigapofisial. Las postzigapófisis son muy similares a las descritas en la vértebra anterior, con una fuerte fosa postzigapofisial espinodiapofisial, pero con la diferencia de que presenta sólo un gran foramen infradiapofisial posterior. Del lado anterior también existe un foramen infradiapofisial, el cual no es posible observar en vista lateral debido a que la lámina prezigodiapofisial está proyectada anteriormente, formando una amplia cavidad prezigapofisial centrodiapofisial.

Se conserva la base de la espina neural la cual presenta una corta y bien marcada lámina espinoprezigapofisial a cada lado. Entre ambas láminas se desarrolla una fosa espinoprezigapofisial alargada, limitada ventralmente por la lámina intraprezigapofisial. La fosa espinopostzigapofisial, en cambio, es corta, limitada ventralmente por una lámina intrapostzigapofisial fuerte y cóncava.

En vista lateral puede observarse que la espina neural estaría proyectada posterordorsalmente. La espina neural es de sección triangular, ensanchándose transversalmente hacia el extremo posterior.

En vista anterior puede observarse un gran foramen neumático anterior a cada lado del borde ventral del canal neural, que probablemente comuniquen con las cavidades internas del cuerpo vertebral. Estos forámenes no se desarrollan en las vértebras anteriores. Otra diferencia con las vértebras anteriores es que no se presentan forámenes infraprezigapofisiales ni infrapostzigapofisiales.

Finalmente, en vista ventral puede verse que el cuerpo vertebral presenta una muy leve quilla longitudinal y desarrollada en la misma forma que en la cervical 7?

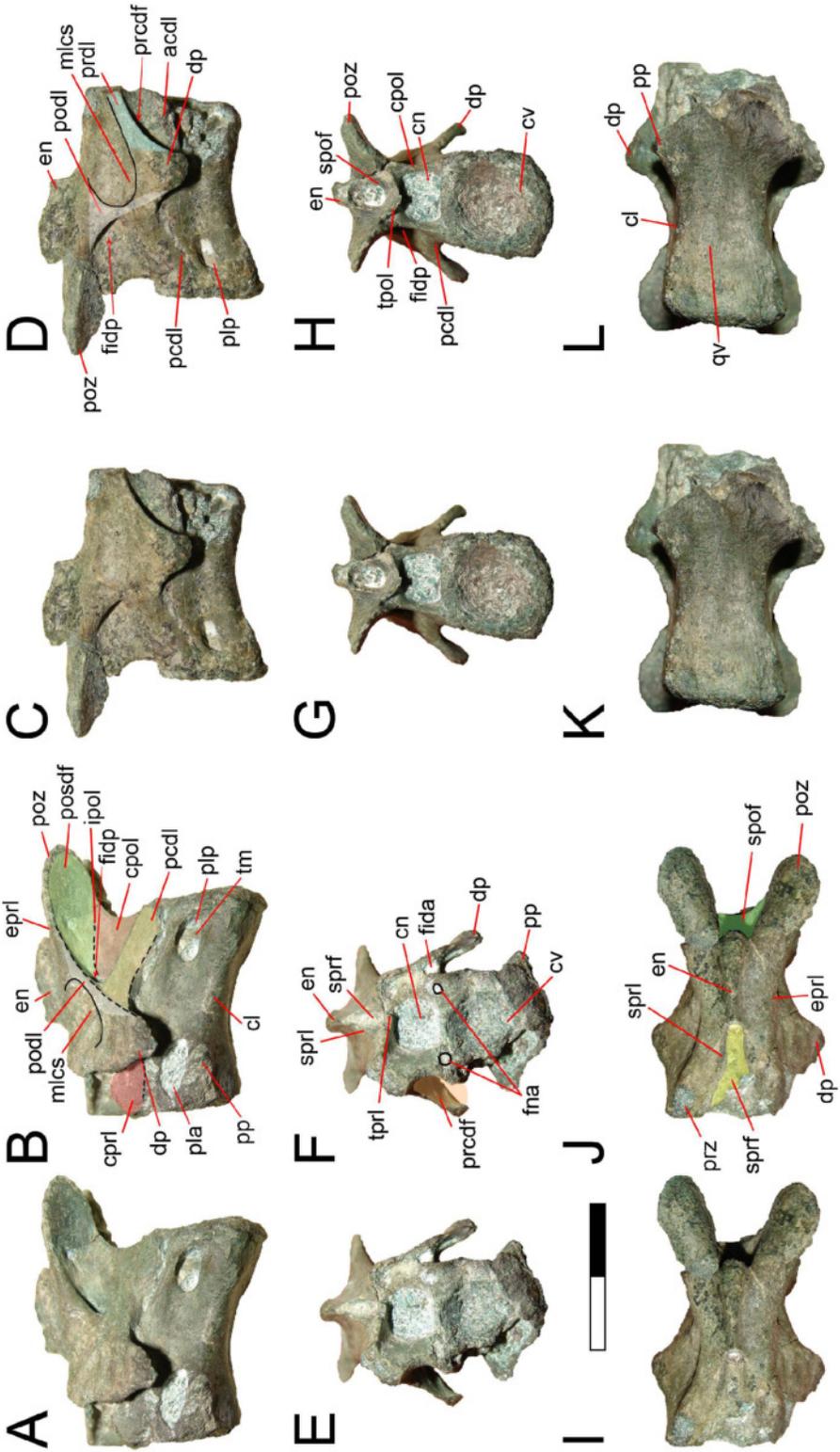


Figura 25. Vértebra cervical 8? del holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral izquierda (A-B), lateral derecha (C-D), anterior (E-F), posterior (G-H), dorsal (I-J) y ventral (K-L). **Referencias:** **fna**, foramen neumático anterior; **mlcs**, inserción del músculo *longissimus capitis superficialis*; **prcdf**, cavidad prezigapofisial centrodiapofisial; otras abreviaturas como en la figura 24. Escala: 20 mm.

Cervicodorsal. Esta vértebra se conservó casi completa en el holotipo, aunque con la diapófisis derecha y algunas partes del cuerpo vertebral fragmentadas (ver Figura 26). Además, se conservó la vértebra cervicodorsal en el ejemplar SNGM-1938, el cual es un ejemplar de mayor tamaño. En este último ejemplar no se conservaron las prezigapófisis, las diapófisis y otras estructuras. Teniendo en cuenta el conteo vertebral asumido, la cervicodorsal preservada podría ubicarse como cervical 10.

En vista general esta vértebra muestra un aspecto bastante diferentes de las cervicales precedentes. Es más robusta, con un diámetro dorsoventral mucho mayor que la longitud anteroposterior. Las prezigapófisis y postzigapófisis están mucho más elevadas sobre el arco neural y la espina neural es más corta, alta y transversalmente más robusta.

El cuerpo vertebral presenta la misma forma que en las vértebras cervicales, pero es más corto proporcionalmente. Del lado izquierdo se observa un gran pleurocelo posterior con un tabique medio ancho y plano. La pared circundante del pleurocelo anterior está rota, mostrando parte de la cavidad neumática interna. Esta estructura interna no se puede describir con detalle debido a que está rellena de sedimentos. Por debajo del pleurocelo anterior, y ubicada más anteriormente, está la parapófisis, algo aplanada y de forma subtriangular. Ventralmente a ésta puede verse una hipapófisis bien desarrollada, una estructura que como tal, está ausente en las cervicales, aunque sería homóloga de la quilla longitudinal descrita en las cervicales 7? y 8?.

Del lado lateral izquierdo la diapófisis está completa. Esta estructura presenta una forma muy similar a la que se observa en las cervicales. Del lado dorsal de la diapófisis, en la base de la misma se observa una concavidad, poco profunda, que podría corresponder a la inserción del músculo *longissimus capitis superficialis* (ver Snively & Russell, 2007). Como en las vértebras cervicales, la lámina prezigodiapofisial está algo más desarrollada que la lámina postzigodiapofisial. Lo mismo ocurre con la lámina centrodiapofisial posterior, que sostiene a la diapófisis en su sector posteroventral,

uniendo la diapófisis con el extremo posterodorsal del cuerpo vertebral. Esta lámina está mucho más desarrollada que la lámina centrodiapofisial anterior. Esta relación puede observarse del lado derecho de la vértebra, donde falta la diapófisis y se observan con claridad las láminas antedichas. Otra similitud que presenta esta vértebra con las cervicales es la presencia de una amplia fosa postzigapofisial espinodiapofisial. Sin embargo, en las cervicales esta fosa está limitada ventralmente por la lámina infrapostzigapofisial, la cual en la cervicodorsal está restringida sólo a una pequeña cresta por debajo de la salida del foramen infradiapofisial posterior. Las láminas centroprezigapofisial y centropostzigapofisial están igualmente desarrolladas que en las vértebras anteriores. Del lado dorsal de las postzigapófisis aparece una pequeña proyección que podría corresponder a una incipiente epipófisis, una estructura ausente en las cervicales, con excepción del axis. Desde ésta hacia la prezigapófisis se extiende la lámina epipofisial-prezigapofisial, de igual forma y disposición que en las cervicales. Una particular diferencia en esta vértebra es que desde la epipófisis se extiende una lámina espinopostzigapofisial muy desarrollada y bien extendida dorsoventralmente, en contraposición con las cortas y poco extendidas láminas espinoprezigapofisiales. La espina neural es más alta que en las vértebras anteriores, inclinada en sentido posterior y más corta anteroposteriormente respecto a las demás cervicales.

Del lado derecho de esta vértebra puede verse que debajo de la diapófisis hay una amplia abertura neumática infradiapofisial, como se observó en las cervicales precedentes. Además, en el cuerpo vertebral la cresta lateral está bien marcada y se observan mejor los tabiques dentro de los pleurocelos.

En vista anterior la cervicodorsal presenta una morfología bastante distinta a lo observado en las vértebras cervicales. En primer lugar se observa la presencia de hipapófisis, lo que le da al cuerpo vertebral una forma subtriangular. Del lado dorsal del cuerpo vertebral se observa un par de forámenes neumáticos anteriores, ubicados en la misma posición que en la cervical 8. El canal neural es bien grande y subcircular. La lámina prezigodiapofisial está bien extendida transversalmente uniéndose a lo largo de todo el borde ventral de la prezigapófisis y fusionándose con parte de la lámina centroprezigapofisial y parte de la lámina centrodiapofisial anterior. Del lado medial de la lámina centroprezigapofisial se observa un foramen infraprezigapofisial. La faceta articular de las prezigapófisis es plana y está mucho más extendida que en las vértebras anteriores. Además, tienen una forma distinta ya que se ubican en sentido oblicuo

dirigiéndose de forma continua desde la fosa espinoprezigapofisial, ventromedialmente, hasta el extremo dorsolateral. Entre la prezigapofisis y la espina neural se ven unas cortas láminas espinoprezigapofisiales.

Del lado posterior hay varias estructuras notorias. Por un lado la lámina centropostzigapofisial es bien estrecha (con la misma forma que en las vértebras cervicales), es decir, no se fusiona con la lámina centrodiafisial posterior y la lámina postzigodiapofisial, porque entre estas tres láminas existe un gran foramen centrodiafisial posterior. Se observa una alta fosa espinopostzigapofisial, más estrecha que la espinoprezigapofisial. El piso de la fosa espinopostzigapofisial no forma una lámina intrapostzigapofisial continua sino que se proyecta ventralmente, de forma leve, en forma de V, lo que posiblemente constituiría una incipiente hipófeno. Además, la fosa espinopostzigapofisial es alta debido a que está limitada lateralmente por las láminas espinopostzigapofisiales, desarrolladas dorsoventralmente. Finalmente, el cuerpo vertebral del lado posterior es redondeado y cóncavo.

En vista dorsal se puede ver que las postzigapofisis son más anchas que las prezigapofisis. La morfología de la espina neural es particular ya que, anteriormente, tiene forma de V, donde el lado abierto es posterior. No se observa una quilla longitudinal en la cara ventral del cuerpo vertebral, ya que la misma estaría únicamente representada por la hipapofisis.

En el ejemplar SNGM-1938 no se observa un pleurocelo anterior ni una hipapofisis. Las parápofisis son iguales y están en la misma posición que en el ejemplar tipo. Las postzigapofisis están muy desarrolladas, son elongadas y carecen de epipofisis. Del lado lateral de cada una hay una marcada lámina postzigodiapofisial y del lado dorsomedial hay una marcada lámina espinopostzigapofisial. Al igual que en el ejemplar tipo se observa una evidente fosa postzigapofisial espinodiapofisial. Ventralmente a está, se observa la lámina centropostzigapofisial, la cual finaliza ventralmente en la lámina centrodiafisial posterior. Las láminas espinoprezigapofisiales están más marcadas que en el ejemplar tipo. Una diferencia notable con este último es la forma del cuerpo vertebral en vista ventral, ya que en SNGM-1938 el mismo está notablemente comprimido en su sector medio, asemejándose a las vértebras dorsales, a diferencia de lo que ocurre en el holotipo, donde el cuerpo vertebral se asemeja a las vértebras cervicales.

Estas diferencias entre la cervicodorsal del holotipo y la cervicodorsal del ejemplar SNGM-1938 podrían corresponder a variación intraespecífica. Sin embargo, la cervicodorsal del ejemplar no se preservó articulada con las vértebras dorsales, mientras que la cervicodorsal de SNGM-1938, está articulada con la primera dorsal. Esto podría evidenciar que es posible que ambas cervicodorsales sean diferentes porque se ubicarían en distintas posiciones en el esqueleto axial.

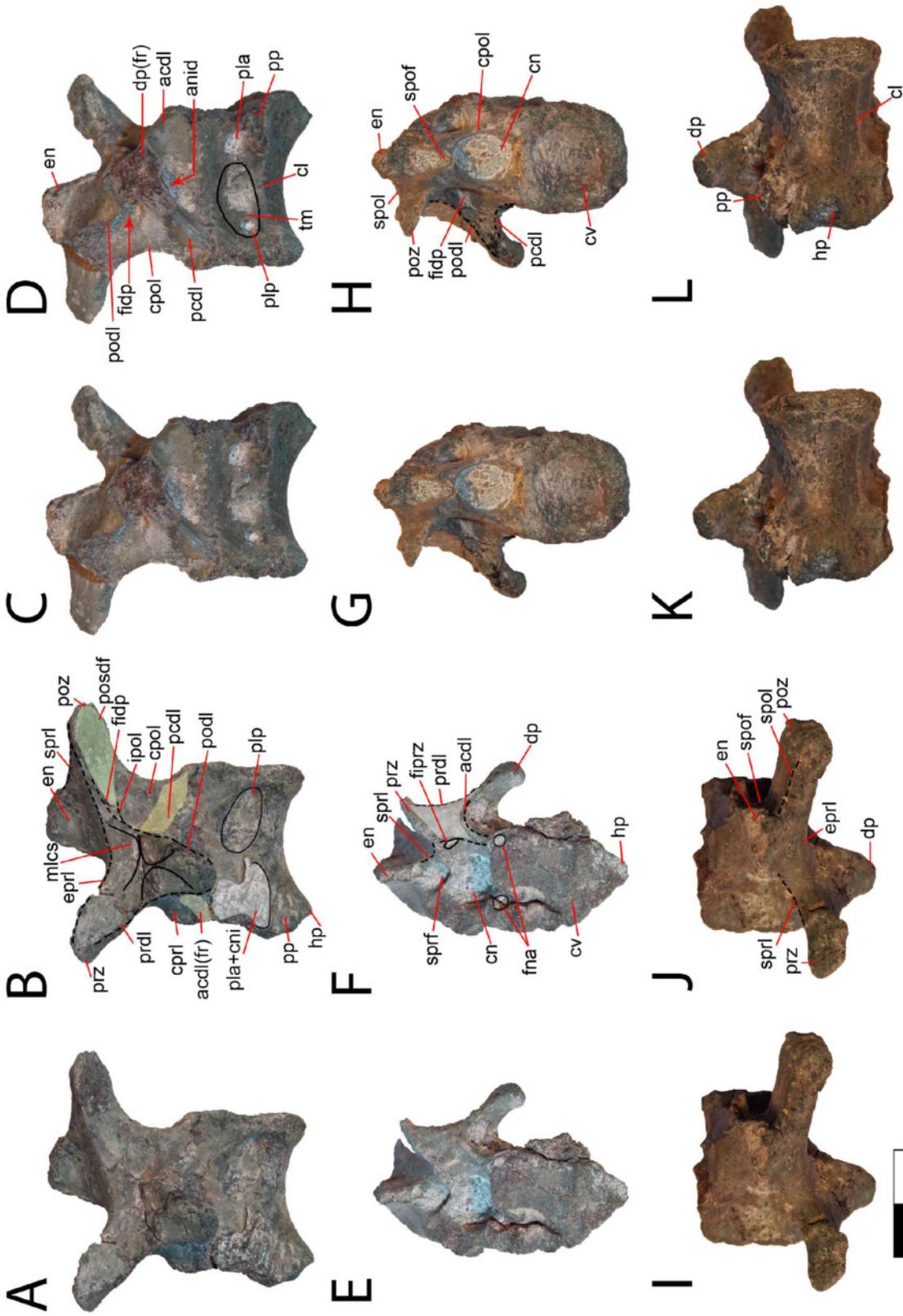


Figura 26. Vértebra cervicodorsal del ejemplar SNGM-1935 en vistas lateral izquierda (A-B), lateral derecha (C-D), anterior (E-F), posterior (G-H), dorsal (I-J) y ventral (K-L). **Referencias:** **hp**, hipapófisis; otras abreviaturas como en las figuras 24 y 25. Escala: 20 mm.

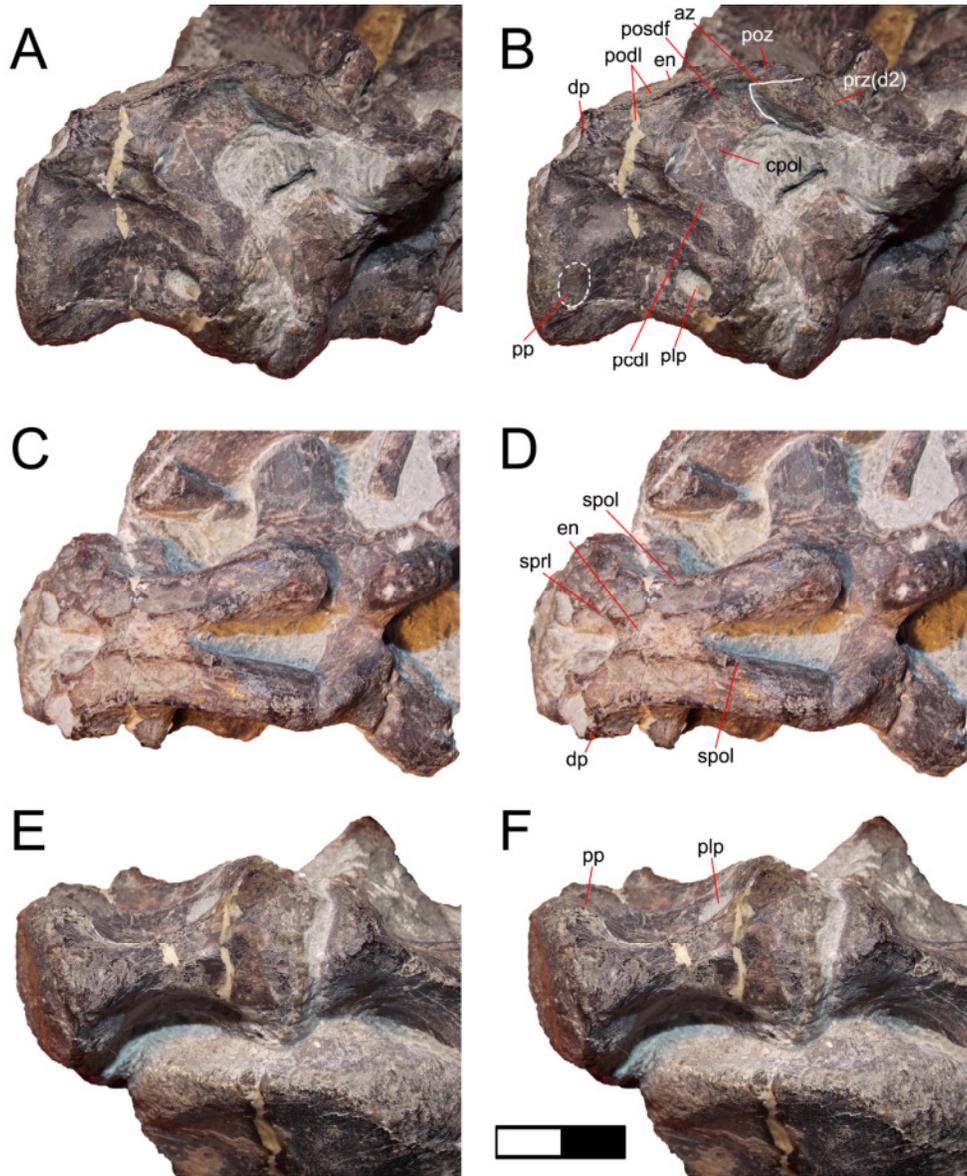


Figura 27. Vértebra cervicodorsal del ejemplar SNGM-1938 en vistas lateral izquierda (A-B), dorsal (C-D) y ventral (E-F). **Referencias:** **az**, articulación zigapofisial; **d1**, primera dorsal; otras abreviaturas como en las figuras 24. Escala: 20 mm.

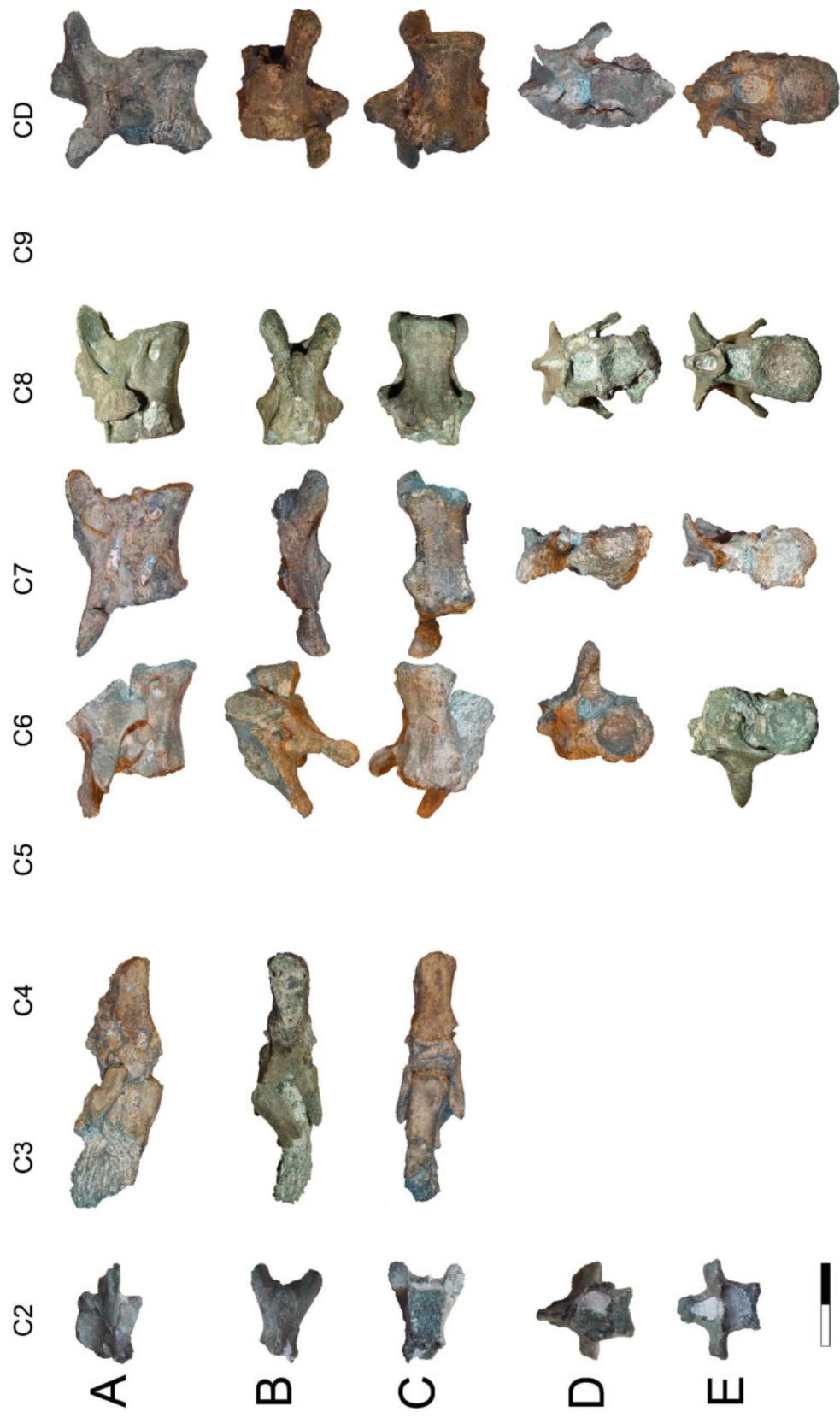


Figura 28. Serie cervical del holotipo de *Chilesaurus diegosuarezi* en vistas lateral izquierda (A), dorsal (B), ventral (C), anterior (D) y posterior (E). **Referencias:** Cn, cervical número; CD, cervicodorsal. Escala: 20 mm.

Comparaciones de las cervicales postaxiales. *Chilesaurus* presenta los siguientes caracteres de Saurischia: arco neural de las cervicales anteriores con una marcada concavidad entre las postzigapófisis y la cara posterodorsal del centro vertebral (Langer, 2004). Sin embargo, *Chilesaurus* presenta epipófisis muy reducidas, sólo notorias por la presencia de reducidas láminas epipofisial-prezigapofisiales. La presencia de epipófisis en las cervicales medias y posteriores ha sido señalada como una sinapomorfía de Saurischia (Gauthier, 1986; Sereno et al., 1993; Langer, 2004), o incluso de Dinosauria (Sereno & Novas, 1994; Novas, 1996). En este aspecto, *Chilesaurus* mostraría un rasgo autapomórfico, ya que las epipófisis se encuentran muy reducidas en todas las cervicales postaxiales.

Las cervicales 3 y 4 de *Chilesaurus* son similares a las de los sauropodomorfos basales *Adeopapposaurus*, *Plateosaurus*, *Pantyraco* y *Eodromeus*, por ejemplo, en que son muy alargadas, anficélicas, y con espinas neurales bajas y largas y diapófisis pobremente desarrolladas o casi inexistentes (ver Galton, 1984b; Martínez, 2009; Martínez et al., 2011). A diferencia de *Chilesaurus*, estos taxones presentan una quilla ventral muy marcada, las cervicales posteriores presentan también los cuerpos vertebrales alargados, las diapófisis están ubicadas casi al mismo nivel anterior que las parápofisis. Además, *Chilesaurus* se diferencia de estos sauropodomorfos en la presencia de pleurocelos (salvo en la cervical 8 de *Pantyraco*, ver Galton & Kermack, 2010), las espinas neurales son mucho más alargadas anteroposteriormente, y la gran reducción de las epipófisis. En algunos se forma una fosa en la cara lateral del cuerpo vertebral, que ha sido llamada surco pleurocéntrico (e.g. *Thecodontosaurus*; ver Benson et al., 2000), pero habría que evaluar su equivalencia con los pleurocelos.

Chilesaurus presenta los siguientes caracteres de Theropoda: cervicales con pleurocelos, dos pleurocelos en cada cara lateral del centro vertebral, pleurocelos desarrollados como forámenes y comunicados con cavidades neumáticas, centros cervicales anficélicos (Rauhut, 2003).

Las vértebras cervicales de *Chilesaurus* se asemejan considerablemente a las de los Coelophysoidea (*Dilophosaurus*, *Coelophysis*; Welles, 1984; Colbert, 1989) en

numerosos rasgos: cuerpos vertebrales alargados, con dos pleurocelos laterales, uno anterior y otro posterior, condición anficélica o anfiplaticélica, cara ventral del cuerpo vertebral sin estructuras accesorias como crestas o apófisis, pre y postzigapófisis alargadas paralelamente al cuerpo vertebral no engrosándose transversalmente, espinas neurales bajas, diapófisis dirigidas anteroventralmente, abertura neumática infradiapofisial. No obstante, *Chilesaurus* se diferencia de los Coelophysoidea en que, en éstos últimos, las diapófisis se dirigen más anteriormente, y el cuerpo vertebral presenta una constricción media proyectándose más lateralmente las parapófisis. En *Chilesaurus* no existen epipófisis por encima de las postzigapófisis, salvo unas leves proyecciones, mientras que en *Dilophosaurus* las epipófisis proyecciones son más elevadas. En los Ceratosauria basales (e.g. *Elaphrosaurus*, *Limusaurus*; Xu et al., 2009; Rauhut & Carrano, 2016) se conservan varios rasgos observados en los coelofisoideos, y algunos taxones presentan las cervicales bien alargadas anteroposteriormente. Sin embargo, en *Chilesaurus* las cervicales posteriores se hacen mucho más cortas que las anteriores, mientras que en los demás ceratosaurios basales las cervicales posteriores son alargadas como las cervicales anteriores. Por otro lado, *Chilesaurus* presenta dos forámenes neumáticos (uno anterior y otro posterior), rasgo que ha sido dado como posible apomorfía que uniría un subclado de ceratosaurios constituido por *Limusaurus* y *Elaphrosaurus* (Rauhut & Carrano, 2016). La vértebra cervical reportada para el ceratosaurio basal *Berberosaurus* presenta varias similitudes con la sexta cervical de *Chilesaurus* (Allain et al., 2007). Las diferencias entre *Chilesaurus* y estos ceratosaurios basales son las mismas que con los coelofisoideos: *Chilesaurus* carece de lámina epipofisial-postzigapofisial y muestra menos desarrollo anteroposterior y dorsoventral de la espina neural.

Chilesaurus presenta centros cervicales bajos y largos, de condición anficélica, axis con epipófisis levemente desarrollada como pequeñas crestas, prezigapófisis de las cervicales anteriores no proyectadas lateralmente respecto al canal neural, parapófisis poco marcadas y ubicadas anteriormente, caracteres que lo diferencian de los Tetanurae basales. En éstos últimos, las cervicales son cortas y altas, con epipófisis bien desarrolladas y proyectadas posterodorsalmente respecto de las postzigapófisis, prezigapófisis proyectadas lateralmente, y parapófisis bien desarrolladas y ubicadas en el centro del cuerpo vertebral (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Dubreuillosaurus*, *Megalosaurus*, *Magnosaurus*, *Torvosaurus*, *Eustreptospondylus*, *Sinraptor*, *Allosaurus*,

Acrocanthosaurus, *Tyrannotitan*; Madsen, 1976a; Bonaparte, 1986; Britt, 1991; Currie & Zhao, 1993; Harris, 1998; Rauhut, 2003; Allain, 2005; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a; 2010b; Canale et al., 2015). Todo el sector espinal es claramente distinto en los Tetanurae y en los Ceratosauria, ya que se hace mucho más robusto y alto en proporción al cuerpo vertebral. Las pre y postzigapófisis están expandidas a nivel transversal en la mayoría de los terópodos tetanuros, siendo muy anchas, fuertes y expandidas, como se ve en los Ceratosauria (*Ceratosaurus*, *Carnotaurus*, Bonaparte et al., 1990; Méndez, 2014), en *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*, etc. (Madsen, 1976a; Bonaparte, 1986).

Chilesaurus se asemeja a los Tetanurae basales en la presencia de cámaras neumáticas internas en el centro vertebral de las cervicales (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Torvosaurus*, *Monolophosaurus*; Bonaparte, 1986; Rauhut, 2003; Zhao et al., 2010). Además, *Chilesaurus* se asemeja a muchos tetanuros en presentar las diapófisis orientadas ventralmente.

Dentro de Coelurosauria las cervicales se diferencian notoriamente de *Chilesaurus*, dado que algunos grupos tienden a comprimir anteroposteriormente las cervicales, como Tyrannosauridae, etc. (ver Bonaparte et al., 1990; Brochu, 2003; Brusatte et al., 2012). *Chilesaurus* se diferencia de los Coelurosauria derivados (e.g. *Deinonychus*, *Mononykus*; ver Perle et al., 1994), en que éstos tienen el cuerpo vertebral más comprimido transversalmente presentando una gran quilla ventral, y las diapófisis se proyectan transversalmente, e incluso más elevadas respecto al centro vertebral, posicionándose bien dorsalmente (*Deinonychus*, *Mononykus*; Perle et al., 1994).

Algunos clados de Coelurosauria derivados presentan cuellos largos y gráciles como en *Chilesaurus*. En los Ornithomimosauria y Therizinosauria basales se observan algunas similitudes con *Chilesaurus*, mostrando cervicales anteriores alargadas, con pleurocelos anteriores y posteriores bien desarrollados, zigapófisis alargadas anteroposteriormente y no proyectadas transversalmente respecto al canal neural, espinas neurales bajas, y epipófisis pobremente desarrolladas o ausentes (e.g. *Falcarius*, *Jianchangosaurus*; Zanno, 2010b; Pu et al., 2013). A diferencia de *Chilesaurus*, en estos grupos el cuerpo vertebral presenta una constricción ventral, los centros vertebrales muestran una condición platicélica u opistocélica, las costillas cervicales están fusionadas a las parapófisis y diapófisis, presentan hipósforo e hipántro, y las diapófisis se orientan transversalmente (e.g. *Falcarius*, *Deinocheirus*; Zanno, 2010a; 2010b; Allain et al., 2014; Lee et al., 2014; Sues & Averianov, 2016a; 2016b). Además,

en *Falcarius* (ver Zanno, 2010b) la superficie ventral de la cervicodorsal presenta una quilla ventral bien marcada, mientras que en *Chilesaurus* aun conserva la forma de las vértebras anteriores.

En el caso de los pleurocelos, *Chilesaurus* presenta la forma, estructura y posición que se observa típicamente en muchos terópodos basales. Por ejemplo, *Chilesaurus* posee dos pleurocelos laterales, como ocurre también en los Coelophysoidea, algunos Ceratosauria (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*), y algunos Coelurosauria (e.g. *Aorum*, *Falcarius*, *Jianchangosaurus*, Zanno, 2010b; Choiniere et al., 2014; Pu et al., 2013; Allain et al., 2014). Sin embargo, la gran mayoría de los terópodos presentan una única abertura neumática de cada lateral de las cervicales (e.g. *Condorraptor*, *Dubreuillosaurus*, *Baryonyx*, *Coelurus*, *Megaraptor*, *Aerosteon*, *Alioramus*, *Shanshanosaurus*, *Raptorex*, entre muchos otros; Charig & Milner, 1997; Currie & Dong, 2001; Calvo et al., 2004; Rauhut, 2005; Allain, 2005; Carpenter et al., 2005b; Sereno et al., 2008; 2009; Brusatte et al., 2012).

Finalmente, es importante remarcar las fosas desarrolladas en el arco neural circundantes a las diapófisis. En *Chilesaurus* se observa que la abertura neumática infradiapofisial está relacionada al menos con un canal y foramen infradiapofisial posterior y posiblemente con uno anterior, los cuales están posicionados del lado lateral e inferior de cada pre y postzigapófisis. Una morfología muy similar presentó Colbert (1989) para las cervicales de *Coelophys*. Teniendo en cuenta la morfología de los pleurocelos y de las cavidades neumáticas internas, la condición de las cervicales de *Chilesaurus* se corresponden mejor con una condición plesiomórfica para los Theropoda.

En suma, *Chilesaurus* presenta numerosos caracteres plesiomórficos para Theropoda en las vértebras cervicales, a saber: cuerpos vertebrales alargados, condición anficélica o anfiplaticélica, espinas neurales bajas, presencia de epipófisis en el axis (aunque reducida), diapófisis orientadas ventralmente y anteriormente llegando al nivel de las parapófisis, pre y postzigapófisis alargadas anteroposteriormente, paralelas al cuerpo vertebral y sin ensancharse transversalmente, etc. En contraposición unos pocos caracteres corresponden a caracteres derivados como la presencia de dos pleurocelos laterales, uno anterior y otro posterior.

Tabla 2. Medidas (en mm) de las cervicales de *Chilesaurus*. **Referencias:** **M**, máxima; **cv**, cuerpo vertebral; **sa**, superficie anterior; **sp**, superficie posterior; **C**, cervical; **CD**, cervicodorsal. Las medidas de longitud lateromedial del cuerpo vertebral fueron tomadas a la mitad de la longitud anteroposterior del mismo, por lo cual corresponde al largo mínimo del cuerpo. El * indica las medidas de partes fragmentadas.

	LDV				LAP				LLM			
	M	cv	sa	sp	M	cv	sa	sp	M	cv	sa	sp
SNGM-1935												
C3		16,15*				24,54				9,89		
C4						25,70						
C6						27,40			14,30			
C7	20,63				39,97	27,35						
C8	20,70*				35,09	26,72			14			
CD	35,83		20,34	16,04	35,29	23,95			18,31*	8,62	16,47	14,24
SNGM-1938												
CD	40,26		29,78									

Vértebras Dorsales. Como límite entre las vértebras cervicales y dorsales se consideró la diferencia morfológica que presenta la primera vértebra ubicada posteriormente a la última vértebra que presenta pleurocelos en las caras laterales, que correspondería a la cervicodorsal anteriormente descrita. El holotipo de *Chilesaurus diegosuarezi* presenta la serie dorsal casi completa, conservando 10 vértebras parcialmente completas y articuladas (ver Figura 29). Sin embargo, debido a la fragilidad de los materiales, se optó por mantenerlas articuladas, por lo cual la descripción de muchas estructuras de las vértebras dorsales se hará de forma general, ya que muchos detalles no pudieron ser observados. Cada vértebra se describirá, pero comentando las principales diferencias con las demás, sin presentar información repetitiva. Adicionalmente, se conserva una serie dorsal parcialmente completa y articulada desde la vértebra cervicodorsal hasta la dorsal siete del ejemplar SNGM-1938. A continuación se describen las vértebras dorsales del ejemplar tipo, y se realizan comentarios del otro ejemplar.

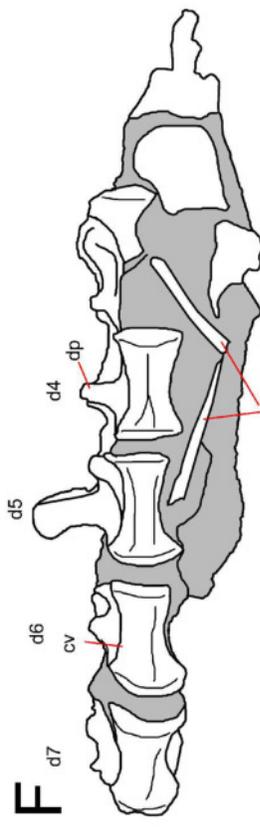
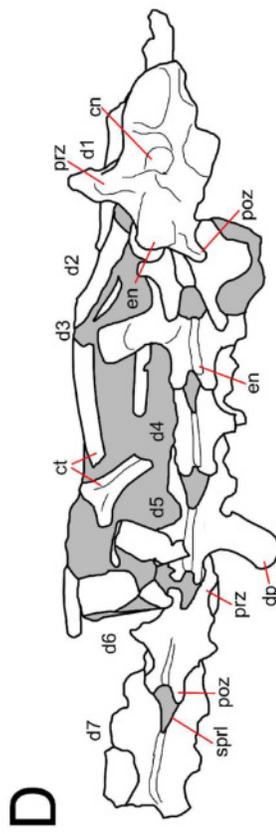
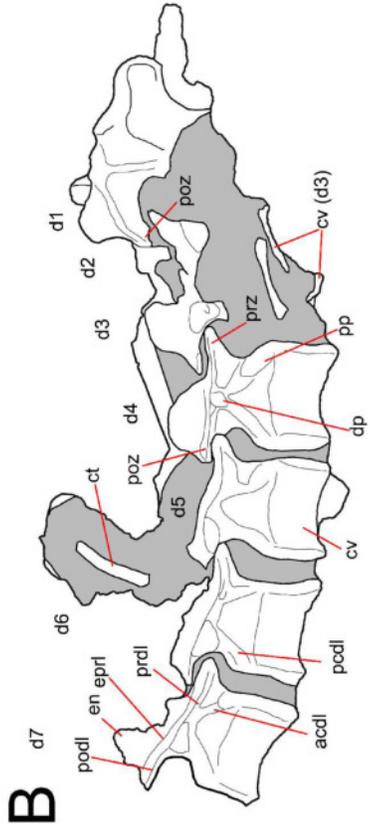


Figura 29. Serie dorsal del ejemplar tipo (SNGM-1935) en vistas lateral derecha (A-B), dorsal (C-D) y ventral (E-F). **Referencias:** ct, costilla; d(n), dorsal número n; otras abreviaturas como en la figura 24. Escala: 20 mm.

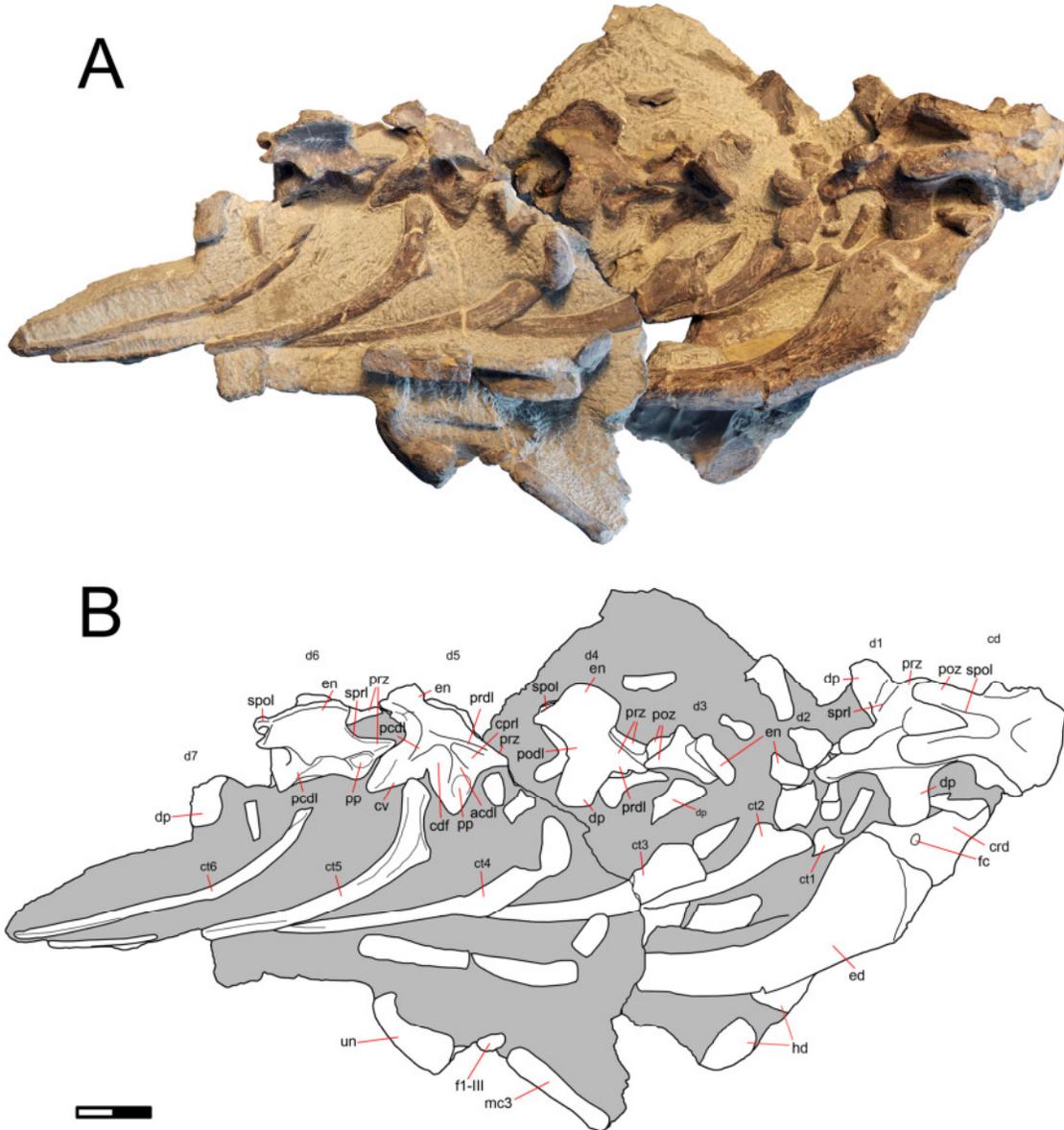


Figura 30. Especimen SNGM-1938 en vista dorsal (A) y esquema (B). **Referencias:** cd, cervicodorsal; crd, coracoides derecho, ed, escápula derecha; fc, foramen coracoidal; cdf, fosa centrodiapofisial; f1-III, falange 1-III; hd, húmero derecho; mc3, metacarpiano III; un, falange ungueal; otras abreviaturas como en la figura 24. Escala: 20 mm.

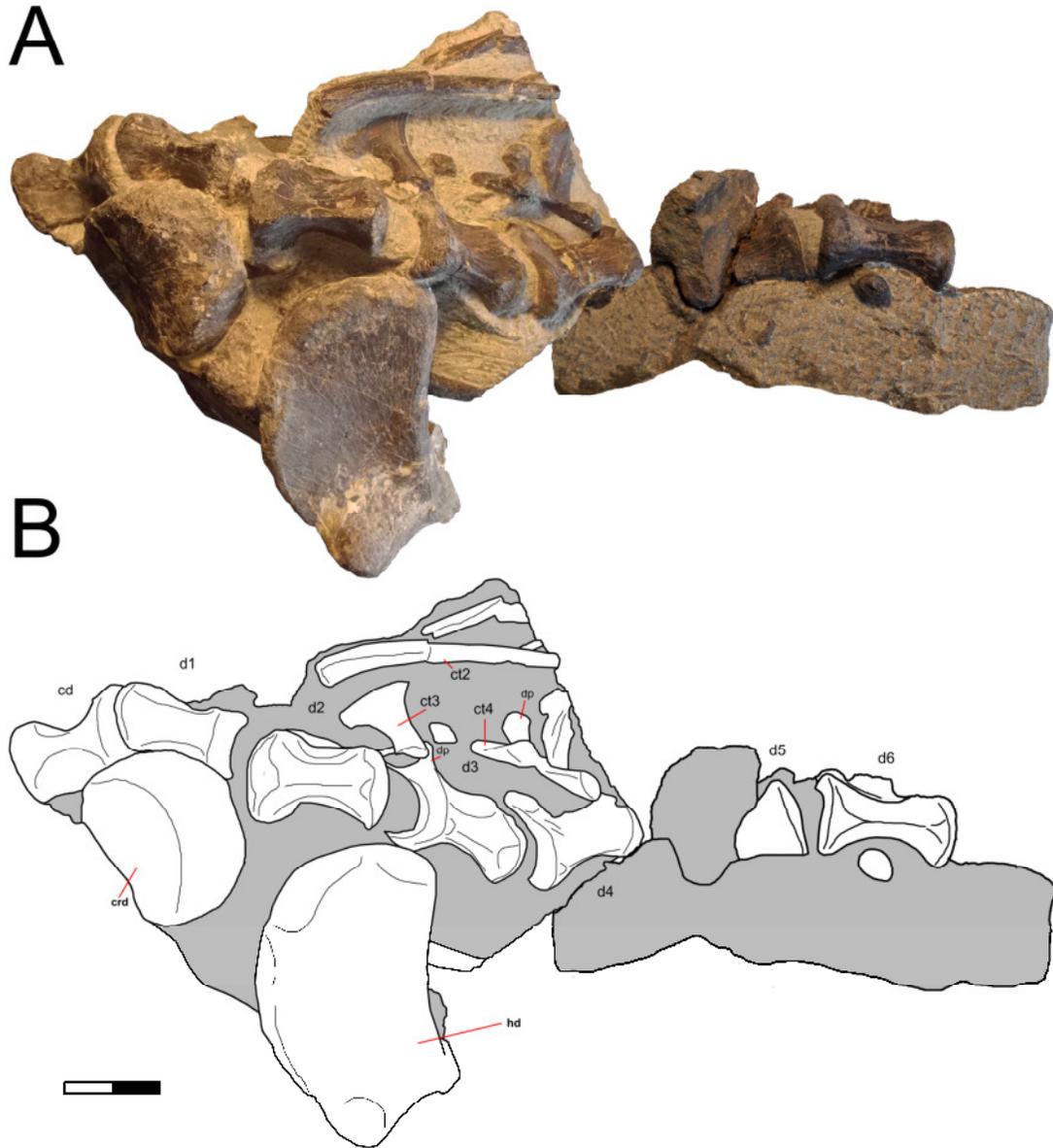


Figura 31. Espécimen SNGM-1938 en vista ventral (A) y esquema (B).

Referencias: **cd**, cervicodorsal; **crd**, coracoides derecho; **ct**, costilla; **d**, dorsal; **dp**, diapófisis; **hd**, húmero derecho. Escala: 20 mm.

La dorsal 1 presenta una morfología similar a la cervicodorsal. Sin embargo, el cuerpo vertebral se diferencia claramente de las vértebras anteriores por la carencia de pleurocelos y otras estructuras neumáticas (por ejemplo cámaras, forámenes u otras aberturas que comuniquen con el interior de la vértebra). La superficie articular anterior del cuerpo vertebral es redondeada y cóncava. El extremo anteroventral es robusto y bien proyectado, denotando una prominente hipapófisis. En ambas caras laterales del cuerpo vertebral, anteriormente ubicadas están las parapófisis. El cuerpo vertebral presenta el borde ventral bien cóncavo. Las diapófisis están elevadas respecto al cuerpo vertebral y ubicadas a la mitad de la longitud de la vértebra. Las láminas centrodiapofisiales están muy desarrolladas, donde la anterior posee un grado más de desarrollo que la posterior. Entre ambas láminas se forma una profunda fosa centrodiapofisial, ubicada inmediatamente por encima de la mitad de la longitud del cuerpo vertebral. La espina neural es relativamente alta, bien extendida longitudinalmente y orientada posterodorsalmente. Las postzigapófisis están muy desarrolladas, y son más largas que las prezigapófisis. La lámina postzigodiapofisial está mucho más desarrollada que la prezigodiapofisial, limitando el dorso de una fosa postzigapofisial centrodiapofisial. Esta fosa esta bordeada ventralmente por la lámina centrodiapofisial posterior y la lámina centropostzigapofisial. El plano de articulación de las prezigapófisis se inclina ventromedialmente, rasgo visible en vista anterior. En vista lateral y dorsal se observa que están muy próximas a la espina neural por lo cual casi no se proyectan anteriormente, y no se observa una marcada lámina prezigodiapofisial ni una lámina espinoprezigapofisial. Las prezigapófisis están más lateralizadas que las postzigapófisis. El canal neural es grande. Las láminas prezigodiapofisiales están bien desarrolladas, pero no están muy extendidas transversalmente como se observa en la cervicodorsal. La superficie dorsal de la postzigapófisis está recorrida por una marcada lámina espinopostzigapofisial. Las láminas centroprezigapofisiales y centropostzigapofisiales están reducidas.

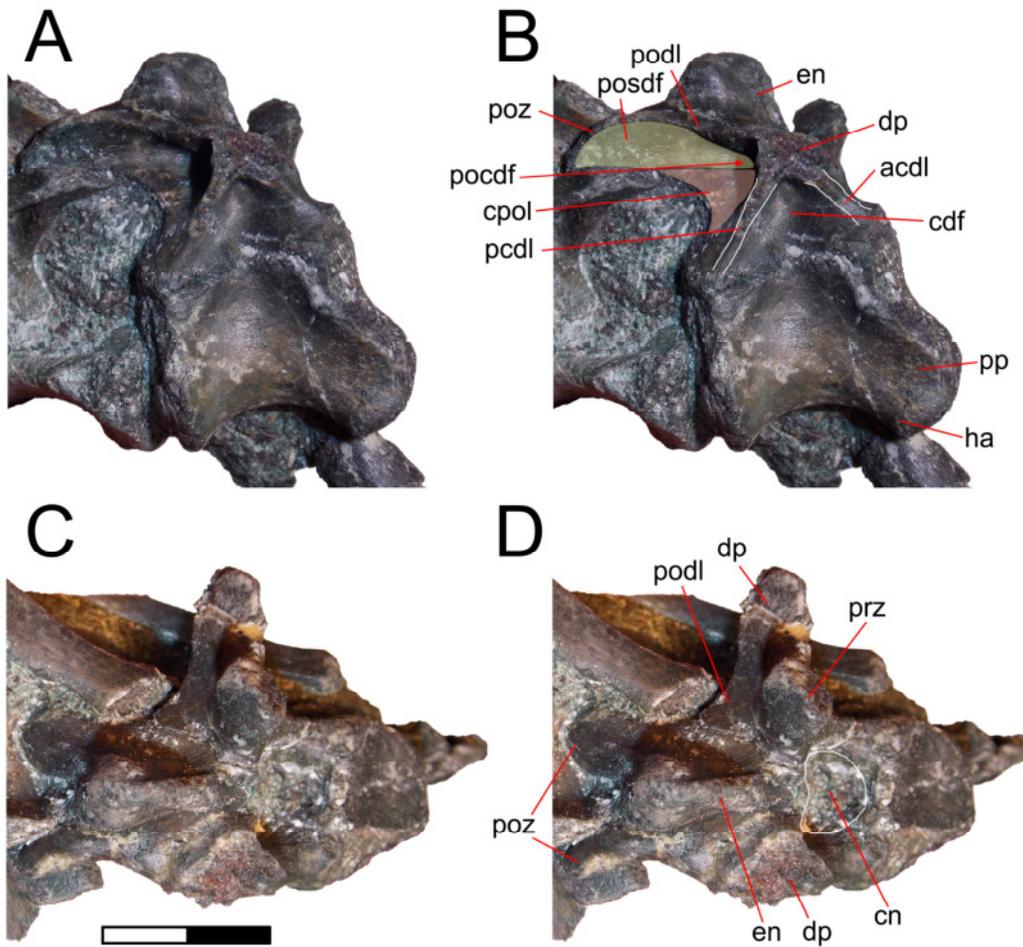


Figura 32. Dorsal 1 del holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral derecha (A-B) y dorsal (C-D). **Referencias:** **pocdf**, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; **cdf**, fosa centrodiapofisial; **ha**, hipapófisis; otras abreviaturas como en la figura 24. Escala: 20 mm.

En el ejemplar SNGM-1938 no se observa el cuerpo vertebral completo debido a que parte está cubierto por sedimento y parte está articulado con las demás vértebras. Sin embargo, pueden observarse algunos rasgos del lado lateral izquierdo. A diferencia del holotipo, en este ejemplar de mayor tamaño, las prezigapófisis son algo más alargadas, proyectándose anteriormente. El extremo anteroventral del cuerpo vertebral no se proyecta ventralmente como en el material tipo.

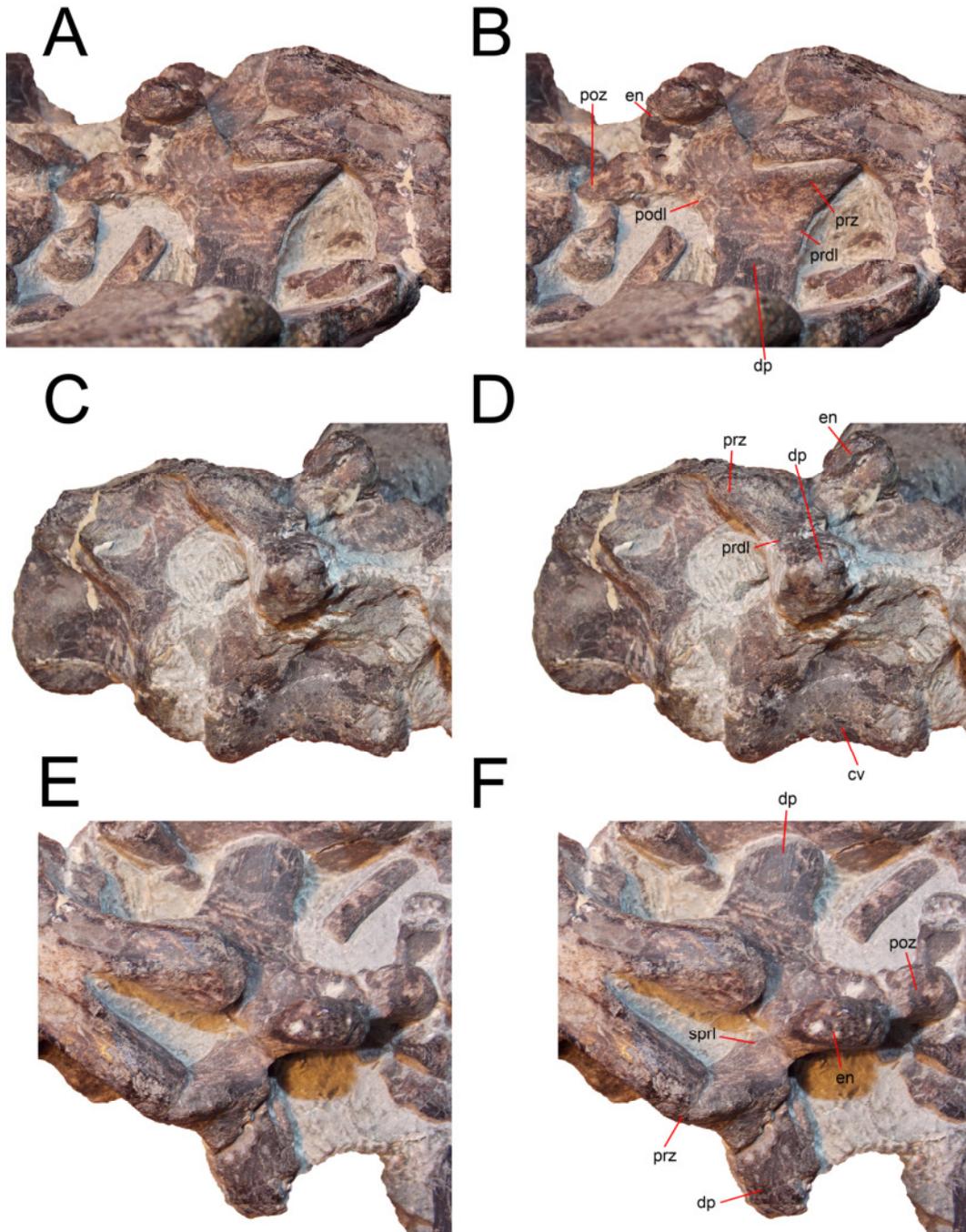


Figura 33. Dorsal 1 del ejemplar SNGM-1938 en vistas lateral derecha (A-B), lateral izquierda (C-D) y dorsal (E-F). Abreviaturas como en la figura 24. Escala: 20 mm.

En líneas generales, desde la dorsal 2 a la dorsal 7, se puede observar que los cuerpos vertebrales presentan el borde ventral cóncavo. Sin embargo, la concavidad ventral del cuerpo vertebral se va reduciendo cada vez más en la secuencia dorsal, de tal forma que los cuerpos vertebrales son más rectilíneos. Esto le da un aspecto más alargado a las vértebras dorsales posteriores. Las parapófisis están ubicadas más dorsalmente que en las vértebras anteriores, y están conectadas con la diapófisis a través de la lámina centrodiafisial anterior. La carilla articular de las parapófisis tiene un contorno subelíptico. Las diapófisis están desarrolladas y se proyectan lateralmente, perpendicular al plano axial. En vista dorsal se aprecia que se dirigen posteriormente. En la cara inferior están muy desarrolladas las láminas centrodiafisiales, robustas y anchas. Éstas estructuras delimitan una evidente fosa centrodiafisial. Las láminas prezigodiapofisial y postzigodiapofisial son marcadas. Entre estas estructuras y las láminas centrodiafisiales se forman las fosas centrodiafisiales anterior y posterior, las cuales están limitadas internamente por las láminas centroprezigapofisiales y centropostzigapofisiales.

Las espinas neurales de las dorsales 2 a 8 están bien desarrolladas, son altas, de contorno subcuadrangular y extendidas longitudinalmente. La espina neural se conecta con las prezigapófisis mediante láminas espinoprezigapofisiales alargadas. La espina neural se proyecta posteriormente alcanzando el nivel de las postzigapófisis, por lo cual las láminas espinopostzigapofisiales son muy cortas. De esta forma puede observarse que las espinas neurales están ubicadas bien posteriormente en las vértebras dorsales. Las prezigapófisis son alargadas y estrechas, diferentes de las prezigapófisis de las cervicales posteriores. Las facetas articulares zigapofisiales son planas y se orientan de forma oblicua medialmente.

A partir de la dorsal 5 se evidencia un cambio en la morfología general de las vértebras, sobre todo a nivel de la parte espinal. Las diapófisis se ubican más posteriormente, lo que hace que se reduzcan notablemente la fosa centrodiafisial posterior, la lámina postzigodiapofisial y la lámina centropostzigapofisial. Esto hace que la vértebra presente las estructuras anteriores a las diapófisis más desarrolladas que las posteriores a las mismas. En las vértebras dorsales anteriores a la quinta, estas láminas y estructuras vinculadas a las diapófisis están igualmente desarrolladas del lado anterior que del lado posterior a las diapófisis. Vinculado con esto, la fosa centrodiafisial anterior y la lámina centroprezigapofisial van cambiando de tamaño. En la dorsal 4 estas estructuras son de mayor tamaño que en la dorsal 5 y las demás

dorsales posteriores. La lámina centrodiapofisial anterior es bien corta en la dorsal 4 y se hace más alargada en la dorsal 5. Lo contrario sucede con la lámina centrodiapofisial posterior la cual es larga y oblicua en la dorsal 4 y se vuelve más corta y más vertical a partir de la dorsal 5. Sin embargo, esta última lámina conserva su forma hasta la dorsal 9, mientras que la lámina centrodiapofisial anterior vuelve a acortarse a partir de la dorsal 6, debido a que las parapófisis van migrando hacia una posición más dorsal, acercándose al borde ventral de las prezigapófisis y reduciendo la lámina centroprezigapofisial. Hasta la dorsal 4 las parapófisis se mantienen como una única superficie de articulación. Sin embargo, a partir de la dorsal 5, las parapófisis se van elevando dorsalmente, dando lugar a una nueva superficie de articulación ventral, posicionada en el extremo anterodorsal del cuerpo vertebral. Esta superficie se evidencia algo más en las dorsales 6 y 7, estando limitada por una leve cresta. La fosa centrodiapofisial se hace algo más grande a partir de la dorsal 5. Las postzigapófisis se vuelven mucho más cortas posteriormente. En las últimas dorsales las postzigapófisis son tan cortas que en vista dorsal casi no sobresalen del extremo posterior del cuerpo vertebral. Otra diferencia marcada que se observa en la serie dorsal es que hasta la dorsal 4 las pre y postzigapófisis están en el mismo plano dorsoventral, mientras que desde la dorsal 5 las postzigapófisis se ubica más dorsalmente que la prezigapófisis. Esto hace que la fosa centrodiapofisial posterior sea más alta que la anterior. Además, las láminas espinopostzigapofisiales se reducen aún más debido a que las postzigapófisis se aproximan más a la espina neural.

En vista dorsal el cambio entre las vértebras dorsales a partir de la dorsal 5 no es tan notorio. Sin embargo, puede observarse que las postzigapófisis manifiestan una reducción que se evidencia a partir de la dorsal 2, con postzigapófisis alargadas, y ya en la dorsal 4 las postzigapófisis son más cortas.

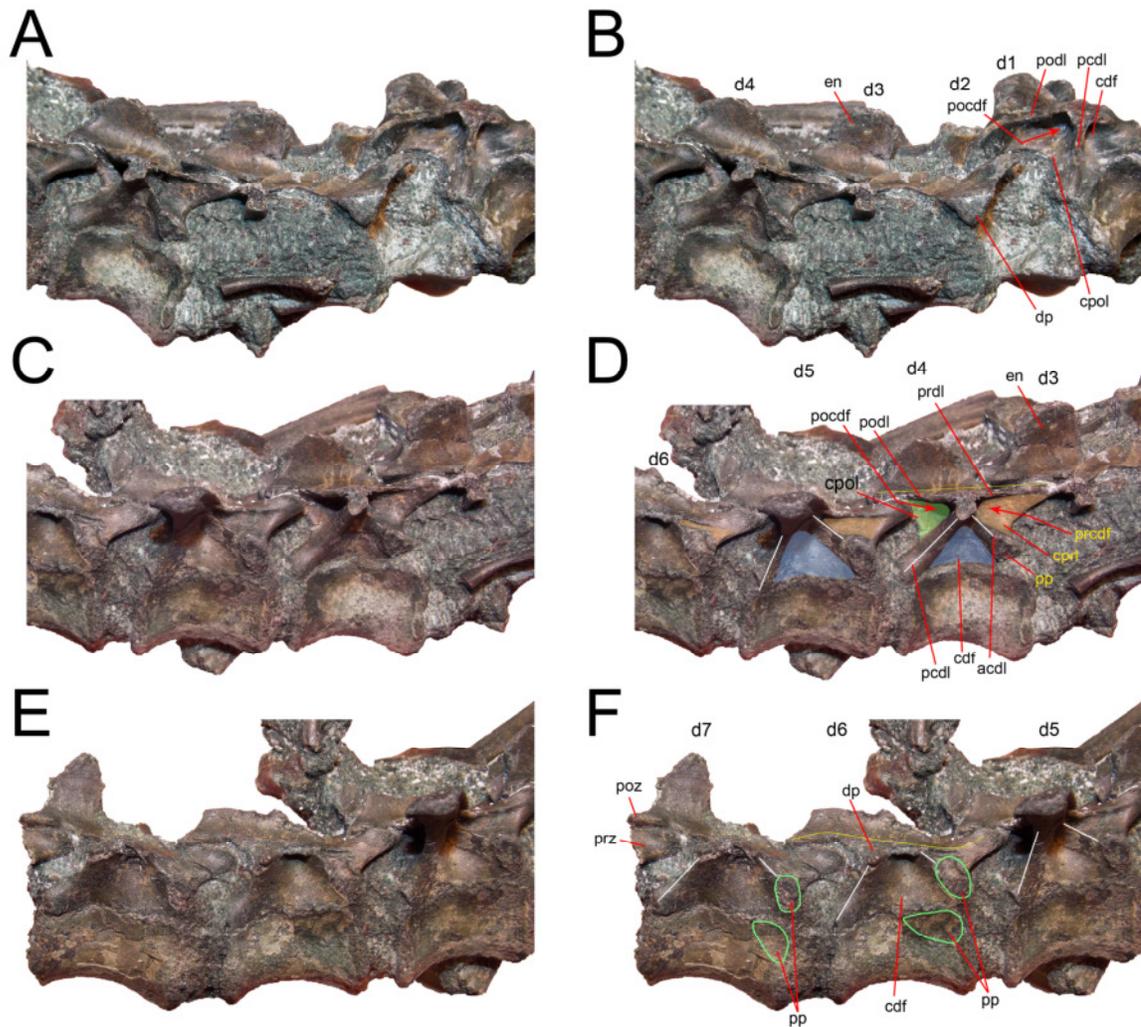


Figura 34. Vista lateral y detalles de las dorsales 1 a 4 (A-B), dorsales 3 a 6 (C-D) y dorsales 5 a 7 (E-F) del ejemplar holotipo. **Referencias:** **prcdf**, fosa centrodiapofisial anterior; **pocdf**, fosa centrodiapofisial posterior; **d**, dorsal; **cdf**, fosa centrodiapofisial; otras abreviaturas como en la figura 24. Los colores marcan las siguientes estructuras en vértebras sucesivas: azul, fosa centrodiapofisial; naranja: fosa centroprezigapofisial; verde, fosa centropostzigapofisial. Líneas blancas, láminas centrodiapofisiales; líneas amarillas, plano entre las prezigapófisis y las postzigapófisis. Escala: 20 mm.

En el ejemplar SNGM-1938 pueden observarse las mismas características que el ejemplar holotipo. Sin embargo, sólo pueden verse con claridad las vértebras dorsales 5ta. a 7ma., ya que las dorsales 2 a 4 están parcialmente adentro del bloque de sedimentos. Las dorsales 5 y 6 son muy similares entre sí.

A diferencia del holotipo, se puede observar el gran desarrollo de la fosa centrodiapofisial anterior y las láminas que la limitan (lámina prezigodiapofisial y lámina centrodiapofisial anterior). Esta fosa es casi inexistente en la dorsal 6 del holotipo. La fosa centrodiapofisial es amplia y está ubicada en el medio de la vértebra. Se ve claramente la diferencia de altura entre las prezigapófisis (más bajas) y las postzigapófisis (más altas), haciendo que la conexión entre ambas, dada por las láminas diapofisiales, se encuentre en sentido oblicuo, descendiendo hacia el lado anterior. En la dorsal 6 se nota la vinculación entre la espina neural anteroposteriormente extensa, con las postzigapófisis, ubicándose casi encima de esta últimas y haciendo que las láminas espinopostzigapofisiales sean muy cortas y casi verticales. En contraposición, las láminas espinoprezigapofisiales son muy largas y de posición horizontal.

En estas vértebras las parapófisis no parecen estar divididas como se observa en el ejemplar tipo. En la dorsal 5 las parapófisis parecen ser muy grandes, abarcando parte del cuerpo vertebral. Ninguna de las costillas está articulada junto con las vértebras, pero se observa la correspondencia de posición entre parapófisis y capítulos, y diapófisis y tubérculos.

La dorsal 7 se conserva casi completa y en un principio se encontraba articulada con la vértebra anterior, pero se pudo separar y preparar por separado. De esta forma puede observarse por completo el lateral izquierdo y la cara posterior de la misma.

El cuerpo vertebral es muy similar al de las dorsales anteriores. Puede verse que la superficie ventral es amplia y menos cóncava (en vista lateral) que las dorsales más anteriores. Como se observaba en las vértebras anteriores, las parapófisis no están separadas en dos superficies, como se ve en el holotipo. En esta vértebra las parapófisis son pequeñas y están ubicadas por encima del extremo anterodorsal del cuerpo vertebral.

La morfología de todo el sector espinal es similar a la dorsal 6. La principal diferencia con la dorsal 6 se da en la relación entre la espina neural y las postzigapófisis. En la dorsal 7 la espina neural tiene la misma forma que en la dorsal 6, pero el borde dorsal va descendiendo posteriormente hasta combinarse con la superficie dorsal de las postzigapófisis. De esta forma, la espina neural carece de borde posterior.

En vista posterior puede verse que el cuerpo vertebral de la dorsal 7 tiene contorno subcuadrangular, mientras que existe un escaso desarrollo de las postzigapófisis que casi no están proyectadas lateralmente. La fosa espinopostzigapofisial está muy reducida transversalmente, pero es dorsoventralmente

muy profunda. Su límite inferior lo forma una pequeña lámina intrapostzigapofisial, muy corta, y con forma de V (en vista posterior), la que parece formar un esbozo de hipantro. La lámina centrodiapofisial posterior posee una extensión lateral bien desarrollada que la comunica con la diapófisis. La diapófisis derecha está completa y está bien extendida transversalmente. Otra diferencia entre la dorsal 7 y la dorsal 6, es la reducción de la fosa centrodiapofisial anterior, la cual casi no existe en esta vértebra, similarmente a lo que sucede en el ejemplar holotipo.

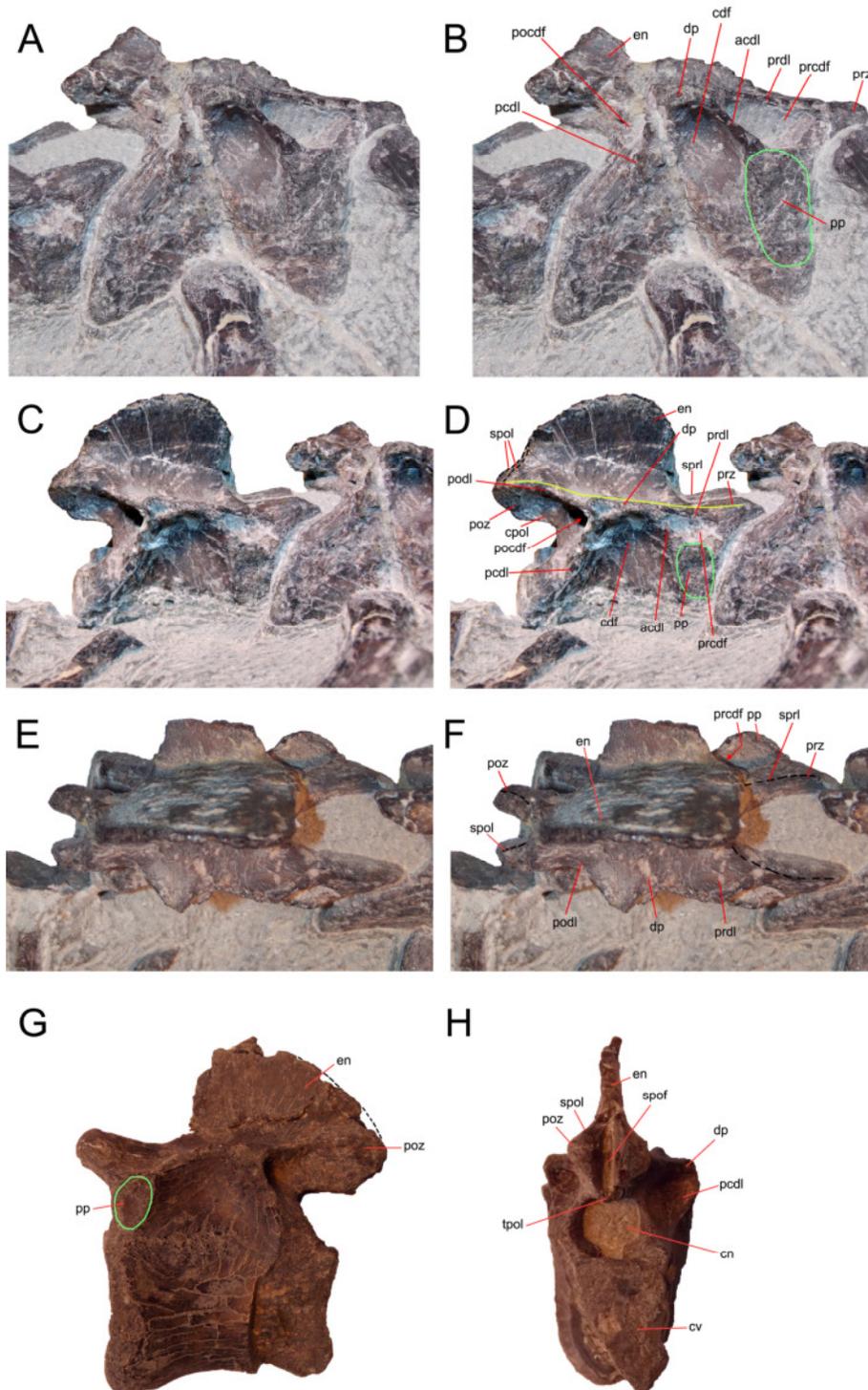


Figura 35. Dorsal 5 (A-B), dorsal 6 (C-F) y dorsal 7 (G-H) del ejemplar SNGM-1938 en vistas lateral (A-D, G), dorsal (E-F) y posterior (H). Abreviaturas como en las figuras 24 y 34. Los colores marcan las siguientes estructuras: circunferencias verdes, parapófisis; líneas amarillas, plano entre las prezigapófisis y las postzigapófisis. Escalas: 20 mm.

El ejemplar holotipo conserva las dorsales 8 y 9 articuladas y muy completas, así como restos de la dorsal 10. A primera vista la morfología de estas vértebras es muy similar a las dorsales inmediatamente precedentes. Una de las diferencias notables es que las parapófisis se hacen aún más dorsales haciendo que desaparezca totalmente la lámina centroprezigapofisial y la fosa centrodiapofisial anterior. Al ubicarse la parapófisis en la misma posición donde se encontraba la lámina centroprezigapofisial, hace que la misma se una dorsalmente con la lámina prezigodiapofisial. Las diapófisis vuelven a ubicarse en el medio anteroposterior de la vértebra, en el centro del arco neural en vista lateral. Son bien extendidas transversalmente, robustas y levemente orientadas hacia atrás. En vista dorsal se observa que las láminas prezigodiapofisial están muy desarrolladas y presentan proyecciones laterales que hacen de “techo” a las parapófisis.

Al igual que en las dorsales antes descritas las láminas centrodiapofisiales y la fosa centrodiapofisial están bien desarrolladas. Las pre y postzigapófisis están desarrolladas de la misma forma que en las vértebras precedentes.

En vista anterior se observa que las carillas articulares de las prezigapófisis (fragmentadas) se inclinan ventromedialmente. No se conservó la fosa espinoprezigapofisial. Además, se observa que las diapófisis se orientan dorsalmente.

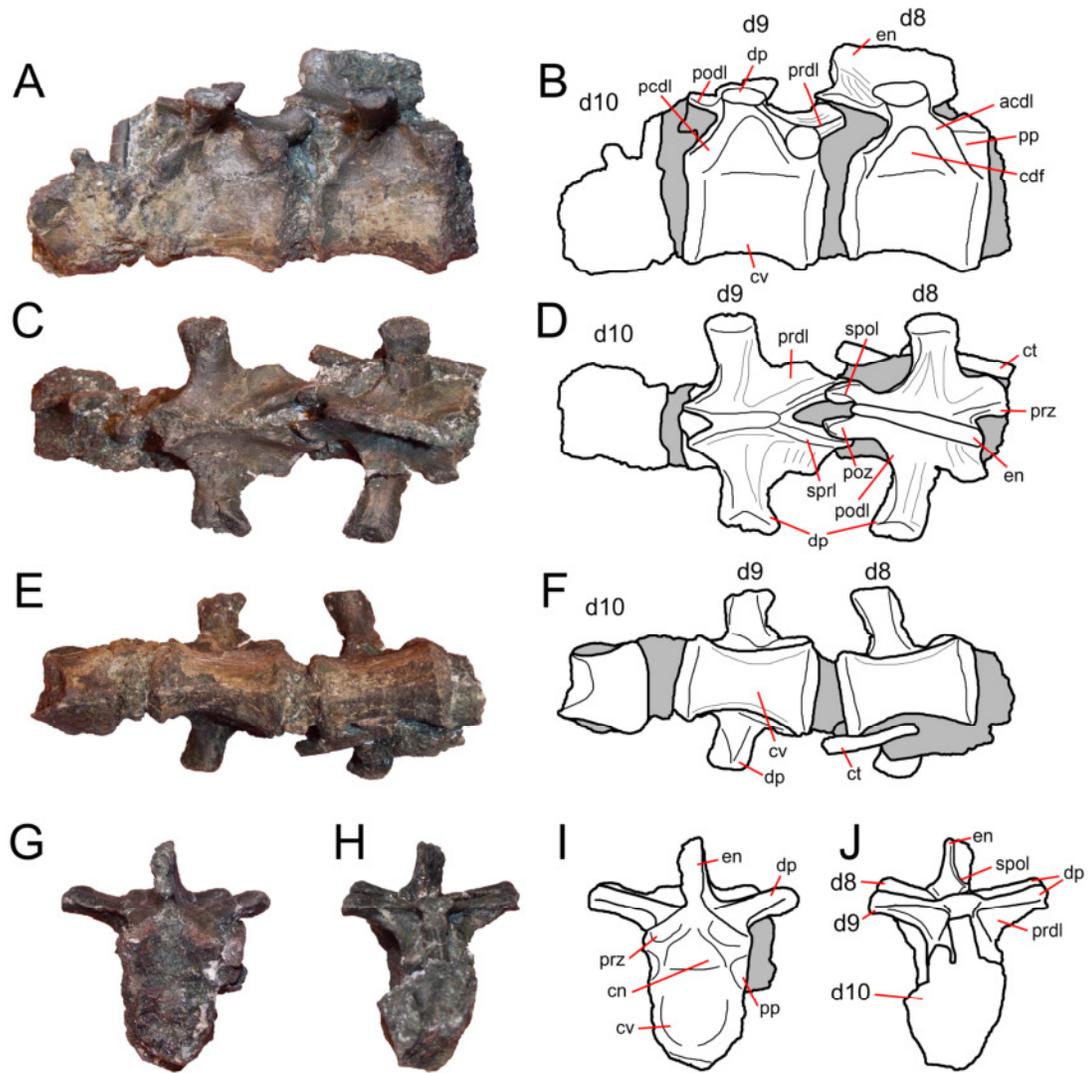


Figura 36. Dorsales 8, 9 y 10 y esquemas del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral derecha (A-B), dorsal (C-D), ventral (E-F), anterior (G, I) y posterior (H, J). Abreviaturas como en las figuras 24 y 34. Escala: 20 mm.

Comparaciones. *Chilesaurus* presenta algunos rasgos compartidos con ciertos sauropodomorfos basales. Entre los rasgos compartidos se pueden mencionar la presencia de espinas neurales largas y altas, y algunas de contorno cuadrangular, láminas centrodiapofisiales muy desarrolladas, cuerpos vertebrales sin estructuras neumáticas, algo alargados y con el límite ventral poco cóncavo. Además, comparten las prezigapófisis bien alargadas anteriormente, las láminas pre y postzigapofisiales muy desarrolladas. También comparten las diapófisis levemente elevadas dorsalmente y la carencia o escaso desarrollo de una fosa centrodiapofisial anterior, con las parapófisis

bien dorsales y casi en relación con la lámina prezigodiapofisial. Estos rasgos se observan por ejemplo en *Adeopapposaurus* (Martínez, 2009). Sin embargo, *Chilesaurus* se distingue de éste y de otros sauropodomorfos en varios rasgos: por ejemplo, la reducción de las postzigapófisis en las dorsales posteriores en *Chilesaurus*, que en los sauropodomorfos basales están casi igualmente desarrolladas que las prezigapófisis (e.g. *Guaibasaurus*, *Plateosaurus*, *Mussaurus*; Galton, 1984; Bonaparte et al., 2007; Otero & Pol, 2013), y la ausencia del complejo hiposfeno-hipanto, carácter diagnóstico de Saurischia (ver Novas, 1996).

Chilesaurus comparte con algunos saurisquios basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Eoraptor*; Bonaparte et al., 2007; Sereno et al., 2013) la presencia de cuerpos vertebrales anteroposteriormente alargados, espinas neurales anteroposteriormente cortas en las primeras dorsales y alargadas en las dorsales posteriores. Estos rasgos son distintos en otros saurisquios basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, *Sanjuansaurus*, *Unaysaurus*; Colbert, 1970; Novas, 1993; Leal et al., 2004; Alcober & Martínez, 2010), con cuerpos vertebrales cortos y espinas neurales poco extendidas anteroposteriormente. *Chilesaurus* se diferencia de éstos taxones en que posee las prezigapófisis bien extendidas anteriormente y las postzigapófisis cortas. Además, *Eoraptor* y *Guaibasaurus* poseen láminas centrodiafisiales bien desarrolladas, aunque en menor grado que en *Chilesaurus*.

Una particularidad de *Chilesaurus* es la presencia de dos superficies formando las parapófisis. Esto se observa en las dorsales 5 a 7. Una morfología similar sólo ha sido reportada en las primeras dorsales de *Eoraptor* (Sereno et al., 2013).

Dentro de los Theropoda, a pesar de las similitudes que presenta *Chilesaurus* con los Coelophysoidea y los Ceratosauria basales en las cervicales, las dorsales son bien distintas. En varios taxones de estos grupos los cuerpos vertebrales de las dorsales anteriores son cortos anteroposteriormente (e.g. *Spinostropheus*; Sereno et al., 2004) y todo el sector espinal es mucho más alto que el cuerpo, y con las diapófisis más grandes y bien extendidas lateralmente (e.g. *Dilophosaurus*, *Elaphrosaurus*; Welles, 1984; Rauhut & Carrano, 2016), el canal neural es angosto y de forma triangular, las láminas prezigodiapofisiales están muy desarrolladas (e.g. *Cryolophosaurus*; Smith et al., 2007), etc. Las similitudes que muestran son que las espinas neurales están bien extendidas anteroposteriormente y llegando hasta la parte dorsal de las postzigapófisis, las cuales están algo reducidas.

Chilesaurus se diferencia de varios Tetanurae basales (e.g. *Eustretospondylus*, *Megalosaurus*; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a) en que, en éstos últimos, las dorsales poseen las diapófisis muy desarrolladas, con los extremos proyectados dorsalmente, los cuerpos vertebrales son cortos y poseen pleurocelos (en general uno) en el medio de cada cara lateral, la superficie de articulación intervertebral anterior es plana y la superficie posterior es cóncava, las láminas centrodiapofisiales están hipertrofiadas, limitando entre ellas una profunda fosa centrodiapofisial, las parapófisis están ubicadas en el extremo anterodorsal del cuerpo vertebral (no están muy proyectadas dorsalmente como en *Chilesaurus*), las prezigapófisis son muy cortas, como también las postzigapofisis, y presenta hiposfeno-hipantro. Las similitudes que presenta *Chilesaurus* con estos taxones corresponden a las dorsales posteriores, donde se ve que la espina neural es alargada anteroposteriormente y el borde posterior está ubicado por encima de las postzigapófisis, las diapófisis se posicionan más posteriormente y las parapófisis se hacen levemente más dorsales, dando lugar a una fosa centrodiapofisial anterior más chica y de forma triangular, bastante similar a la condición que se observa en la dorsal 5 de *Chilesaurus*, los cuerpos vertebrales son comprimidos a la mitad de su eje anteroposterior, y la fosa espinopostzigapofisial tiene forma de V. En síntesis, las dorsales de *Chilesaurus* muestran varias similitudes con la dorsales de algunos Tetanurae basales, particularmente con las dorsales posteriores.

En comparación con otros tetanuros no celurosaurios (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Torvosaurus*, *Sinraptor*, *Baryonyx*, *Allosaurus*, Madsen, 1976a; Bonaparte, 1986; Britt, 1991; Currie & Zhao, 1993; Charig & Milner, 1997), *Chilesaurus* muestra una morfología más dispar. Estos tetanuros muestran cuerpos vertebrales más cortos, diapófisis proyectadas posteriormente, en las dorsales anteriores las diapófisis están bien extendidas lateralmente y en las dorsales posteriores se dirigen dorsalmente, presentando amplias láminas prezigodiapofisial y centrodiapofisial posterior y muy cortas láminas centrodiapofisiales anteriores. Las pre y postzigapófisis son muy anchas transversalmente, sobre todo en las dorsales anteriores. Los cuerpos vertebrales son opistocélicos en las dorsales anteriores y anficélicos en las posteriores.

Tabla 3. Medidas (en mm) de las vértebras dorsales de *Chilesaurus*. **Referencias:** **M**, máxima; **cv**, cuerpo vertebral; **sa**, superficie anterior; **sp**, superficie posterior; **D**, dorsal. Las medidas de largo lateromedial del cuerpo vertebral fueron tomadas a la mitad de la longitud anteroposterior del mismo, por lo cual corresponde al diámetro mínimo del cuerpo. El signo ~ indica medidas aproximadas.

	LDV				LAP				LLM			
	M	cv	sa	sp	M	cv	sa	sp	M	cv	sa	sp
SNGM-1935												
D1	34,70	19,23			24,01				~32,6			
D2					29,90							
D3					22,25				~41,4			
D4	33,64				22,15					14,77	13,26	
D5	~30,32				22,58				~41,8			13,48
D6					23,58					14,10	13,32	
D7	35,62	15,41			24,30					13,95	14,45	
D8	34,86				31,66	23,72			36,86	15,10	15,18	
D9					24,64				35,36	14,10	13,83	
D10										14,95		
SNGM-1938												
D1					34,03				54,34	18,80	17,50	
D2					33,47					21,63	16,14	
D3					30,68					14,06	14,77	
D4					34,16					13,53	13,59	
D6					45,11	33,27			7,26		19,75	

Vértebras sacras. A continuación se describen las vértebras sacras del ejemplar holotipo. Sin embargo, debido a la fragilidad del material, muchas vértebras no pudieron ser separadas del bloque de sedimentos, y por eso se las describen en las vistas donde pudieron ser individualizadas. Todo el sector de las sacras y elementos de la cintura pélvica parece haber sido bastante afectado por agentes post-mortem o diagenéticos, ya que son pocos los elementos que están en contacto directo y completos. Posteriormente se describen las vértebras sacras del ejemplar SNGM-1936, las cuales están articuladas entre sí pero no articuladas con otras vértebras ni con los elementos de la cintura pélvica.

El ejemplar holotipo (SNGM-1935) presenta seis vértebras en la región sacra. Estas seis vértebras son consideradas sacras de acuerdo a su morfología ya que en ninguna se pudo observar un contacto neto con el ilion, debido al tipo de preservación. De esta forma, son consideradas sacras las vértebras que muestran los cuerpos vertebrales íntimamente relacionados entre sí, casi fusionados, los canales neurales abiertos dorsalmente, y los procesos transversos desarrollados como costillas sacras. Posteriormente al ilion, aparece otra vértebra que no está en contacto con las anteriores y que muestra una morfología muy distinta, la cual podría corresponder a la caudal 1.

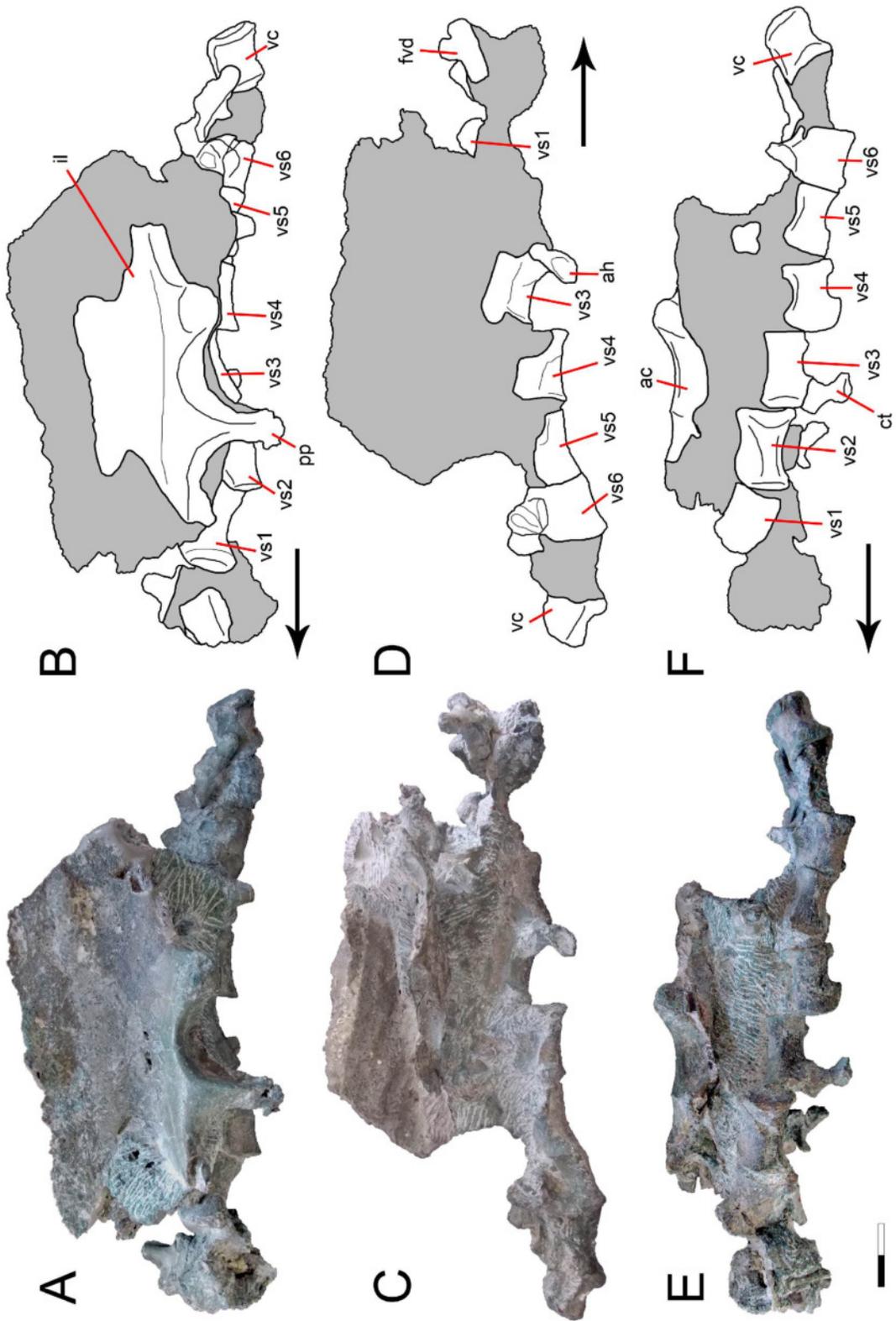


Figura 37. Vértabras sacras y restos asociados del ejemplar SNGM-1935 (holotipo) y esquemas en vistas lateral (A-B), medial (C-D) y ventral (E-F).

Referencias: **ac**, acetábulo; **ct**, costilla; **fdv**, fragmento de vértebra dorsal; **il**, ilion; **pp**, pedicelo púbico; **vc**, vértebra caudal; **vs**, vértebra sacra. Escala: 20 mm.

De las seis vértebras sacras reconocibles en el ejemplar tipo, las primeras tres poseen ciertas diferencias con las tres posteriores. El cuerpo vertebral es más largo en las primeras tres vértebras sacras. Los cuerpos vertebrales no parecen estar en contacto tan íntimo entre ellas, como en las posteriores. Lateralmente se observa que las primeras tres sacras son altas, mientras que las últimas tres son bastante deprimidas. En ninguna sacra se conservó el arco neural, con excepción de la sacra 6. La sacra 1 está ubicada al nivel del extremo anterior del ilion, mientras que el extremo posterior de la sacra 2 está al nivel del pedicelo púbico. La sacra 3 está al nivel del acetábulo, mientras que el borde anterior de la sacra 4 está al nivel del pedicelo isquiónico. Finalmente, las sacras 5 y 6 están al nivel del proceso postacebular del ilion.

En vista anterior se puede observar el cuerpo vertebral de la sacra 1, que es circular y cóncavo, mientras que la superficie posterior se observa en la sacra 2, y es de forma plana. En vista ventral se observa que la sacra 1 conserva la forma del cuerpo vertebral como en las dorsales presacras, con el centro transversalmente comprimido, aunque sin formar una quilla ventral conspicua. A diferencia de las dorsales, en todas las sacras se observa que el borde ventral del cuerpo vertebral es más rectilíneo en vista lateral. A medida que se hacen más posteriores las vértebras sacras van engrosando la zona media del cuerpo vertebral.

Todas presentan en el extremo anterior a los lados del cuerpo vertebral, las facetas articulares para las costillas sacras. La sacra 3 está articulada con una costilla del lado lateral derecho. Esta costilla está casi fusionada al extremo anterior del cuerpo vertebral. Los extremos proximal y distal de la costilla son robustos y anchos anteroposteriormente, mientras que el vástago es algo más estrecho anteroposteriormente. En el extremo proximal se observa una pequeña superficie de articulación (que queda libre), y que probablemente articulaba con el extremo posterior de la sacra 2. La superficie posterior de la sacra 3 parece estar en contacto más íntimo con la sacra 4, aunque ambas están desplazadas lateralmente entre sí por acción diagenética. La sacra 3 muestra un canal neural muy amplio transversalmente.

La sacra 4 es bastante más corta que la sacra 3. El extremo posterior del cuerpo vertebral muestra una pequeña faceta para las costillas. De esta forma, en la superficie lateral del cuerpo vertebral se distinguen dos facetas de articulación, una grande anterior para la costilla que comparte con la sacra 3, y otra pequeña posterior que articularía con la costilla que comparte con la sacra 5.

En las únicas sacras donde se observa el canal neural es en las sacras 3 y 4, ya que en las demás está cubierto por sedimentos. El canal neural es ancho y profundo.

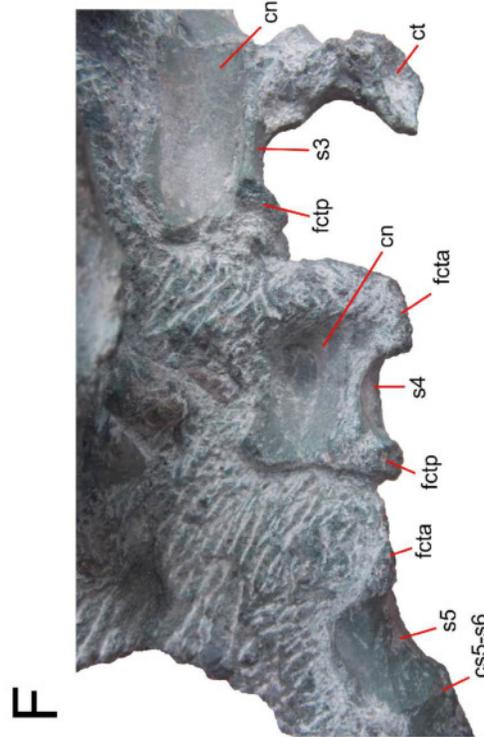
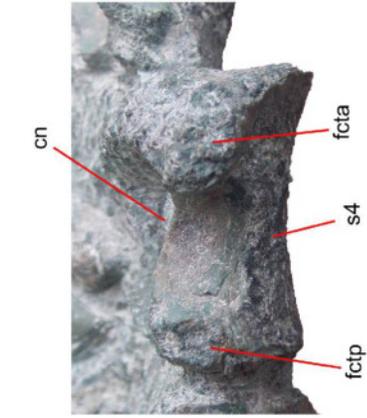
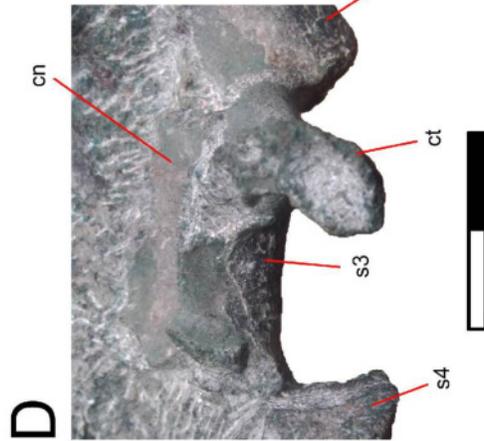
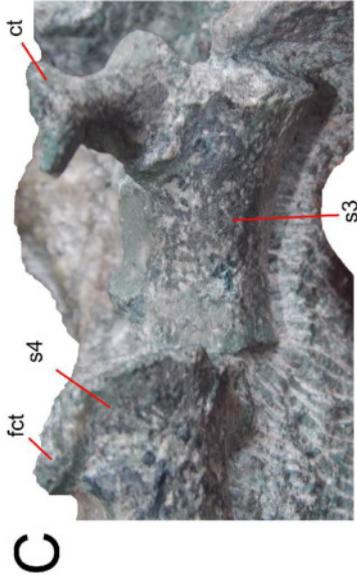
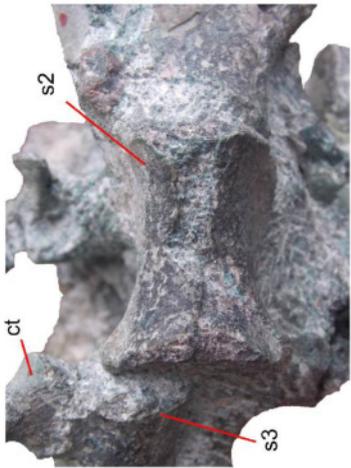


Figura 38. Detalles de las vértebras sacras del ejemplar SNGM-1935 (holotipo). **A**, sacra 1 en vista ventral; **B**, sacra 2 en vista ventral; **C**, sacra 3 en vista ventral; **D**, sacra 3 en vista lateral; **E**, sacra 4 en vista lateral; **F**, sacras 3 a 5 en vista lateral.

Referencias: **cn**, canal neural; **cs5-s6**, contacto de las sacras 5 y 6; **ct**, costilla; **fcta**, faceta para la costilla anterior; **fctp**, faceta para la costilla posterior; **s**, sacra. Escala: 20 mm.

La sacra 5 está íntimamente en contacto con la sacra 6, mostrando cierto grado de fusión. En el extremo anterior derecho se observa parte de la superficie de articulación con la costilla.

La sacra 6 es la mejor preservada ya que está casi entera. Es la única sacra que conservó gran parte del arco neural. El cuerpo vertebral es muy similar a la sacra anterior, es corto, de margen ventral rectilíneo en vista lateral y superficie ventral plana. Se observa que la costilla sacra está fusionada al cuerpo vertebral y al proceso transversal (o diapófisis). Sin embargo, se distinguen porque la costilla nace en la parte dorsal del cuerpo vertebral mientras que la diapófisis nace en la parte ventral del arco neural. Juntas forman un gran proceso que posee su extremo amplio y de superficie rugosa, donde articularía con el ilion. No se preservaron las prezigapófisis pero sí se conservan parte de las postzigapófisis, que son axialmente cortas. La espina neural está fragmentada y parece tener una forma similar a las dorsales posteriores, es decir, bien extendida anteroposteriormente.

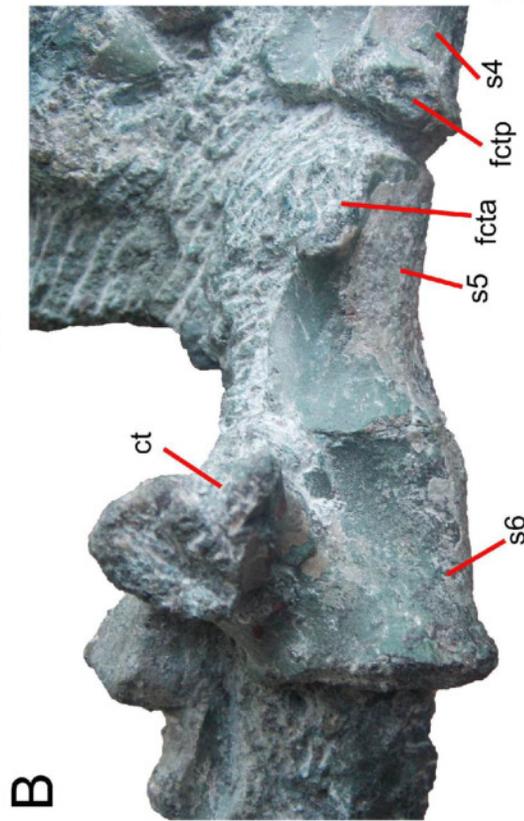
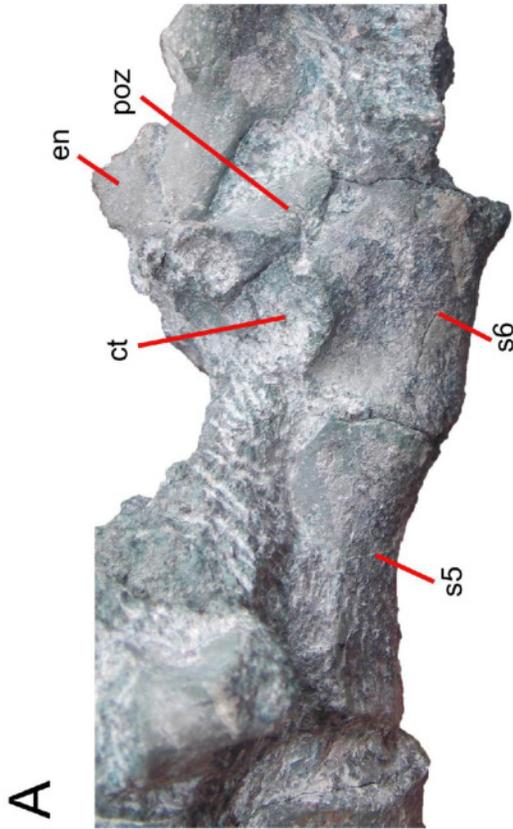
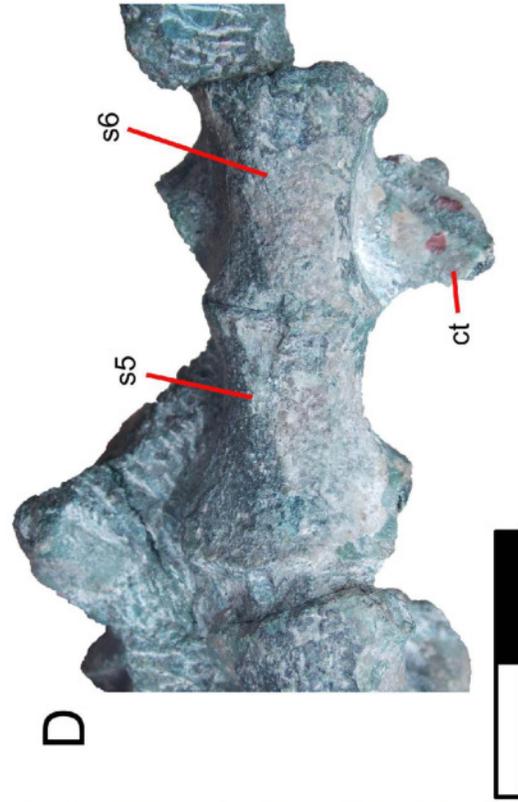
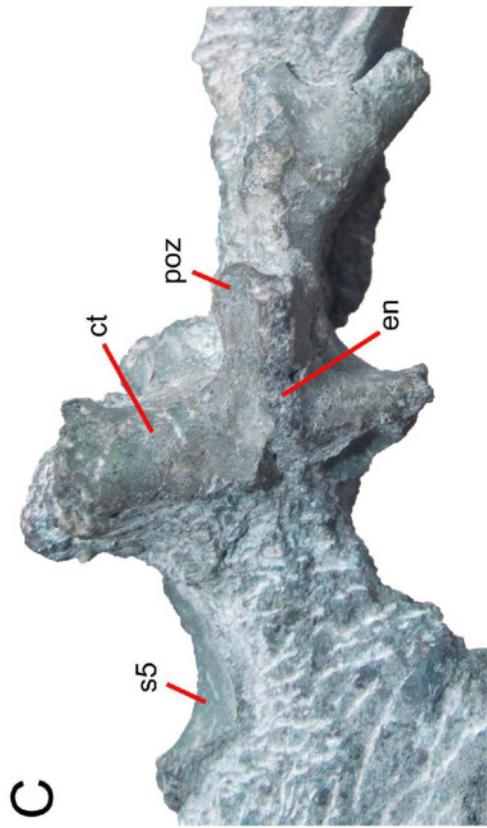


Figura 39. Últimas vértebras sacras del ejemplar SNGM-1935 (holotipo) en vistas lateral izquierda (A), lateral derecha (B), dorsal (C) y ventral (D). **Referencias:** **ct**, costilla; **en**, espina neural; **fcta**, faceta para la costilla anterior; **fctp**, faceta para la costilla posterior; **poz**, postzigapófisis; **s**, sacra. Escala: 20 mm.

El ejemplar SNGM-1936 presenta los centros vertebrales de cinco sacras. En este ejemplar varios huesos están en un bloque con mucho sedimento, por lo cual hay varias vistas que no se pueden describir debido a que no están preparados los materiales. Sin embargo pudieron separarse del bloque las dos últimas vértebras sacras. La numeración que se le asigna a las vértebras se debe a la ubicación topográfica en el bloque y teniendo en cuenta su morfología comparada a la del holotipo, las cinco sacras del ejemplar SNGM-1936 corresponderían a las sacras 1 a 5.

Las primeras dos vértebras sacras están íntimamente relacionadas. El borde ventral es levemente cóncavo en todas las sacras. En las sacras 1 y 2 existe una amplia faceta para la costilla, de forma subredondeada y de superficie muy rugosa. En las sacras 2 y 3 se puede observar la superficie posterior del cuerpo vertebral, la cual es bien cóncava. En la sacra 3 no se pudieron identificar más rasgos debido a la preservación del material. Las últimas dos vértebras sacras (sacras 4 y 5) son algo diferentes de las anteriores, principalmente en la faceta para las costillas sacras. Estas facetas están compartidas entre las vértebras contiguas, es decir, parte de una misma faceta para una costilla está en una vértebra y parte en la vértebra subsiguiente. La parte anterior de la faceta es mayor que la parte posterior. En conjunto, la faceta de la costilla es amplia y de forma subredondeada. Tanto el borde anterior como el borde posterior de la faceta presentan forma de S en vista lateral. Sin embargo, el borde posterior es mucho más engrosado y presenta un reborde que sobresale lateralmente (en vista ventral).

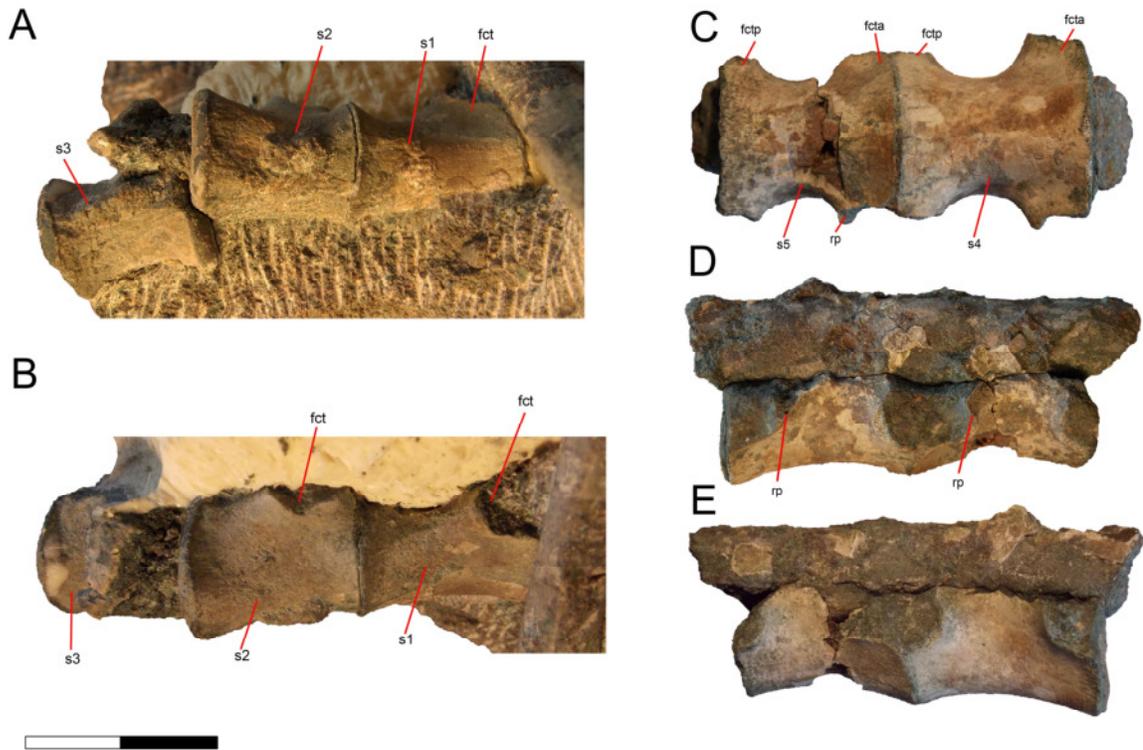


Figura 40. Vértabras sacras del ejemplar SNGM-1936. **A-B**, sacras 1 a 3 en vistas ventral (A) y lateral derecha (B). **C-E**, sacras 4 y 5 en vistas ventral (C), lateral izquierda (D) y lateral derecha (E). **Referencias:** **fct**, faceta para la costilla; **fcta**, faceta para la costilla anterior; **fctp**, faceta para la costilla posterior; **rp**, reborde posterior; **s**, sacra. Escala: 20 mm.

Comparaciones. *Chilesaurus* comparte con algunos sauropodomorfos basales la presencia de sacras con cuerpos vertebrales bajos, de superficie ventral plana, careciendo de crestas o surcos (e.g. *Saturnalia*, *Adeopapposaurus*, entre otros; Langer, 2003; Martínez, 2009; Pol et al., 2011a). Sin embargo, *Chilesaurus* se diferencia de la mayoría de los saurisquios basales y sauropodomorfos en el número de sacras, que en estos grupos no superan los tres segmentos (Bonaparte, 1972; Galton, 1984b; Novas, 1992; Benton et al., 2000; Langer, 2003; Kutty et al., 2007; Martínez, 2009; Sereno et al., 2013; Otero & Pol, 2013), o cuatro en unos pocos casos (e.g. *Leoneosaurus* y posiblemente *Mussaurus*; Pol et al., 2011; Otero & Pol, 2013) además, muchos sauropodomorfos basales presentan la superficie ventral levemente crestada (e.g. *Sellosaurus*, *Arcusaurus*; Galton, 1984b; Yates et al., 2011), o con un ancho surco central limitado por dos leves crestas (e.g. *Mussaurus*; Otero & Pol, 2013).

Chilesaurus se diferencia de los Theropoda basales en que éstos tienen de sacros de dos o tres vértebras (e.g. *Herrerasaurus*, *Eodromeus*, *Sanjuansaurus*, *Staurikosaurus*; Colbert, 1970; Novas, 1992; Alcober & Martínez, 2010; Martínez et al., 2011). En este aspecto, la presencia de más de tres sacras en *Chilesaurus*, sería un rasgo derivado, el cual es considerado diagnóstico de Neotheropoda. Así, en los Neotheropoda, el número de vértebras sacras asciende a 4 (*Dilophosaurus*, *Lophostropheus*; Welles, 1984; Ezcurra & Cuny, 2007) o posiblemente 5 como condición basal, como se observa en *Coelophysis* y varios Ceratosauria, como *Ceratosaurus*, *Majungasaurus*, etc. (Colbert, 1989; Carrano et al., 2002; O'Connor, 2007). Este número se mantiene en varios Tetanurae basales y varios grupos de Coelurosauria (e.g. *Sinraptor*, *Megalosaurus*, *Eustreptospondylus*, *Allosaurus*; *Tyrannosaurus*, *Sciurumimus*, *Shenzhousaurus*, *Jianchangosaurus*, *Suzhousaurus*, *Patagonykus*, *Haplocheirus*; Madsen, 1976a; Currie & Zhao, 1993; Novas, 1997a; Brochu, 2003; Ji et al., 2003; Li et al., 2008; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a; Choiniere et al., 2010a; Rauhut et al., 2012; Novas et al., 2012; Pu et al., 2013). Sin embargo, la cantidad de vértebras sacras parece incrementarse independientemente en los Ceratosauria y varios grupos de Coelurosauria, donde hay taxones con sacros de seis o siete vértebras (*Elaphrosaurus*, *Carnotaurus*, *Eoabelisaurus*, Oviraptorosauria, Ornithomimosauria, Therizinosauria y Troodontidae derivados, etc.; Barsbold, 1974; Bonaparte et al., 1990; Sues, 1997; Zanno et al., 2009; Zanno, 2010a; 2010b; Pol & Rauhut, 2012; Lamanna et al., 2014; Lee et al., 2014; Cau et al., 2015; Rauhut & Carrano, 2016). En ciertos Maniraptora, como en Therizinosauria basales, Alvarezsauridae basales y algunos Dromaeosauridae, parece mantenerse el número ancestral de cinco sacras (Ostrom, 1976; Novas, 1997a; 1997b; Norell & Makovicky, 1997; Xu et al., 1999b; 2000; 2011; Hwang et al., 2002; Li et al., 2008; Pu et al., 2013; Godefroit et al., 2013a).

En los terópodos en general, las vértebras sacras presentan el cuerpo vertebral comprimido transversalmente y alto dorsoventralmente (Madsen, 1976a; Novas, 1992; 1997a; Currie & Zhao, 1993). Algunos Tetanurae basales presentan leves quillas ventrales (*Eustreptospondylus*, *Megalosaurus*; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a). Como en *Chilesaurus*, en varios Tetanurae basales el cuerpo vertebral es algo bajo dorsoventralmente, como se observa en *Condorraptor* y *Megalosaurus* (Rauhut, 2005; Benson, 2010a).

Al igual que en las vértebras anteriores, las vértebras sacras de *Chilesaurus*, no presentan ninguna estructura neumática. En varios grupos de terópodos derivados es común observar depresiones o incluso forámenes o pleurocelos en el cuerpo vertebral, como en ciertos Ceratosauria (*Majungasaurus*, *Majungatholus*; O'Connor & Claessens, 2005; O'Connor, 2006; 2007), Tetanurae basales (*Condorraptor*, *Megalosaurus*, *Mapusaurus*, *Tyrannotitan*, etc., Harris, 1998; Rauhut, 2005; Coria & Currie, 2006; Benson, 2010a; Zanno & Makovicky, 2013b; Canale et al., 2015), y varios Coelurosauria (Currie & Russell, 1988; Brochu, 2003; Rauhut, 2005; Benson, 2010a; Zanno, 2010b; Prieto-Marquez et al., 2012; Porfiri et al., 2014). En este aspecto, *Chilesaurus* mantiene la condición plesiomórfica para Theropoda, que corresponde a la carencia de orificios neumáticos en los centros vertebrales (Rauhut, 2003).

En *Chilesaurus* no se pudo individualizar si las costillas sacras están verdaderamente fusionadas a los procesos transversos. En la única costilla sacra observada relativamente completa, ésta presenta los extremos articulares expandidos. En los sauropodomorfos basales, las costillas sacras están fusionadas con los procesos transversos (o diapófisis) y son bien expandidas y robustas en toda su extensión (Langer, 2003; Martínez & Alcober, 2009; Sereno et al., 2013). En los terópodos en general las costillas sacras están fusionadas con las diapófisis y son robustas y amplias anteroposteriormente (Madsen, 1976a; Welles, 1984; Bonaparte et al., 1990; Brochu, 2003; Li et al., 2008). En algunos Tetanurae derivados pueden observarse costillas sacras con vástagos elongados y extremos ensanchados (e.g. *Nothronychus*; ver Zanno et al., 2009).

Vértebras caudales. El holotipo (SNGM-1935) es el único de los ejemplares que preserva las vértebras caudales. La caudal 1 está articulada con las sacras en el mismo bloque de sedimentos (ver Figura 37). Las demás caudales preservadas están articuladas en el mismo bloque de sedimentos y separadas de la primera caudal. Las estructuras correspondientes al arco neural de las primeras tres vértebras caudales están muy fragmentadas. Las caudales posteriores articuladas son ocho y están parcialmente articuladas con los arcos hemales. En consecuencia, se conservan en total 11 vértebras caudales. La caudal 11 está muy fragmentada, conservando sólo la parte anterior del cuerpo vertebral y las prezigapósis. Las caudales 2 y 3 sólo preservaron parte de los cuerpos vertebrales. Están algo alteradas y montadas una a otra por agentes post-mortem. Los arcos neurales de las mismas se perdieron. En ambas se observa que el

cuerpo vertebral es angosto transversalmente, particularmente en la mitad de la extensión del cuerpo, formando una quilla en la superficie ventral. En vista lateral se observa que el margen ventral en cóncavo, un rasgo que se observa también en las caudales más distales. Las superficies anterior y posterior están completas sólo en la caudal 2, en la que se observa que ambas son levemente cóncavas (ver Figura 41).

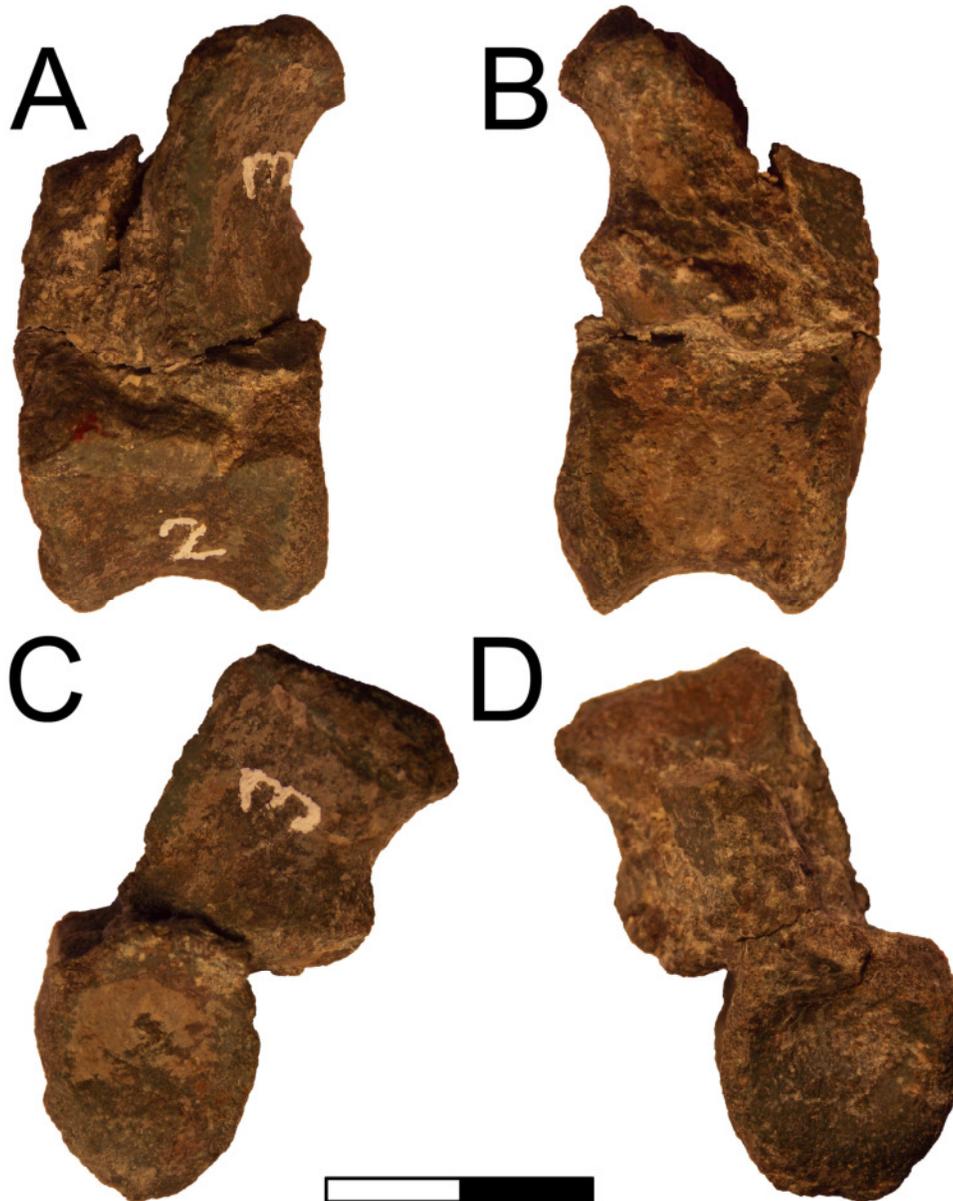


Figura 41. Caudales 2 y 3 del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral izquierda (A), lateral derecha (B), posterior (C) y anterior (D). Escala: 20 mm.

Todas las caudales conservadas que siguen (4 a 11) presentan cuerpos de forma cilíndrica, cortas longitudinalmente.

En vista lateral, la superficie ventral es cóncava, más que en las demás vértebras del esqueleto. Esta forma se debe a que en los extremos anterior y posterior de cada vértebra están las facetas de articulación con los arcos hemales. Las superficies anterior y posterior son planas a levemente cóncavas. En ninguna caudal se observaron estructuras neumáticas, como forámenes, pleurocelos, depresiones, etc. Las facetas de articulación con los arcos hemales son grandes, y presentan forma triangular en vista ventral. Ambas facetas (la posterior de cada vértebra con la anterior de la vértebra sucesiva) forman en vista lateral una superficie articular en forma de V invertida (ver Figura 42).

En la caudal 1 la superficie ventral es plana, careciendo de crestas o surcos, aunque posteriormente los cuerpos vertebrales se van angostando de forma que la superficie ventral adquiere forma de cresta. En la caudal 1 no se observan superficies articulares para los arcos hemales. Recién en la caudal 3 se evidencian bien estas facetas articulares.

Se observa una gran robustez en el arco neural en general. Los procesos transversos están muy desarrollados y dirigidos perpendicularmente al plano axial. Algunas caudales presentan los procesos transversos levemente dirigidos hacia atrás (posteriormente). Son más robustos que los procesos transversos de las dorsales y más comprimidas dorsoventralmente. En vista dorsal puede observarse que las primeras caudales (4-5) y las últimas caudales preservadas (9-10) poseen procesos transversos más gráciles que las caudales 6 a 8, donde éstas son bien robustas y poseen los extremos levemente más ensanchados que las bases. Distinto de las dorsales, en las caudales no existe una fosa en la base de las diapófisis y la espina neural. En algunas caudales puede observarse una leve depresión debajo de las diapófisis. Las láminas prezigodiapofisiales están más desarrolladas que las postzigodiapofisiales. Esto se observa claramente en vista dorsal, donde las diapófisis muestran un borde anterior bien cóncavo que termina en los laterales de las prezigapófisis, mientras que los bordes posteriores son rectos. En vista lateral se observan láminas centrodiapofisiales muy poco desarrolladas. La lámina centrodiapofisial anterior está algo más desarrollada que la posterior, limitando ventralmente a una lámina centroprezigapofisial poco desarrollada (en comparación con las vértebras presacras).

Las prezigapófisis están bien desarrolladas, similar en extensión a las de las primeras dorsales, pero morfológicamente distintas. Están bien proyectadas anteriormente y muy poco lateralmente. Las facetas de articulación se orientan dorsomedialmente, constituyendo los límites laterales de la fosa espinoprezigapofisial en forma de V (en vista dorsal). Desde el extremo dorsolateral de cada faceta articular nace la lámina espinoprezigapofisial, conspicua y bien desarrollada, que se une con su par opuesto en la base de la espina neural. La fosa espinoprezigapofisial bien desarrollada está limitada lateralmente por las láminas espinoprezigapofisiales y ventralmente por una lámina intraprezigapofisial. Hasta la caudal 6 estas estructuras (láminas espinoprezigapofisiales, fosa espinoprezigapofisial, y láminas intraprezigapofisiales) presentan un buen desarrollo; sin embargo, a partir de la caudal 7 se observa una reducción en el tamaño de todas ellas. Las prezigapófisis se hacen algo más cortas ocupando una posición más próximas entre sí, las láminas espinoprezigapofisiales son menos conspicuas y la fosa espinoprezigapofisial es mucho menos profunda y más angosta. Este cambio en las estructuras se hace notar a través de la forma que presentan en vista dorsal ambas prezigapófisis junto con las fosas espinoprezigapofisiales, donde en las primeras caudales tienen forma de U mientras que en las últimas presentan forma de V.

Las espinas neurales poseen superficies planas, y están muy desarrolladas anteroposterior y dorsoventralmente e inclinadas posterodorsalmente en todas las caudales preservadas. Las espinas neurales de todas las caudales preservadas están marcadamente inclinadas hacia atrás, ubicándose directamente por encima de las postzigapófisis. Esta inclinación de las espinas hace que la unión entre el margen dorsal y el margen anterior de las espinas se ubique en el extremo dorsal, proyectándose a modo de proceso. Los bordes dorsales de las prezigapófisis tienen una forma cóncava muy abierta, formando un ángulo obtuso (ver Figura 41). Sólo una espina conservó el extremo dorsal, donde se observa que es truncado. El borde posterior de las espinas está unido con los bordes dorsales de las postzigapófisis. La inclinación tan posterior de las espinas hace que las postzigapófisis se encuentren casi en el extremo de las mismas, por lo que las láminas espinopostzigapofisiales son muy cortas y no se forma una fosa espinopostzigapofisial. Las postzigapófisis están poco desarrolladas, incluso en varias caudales no superan el límite posterior del cuerpo vertebral. Las facetas articulares son redondeadas y de menor tamaño que las facetas de las prezigapófisis. En las caudales 4 y 5 se observa una protuberancia anterior a las postzigapófisis y unida por una leve

cresta con éstas últimas, justo debajo y a los lados de la base de las espinas, que parecen ser vestigios posteriores de las láminas epipofisial-prezigapofisiales.

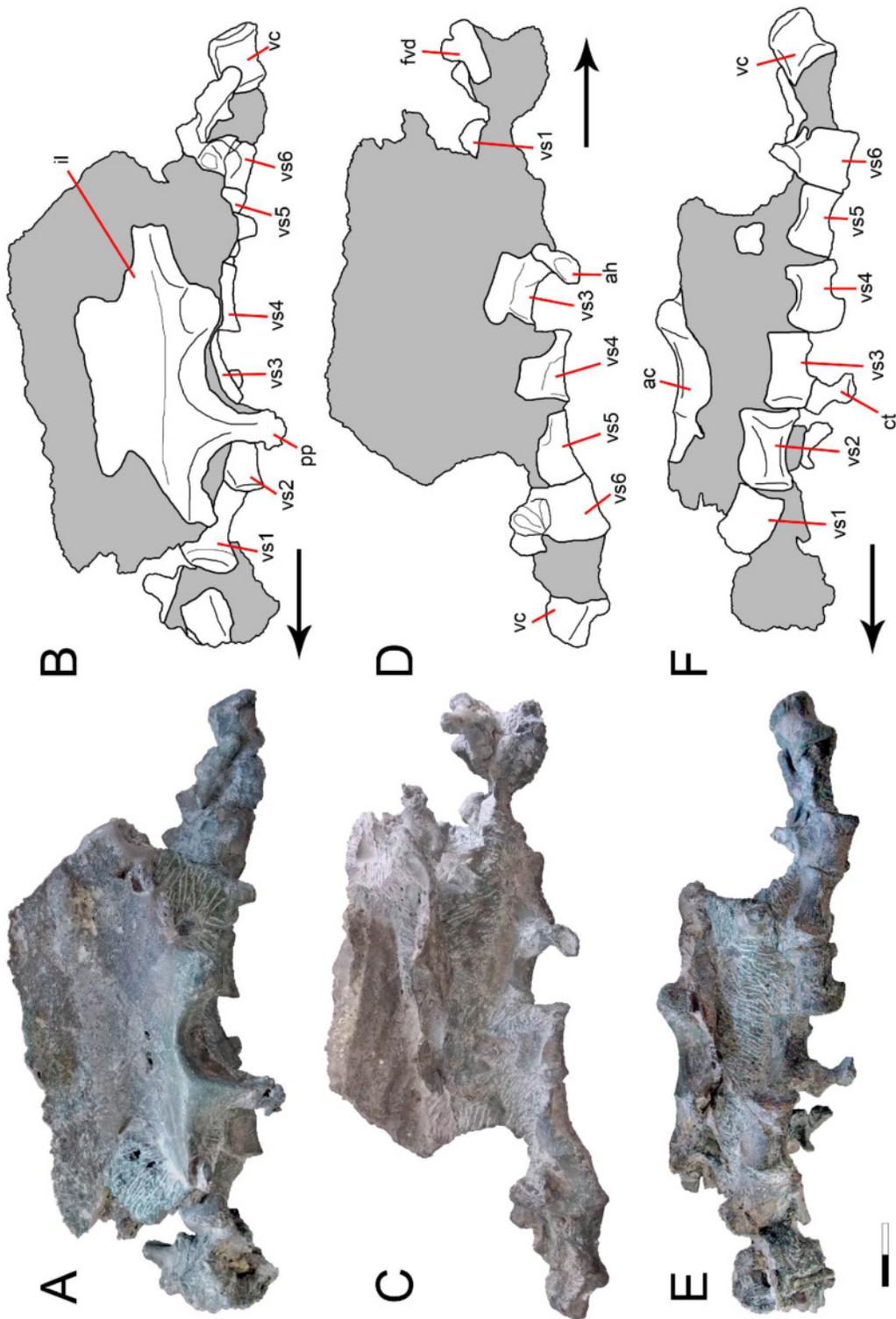


Figura 42. Caudales 4 a 11 (A,C,E,G) y esquemas (B,D,F,H) del ejemplar SNGM-1935 (holotipo), en vistas lateral derecha (A-B), izquierda (C-D), dorsal (E-F) y ventral (G-H). **Referencias:** ah, arcos hemales; c, caudal; qv, quilla ventral; otras abreviaturas como en la figura 24. Escala: 20 mm.

Tabla 4. Medidas (en mm) de las vértebras sacras y caudales de *Chilesaurus*. **Referencias:** S, sacra; C, caudal; otras abreviaturas como en la tabla 3. El signo ~ indica medidas aproximadas. El * indica las medidas de partes fragmentadas.

	LDV		LAP		LLM	
	M	cv	M	cv	M	cv
SNGM-1935						
S1						
S2				24,77		12,20
S3				26,15		13,68
S4				23,04		12,01
S5				21,60		12,50
S6				19,88		10,18
C1				18,78		13,42
C2				18,25		12,09
C3				20,40		
C4			29,17			
C5	24,67		29,13	21,97	~40,99	
C6	23,07		27,97	19,62	41,52	
C7	20,11			20,11		
C8	20,27		26,59	21,30	37,15	
C9	20,20		26,66	19,72	36,98	
C10	19,36		28,83	19,88	39,19	
C11				14,57*		

Arcos hemales. Se conservan cinco arcos hemales casi completos de los cuales cuatro están articulados con las vértebras caudales. Los arcos hemales articulados corresponden a las caudales 5-6, 9-10, 10-11 y 11-12. Son muy alargados y presentan un extremo proximal subcuadrangular, un vástago estrecho y alargado, y un extremo distal expandido anteroposteriormente. En vista anterior o posterior se observa que la superficie proximal presenta forma de silla de montar, con dos procesos laterales y una depresión medial que le dan forma de V al borde proximal. De esta superficie sólo queda libre (sin articulación) una pequeña porción anterior que forma un borde semicircular hasta el vástago. La porción posterior de esta superficie proximal presenta una faceta plana para la articulación con la caudal posterior, mostrando un ángulo recto entre la faceta anterior y la faceta posterior. En vista posterior, esta faceta proximal presenta forma de trapecio. El extremo proximal es la parte más ancha transversalmente y más expandida anteroposteriormente, ya que distalmente cada arco se comprime hasta su extremo distal, donde se expande anteroposteriormente y presentan forma espatulada (ver Figura 43E-H). En vista anterior la faceta proximal sólo está restringida a dos superficies articulares (una para cada lado de los laterales del cuerpo vertebral correspondiente). Distal a la superficie articular proximal se observa un gran foramen correspondiente al canal hemal, de forma suboval más elongado en su cara anterior que en su cara posterior (ver Figura 43A-D). Distalmente a este foramen, sobre la cara anterior y posterior, existe un surco longitudinal amplio y profundo. A los lados del canal hemal, partiendo de la superficie articular proximal, se originan dos crestas, las cuales están más marcadas sobre la cara anterior. Estas dos crestas se unen en la mitad distal del vástago del arco hemal.

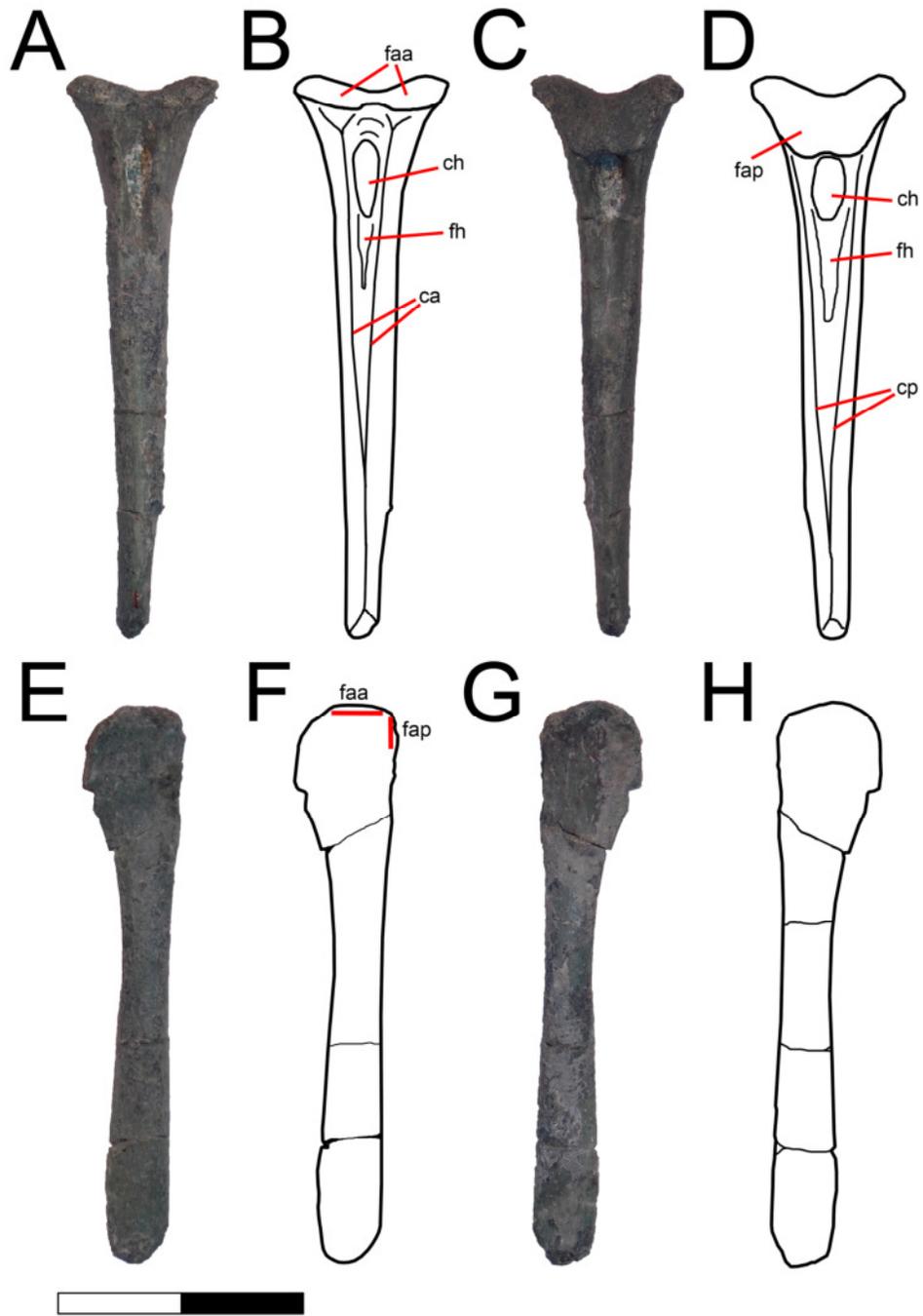


Figura 43. Arco hemal de una caudal anterior (A,C,E,G) y esquemas (B,D,F,H) del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vista anterior (A-B), posterior (C-D), lateral izquierda (E-F) y lateral derecha (G-H). **Referencias:** ca, crestas anteriores; ch, canal hemal; cp, crestas posteriores; faa, faceta articular anterior; fap, faceta articular posterior; fh, fosa hemal. Escala: 20 mm.

Comparaciones. *Chilesaurus* comparte con varios sauropodomorfos basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Coloradisaurus*, *Pantyraco*, *Adeopapposaurus*; Bonaparte et al., 1999; Martínez, 2009; Galton & Kermarck, 2010; Langer et al., 2011; Apaldetti et al., 2013), la presencia de cuerpos vertebrales subcuadrangulares, con espinas neurales bajas, dirigidas posteriormente y directamente ubicadas sobre la superficie dorsal de las postzigapófisis, los procesos transversos proyectados lateralmente y levemente posteriores.

Chilesaurus muestra arcos hemales en forma de Y, cerrados dorsalmente, con vástagos rectos, una constricción marcada en la mitad de su longitud y una expansión anteroposterior en el extremo distal. La forma de Y en los arcos hemales anteriores ha sido descrita y mencionada como una característica plesiomórfica en los reptiles, presente en *Sphenodon* (Hoffstetter & Gasc, 1969), y dentro de los dinosaurios en sauropodomorfos basales, varios sauropodos basales y eusauropodos basales y en teropodos (Salgado et al., 1997; Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002; Brochu, 2003; Otero et al., 2011; 2012).

Por otro lado, *Chilesaurus* se distingue de los Herrerasauridae en que éstos presentan los cuerpos vertebrales muy cortos anteroposteriormente, las espinas neurales altas, rectas y bien dirigidas dorsalmente, posicionadas en la mitad de la vértebra y los procesos transversos orientados posteriormente (e.g. *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, *Sanjuansaurus*; Galton, 1977; Novas, 1993; Alcober & Martínez, 2010).

Chilesaurus se diferencia de los Neotheropoda basales en que estos grupos presentan espinas neurales altas y perpendiculares al eje de la columna, o levemente dirigidas hacia atrás (e.g. *Dilophosaurus*, *Cryolophosaurus*; Welles, 1984; Smith et al., 2007), o bajas y bien extendidas anteroposteriormente (e.g. *Coelophysis*, *Liliensternus*; Huene, 1934; Colbert, 1989), los procesos transversos son anchos, proyectados dorsalmente y dirigidos hacia atrás y existe un hipófeno bien desarrollado (e.g. *Elaphrosaurus*, *Limusaurus*; Xu et al., 2009; Rauhut & Carrano, 2016). Además, los arcos hemales son largos y bien curvados posteriormente, mostrando un borde anterior convexo y un borde posterior cóncavo (e.g. *Limusaurus*, *Ceratosaurus*; Gilmore, 1920; Xu et al., 2009).

Las caudales de *Chilesaurus* son similares a las de los Tetanurae basales (e.g. *Eustreptospondylus*, *Megalosaurus*, *Dubreuillosaurus*; Allain, 2005; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a), en la presencia de espinas y procesos transversos bien desarrollados por lo menos hasta la caudal 8, las espinas neurales están marcadamente

inclinadas posterodorsalmente, el borde ventral del cuerpo ventral es ligeramente cóncavo, los procesos transversos están proyectados lateral o posteriormente, la quilla ventral existe pero no es pronunciada, y las superficies anteriores y posteriores del cuerpo vertebral son levemente cóncavas. Sin embargo, *Chilesaurus* se diferencia de los tetanuros basales mencionados en la ausencia de complejo hipósfeno-hipantro.

Otros Tetanurae basales son más disímiles a *Chilesaurus*, como *Condorraptor*, *Sinraptor*, *Torvosaurus*, *Allosaurus* (Madsen, 1976a; Britt, 1991; Currie & Zhao, 1993; Rauhut, 2005), en los cuales las espinas neurales son bien rectas y muy altas, no están dirigidas posteriormente separándose de las postzigapófisis, los procesos transversos son más largos y están dirigidas posteriormente, y las prezigapófisis son más cortas. *Chilesaurus* difiere de *Allosaurus* en que éste tiene las espinas neurales bien rectas y no ubicadas sobre las postzigapófisis. Sin embargo, como se observa en *Chilesaurus*, en *Allosaurus* las caudales distales a la caudal 3 van orientando progresivamente la espina neural en sentido posterior, ubicándose sobre las postzigapófisis (Madsen, 1976a). *Chilesaurus* difiere de varios tetanurae basales y celurosaurios basales en la presencia de estructuras neumáticas en los cuerpos vertebrales de las caudales anteriores (fosas con forámenes, pleurocelos, etc.), como puede verse en *Acrocanthosaurus*, *Shaochilong*, *Orkoraptor*, entre otros (Harris, 1998; Novas et al., 2008; Brusatte et al., 2012; Lü et al., 2013; Lamanna et al., 2014).

Cintura pectoral

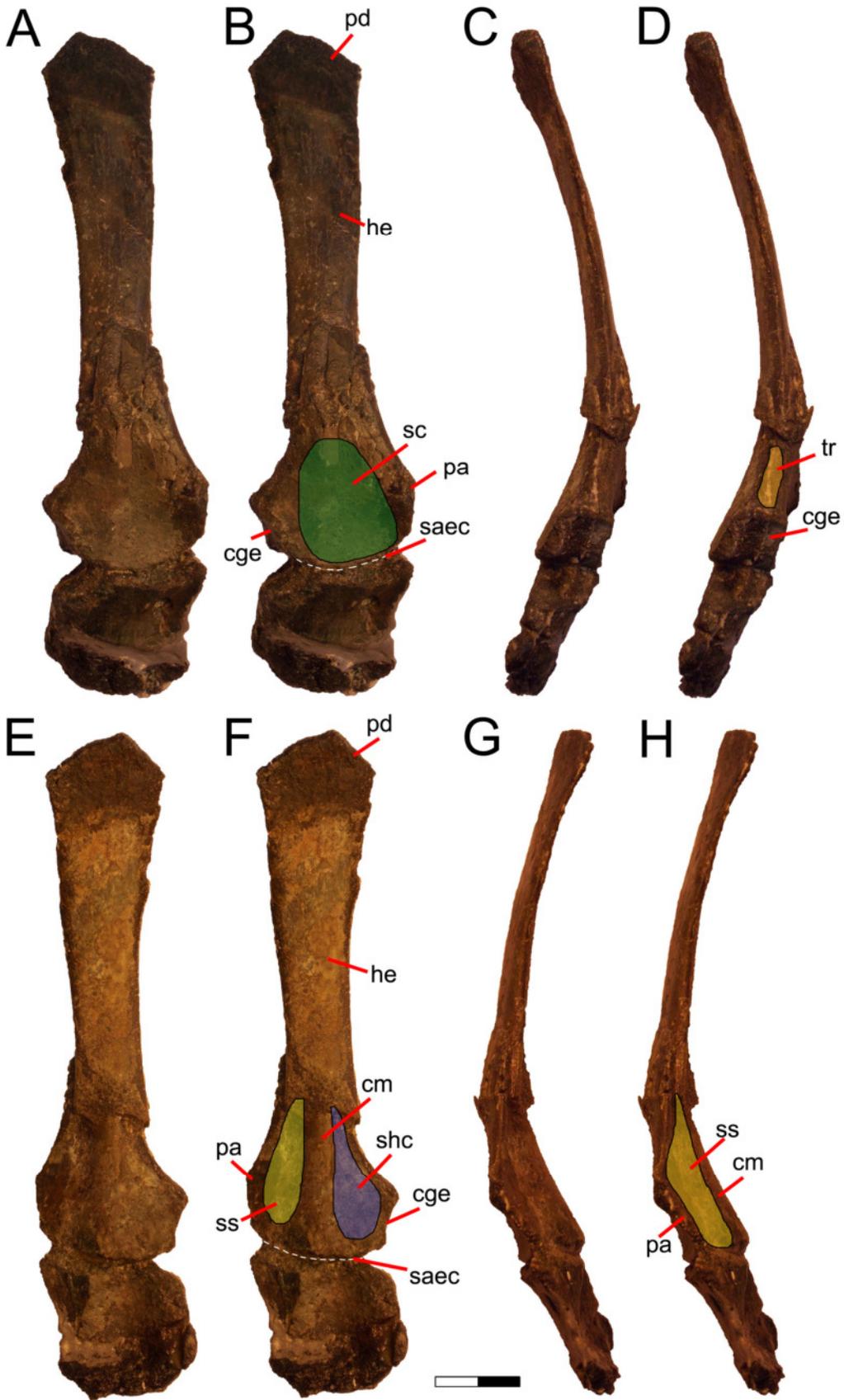
Escápula. En el holotipo (SNGM-1935) se conservan ambas escápulas completas, y en el ejemplar SNGM-1938 se preserva la escápula izquierda completa y una escápula derecha parcial.

La escápula es alargada, lateromedialmente aplanada, y con tendencia a expandirse distalmente. El sector proximal de la escápula es robusto.

El proceso acromial es alto pero poco proyectado anteriormente, y con un borde anterior recto. Entre el proceso acromial y el margen anterior del coracoides se desarrolla una amplia escotadura. La articulación con el coracoides es recta a ligeramente convexa ventralmente. Esta faceta de articulación es ancha y robusta. La superficie lateral del proceso acromial y del sector proximal de la escápula es cóncava, en coincidencia con la misma superficie en el coracoides, lo que podría reflejar un gran desarrollo del músculo *supracoracoideus* (Dilkes, 2000; Langer et al., 2007). La cavidad glenoidea posee bordes bien marcados, con superficie articular de contorno subcircular, muy similar a la del coracoides pero más amplia que en éste, y con el extremo proyectado posterodorsalmente.

Dorsal a la superficie glenoidea se observa una superficie algo ancha lateromedialmente, que podría corresponder a la zona de origen del *pars scapularis* del músculo *triceps* (Dilkes, 2000; Meers, 2003). Del lado medial del sector proximal de la hoja escapular se observa una cresta media leve, longitudinal, que recorre la línea media del hueso. Esta cresta separaría las superficies de origen de los músculos *scapulohumeralis caudalis* (del lado posterior y cercano a la cavidad glenoidea) y *subscapularis* (del lado anterior) (Langer et al., 2007). Ambas superficies son levemente cóncavas y poseen proporciones muy semejantes. Hacia la mitad del eje longitudinal de la hoja escapular la cresta media desaparece y lo que resta de la superficie medial en dirección distal es plana.

La hoja escapular es fina, y se va ensanchando anteroposteriormente en sentido distal. En vista lateral o medial se observa que el margen anterior, desde la base del proceso acromial, es recto, mientras que el margen posterior, desde la base de la protuberancia glenoidea, es cóncavo. En esta misma vista se observa que el eje longitudinal de la hoja escapular no es perpendicular a la sutura con el coracoides, sino que está inclinado en sentido posteroventral. La parte distal de la hoja escapular está levemente expandida, presentando un borde posterior algo más proyectado que el borde anterior, el cual es casi recto.



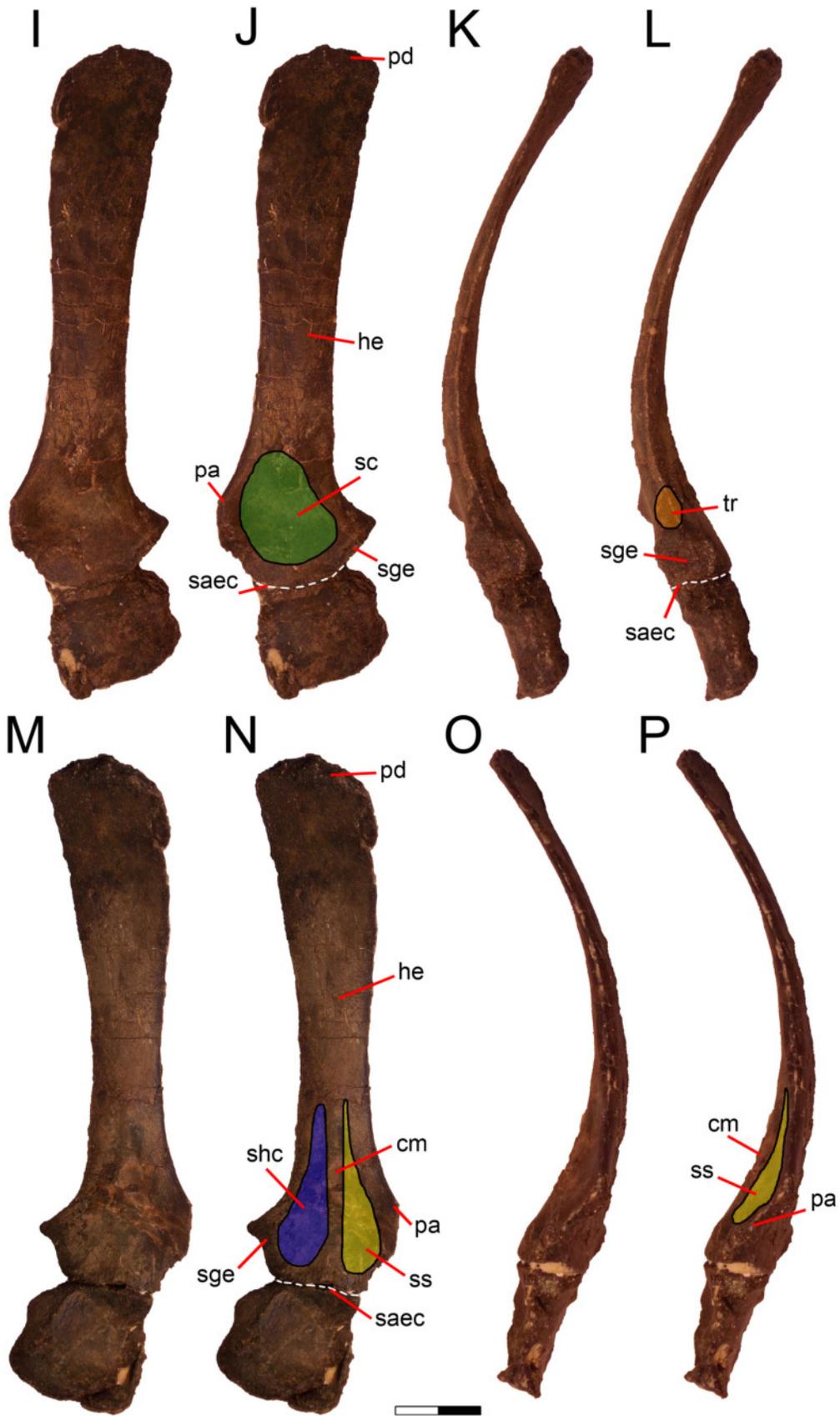


Figura 44. Escápula y coracoides derechos (**A-H**) e izquierdos (**I-P**) del holotipo (SNGM-1935) en vistas lateral (**A-B, I-J**), posterior (**C-D, K-L**), medial (**E-F, M-N**) y anterior (**G-H, O-P**). **Referencias:** **cm**, cresta media; **he**, hoja escapular; **pa**, proceso acromial; **pd**, proyección distal; **saec**, superficie de articulación escapula-coracoides; **sc**, superficie de origen del músculo *supracoracoideus* (verde); **sgc**, superficie glenoidea escapular; **shc**, superficie de origen del músculo *scapulohumeralis caudalis* (azul); **ss**, superficie de origen del músculo *subscapularis* (amarillo); **tr**, superficie de origen del músculo *triceps* (anaranjado). Escala: 20 mm.

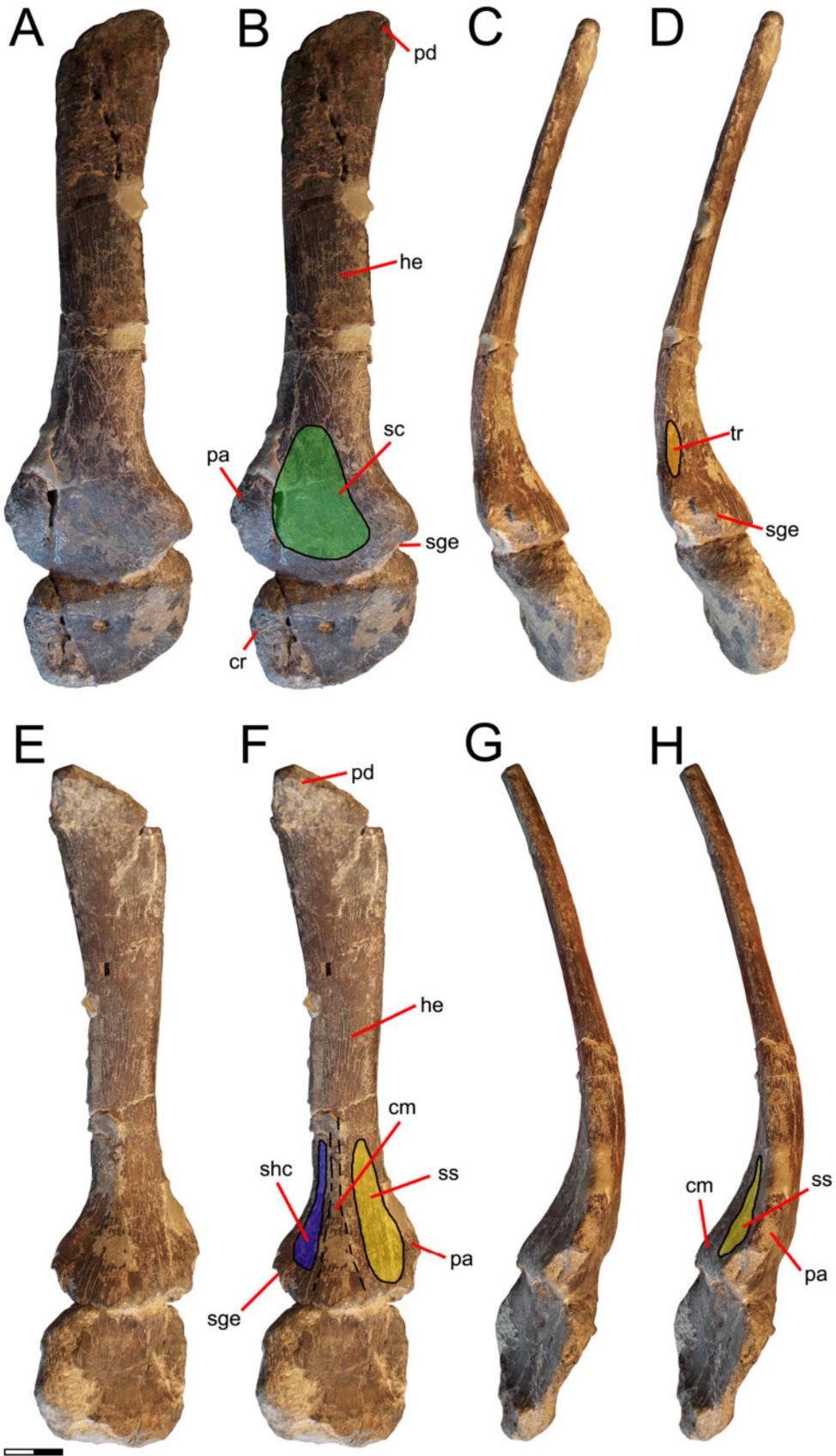


Figura 45. Escápula y coracoides izquierdos del ejemplar SNGM-1938 en vistas lateral (A-B), posterior (C-D), medial (E-F) y anterior (G-H). **Referencias:** cr, coracoides; las demás abreviaturas como en la Figura 46. **Escala:** 20 mm.

Comparaciones. Comparando la escápula de *Chilesaurus* con aquella de ornitisquios basales se observan numerosas diferencias. En *Chilesaurus* la escápula presenta los márgenes anterior y posterior de la lámina escapular subparalelos y expandidos levemente hacia el extremo distal, diferente de *Heterodontosaurus* y *Lesothosaurus* donde la escápula presenta los márgenes divergentes de manera continua hacia el extremo distal, resultando en una lámina escapular de contorno subrectangular (Galton, 2014; Baron et al., 2017a), y hacia el extremo distal la lámina escapular se orienta levemente en sentido posterior. El acromion de *Chilesaurus* se asemeja al de estos taxones, en que es de contorno subtriangular en vista lateral, y no presenta la extensión anterior y margen dorsal de orientación subhorizontal. Sin embargo, se diferencia de *Heterodontosaurus*, *Scutellosaurus* y *Lesothosaurus* (Colbert, 1981; Galton, 2014; Baron et al., 2017a) en que éstos presentan en el acromion un reborde pronunciado a lo largo de todo su margen anterior, una condición ausente en *Chilesaurus*.

Chilesaurus se distingue de *Scutellosaurus* y los tireóforos en general, en que éstos tienen la escápula anteroposteriormente ancha y expandida hacia el extremo distal de manera abrupta, una condición ausente en *Chilesaurus* (Colbert, 1981). En *Chilesaurus* la superficie de articulación con el coracoides es convexa, especialmente en su sector medio, una condición típica de saurisquios, mientras que en los ornitisquios observados dicha superficie es recta (Bakker et al., 1990).

Chilesaurus posee una escápula larga, aplanada lateromedialmente, y corta anteroposteriormente, rasgos que lo diferencian de los sauropodomorfos basales donde la hoja escapular está bastante extendida anteroposteriormente en toda su extensión (e.g. *Riojasaurus*, *Coloradisaurus*, *Plateosaurus*, *Panphagia*; Bonaparte, 1972; Galton, 1984b; Martínez & Alcober, 2009; Apaldetti et al., 2013). A diferencia de *Chilesaurus*, en los sauropodomorfos el proceso acromial y la expansión distal de la hoja escapular suelen ser muy grandes, como bien puede verse en representantes basales como *Eoraptor* y *Saturnalia* (Langer et al., 2007; Sereno et al., 2013). La escápula de *Chilesaurus* es similar a la de *Thecodontosaurus* en los siguientes caracteres: la superficie articular con el coracoides es plana, el proceso acromial está poco proyectado

anteriormente, la hoja escapular se expande anteroposteriormente en sentido distal (Benton et al., 2000). Por otro lado, *Chilesaurus* comparte con los sauropodomorfos basales la presencia de la cresta media proximal del lado medial de la hoja escapular, pero en algunos se extiende distalmente a lo largo de la hoja (e.g. *Mussaurus*; Otero & Pol, 2013).

En *Herrerasaurus* y en la mayor parte de los terópodos (e.g. *Syntarsus*, *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Piatnitzkysaurus*, *Megalosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Tanycolagreus*, etc.; Raath, 1977; Bonaparte, 1986; Currie & Zhao, 1993; Rauhut, 2003; Brochu, 2003; Carpenter et al., 2005a), el proceso acromial está más desarrollado que en *Chilesaurus*.

La morfología escapular de *Chilesaurus* es bien distinta de la presente en los Coelophysoidea y Ceratosauria, donde el proceso acromial es muy grande y la hoja escapular es bien recta en vista lateral (e.g. *Dilophosaurus*, *Syntarsus*; Raath, 1977; Welles, 1984; Rowe, 1989), y en la mayoría de los Ceratosauria la escápula y el coracoides están fusionados (e.g. *Limusaurus*, *Elaphrosaurus*, *Ceratosaurus*, *Carnotaurus*, *Majungasaurus*; Gilmore, 1920; Madsen & Welles, 2000; Bonaparte et al., 1990; Carrano, 2007; Xu et al., 2009; Burch & Carrano, 2012; Rauhut & Carrano, 2016).

En vista lateral, la hoja escapular de *Chilesaurus* se aproxima bastante a los rasgos observados en algunos tetanuros basales (e.g. *Eustreptospondylus*, *Allosaurus*, *Baryonyx*, *Albertosaurus*, *Gorgosaurus*; Lambe, 1917; Madsen, 1976a; Nicholls & Russell, 1985; Charig & Milner, 1997; Sadleir et al., 2008), con hoja escapular que tiende a expandirse progresivamente en dirección distal, y sin desarrollar una abrupta expansión distal. Estos rasgos se suman a que la escápula tiene una curvatura posterior, con el margen anterior recto y el margen posterior cóncavo.

Chilesaurus comparte con algunos celurosauros derivados (e.g. *Harpymimus*, *Beishanlong*, *Nankangia*; Kobayashi & Barsbold, 2005; Makovicky et al., 2010; Lü et al., 2013), la inclinación posterodistal de la hoja escapular. Sin embargo, a diferencia de *Chilesaurus*, la mayoría de los celurosauros derivados tienen una hoja escapular muy alargada y muy baja, reduciendo incluso la expansión distal (e.g. *Tanycolagreus*, *Strutiomimus*, *Gallimimus*, *Balaur*, *Sinornithosaurus*, *Jianchangosaurus*, *Falcarius*, *Mononykus*, *Bambiraptor*; Nicholls & Russell, 1985; Perle et al., 1994; Xu et al., 1999b; Makovicky et al., 2004; Burnham, 2004; Carpenter et al., 2005a; Zanno, 2006; Brusatte et al., 2013; Pu et al., 2013).

Coracoides. El holotipo de *Chilesaurus diegosuarezi* (SNGM-1935) conserva ambos coracoides articulados con las escápulas. Además, se cuenta con un coracoides y escápula izquierdos articulados del ejemplar de mayor tamaño (SNGM-1938), el cual conserva también el coracoides completo y la parte proximal de la escápula derecha. En el ejemplar SNGM-1937 se conservan ambos coracoides articulados con los húmeros pero sin las escápulas.

El coracoides de *Chilesaurus* posee contorno subcuadrangular en vista lateral y medial, y es transversalmente muy robusto. Todos los bordes son bien rectos. El borde ventral es mucho menos robusto que el borde dorsal, el cual está articulando en toda su extensión con la escápula, con excepción de la superficie glenoidea. En el borde posterior, donde está la superficie glenoidea coracoidal, el coracoides se hace mucho más ancho transversalmente que en el borde dorsal. En este último borde el coracoides es casi una lámina de escasos milímetros de diámetro transversal. Las superficies externa e interna del coracoides son cóncavas. La marcada concavidad de la superficie externa del coracoides, podría indicar un gran desarrollo del músculo *supracoracoideus* (Dilkes, 2000; Langer et al., 2007).

El margen dorsal, que articula con la escápula, es el borde de mayor espesor transversal, al igual que en la escápula. La cavidad glenoidea se ubica en el extremo posterodorsal del coracoides, presenta una forma subcircular en vista externa o interna, y sus márgenes están muy marcados. El sector coracoidal de la cavidad glenoidea es menor que el sector escapular. No se observa una fosa subglenoidea. Ventral a la cavidad glenoidea hay un robusto tubérculo coracoidal. Este tubérculo está cercano al proceso posteroventral, el cual está pobremente desarrollado, es angosto y de bordes redondeados.

Cerca del extremo anterodorsal hay un foramen coracoideo grande y de contorno subcircular. Posteriormente al foramen coracoideo hay un foramen más pequeño y separado del anterior por un puente óseo muy angosto y corto. En la cara interna del coracoides, el foramen coracoideo está en el mismo extremo y orientado posteriormente. El margen anterior del coracoides izquierdo está fragmentado por lo que no se puede individualizar el foramen coracoideo.

El ejemplar SNGM-1938 corresponde a un espécimen bastante más grande que el holotipo (ver Tabla 5). En éste se preservaron ambos coracoides parcialmente articulados con las escápulas y los húmeros. Sin embargo, sólo el coracoides izquierdo pudo separarse del bloque de sedimentos. A diferencia del ejemplar holotipo, en

SNGM-1938 el coracoides es más sencillo, tiene un contorno más cuadrangular, no se observa un tubérculo coracoideo bien definido y el proceso posteroventral es casi inexistente. La superficie externa del coracoides es más plana, a diferencia del holotipo donde es más cóncava. El foramen coracoideo es grande y se ubica casi en el centro del hueso, mientras que en el holotipo está marcadamente desplazado hacia el extremo anterodorsal. A diferencia del holotipo, en SNGM-1938 el foramen coracoideo es más reducido y se orienta anterodorsalmente en la cara interna del coracoides. No se observa un foramen accesorio relacionado con el foramen coracoidal como muestra el holotipo. La superficie glenoidea coracoidal es del mismo tamaño y proporciones que la escapular.

El ejemplar SNGM-1937 presenta ambos coracoides parcialmente articulados con los húmeros, pero más pobremente preservados que otros especímenes, por lo cual no se observan datos adicionales a los ya descritos. Lo único remarcable del espécimen SNGM-1937 es la presencia de un gran foramen coracoidal, mucho más grande en relación a los otros ejemplares.

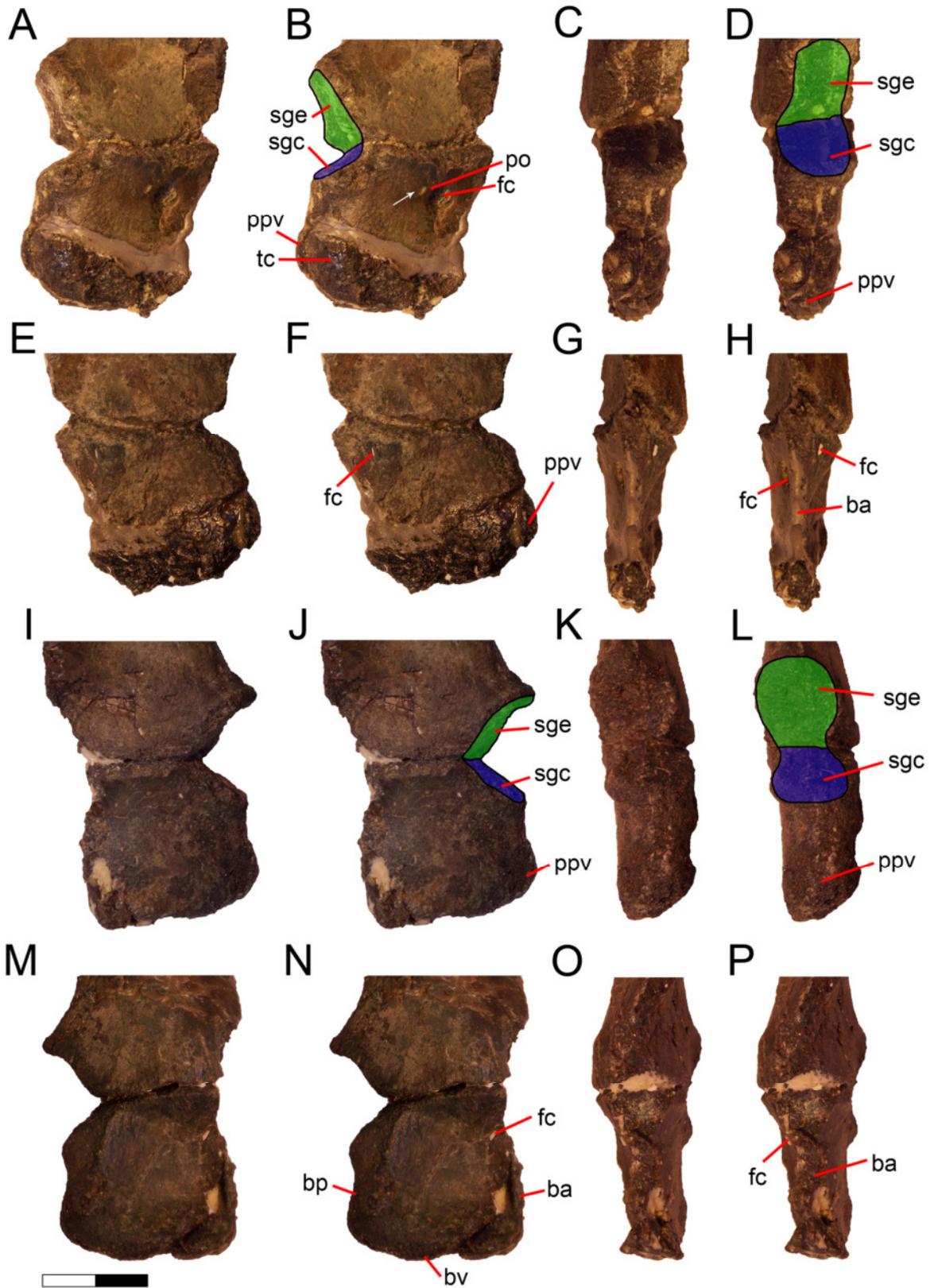


Figura 46. Coracoides derecho (A-H) e izquierdo (I-P) del ejemplar holotipo en vistas lateral (A-B, I-J), posterior (C-D, K-L), medial (E-F, M-N) y anterior (G-H, O-

P). Referencias: **ba**, borde anterior; **bp**, borde posterior; **bv**, borde ventral; **fc**, foramen coracoidal; **po**, puente óseo; **ppv**, proceso posteroventral; **sgc**, superficie glenoidea coracoidal (color azul); **sgc**, superficie glenoidea escapular (color verde); **tc**, tubérculo coracoidal. La flecha blanca (**B**) indica la presencia de un foramen accesorio del lado ventral al foramen coracoidal y separado de éste por un puente óseo. Escala: 20 mm.

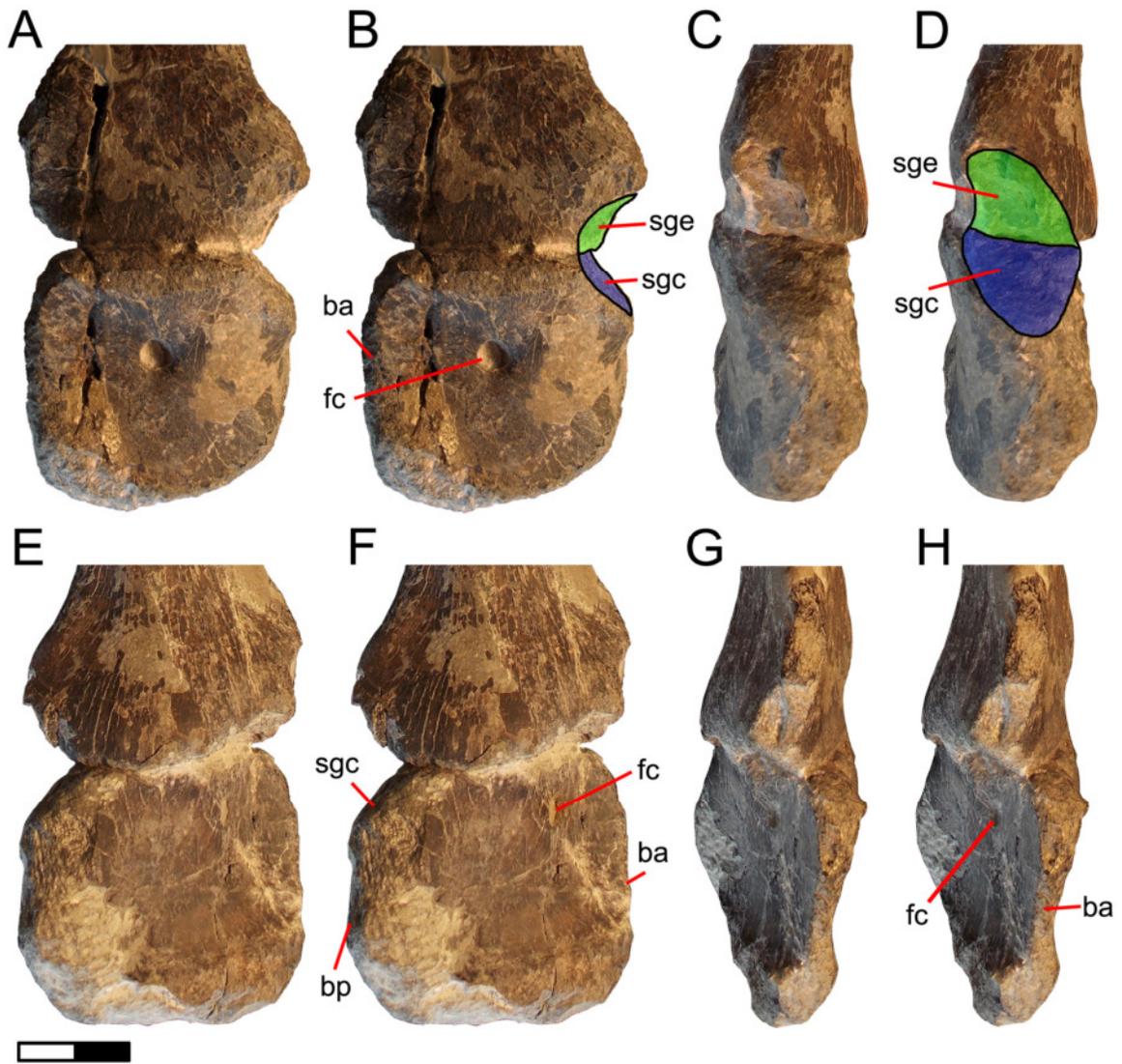


Figura 47. Coracoides izquierdo del ejemplar SNGM-1938 en vistas lateral (A-B), posterior (C-D), medial (E-F) y anterior (G-H). Referencias como en la Figura 44. Escala: 20 mm.

Comparaciones. A primera vista, el coracoides de *Chilesaurus* difiere del de ornitiscuios basales (e.g. *Scutellosaurus* y *Lesothosaurus*), dado que el coracoides es casi tan alto dorsoventralmente como largo anteroposteriormente, y es transversalmente ancho. Por otro lado en ornitiscuios basales el coracoides es usualmente más extenso anteroposteriormente y es transversalmente estrecho, sublaminaar (Colbert, 1981; Galton, 2014). Adicionalmente, *Chilesaurus* difiere de *Lesothosaurus* en la posición notablemente más dorsal del tubérculo coracoideo (Baron et al., 2017a).

En *Chilesaurus* el coracoides posee los siguientes rasgos: coracoides notablemente grueso transversalmente, de contorno cuadrangular, cara externa cóncava, proceso posteroventral muy reducido, y ausencia de tuberosidad para el bíceps.

Chilesaurus se diferencia de los sauropodomorfos basales y sauriscuios basales en que éstos poseen un coracoides de bordes redondeados y forma elíptica, con el eje mayor anteroposterior (e.g. *Saturnalia*, *Adeopapposaurus*, *Plateosaurus*, *Sellosaurus*, *Eoraptor*, *Unaysaurus*, *Riojasaurus*, *Thecodontosaurus*; Bonaparte, 1972; Galton, 1984b; Benton et al., 2000; Leal et al., 2004; Langer et al., 2007; Martínez, 2009; Sereno et al., 2013). *Chilesaurus* se distingue claramente de estos dinosaurios en que el coracoides es tan largo como alto y no posee contorno semicircular, sino que presenta vértices bien marcados, dándole una forma cuadrangular en vista lateral. Esta forma cuadrangular, con los cuatro lados más marcados, puede observarse en los Eusauropoda, como por ejemplo, en *Saltasaurus*, *Alamosaurus*, *Apatosaurus*, *Neuquensaurus*, entre otros (Otero, 2010; González Riga & Ortiz David, 2014). Por lo tanto, esta particular morfología podría ser una autapomorfia de *Chilesaurus* dentro de los terópodos, adquirida convergentemente con los Eusauropoda.

Distinto de lo que se observa en *Chilesaurus*, en los Tetanurae basales el coracoides es elíptico, bien subcircular, con superficie externa convexa y tubérculo bíceps prominente (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*, *Megalosaurus*, *Baryonyx*; Madsen, 1976a; Bonaparte, 1986; Charig & Milner, 1997; Benson, 2010a).

La forma cuadrangular tan particular de *Chilesaurus* es similar a la que muestran algunos Coelurosauria derivados (e.g. Oviraptorosauria basales, Alvarezsauridae; Currie & Russell, 1988; Novas, 1996; 1997; Li et al., 2007; Lü et al., 2013), compartiendo además un margen ventral ensanchado, una superficie externa de forma cóncava y un gran foramen coracoideo en el centro de la superficie externa. Sin embargo, *Chilesaurus* se diferencia de los Oviraptorosauria y los Alvarezsauridae (e.g. *Chirostenotes*, *Ingenia*, *Khaan*, *Patagonykus*, *Mononykus*; Currie & Russell, 1988; Novas, 1996; 1997;

Osmólska et al., 2004; Balanoff & Norell, 2012) en que en éstos tienen un coracoides marcadamente curvado medialmente, un proceso posteroventral muy desarrollado, proyectado posteriormente e internamente (proceso caudal de Novas, 1997) y una marcada cresta craneocaudal que recorre toda la superficie externa del coracoides.

Chilesaurus se diferencia de los demás grupos de celurosaurios maniraptores (Ornithomimosauria, Therizinosauria, Dromaesauridae, etc.; Nicholls & Russell, 1985; Perle et al., 1994; Xu et al., 1999b; Zanno, 2006; Pu et al., 2013), en que éstos tienen un coracoides de forma elíptica, contorno subcircular, y con un gran proceso posteroventral, que puede alargarse y presentar forma de gancho.

En síntesis, *Chilesaurus* muestra varios rasgos derivados en comparación con sauropodomorfos basales, saurisquios basales y terópodos basales, como un coracoides de contorno cuadrangular, un proceso posteroventral marcadamente reducido y un tubérculo para el bíceps ausente. Por otro lado, *Chilesaurus* muestra rasgos ausentes en Coelurosauria, como un coracoides recto, no curvado medialmente, el proceso posteroventral marcadamente reducido y una cresta craneocaudal en la superficie externa del coracoides ausente.

Tabla 5. Medidas (en mm) de los coracoides y escápulas de *Chilesaurus*.

Referencias: E, escápula; C, coracoides; **d**, derecho; **i**, izquierdo; **M**, máximo; **ep**, extremo proximal; **ed**, extremo distal, **he**, hoja escapular; **CEC**, contacto escápula-coracoides; **ba**, borde anterior; **bp**, borde posterior; **bd**, borde dorsal; **bv**, borde ventral.

	LAP	LDV	LLM
SNGM-1935			
Cd-M		29,65	
Bv	31,77		
Bd	34,16		
Ba			4,22
Bp			9,08
Ed-M		116,33	
he	15,41		6,21
Ep	37,67		13,31
Ed	26,26		4,45
Ci-M		26,43	
Bv	29,75		
Bd			
Ba			5,05
Bp			10,54
Ei-M		114,87	23,08
He	16,90		6,98
Ep	36,31		14,41
ed	25,45		5,50
CECi	22,02		
SNGM-1938			
Ci-M	50,98	43,36	
Bv			
Bd			
Ba			5,91
Bp			17,07
Ei-M		160,05	

He	22,36		9,84
Ep	49,32		23,78
Ed	32,63		7,06
Cd-M		45,28	
Bv			12,39
Bd			
Ba			
Bp			4,81
Ed-M			
He			9,92
Ep	46,54		24,25
Ed			
CECd	32,18		
SNGM-1937			
Cd-M	23,99	22,64	
Bv			
Bd			
Ba			6,39
Bp			11,27

Miembro anterior

En las siguientes descripciones y comparaciones se mencionan estructuras que podrían indicar inserciones, orígenes o superficies de apoyo de músculos y tendones, cuyos nombres siguen los trabajos de Coombs (1978), Dilkes (2000) y Langer et al. (2007).

Húmero. El ejemplar tipo (SNGM-1935) conserva ambos húmeros, de los cuales el derecho presenta la cresta deltoidea algo dañada, mientras que el húmero izquierdo está prácticamente completo. El ejemplar SNGM-1937 presenta el húmero izquierdo completo y el derecho sólo conserva desde el extremo anterior hasta la mitad del vástago. Además, el ejemplar SNGM-1938 está representado por un húmero izquierdo completo y articulado con el radio y ulna, y sólo la cresta deltoidea del húmero derecho.

En general el húmero es bastante robusto y poco curvado en vista lateral, con una forma sigmoidea en esta vista, y una forma rectilínea en vista anterior. Ambos extremos están expandidos lateromedialmente. En *Chilesaurus*, el húmero es más corto que el fémur. Teniendo en cuenta el holotipo, la relación LT fémur/ LT húmero (Rauhut, 2003) es 1,51 para los miembros derechos y 1,43 para los miembros izquierdos, mostrando una relación intermedia en el desarrollo del húmero.

La cabeza humeral es bien redondeada. Inmediatamente anterior a la cabeza humeral existe un gran surco ligamentario, ancho y profundo, que la separa de la tuberosidad externa. En vista proximal la cabeza del húmero es extensa transversalmente, ligeramente convexa y de forma oval a subrectangular en vista proximal. En esta vista se aprecia que la cabeza humeral presenta un proceso posterior en forma triangular. La cabeza humeral se angosta lateralmente dando lugar a un borde mucho más aplanado que lo separa del extremo anterolateral de la cresta deltopectoral.

La cresta deltopectoral es continua con el sector proximal del húmero confiriéndole un contorno semicircular en vista anterior y lateral, es decir, la tuberosidad externa no divide ambas superficies. La tuberosidad interna es anteroposteriormente tan ancha como la cabeza humeral. En el ejemplar tipo SNGM-1935, el húmero presenta bien marcada y diferenciadas la tuberosidad interna de la cabeza humeral, ya que entre ambas hay un surco bien marcado.

La cresta deltopectoral se continúa anterodistalmente en forma discontinua, ya que presenta otros dos surcos anchos que separan otras dos tuberosidades. Anterolateral a la tuberosidad externa hay un surco que podría corresponder a la inserción del músculo *coracobrachialis brevis dorsalis* (Langer et al., 2007; ver Figura 44). La cresta

deltopectoral termina donde se insertaría el músculo *supracoracoideus* (Coombs, 1978; Langer et al., 2007), marcada por la tuberosidad terminal, robusta, de forma oval, y proyectada anteromedialmente.

Del lado medial de la tuberosidad terminal se observa una superficie plana donde se insertaría el músculo *pectoralis* (Langer et al., 2007). Del lado lateral, entre la cresta deltopectoral y la tuberosidad interna, se observa una leve fosa que podría corresponder al área de inserción del músculo *deltoideus scapularis inferior* (Langer et al., 2007). Inmediatamente posterior o caudal a esta fosa se observa una superficie plana y de contorno oval, que correspondería al área de inserción del músculo *latissimus dorsi* (Langer et al., 2007). En vista medial, en la mitad proximal del húmero se observa una profunda área de inserción del músculo *coracobrachialis brevis ventralis* (Langer et al., 2007).

Distalmente a la cresta deltopectoral, el vástago se angosta y presenta su menor diámetro. El vástago es de sección subcircular. En vista lateral presenta una forma levemente curvada, con la concavidad anterior.

La extremo distal es ancho lateromedialmente y posee cóndilos radial y ulnar robustos. Ambos cóndilos están separados por una muy amplia fosa intercondilar, de forma subcircular y poco extendida proximodistalmente. En vista anterior el cóndilo radial está muy extendido lateromedialmente sobre el extremo distal. Por el contrario, el cóndilo ulnar es extenso proximodistalmente. El cóndilo radial es levemente más ancho craneocaudalmente que el cóndilo ulnar. El ectepicóndilo está separado del cóndilo radial y es bien conspicuo, mientras que el entepicóndilo forma un solo cuerpo continuo con el cóndilo ulnar. El cóndilo ulnar presenta una prominencia cranial en el borde lateral del mismo.

Tabla 6. Medidas (en mm) de los húmeros de *Chilesaurus*. **Referencias:** **H**, húmero; **d**, derecho; **i**, izquierdo; **M**, máximo; **Ep**, extremo proximal; **Ed**, extremo distal; **V**, vástago. El * indica las medidas de partes fragmentadas.

	LAP		LPD		LLM	
	Hd	Hi	Hd	Hi	Hd	Hi
SNGM-1935						
M			94,05	97,84		
Ep				56,83		30,20
V	14,52	12,86			12,53	12,09
Ed	11,54	12,46			38,02	38,20
SNGM-1938						
M				130,86		
Ep		53,45		75,74		45,61
V		16,40				16,93
Ed		14,20				43,29
SNGM-1937						
M			69,64*	87		
Ep	44,38	33,46			15,63	11,45
V	13,12	10,42			11,05	7,03
Ed		8,23				29,60

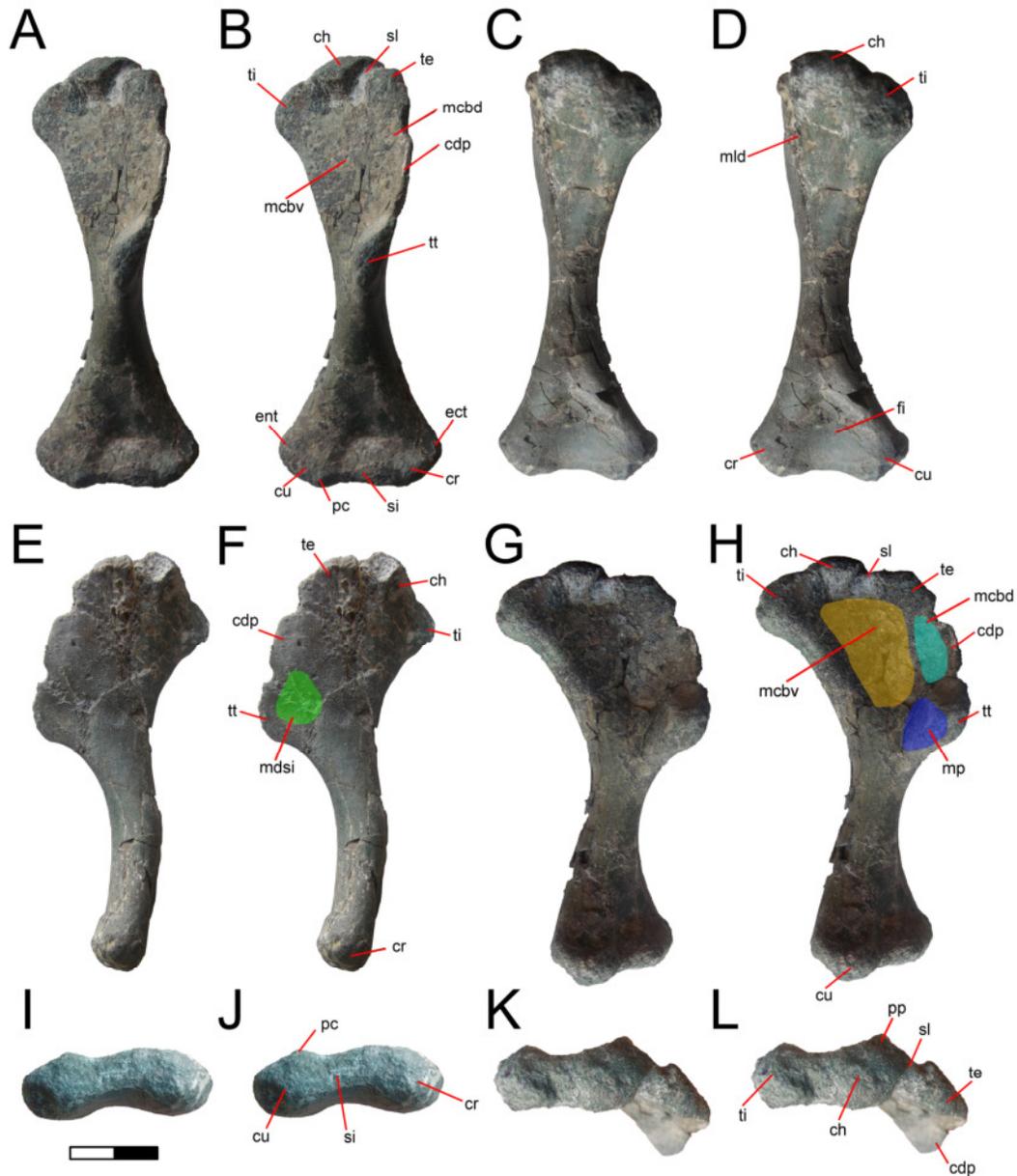


Figura 48. Húmero izquierdo del holotipo (SNGM-1935) en vistas anterior o cranial (A-B), posterior o caudal (C-D), lateral (E-F), medial (G-H), distal (I-J) y proximal (K-L). **Referencias:** **cdp**, cresta deltopectoral; **ch**, cabeza humeral; **cr**, cóndilo radial; **cu**, cóndilo ulnar; **ect**, ectepicóndilo; **ent**, entepicóndilo; **fi**, fosa intercondilar; **mcbv**, inserción del músculo *coracobrachialis brevis ventralis* (naranja); **mdsi**, inserción del músculo *deltoideus scapularis inferior* (verde); **mlb**, inserción del músculo *latissimus dorsi* (amarillo); **mp**, inserción del músculo *pectoralis* (azul); **pc**, prominencia cranial; **pp**, proceso posterior; **si**, superficie intercondilar; **sl**, surco ligamentario; **te**, tuberosidad externa; **ti**, tuberosidad interno; **tt**, tuberosidad terminal. Escala: 20 mm.

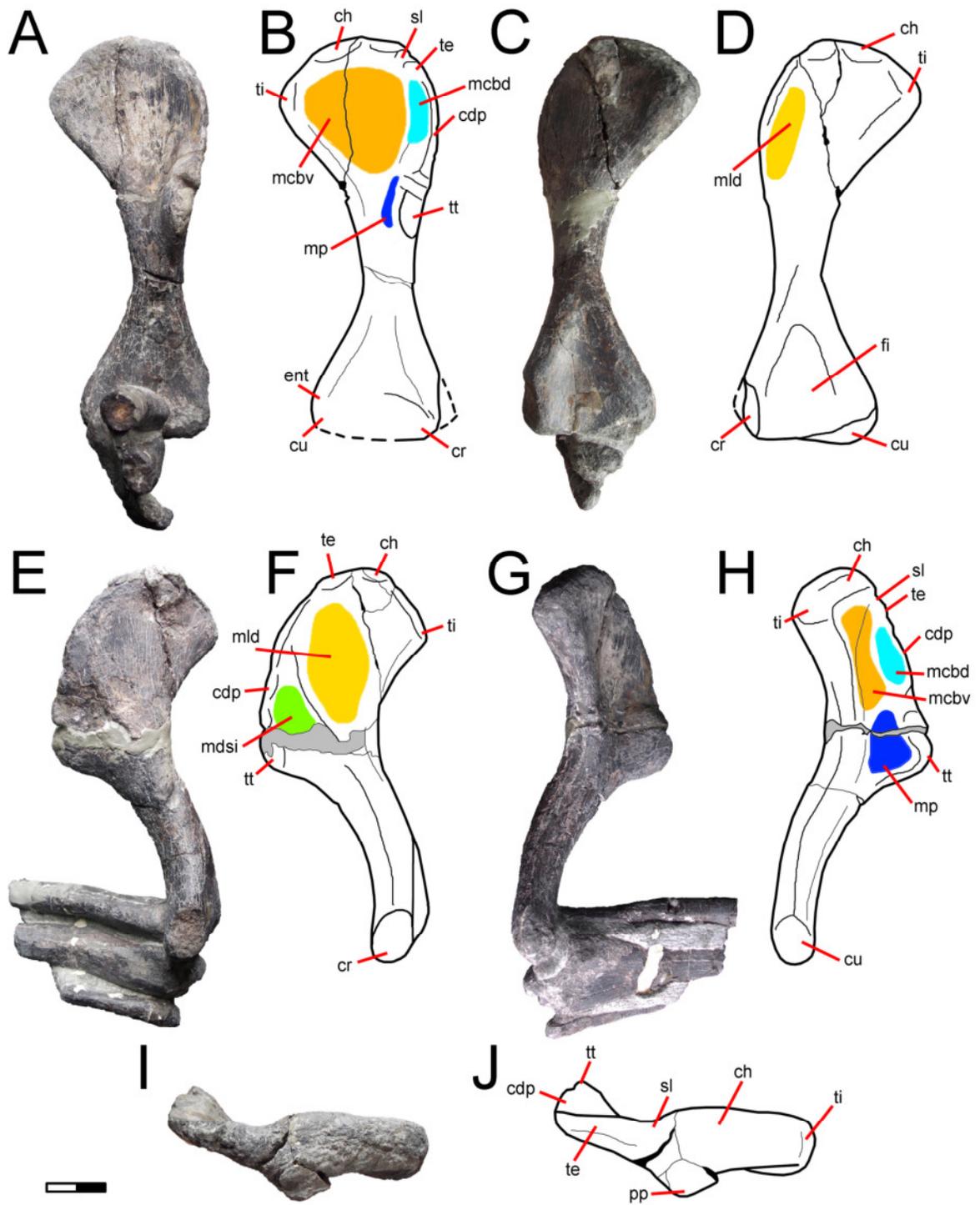


Figura 49. Húmero izquierdo (A,C,E,G,I) y esquemas (B,D,F,H,J) del ejemplar SNGM-1938 en vistas anterior (A-B), posterior (C-D), lateral (E-F), medial (G-H) y proximal (I-J). Abreviaturas y colores como en la figura 48. Escala: 20 mm.

Comparaciones. El húmero de *Chilesaurus* es muy diferente al de ornitisquios basales (e.g. *Lesothosaurus*, *Scutellosaurus* y *Heterodontosaurus*) en proporciones y en la mayor parte de los caracteres. A diferencia de *Chilesaurus*, en los ornitisquios basales el húmero es notablemente grácil y de vástago prácticamente rectilíneo en vista lateral, los extremos distal y proximal están pobremente expandidos transversalmente, los cóndilos distales están separados con una profunda concavidad distal, rasgos ausentes en *Chilesaurus*. La cresta deltopectoral en ornitisquios basales como *Scutellosaurus* y *Heterodontosaurus* está separada del extremo proximal del elemento por una superficie recta, mientras que en *Chilesaurus* la cresta es continua con el extremo proximal del hueso (Colbert, 1981; Galton, 2014).

El húmero en línea general recuerda al de los terópodos basales y algunos sauropodomorfos basales, en lo que respecta a la robustez que posee. Una particularidad de *Chilesaurus*, es la forma que presenta el extremo proximal del húmero, el cual forma un margen continuo y curvo desde la tuberosidad interna hasta la tuberosidad terminal. Esto diferencia a *Chilesaurus* de saurisquios basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*; Martínez et al., 2011; Sereno et al., 2013), varios sauropodomorfos (e.g. *Saturnalia*, *Pantydraco*; Langer et al., 2007; Galton & Kermarck, 2010) y terópodos basales en los cuales el extremo proximal del húmero es de contorno más anguloso, especialmente a la altura de la tuberosidad externa. Además, a diferencia de *Chilesaurus*, es los taxones arriba mencionados el margen proximal del húmero y la cresta deltopectoral son más rectilíneos. En este último aspecto, *Chilesaurus* se asemeja a ciertos sauropodomorfos basales en los cuales los márgenes del extremo proximal son más curvos (e.g. *Coloradisaurus*, *Unaysaurus*, *Adeopapposaurus*, *Mussaurus*; Leal et al.; 2004; Martínez, 2009; Apaldetti et al., 2013; Otero & Pol, 2013)

En comparación con los terópodos, en *Chilesaurus* el húmero no posee la reducción que caracteriza a Abelisauroida y Tyrannosauroida, en los cuales las extremidades anteriores están atrofiadas (e.g. Tyrannosauroida).

El húmero de *Chilesaurus* es similar al de los Tetanurae basales (e.g. *Allosaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Eustreptospondylus*, *Megalosaurus*, *Torvosaurus*, *Baryonyx*; Madsen, 1976a; Bonaparte, 1986; Britt, 1991; Charig & Milner, 1997; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a) en que el extremo proximal es curvo y continuo, carente de un ángulo marcado entre el margen proximal del hueso y la cresta deltopectoral. La cabeza humeral también se asemeja a todos estos géneros nombrados, ya que es alargada lateromedialmente, muy distinta a la cabeza humeral más esférica que muestran los

Ceratosauria (Bonaparte et al, 1990; Madsen & Welles, 2000). Además de las proporciones, en los tetanuros basales mencionados, la morfología proximal y distal se asemeja mucho a *Chilesaurus* en cuanto a la ubicación y el desarrollo de las tuberosidades, de la cabeza, de la cresta deltopectoral y la ubicación y desarrollo de los cóndilos distales.

Radio. El holotipo de *Chilesaurus* (SNGM-1935) presenta ambos radios completos y articulados con las ulnas. El ejemplar SNGM-1937 presenta el radio izquierdo completo y articulado con la ulna, el húmero y el autopodio. El espécimen SNGM-1938 presenta la mitad proximal del radio articulado con la ulna y el húmero.

El radio de *Chilesaurus* representa aproximadamente el 70% del largo del húmero es relativamente grácil, alargado, con el extremo proximal mucho más pequeño que el extremo distal. Articula con la úlna sólo en los extremos proximal y distal, a través de las superficies posteriores. El extremo proximal presenta casi el mismo diámetro lateromedial que el vástago, mientras que el extremo distal es un tercio mayor que éste (ver Tabla 7). El superficie articular proximal es plana, de bordes rectos en vista lateral o medial, y expandida anteroposteriormente. En vista proximal presenta una forma reniforme, alargada en sentido anteroposterior, con una leve constricción media en el margen anterior. En el centro de la superficie articular proximal se observa una leve depresión extendida lateromedialmente, superficie de articulación con el cóndilo radial del húmero.

El radio presenta sobre su cara posterior una superficie plana tanto en el extremo proximal como distal para articular con la ulna. Sobre la cara anterior del radio se distingue una superficie de inserción muscular, levemente marcada, que correspondería al músculo *humero-radialis* (Langer et al., 2007). El vástago es de sección circular, en vista cranial o caudal presenta un borde medial cóncavo y un borde lateral recto. En vista anterior, se observa una línea intermuscular muy marcada y extendida en toda la longitud proximodistal del radio.

Al igual que el extremo proximal, el extremo distal está expandido lateromedialmente. En vista distal presenta forma trapezoidal a subtriangular, con bordes relativamente rectos y terminados en vértices romos. La superficie articular distal es convexa y rugosa. Del lado medial, el extremo distal tiene un margen posterior curvo, con una superficie levemente convexa, poco marcada, que correspondería al área de inserción del músculo *pronator quadratus* (Burch, 2014) y terminando en una fosa

relativamente profunda. En vista lateral, el extremo distal presenta un surco marcado y profundo, inmediatamente anterior al tubérculo distal, donde podría insertarse el músculo *abductor pollicis longus* (Burch, 2014). Sobre el borde lateral hay una superficie lisa, posiblemente de apoyo ligamentario, extendida desde el vástago hasta el extremo distal.

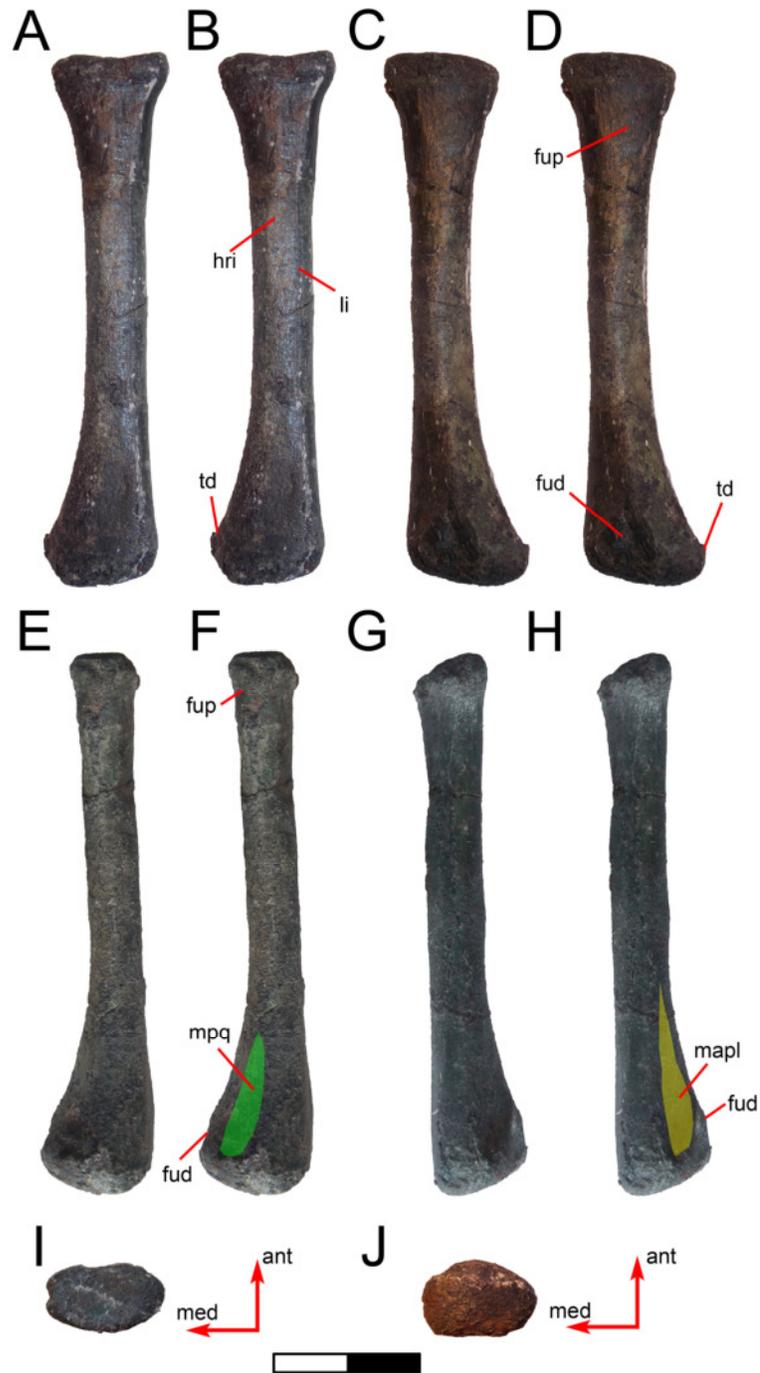


Figura 50. Radio izquierdo del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas anterior (A-B), posterior (C-D), medial (E-F), lateral (G-H), proximal (I) y distal (J). **Referencias:** **ant**, anterior; **fud**, faceta ulnar distal; **fup**, faceta ulnar proximal; **hri**, inserción del músculo *humeroradialis*; **li**, línea intermuscular; **med**, medial; **mpq**, inserción del músculo *pronatus quadratus* (verde); **mapl**, inserción del músculo *abductor pollicis longus* (amarillo); **td**, tubérculo distal. Escala: 20 mm.

Tabla 7. Medidas (en mm) de los radios de *Chilesaurus*. **Referencias:** **R**, radio; **d**, derecho; **i**, izquierdo; **M**, máximo; **V**, vástago; **Ep**, extremo proximal; **Ed**, extremo distal.

	LPD		LAP		LLM	
	Rd	Ri	Rd	Ri	Rd	Ri
SNGM-1935						
M	68,29	69,82				
V			9,21	8,50	8,18	7,75
Ep			7,97	9,15	16,25	15,66
Ed			13,32	12,03	16,43	17,12
SNGM-1938						
V				10,21		10,78
Ep				11,75		19,35

Comparaciones. El radio en *Chilesaurus* es muy semejante en tamaño y proporciones al de los ornitisquios basales *Lesothosaurus* y *Scutellosaurus* (Colbert, 1981; Baron et al., 2017a), mientras que en Heterodontosauridae como *Tianyulong* y *Heterodontosaurus* el radio es de vástago notablemente más grácil (Serenó, 2012; Galton, 2014). Sin embargo, *Chilesaurus* se distingue de todos estos ornitisquios en que éstos poseen el extremo distal del radio de contorno subcircular (Baron et al., 2017a), mientras que en *Chilesaurus* es de contorno suboval, con el eje mayor extendido anteroposteriormente.

El radio de *Chilesaurus* está bien desarrollado, es alargado y relativamente grácil. Estas proporciones lo diferencian de la mayoría de los sauropodomorfos basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Mussaurus*, *Riojasaurus*; Bonaparte, 1972; Bonaparte et al., 2007; Otero & Pol, 2013). En algunos sauropodomorfos basales, las proporciones del radio son similares a las de *Chilesaurus*, pero se diferencian particularmente en el desarrollo transversal de los extremos proximal y distal (e.g. *Saturnalia*, *Adeopapposaurus*, *Thecodontosaurus*, Benton et al., 2000; Langer et al., 2007; Martínez, 2009). El radio de *Chilesaurus* es distinto del de *Herrerasaurus*, en el cual el radio y la ulna son muy largos y levemente curvados (Serenó, 1993).

La forma alargada y columnar del radio de *Chilesaurus*, lo asemejan a algunos saurisquios basales, como *Eoraptor* (Serenó et al., 2013), y también a ciertos Coelophysoidea, como *Coelophysus*, *Dilophosaurus* y *Liliensternus* (Welles, 1984;

Colbert, 1989). Distinto de *Chilesaurus*, en los Ceratosauria las extremidades anteriores están muy reducidas, por lo que el radio es muy corto y robusto (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Carnotaurus*; Gilmore, 1920; Bonaparte et al., 1990; Pol & Rauhut, 2012). Los Tetanurae basales (e.g. *Allosaurus*, *Torvosaurus*, *Megalosaurus*, *Baryonyx*, *Mapusaurus*, *Tyrannotitan*; Madsen, 1976a; Galton & Jensen, 1979; Charig & Milner, 1997; Allain & Chure, 2002; Coria & Currie, 2006; Benson, 2010a; Canale et al., 2015), también presentan un radio mucho más corto y robusto que *Chilesaurus*.

A diferencia de *Chilesaurus*, en los Coelurosauria este elemento se hace robusto y corto en los Tyrannosauroides (Brochu, 2003) y mucho más largo y grácil en algunos celurosaurios basales, en Ornithomimosauria, Therizinosauria, Oviraptorosauria y los demás maniraptores derivados (ver por ejemplo, Ostrom, 1969; Osmólska et al., 1972; Nicholls & Russell, 1985; Lü, 2002; Burnham, 2004; Carpenter et al., 2005b; Kirkland et al., 2005; Zanno, 2006; Xu et al., 2007; Zanno et al., 2009; Wei et al., 2013; Pu et al., 2013; Azuma et al., 2016). En síntesis, el radio de *Chilesaurus* presenta las proporciones y morfología de los terópodos basales.

Ulna. El ejemplar holotipo (SNGM-1935) presenta ambas ulnas completas y articuladas con los radios. El ejemplar SNGM-1937 presenta la ulna izquierda completa y articulada con el radio, el húmero y el autopodio. El espécimen SNGM-1938 presenta la mitad proximal de la ulna articulada con el radio y el húmero.

La ulna de *Chilesaurus* es alargada pero de construcción robusta. En vista proximal la ulna posee contorno subtriangular, con el borde medial cóncavo y el borde lateral ligeramente convexo. El lado posterior, donde está el proceso olecraneano es muy ancho lateromedialmente.

El extremo proximal, en vista anterior, posee el proceso medial y proceso lateral bien desarrollados, los cuales limitan a ambos lados a la cuenca olecraneana. Esta superficie de articulación con el húmero está separada en dos depresiones, divididas por una prominencia media. El proceso olecraneano está muy desarrollado, es de forma redondeada y superficie rugosa. En ambas ulnas del ejemplar holotipo el proceso olecraneano está fragmentado. En vista medial se observa la base del proceso olecraneano, donde, sobre el margen posterior, se aprecia parte de la superficie donde se insertaría el tendón del músculo *triceps* (Langer et al., 2007; Burch, 2014). En vista posterior, el extremo proximal presenta un surco posterior bien marcado que delimitaría

el límite distal de la superficie de inserción del tendón del *triceps*. A ambos lados de la base del proceso olecraneano se observa parte de los procesos lateral y medial.

En vista lateral se observa que el proceso lateral está emplazado en el centro lateromedial del extremo proximal de la ulna, y está levemente más proximal que el proceso medial. Distalmente surge de este proceso una corta cresta lateral que separa la faceta radial (del lado medial) de una superficie probablemente correspondiente a la inserción del músculo *flexor ulnaris* (del lado lateral) (Langer et al., 2007). Esta superficie de inserción se distingue como una superficie plana a ligeramente cóncava, alargada proximodistalmente y de forma suboval.

La faceta radial proximal está bordeada por crestas poco marcadas, y el borde distal de la misma constituye el comienzo de una amplia área cóncava que constituiría la superficie de inserción del músculo *biceps* y *brachialis* (Dilkes, 1999; Langer et al., 2007; Burch, 2014).

El proceso medial está bien desarrollado y ubicado hacia el lado anterior. Distalmente al proceso medial hay un pequeño tubérculo *biceps*, sobresaliendo levemente del borde anterior. Recorriendo la mayor parte de la superficie medial existe un área cóncava, poco marcada, la cual es ancha en su extremo proximal y se angosta distalmente, curvándose hacia el lado anterior y finalizando casi en el extremo distal sobre la cara anterior de la ulna. Esta superficie medial correspondería al área de origen del músculo *flexor carpi ulnaris* (Langer et al., 2007).

El vástago de la ulna es alargado y se va angostando distalmente hasta volver a ensancharse en el extremo distal. El extremo distal es mucho más simple que el proximal. Del lado medial presenta una cresta distal conspicua. En vista anterior se observa una fosa profunda del lado proximomedial a la faceta radial distal, posiblemente para la inserción de ligamentos. El extremo distal está proyectado medialmente, formando un cóndilo medial, y hacia el lado lateral el borde distal es recto y no desarrolla un cóndilo. Del lado lateral se observa una amplia superficie plana, posiblemente de inserción ligamentaria. En esta vista puede verse que el extremo distal presenta casi el mismo diámetro anteroposterior que el vástago.

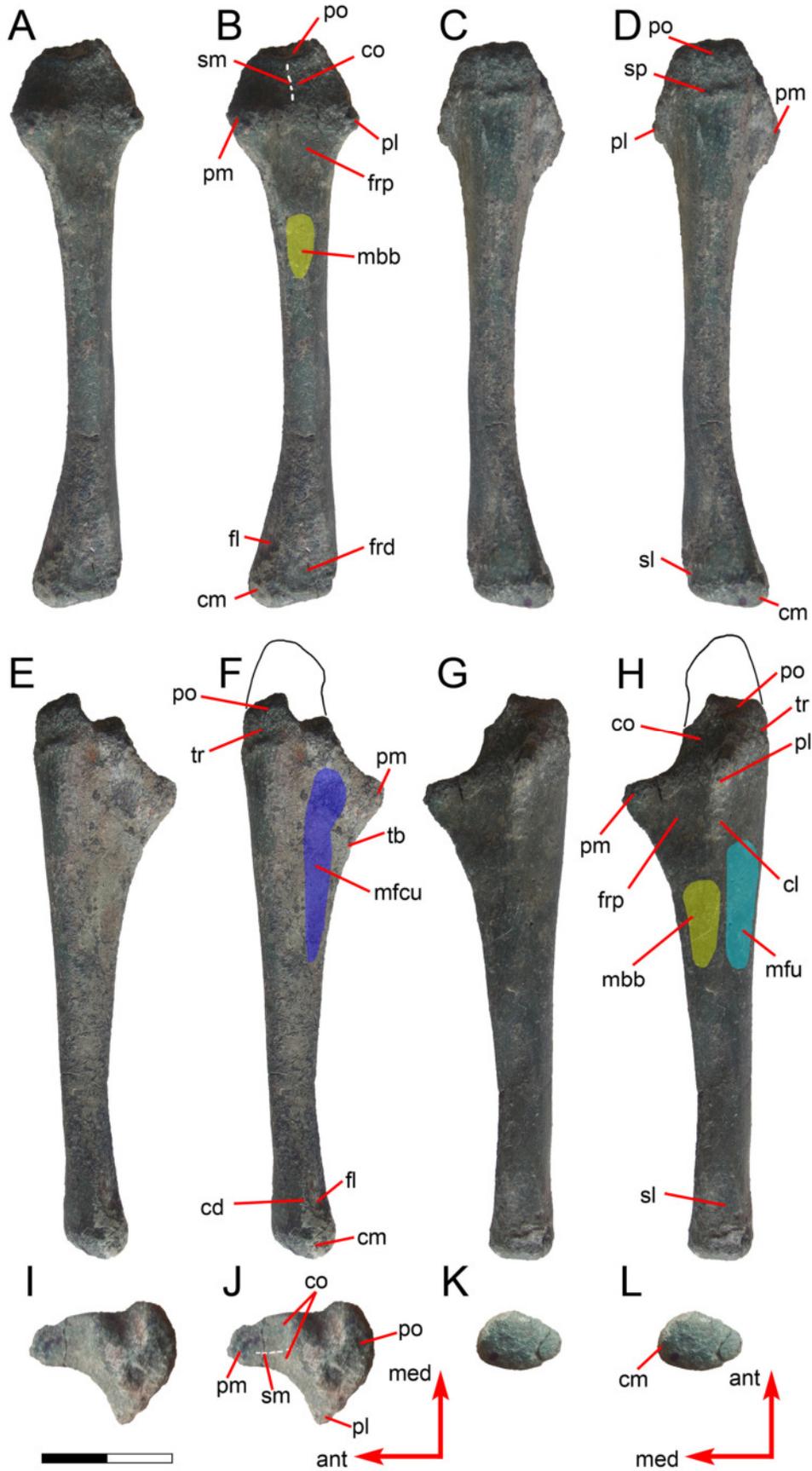


Figura 51. Ulna izquierda del ejemplar tipo (SNGM-1935) en vistas anterior (A-B), posterior (C-D), medial (E-F), lateral (G-H), proximal (I-J) y distal (K-L).

Referencias: **ant**, anterior; **cd**, cresta distal; **cl**, cresta lateral; **cm**, cóndilo medial; **co**, cuenca olecraneana; **fl**, fosa ligamentaria; **frd**, faceta radial distal; **frp**, faceta radial proximal; **mbb**, inserción del músculo *biceps* y *brachialis* (amarillo); **med**, medial; **mfcu**, inserción del músculo *flexor carpi ulnaris* (azul); **mfu**, inserción del músculo *flexor ulnaris* (celeste); **pl**, proceso lateral; **pm**, proceso medial; **po**, proceso olecraneano; **sl**, superficie de apoyo ligamentario; **sm**, septo medio; **sp**, surco posterior; **tb**, tubérculo biceps; **tr**, inserción del tendón del *triceps*. Escala: 20 mm.

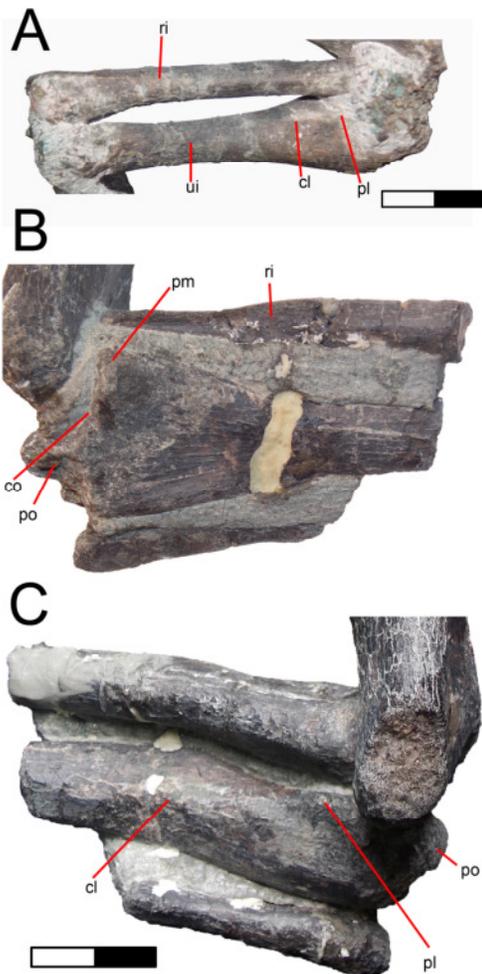


Figura 52. A, Radio y ulna izquierdos del ejemplar SNGM-1937 en vista lateral. B-C, radio y ulna izquierdos del ejemplar SNGM-1938 en vista medial (B) y lateral (C). **Referencias:** **cl**, cresta lateral; **co**, cuenca olecraneana; **pl**, proceso lateral; **pm**, proceso medial; **po**, proceso olecraneano; **ri**, radio izquierdo; **ui**, ulna izquierda. Escalas: 20 mm.

Tabla 8. Medidas (en mm) de las ulnas de *Chilesaurus*. **Referencias:** U, ulna; d, derecho; i, izquierdo; M, máximo; V, vástago; Ep, extremo proximal; Ed, extremo distal. El signo ~ indica medidas aproximadas.

	LPD		LAP		LLM	
	Ud	Ui	Ud	Ui	Ud	Ui
SNGM-1935						
M	~75,93					
V			6,48		9,44	
Ep			8,77		17,27	
Ed			12,42		10,45	
SNGM-1938						
V				12,22		
Ep				30,49		25,28

Comparaciones. A diferencia de *Chilesaurus*, la ulna en ornitisquios basales (e.g. *Lesothosaurus* y *Scutellosaurus*) se caracteriza por proporciones notablemente robustas y un vástago especialmente corto proximodistalmente (Baron et al., 2017a). En los ornitisquios el extremo proximal es muy robusto, el olécranon es poco expandido proximalmente, pero es ancho y se expande transversalmente. En *Chilesaurus* el vástago es relativamente grácil, a diferencia de los ornitisquios antedichos. Por otro lado, el olécranon es semejante en ser transversalmente ancho, pero, en contraposición, está muy bien desarrollado proximalmente, y de contorno subtriangular.

En *Chilesaurus* los procesos lateral y medial que rodean al radio son agudos y prominentes y están bien diferenciados del resto del hueso. Por otro lado, en *Lesothosaurus* y *Sutellosaurus* el proceso medial, si bien está bien desarrollado, es notablemente robusto y redondeado (Baron et al., 2017a). Sin embargo, *Chilesaurus* posee dicho proceso de conformación semejante a la exhibida por *Heterodontosaurus*. En *Lesothosaurus* y *Scutellosaurus* el proceso lateral está representado por un proceso poco pronunciado, robusto y redondeado. En *Heterodontosaurus* dicho proceso está mejor definido que en los ornitisquios antes mencionados (Galton, 2014). En este aspecto, los ornitisquios basales difieren de *Chilesaurus* en donde el proceso lateral está conformado por un tubérculo sublaminar, muy bien diferenciado y prominente.

La ulna de *Chilesaurus* es similar a la de *Herrerasaurus*, con forma alargada y grácil, y un prominente proceso olecraneano (Serenó, 1993; Langer, 2004).

Chilesaurus se diferencia de muchos sauropodomorfos basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Adeopapposaurus*, *Pantyraco*; Bonaparte et al., 2007; Martínez, 2009; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013) en que éstos tienen un proceso olecraneano corto proximodistalmente, por lo cual el extremo proximal es más romo, está proyectado anteroposteriormente y algo aplanado lateromedialmente. A partir de esta forma, en muchos sauropodomorfos, la ulna adquiere una forma más columnar y robusta (e.g. *Mussaurus*, *Unaysaurus*, *Thecodontosaurus*, *Sellosaurus*, *Riojasaurus*, *Lessemsaurus*; Bonaparte, 1972; Galton, 1984b; Benton et al., 2000; Leal et al., 2004; Otero & Pol, 2013), tendiendo a la notable reducción de los Sauropoda, en concordancia con la adopción de una postura graviportal.

Similar a los sauropodomorfos basales, en los terópodos basales, el proceso olecraneano está reducido, aunque la ulna en general es mucho más grácil (e.g. *Tawa*, *Dilophosaurus*, *Coelophysis*, *Cryolophosaurus*; Welles, 1984; Colbert, 1989; Smith et al., 2007; Burch, 2014). Distinto de *Chilesaurus*, en los Ceratosauria, la ulna es bien corta, incluso menos de la mitad del húmero, un extremo proximal muy robusto, y un proceso olecraneano muy desarrollado, recto y bien proyectado proximalmente (*Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*; Gilmore, 1920; Pol & Rauhut, 2012).

La ulna de *Chilesaurus* recuerda a la de algunos Tetanurae y Coelurosauria basales (e.g. *Torvosaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*, *Megaraptor*, *Australovenator*, *Tyrannosaurus*; Madsen, 1976a; Galton & Jensen, 1979; Bonaparte, 1986; Brochu, 2003; Smith et al., 2008; White et al., 2012), en la forma general columnar, con el vástago casi del mismo diámetro anteroposterior que el extremo distal, el proceso olecraneano alto y bien desarrollado, la cuenca olecraneana cóncava, y los procesos lateral y medial están bien desarrollados y separados entre sí. Por otro lado, *Chilesaurus* se diferencia de otros tetanuros (e.g. *Megalosaurus*; Benson, 2010a) en que éstos reducen el proceso olecraneano.

A diferencia de *Chilesaurus*, en los coelurosaurios más derivados se conserva en muchos casos el proceso olecraneano pero en general la ulna se vuelve mucho más grácil y a veces está muy curvada en sentido anteroposterior. En resumen, la ulna de *Chilesaurus* se asemeja a la morfología que presentan los Tetanurae basales.

Manos. El holotipo de *Chilesaurus* conservó ambas manos parciales. La mano derecha conserva el carpal distal, metacarpianos I, II y III, falanges I-1, II-1, II-2. La mano izquierda preservó los metacarpianos I, II y III y la falange II-1. Ambos metacarpianos III perdieron el extremo distal. No se preservó ninguna falange ungueal. Sin embargo, el ejemplar SNGM-1937 preserva la mano izquierda articulada conservando las falanges ungueales del dígito I y II. Por otro lado, el ejemplar SNGM-1887 está representado por una mano izquierda parcial, conservando el carpal distal, los metacarpianos I, II y III completos y el extremo proximal de la falange I-1. El ejemplar SNGM-1936 preservó la mano derecha parcial con los metacarpianos I, II y III (fragmentado), el extremo proximal de la falange I-1 y la falange II-1 completa. Finalmente, el ejemplar SNGM-1938 conservó sólo los metacarpianos III de ambas manos y una falange ungueal de la mano derecha.

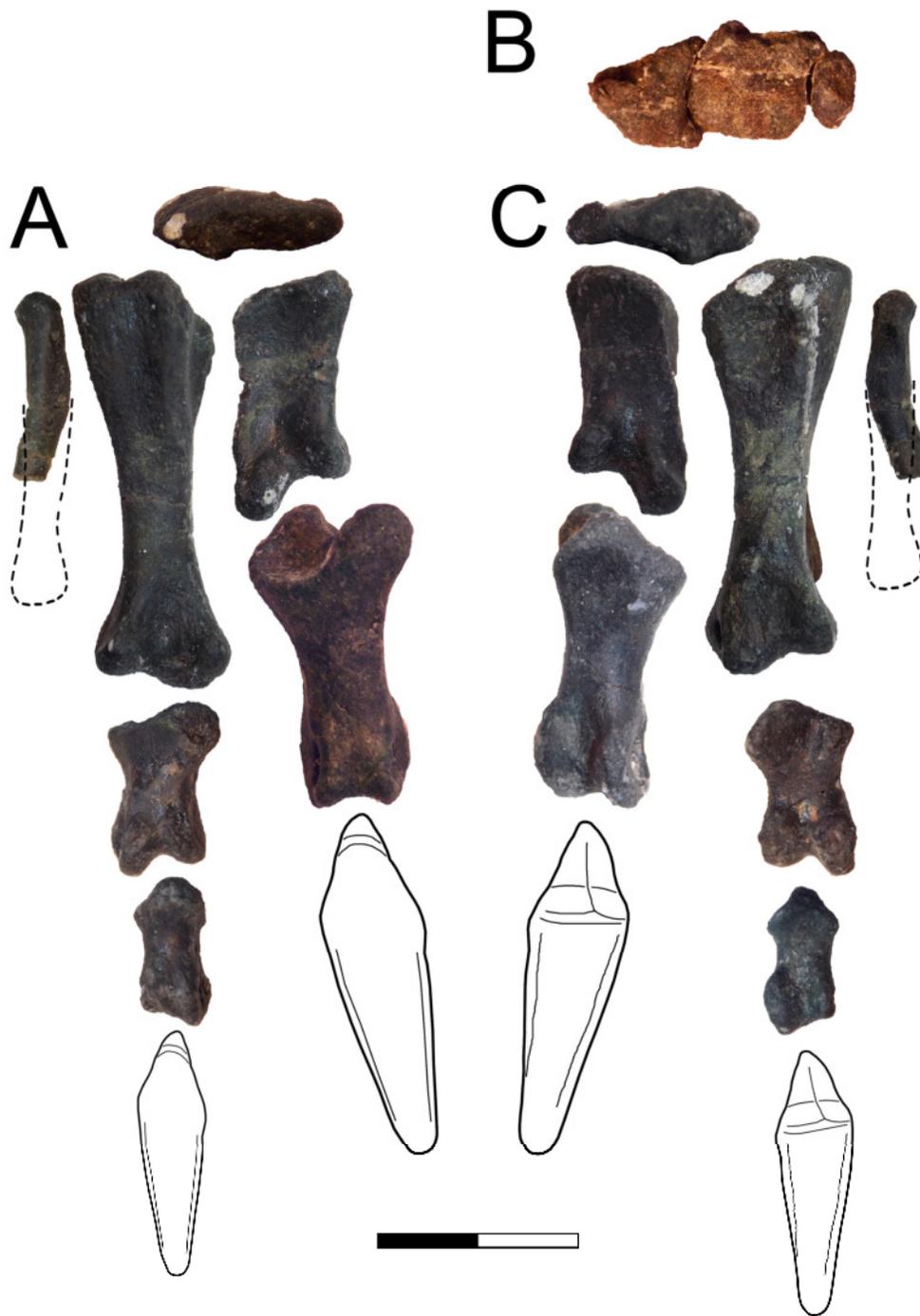


Figura 53. Mano derecha del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas dorsal (A), proximal (B) y ventral (C). Las reconstrucciones de las partes faltantes están basadas en los ejemplares SNGM-1887 (metacarpiano III) y SNGM-1937 (falanges ungueales). Escala: 20 mm.



Figura 54. Mano derecha en vista lateral, proximal y distal del ejemplar holotipo (SNGM-1935). **A**, dígito III; **B**, dígito II; **C**, dígito I. La reconstrucción de las partes faltantes se basó en los ejemplares SNGM-1887 (metacarpiano III) y SNGM-1937 (falanges ungueales). Escala: 20 mm.

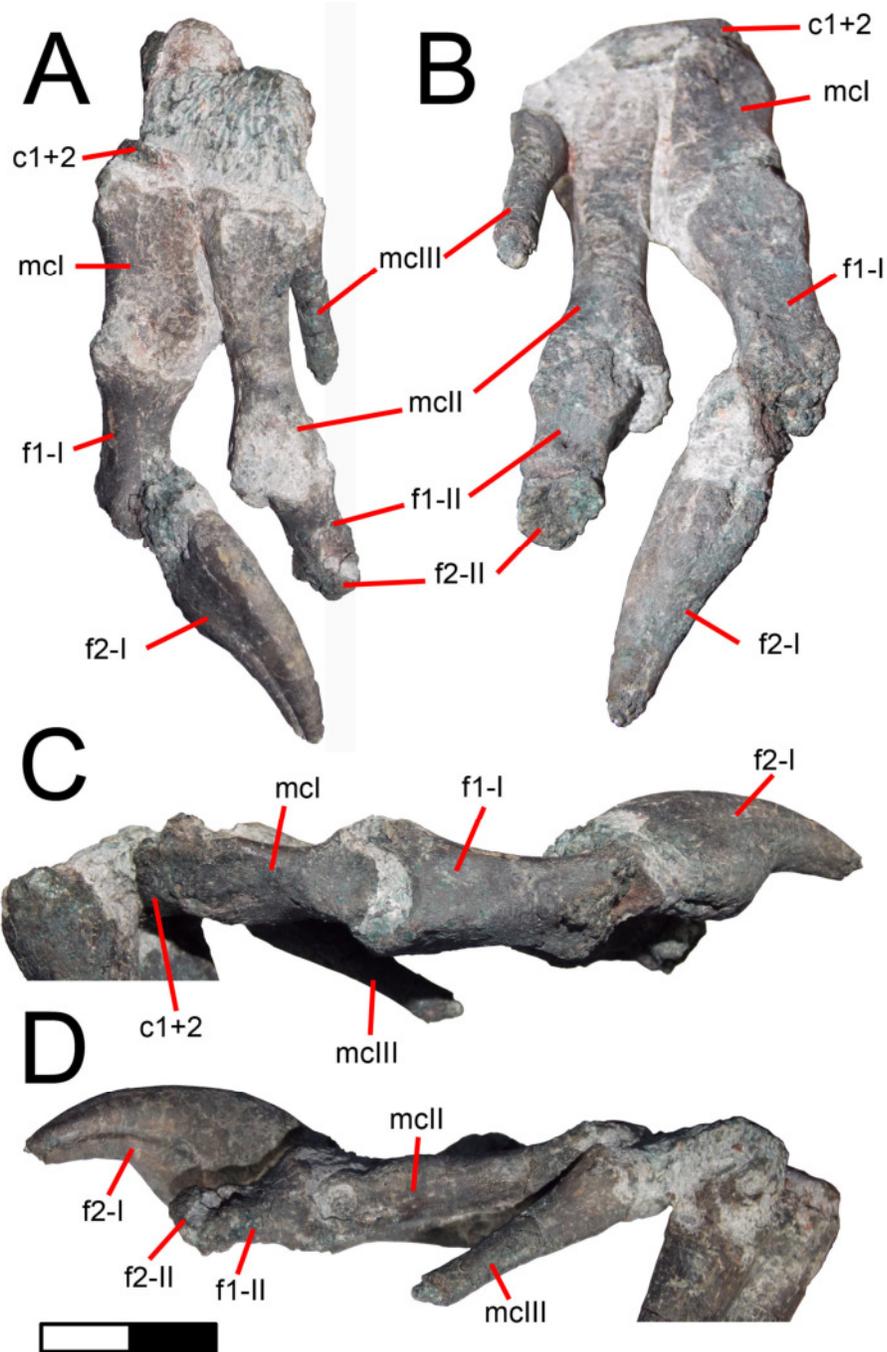


Figura 55. Mano izquierda articulada del ejemplar SNGM-1937 en vistas dorsal (A), ventral (B), medial (C) y lateral (D). **Referencias:** c1+2, carpal distal; f1-I, falange primera del dedo I; f1-un, falange ungueal del dedo I; fII-1, falange primera del dedo II; fII-2, falange segunda del dedo II; mc1, metacarpiano del dedo I; mc2, metacarpiano del dedo II; mc3, metacarpiano del dedo III. Escala: 20 mm.

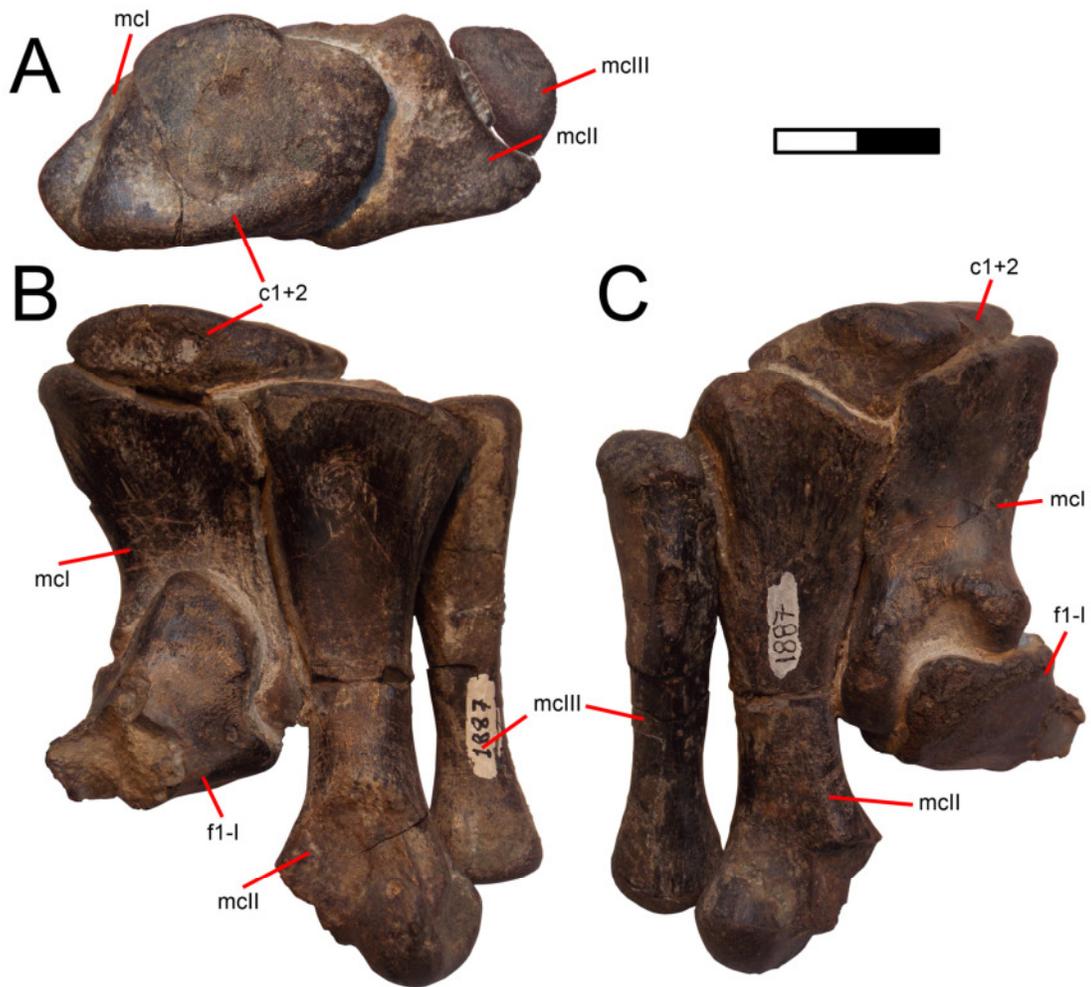


Figura 56. Mano izquierda del ejemplar SNGM-1887 en vista proximal (A), dorsal (B) y ventral (C). Abreviaturas como en la figura 57. Escala: 20 mm.



Figura 57. Mano derecha del ejemplar SNGM-1936 en vistas dorsal (A), proximal (B) y ventral (C). Escala: 20 mm.

Tabla 9. Medidas (en mm) de las manos de *Chilesaurus*. **Referencias:** **C**, carpal; **M**, mano; **Mc**, metacarpiano; **f1-I**, primera falange del dedo I; **f2-I**, falange ungueal del dedo I; **f1-II**, primera falange del dedo II; **f2-II**, segunda falange del dedo II; **d**, derecho; **i**, izquierdo; **Mx**, máximo; **v**, vástago; **Ep**, extremo proximal; **Ed**, extremo distal. El signo ~ indica medidas aproximadas. El * indica las medidas de partes fragmentadas.

	LPD	LDV			LLM		
	Mx	ep	v	ed	ep	v	ed
SNGM-1935							
C-Md	6,08	11,40			16,55		
Mc1							
Md	26,68	11,37	6,78		14,09	10,47	12,50
Mi	27,15	10,17	6,54	10,34	11,70	10,78	12,44
Mc2							
Md	39,23	13,16	6,70		13,72	6,94	12,70
Mi	39,77	10,70	6,74	10,53	12,26	7,27	12,12
Mc3							
Md	23,86*	8,10	3,99		6,11	4,19	
Mi	28,14*	7,51	4,13		6,04	4,71	
f1-I							
Md	28,59	13,65	7,06	9,32	16,04	7,84	10,42
f1-II							
Md	15,97	12,21	6,43	7,32	9,49	6,55	8,76
Mi	16,48	13,39	6,17	7,78	9,98	6,90	9,35
f2-II							
Md	13,61	9,86	4,48	5,56	6,78	5,10	6,71
SNGM-1887							
C-Mi		24,10			34,06		
Mc1							
Mi	49,95	23,22	12,38	20,80	28,38	18,27	25,33
Mc2							
Mi	75,65	25,84	11,90	20,33	31,54	12,45	~29
Mc3							

Mi	62,71	17,72	9,45	15,75	10,64	9,35	15,10
f1-I							
Mi		26,95			27,16		
SNGM-1937							
Mc1							
Mi	21,66	8,00	6,23	9,56	11,01	10,48	12,58
Mc2							
Mi	31,52	8,87	6,01	7,79	11,32	6,83	10,80
Mc3							
Mi							
f1-I							
Mi	22,92	12,24	7,78	8,13	11,27	8,32	8,71
f2-I							
Mi	27,83	14,28			8,55		
f1-II							
Mi	18						
f3-II							
Mi	29						
SNGM-1936							
Mc1							
Md	24,08	10,57	7,03	10,82	11,90	10,17	12,54
Mi	24,81	10,86	6,16	9,39	13,76	10,68	12,50
Mc2							
Md	36,14	10,18	6,50	9,77	9,77	6,48	11,39
Mc3							
Md	18,18*	5,76	3,86		5,32	3,77	
f1-I							
Md		13,11			12,35		
Mi	25,77	13,08	7,25	9,79	12,29	8,04	10,10
f2-II							
Md	14,67	11,07	6,42	6,78	9,09	6,61	8,26
SNGM-1938							
Mc3							

Md	40,11	24,47	7,11	5,30	6,88
Mi	42,95		8,81	6,08	6,70
F2-I					
Md	35,69		~12,50		

Carpó. El holotipo conserva en la mano izquierda un elemento carpal articulado en posición natural sobre la superficie proximal de los metacarpianos I y II. Este elemento es nombrado en la literatura como carpal1+2 (Colbert, 1989; Wagner & Gauthier, 1999), en referencia a que constituye la fusión de los carpales 1 y 2 que están separados en los Saurischia basales (e.g. *Herrerasaurus*; Sereno, 1993) y los Sauropodomorpha (e.g. *Eoraptor*, *Riojasaurus*, *Thecodontosaurus*, *Mussaurus*; Bonaparte, 1972; Benton et al, 2000; Otero & Pol, 2013; Sereno et al., 2013). El ejemplar SNGM-1887 también conserva el carpal 1+2 articulado en posición natural proximalmente a los metacarpianos I y II. En el ejemplar SNGM-1937, se observa el mismo elemento parcialmente conservado y en ninguno de los ejemplares disponibles hay restos de otros huesos carpales, que no sean el carpal 1+2.

El carpal 1+2 presenta una forma de paralelogramo a subcuadrangular en vistas proximal o distal. Es aplanado proximodistalmente. La superficie proximal está constituida enteramente por una faceta de articulación. La superficie es muy rugosa. Sin embargo, en el ejemplar SNGM-1887 se observa una superficie proximal bien plana, con una gran faceta central, donde posiblemente estaría apoyado el semilunar o directamente el radio. El borde posterior (o palmar) es recto mientras que el borde anterior es sinuoso, en forma de “m”, con dos convexidades. El borde medial es recto mientras que el borde lateral es sinuoso. La faceta proximal plana se observa en toda la superficie con excepción del vértice posteromedial, donde hay una prominencia redondeada. Este ejemplar no puede analizarse en vista distal ya que está articulado con los metacarpianos.

En el holotipo la superficie distal es visible. La misma es de superficie rugosa. Toda la superficie distal está dividida por un gran septo medio que la separa en dos facetas, una de articulación con el metacarpiano I, que es la mayor, y otra menor para la articulación con el metacarpiano II. Ambas facetas son levemente cóncavas. En vista posterior se observa que el septo medio se introduce entre los metacarpianos I y II, proyectándose distalmente en forma de proceso. En vista anterior el carpal es proximodistalmente alto del lado donde articula con el metacarpiano I, mientras que se

va angostando lateralmente. En vista posterior el carpal es más alto que su cara anterior, debido a la presencia del septo medio antes descrito.

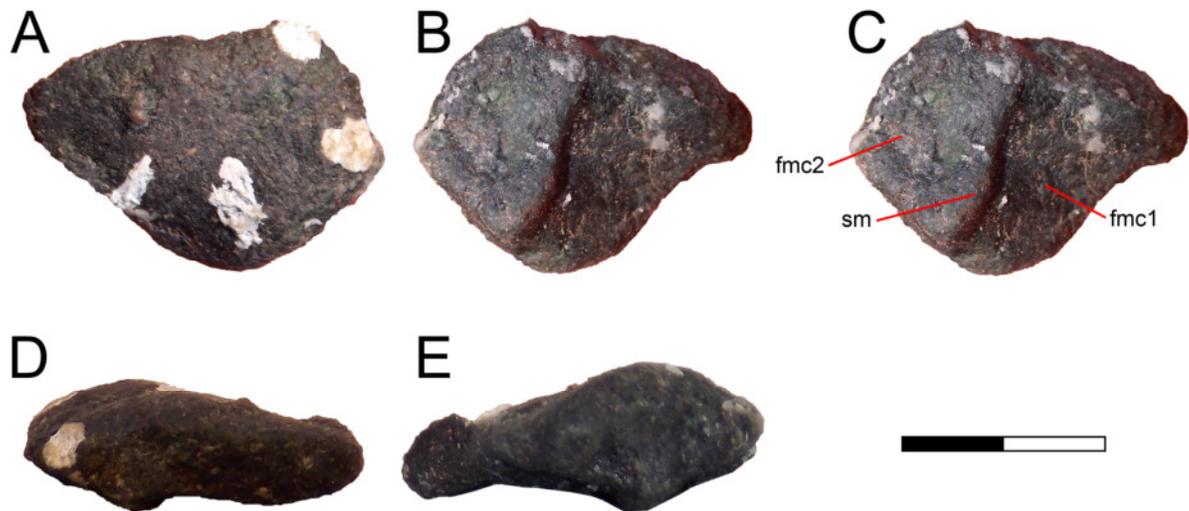


Figura 58. Carpal 1+2 de la mano derecha del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas proximal (A), distal (B-C), dorsal (D) y ventral (E). **Referencias:** **fmc1**, faceta de articulación con el metacarpiano I; **fmc2**, faceta de articulación con el metacarpiano II; **sm**, septo medio. Escala: 20 mm.

Comparaciones. La presencia de un gran elemento carpal en contacto con el metacarpiano I y II, y formado por la fusión de los carpales distales 1 y 2, es una sinapomorfía de los terópodos (Gauthier, 1986; Rauhut, 2003). *Chilesaurus* comparte este rasgo con los terópodos, que puede observarse desde los terópodos basales, como *Coelophys* (Colbert, 1989), hasta los Coelurosauria derivados (e.g. *Deinonychus*, *Oviraptor*; Ostrom, 1969; Barsbold et al., 1990; Osmólska & Barsbold, 1990), aunque muchos terópodos han mantenido los carpales distales 1 y 2 separados (e.g. *Allosaurus*, *Falcarius*, *Beipiaosaurus*, *Microraptor*; Madsen, 1976a; Xu et al., 1999a; 2000; Chure, 2001; Zanno, 2006). Sin embargo, el gran desarrollo y robustez que se muestra en el carpal de *Chilesaurus* es comparable al de los Tetanurae o Coelurosauria basales (Carpenter, 2002). La morfología de *Chilesaurus* se mantiene con pocas modificaciones hasta en algunos Coelurosauria derivados (e.g. *Guanlong*, *Tanycolagreus*, *Coelurus*, *Nemegtomaia*; Carpenter, 2002; Carpenter et al., 2005a; Xu et al., 2006; Fanti et al., 2012; Novas et al., 2016), mientras que en los demás maniraptores se forma una troclea

proximal bien marcada (*Deinonychus*, *Bambiraptor*; ver Gishlick, 2001; Carpenter, 2002; Burnham, 2004; ver también Botelho et al., 2014).

Metacarpiano I. Este elemento está muy bien preservado en los ejemplares SNGM-1935 (holotipo), SNGM-1887 y SNGM-1937. El holotipo presenta ambas manos con tres metacarpianos, I y II completos y el III casi completo. El ejemplar SNGM-1937 presenta una mano articulada donde se observan los metacarpianos, aunque las superficies proximal y distal no se pueden observar debido a que los huesos están articulados. Del mismo modo, el ejemplar SNGM-1887 presenta tres metacarpianos completos y articulados entre sí y con el carpal distal, por lo cual tampoco se pueden observar las superficies proximal y distal. De esta manera, las descripciones de las caras proximal y distal de cada hueso se realizan basándose en el ejemplar SNGM-1935.

En general, el metacarpiano I presenta una forma subcuadrangular en vista dorsal. Es mucho más corto proximodistalmente que los demás metacarpianos. El metacarpiano I abarca algo más del 65% de la longitud del metacarpiano II, y casi un 80% del metacarpiano III.

En vista proximal este elemento tiene una forma triangular, con un vértice dorsomedial redondeado, y otros dos vértices laterales bien marcados y de bordes agudos. El borde dorsal y el borde lateral son cóncavos, mientras que el borde ventromedial es convexo. En vista dorsal el borde proximal es bien recto, descendiendo desde el vértice dorsomedial (más proyectado, formando un leve proceso proximomedial) hacia el borde lateral. El borde lateral es recto desde el extremo proximal hasta el extremo distal, abarcando todo el lado lateral del cóndilo, que es mucho mayor que el cóndilo medial, el cual está reducido y orientado medialmente. El borde medial es cóncavo. El cóndilo lateral es más angosto y proyectado del lado dorsal que el cóndilo medial, el cual es más redondeado y corto. Además, en vista distal el cóndilo lateral está muy proyectado dorsalmente, mientras que ventralmente ambos cóndilos alcanzan el mismo nivel. De esta forma, la posición y forma de los cóndilos es muy asimétrica, ya que el cóndilo lateral es grande y se orienta distalmente, mientras que el cóndilo medial es pequeño y está orientado medialmente.

Entre ambos cóndilos existe un surco intercondilar conspicuo, que separa los cóndilos. La cara lateral del metacarpiano I es marcadamente cóncava y sobre la totalidad de la misma articula el metacarpiano II. Sólo se diferencia en el extremo distal

del metacarpiano I la circunferencia correspondiente a la fosa ligamentaria colateral, bien marcada por dos crestas. Del lado medial observa una línea oblicua que une el extremo proximodorsal con el borde ventral del cóndilo medial. En vista distal se observan los cóndilos bien desarrollados, con el surco intercondilar de bordes dorsal y ventral cóncavos, aunque más pronunciado dorsalmente.

Toda la superficie dorsal del metacarpiano está levemente hundida hasta alcanzar, cerca del extremo distal, una profunda fosa extensora.

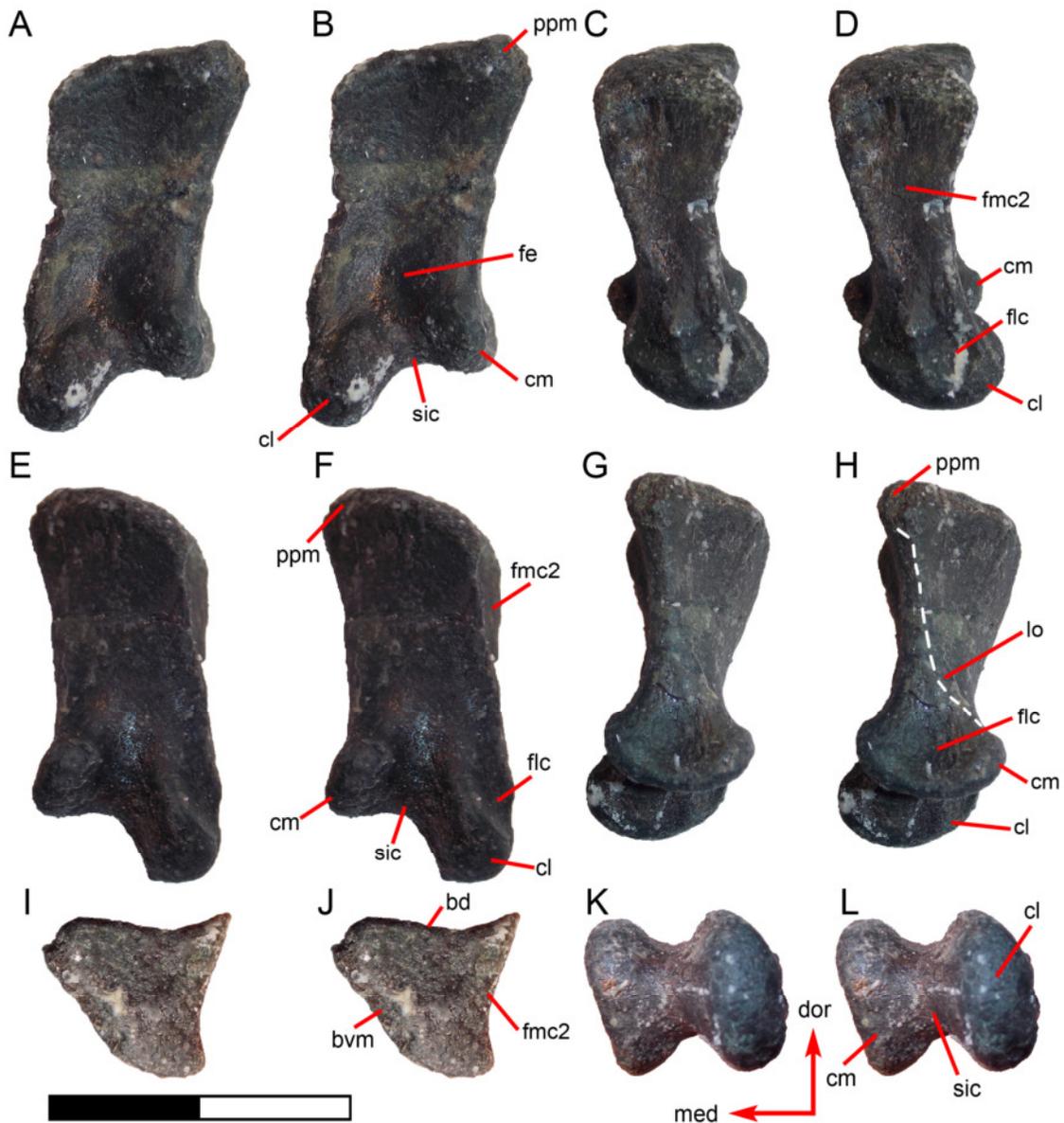


Figura 59. Metacarpiano I derecho del holotipo (SNGM-1935) en vistas dorsal (A-B), lateral (C-D), ventral (E-F), medial (G-H), proximal (I-J) y distal (K-L).

Referencias: bvm, borde ventromedial; bd, borde dorsal; cl, condilo lateral; cm, condilo medial; dor, dorsal; fe, fosa extensora; flc, fosa ligamentaria colateral; fmc2, faceta articular para el metacarpiano II; lo, línea oblicua; med, medial; ppm, proceso proximomedial; sic, superficie intercondilar. Escala: 20 mm.

Comparaciones. Los metacarpianos de los ornitisquios basales son conocidos en escasas formas, entre las que se cuentan *Scutellosaurus*, *Heterodontosaurus* y *Lesothosaurus* (Santa Luca, 1980; Colbert, 1981; Galton, 2014; Baron et al., 2017a). A

diferencia de *Chilesaurus*, en la mayor parte de los ornitisquios conocidos, los metacarpianos y falanges carecen de fosas extensoras profundas (Serenó, 1996). Similar a *Chilesaurus*, en *Heterodontosaurus* estas fosas son profundas y bien definidas, una característica presumiblemente derivada del clado Heterodontosauridae (Galton, 2014). A diferencia de *Chilesaurus*, en ornitisquios como *Heterodontosaurus* y *Lesothosaurus* el metacarpiano I está bien expandido proximalmente en sentido transversal y carece de la amplia superficie de articulación para el metacarpiano II (Rauhut, 2003). Más aún, el extremo distal del metacarpiano I en *Heterodontosaurus* y *Lesothosaurus* exhibe cóndilos subiguales en extensión y alineados al eje longitudinal del elemento, mientras que en *Chilesaurus*, al igual que numerosos saurisquios basales los cóndilos están torsionados con respecto al eje mayor del metacarpiano y el cóndilo lateral está mucho más extendido distalmente que el cóndilo medial (Galton, 1977).

El metacarpiano I de *Chilesaurus* tiene un rasgo característico de los saurisquios (a excepción de *Herrerasaurus*, Sereno, 1993; Rauhut, 2003), la marcada asimetría entre los cóndilos distales.

En *Chilesaurus* el metacarpiano I es en general muy similar al de los demás terópodos. Un rasgo presente en *Chilesaurus* es la presencia de superficie lateral plana y en contacto en toda su longitud con el metacarpiano II, es un rasgo ausente en varios terópodos basales (e.g. *Coelophys*, *Dilophosaurus*, *Limusaurus*; Welles, 1984; Colbert, 1989; Xu et al., 2009), pero presente en los Tetanurae (e.g. *Allosaurus*, *Torvosaurus* y muchos Coelurosauria; Barsbold et al., 1987; Norell & Makovicky, 1999; Chure, 2001; Currie & Chen, 2001; Rauhut, 2003; Carpenter et al., 2005b; Zanno, 2006; Xu et al., 2006; Brusatte et al., 2013).

En *Chilesaurus*, aunque el borde proximal es recto, el lado medial del extremo proximal está más proyectado proximalmente que el borde lateral, desarrollando un proceso proximomedial. Este proceso no es muy grande pero podría corresponder al inicio del proceso bien desarrollado que muestran muchos Tetanurae basales y Coelurosauria (e.g. Madsen, 1976a; Russell & Dong, 1993; White et al., 2012; 2013; Novas et al., 2016). Un rasgo particular del metacarpiano I de *Chilesaurus*, es la forma del extremo proximal, el cual es plano y de bordes rectos, mientras que en la mayoría de los Tetanurae y Coelurosauria se observa que el borde proximal es bien cóncavo, por lo menos en vista dorsal (e.g. *Allosaurus*, *Megaraptor*, *Australovenator*, *Guanlong*, *Alxasaurus*, *Falcarius*, *Bambiraptor*; Madsen, 1976a; Russell & Dong, 1993; Burnham, 2004; Zanno, 2006; Xu et al., 2006; White et al., 2012; Novas et al., 2016).

Adicionalmente, *Chilesaurus* no desarrolla una fosa extensora conspicua o alguna otra estructura sobre la superficie extensora, rasgos que se han reportado para muchos Tetanurae y Coelurosauria (e.g. *Megaraptor*, *Australovenator*, *Guanlong*, *Deinonychus*; ver Cau et al., 2015; Novas et al., 2016).

Chilesaurus se diferencia claramente de los Ornithomimosauria, en que en éstos el metacarpiano I se hace alargado alcanzando casi la misma longitud que el metacarpiano II (e.g. *Ornithomimus*, *Deinocheirus*, *Gallimimus*, *Struthiomimus*; Nicholls & Russell, 1985; Osmólska & Roniewicz, 1970; Osmólska et al., 1972; Barsbold & Osmólska, 1990; Makovicky et al., 2004).

Metacarpiano II. Este elemento es el más largo de todos los elementos de la mano. En vista proximal presenta una forma cuadrangular, con una superficie rugosa y una fosa central. En la superficie proximal se observa una fosa algo profunda y ubicada del lado medial que se corresponde a la faceta de articulación con el carpal 1+2. En vista dorsal, el margen proximal tiene forma de “m” con dos convexidades marcadas y un surco medio. En la misma vista, el extremo proximal tiene una proyección lateral que se apoya sobre la superficie dorsal del metacarpiano III. El extremo proximal del metacarpiano II posee contorno de paralelogramo en vista proximal, de modo que el vértice dorsolateral de la superficie proximal esté más lateralizado que el vértice ventrolateral, al igual que los vértices del lado medial. Esto hace que en vista dorsal pueda verse la superficie medial y quede parcialmente escondido el metacarpiano III del lado lateral. En vista dorsal se observa un extremo proximal asimétrico, donde puede verse parte de la superficie proximal. El borde proximal es recto y levemente más proximal del lado medial. Del lado ventral, el borde proximal es convexo y bien prominente del lado lateral, proyectándose más proximalmente que del lado medial. Esto se debe a que del lado medial está la faceta de articulación para el carpal 1+2. El vástago es alargado y de sección subcuadrangular. El borde lateral del vástago es más cóncavo que el borde medial. En vista lateral se observa una faceta proximal donde articula con el metacarpiano III. Esta faceta desaparece hacia la mitad del vástago, y está bien marcada por los bordes dorsal y ventral que en la mitad distal no están bien marcados. En vista medial se observa que toda la superficie es bien lisa, ya que forma la faceta de articulación con el metacarpiano I. En vista ventral también se observa la asimetría, ya que puede verse parte de la superficie lateral. En el extremo proximal se observa una fosa poco marcada.

Los cóndilos distales son levemente asimétricos, con un mayor desarrollo proximodistal del cóndilo medial y un mayor desarrollo dorsoventral del cóndilo lateral. La fosa extensora es profunda y la superficie intercondilar es bien marcada. Distalmente, el cóndilo lateral presenta la fosa ligamentaria colateral, la cual está bien marcada del lado ventral debido a la torción que presenta el cóndilo. Por otro lado, el extremo distal de ese cóndilo es redondeado y presenta un prominente desarrollo del borde distal. El cóndilo medial presenta una fosa ligamentaria colateral bien marcada y profunda, y el borde dorsal está más desarrollado que el borde ventral. Puede observarse un cóndilo lateral proyectado transversalmente y un cóndilo medial más recto en

relación al eje longitudinal del elemento. La fosa flexora es menos profunda que la fosa extensora. En vista distal se observa un desarrollo muy desigual de los cóndilos y la superficie intercondilar. El cóndilo lateral está bien desarrollado a lo largo de todo el eje dorsoventral. El cóndilo medial se proyecta bien en sentido dorsomedial, mientras que del lado ventral está menos pronunciado y no está orientado medialmente. La superficie intercondilar es bien profunda y cóncava del lado dorsal mientras que del lado ventral es recta o menos cóncava.

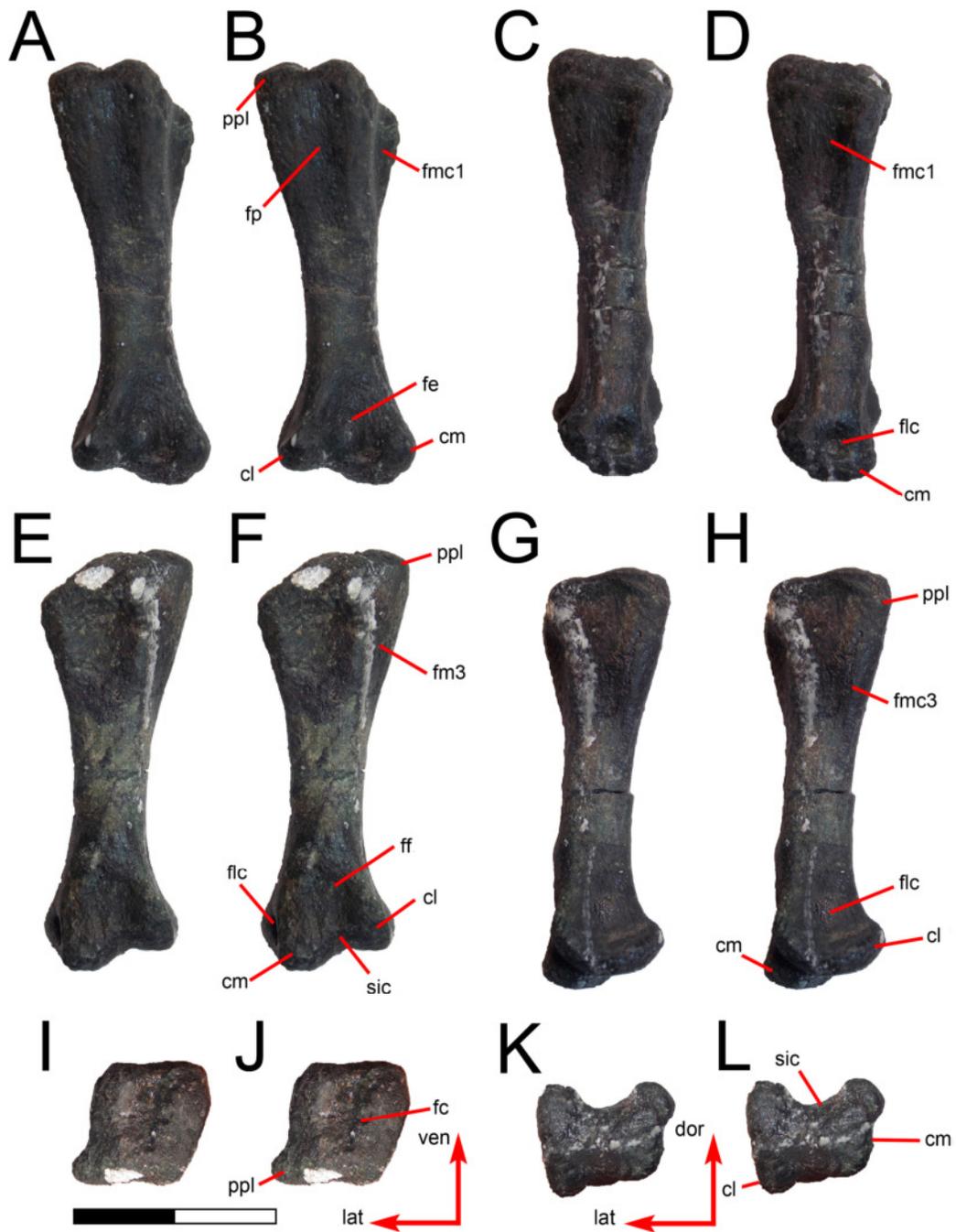


Figura 60. Metacarpiano II derecho del holotipo (SNGM-1935) en vistas dorsal (A-B), medial (C-D), ventral (E-F), lateral (G-H), proximal (I-J) y distal (K-L).

Referencias: **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **dor**, dorsal; **fc**, faceta para el carpal 1+2; **fe**, fosa extensora; **ff**, fosa flexora; **flc**, fosa ligamentaria colateral; **fmc1**, faceta articular para el metacarpiano 1; **fmc3**, faceta articular para el metacarpiano 3; **fp**,

fosa proximal; **lat**, lateral; **ppl**, proceso proximolateral; **sic**, superficie intercondilar; **ven**, ventral. Escala: 20 mm.

Comparaciones. Las proporciones del metacarpiano II de *Chilesaurus* es muy semejante al de algunos ornitisquios basales, como *Lesothosaurus*, *Heterodontosaurus* y *Scutellosaurus*. La única diferencia remarcable consiste, tal como fuera indicado más arriba para el metacarpiano I, en la ausencia de una fosa extensora bien definida.

Chilesaurus se diferencia de los sauropodomorfos basales en que éstos carecen de superficies articulares a lo largo de todo el margen medial y lateral para los metacarpianos contiguos, de lo que resulta que en sauropodomorfos basales los metacarpianos están más separados entre sí que en *Chilesaurus*. Además, la forma general del metacarpiano II de los sauropodomorfos basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Plateosaurus*, *Efraasia*, *Anchisaurus*, *Mussaurus*, *Riojasaurus*, *Adeopapposaurus*, *Lamplughsaura*; Bonaparte, 1972; Galton, 1973; 1984b; Galton & Cluver, 1976; Kutty et al., 2007; Bonaparte et al., 2007; Martínez, 2009; Langer et al., 2011; Otero & Pol, 2013) es más simétrica que la presente en *Chilesaurus*. En otros taxones y algunos saurisquios basales, se observa la misma morfología que en los sauropodomorfos basales antes nombrados, pero con metacarpianos II algo más gráciles (e.g. *Thecodontosaurus*, *Eodromaeus*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Sereno, 1993; Benton et al., 2000; Martínez et al., 2011; Sereno et al., 2013). *Chilesaurus* es distinto de los Coelophysoidea (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Syntarsus*; Galton, 1971; Welles, 1984; Colbert, 1989) en que estos últimos presenten metacarpianos II con los siguientes rasgos: son bien alargados, no articulan en toda la superficie medial con el metacarpiano I ni tampoco en toda la superficie lateral con el metacarpiano III. Distinto de *Chilesaurus*, en los Ceratosauria (e.g. *Limusaurus*, *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Carnotaurus*, *Aucasaurus*; Gilmore, 1920; Bonaparte et al., 1990; Coria et al., 2002; Xu et al., 2009; Ruiz et al., 2011; Pol & Rauhut, 2012) el metacarpiano II es muy corto y robusto, como sucede también con los demás metacarpianos y elementos de la mano.

Chilesaurus presenta proporciones y morfología muy similares a la de varios Tetanurae y Coelurosauria basales (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Guanlong*, *Axasaurus*; Madsen, 1976a; Currie & Zhao, 1993; Russell & Dong, 1993; Xu et al., 2006), y comparten la presencia de superficies de articulación amplias del lado lateral y medial para los elementos contiguos, aunque difieren levemente en la simetría y orientación de

los cóndilos distales. *Chilesaurus* se distingue de otros Tetanurae y Coelurosauria basales (e.g. *Torvosaurus*, *Acrocanthosaurus*, Tyrannosauridae; Galton & Jensen, 1979; Brochu, 2003; Senter & Robins, 2005), en que éstos muestran proporciones similares a ciertos ceratosaurios, es decir, tienen elementos de la mano robustos y cortos proximodistalmente.

El metacarpiano II es más robusto en *Chilesaurus* que en la mayoría de los Coelurosauria (comparado con *Gualicho*, *Falcarius*, *Deinocheirus*, *Gallimimus*, *Tanycolagreus*, *Fukuivenator*, *Deinonychus*; Ostrom, 1969; Osmólska & Roniewicz, 1970; Osmólska et al., 1972; Carpenter et al., 2005a; Zanno, 2006; Azuma et al., 2016; Apesteguía et al., 2016), en los cuales es más alargado y grácil. En síntesis, la morfología del metacarpiano II de *Chilesaurus* concuerda con la de varios Tetanurae basales.

Metacarpiano III. Este elemento está fragmentado en ambas manos del holotipo (SNGM-1935) y del ejemplar SNGM-1937, pero está completo en el ejemplar SNGM-1887. El extremo distal es descrito basándose en este último ejemplar.

El metacarpiano III de *Chilesaurus* es alargado pero robusto, y presenta casi el mismo largo proximodistal que el metacarpiano II. En vista proximal presenta una forma asimétrica, con el borde lateral convexo y el borde medial bien recto. En vista dorsal puede verse que es un elemento angosto pero de vástago robusto, con el borde medial convexo y el borde lateral recto. El extremo proximal es redondeado. Presenta un proceso dorsal poco marcado y un proceso ventral robusto y grande. El borde medial es recto proximalmente hasta alcanzar un proceso mediodistal, que representa el extremo distal de la faceta articular para el metacarpiano II. La superficie dorsal del extremo proximal está parcialmente cubierta por la proyección laterodorsal del metacarpiano II. El vástago es alargado y más angosto que los extremos. En la mitad proximal del vástago, del lado lateroventral se observa un gran proceso de forma suboval, el cual se preserva en su totalidad en el ejemplar SNGM-1887. En vista medial se observa que el extremo proximal está más desarrollado dorsoventralmente que el extremo distal. En el ejemplar holotipo la faceta proximal para el metacarpiano II está dividida al medio por una cresta media, mientras que en el ejemplar SNGM-1887 la faceta para el metacarpiano II es bien grande y lisa, sin la cresta, y extendiéndose hasta casi hasta la mitad del vástago, llegando hasta el proceso mediodistal. La superficie

lateral es lisa y no se observa una faceta para un elemento lateral (metacarpiano IV). El extremo distal presenta la faceta una faceta distal ventral para articular con el metacarpiano II. A diferencia del extremo proximal, el extremo distal es expandido lateromedialmente y de borde distal recto. La faceta distal para articulación con la falange es lisa y está proyectada medialmente. La superficie dorsal es lisa y no presenta fosa extensora.



Figura 61. Metacarpiano III derecho del holotipo (SNGM-1935) en vistas dorsal (A-B), lateral (C-D), ventral (E-F), medial (G-H) y proximal (I-J). **Referencias:** **cm**, cresta media; **fmc2**, faceta articular para el metacarpiano II; **pd**, proceso dorsal; **pmd**, proceso mediodistal; **pv**, proceso ventral; **sl**, superficie lateral. Escala: 20 mm.



Figura 62. Metacarpiano III izquierdo del ejemplar SNGM-1887 en vistas dorsal (A-B), lateral (C-D), ventral (E-F), medial (G-H), proximal (I-J) y distal (K-L).

Referencias: **fd**, faceta distal; **fdm2**, faceta distal para el metacarpiano II; **fpm2**, faceta proximal para el metacarpiano II; **plv**, proceso lateroventral; **v**, vástago; otras abreviaturas como en la figura 52. Escala: 20 mm.

Comparaciones. A diferencia de *Chilesaurus*, en ornitisquios basales como *Heterodontosaurus*, *Tianyulong* y *Lesothosaurus* el metacarpiano III es notablemente elongado, con el extremo distal con una tróclea articular muy bien desarrollada y un extremo proximal con una superficie articular amplia y bien definida. *Chilesaurus* exhibe un metacarpiano III relativamente reducido, con los extremos proximal y distal redondeados y convexos, y sin una superficie cóncava de articulación con otros elementos.

El metacarpiano III de *Chilesaurus* presenta varios rasgos considerados diagnósticos para Theropoda (Rauhut, 2003), como ser: un vástago mucho más alargado que en los demás metacarpianos y un extremo proximal no expandido lateromedialmente. Estas características distinguen a *Chilesaurus* de los sauropodomorfos y saurisquios basales. Por ejemplo, como se observa en *Chilesaurus*, en los terópodos basales y en varios tetanuros basales se observa un metacarpiano III grácil, pero conservando un extremo proximal expandido (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Syntarsus*, *Torvosaurus*, *Allosaurus*, *Tanycolagreus*; Raath, 1977; Madsen, 1976a; Galton & Jensen, 1979; Colbert, 1989; Chure, 2001; Carpenter et al., 2005a). Además, similar a *Chilesaurus*, en estos taxones se observa que el extremo proximal está al mismo nivel que el extremo proximal del metacarpiano II. Distinto de *Chilesaurus*, en los taxones nombrados el extremo distal del metacarpiano III presenta cóndilos distales bien desarrollados como en los demás metacarpianos, para la articulación con las falanges del dedo III.

Los rasgos peculiares del metacarpiano III de *Chilesaurus* recuerdan a los de algunos Coelurosauria basales (e.g. *Guanlong*, *Megaraptor*, *Sinosauroptryx*, *Gualicho*, *Fukuivenator*; Currie & Chen, 2001; Calvo et al., 2004; Xu et al., 2006; Azuma et al., 2016; Apesteguía et al., 2016; Novas et al., 2016), en los que el metacarpiano III es grácil, con extremos poco desarrollados, y articulando junto al metacarpiano II. A pesar de que en gran parte de los Coelurosauria derivados el metacarpiano III se reduce y se hace grácil, este elemento conserva el extremo distal con cóndilos para la articulación con las falanges (e.g. *Ornitholestes*, *Deinocheirus*, *Falcarius*, *Strutiomimus*,

Deinonychus, *Haplocheirus*; Ostrom, 1969; Osmólska & Roniewicz, 1970; Nicholls & Russell, 1985; Rauhut, 2003; Carpenter et al., 2005b; Zanno, 2006; Choiniere et al., 2010a). En *Chilesaurus*, el extremo distal del metacarpiano III es simple, carente de cóndilos articulares y fosas ligamentarias, lo que podría indicar que si existía alguna falange en el dedo III, la misma estaría muy reducida. Un metacarpiano III muy reducido se ha reportado en unos pocos terópodos celurosaurios (e.g. *Gorgosaurus*, *Gualicho*; Lambe, 1917; Apesteguía et al., 2016).

Dígito I, falanges 1-I y 2-I. Se preservó la falange 1-I de la mano derecha del holotipo (SNGM-1935). El ejemplar SNGM-1937 conservó en el dedo I, las falanges 1-I y 2-I (ungueal) articuladas. El ejemplar SNGM-1887 sólo presenta el extremo proximal de la falange 1-I articulada al metacarpiano I.

La falange 1-I es bien robusta y presenta un largo proximodistal (28,59 mm) casi igual al de las dos primeras falanges juntas del dedo II (15,97+13,61). Esta falange está levemente torsionada a lo largo del eje proximodistal, girando sobre su eje longitudinal hacia el lado medial. Este giro hace que el eje vertical que pasa por el extremo proximal forme un ángulo de aproximadamente 40° con el eje vertical que pasa entre los cóndilos distales. El extremo proximal de la falange 1-I presenta un tubérculo extensor, en forma de lengua, muy desarrollado y proyectado proximalmente. En vista proximal, la falange 1-I es de contorno subtriangular, y pueden observarse las facetas de articulación con los cóndilos del metacarpiano 1 y una cresta media que separa ambas facetas. El tubérculo flexor está en el medio de esta cresta en el borde ventral, mientras que el tubérculo extensor está por encima de la faceta medial. En vista dorsal el tubérculo extensor tiene bordes redondeados. En vista lateral se observan proximalmente los tubérculos extensor y flexor, y el borde de la faceta proximal bien cóncavo. En vista ventral se observa un tubérculo flexor de menor desarrollo que tubérculo extensor y no desplazado.

El vástago es robusto. El extremo distal es simétrico, notándose los cóndilos articulares y las fosas ligamentarias colaterales a los lados, pero careciendo de una fosa extensora. El cóndilo lateral distal es redondeado ventralmente y con el margen dorsal recto, en vista lateral. La fosa ligamentaria colateral es profunda y grande. En vista ventral los cóndilos distales son bien conspicuos, aunque el cóndilo medial es mayor al cóndilo lateral. Entre ambos existe una superficie intercondilar y una fosa flexora bien

profunda. En vista distal pueden verse los cóndilos bien pronunciados y una superficie intercondilar con el borde dorsal recto y el borde ventral bien cóncavo.

La falange 2-I (preservada sólo en el ejemplar SNGM-1937) está articulada y debido a la preparación del material no puede observarse la superficie proximal para la articulación con la falange 1-I. El tubérculo extensor tiene bordes redondeados en vista dorsal y está proyectado proximalmente. El tubérculo flexor es grande, de contorno semicircular en vista lateral, y proyectado ventralmente. En vista lateral o medial la falange ungueal del dedo I presenta una curvatura poco marcada, muy similar a lo que ocurre en las falanges de las extremidades posteriores. Son anchas y robustas. El surco colateral está muy marcado en ambos lados, es ancho y profundo. El borde lateroventral se proyecta hacia afuera formando una repisa por debajo del surco colateral. Tanto el surco como la repisa comienzan casi en la mitad de la longitud de la falange y se extienden hasta el ápice de la falange.

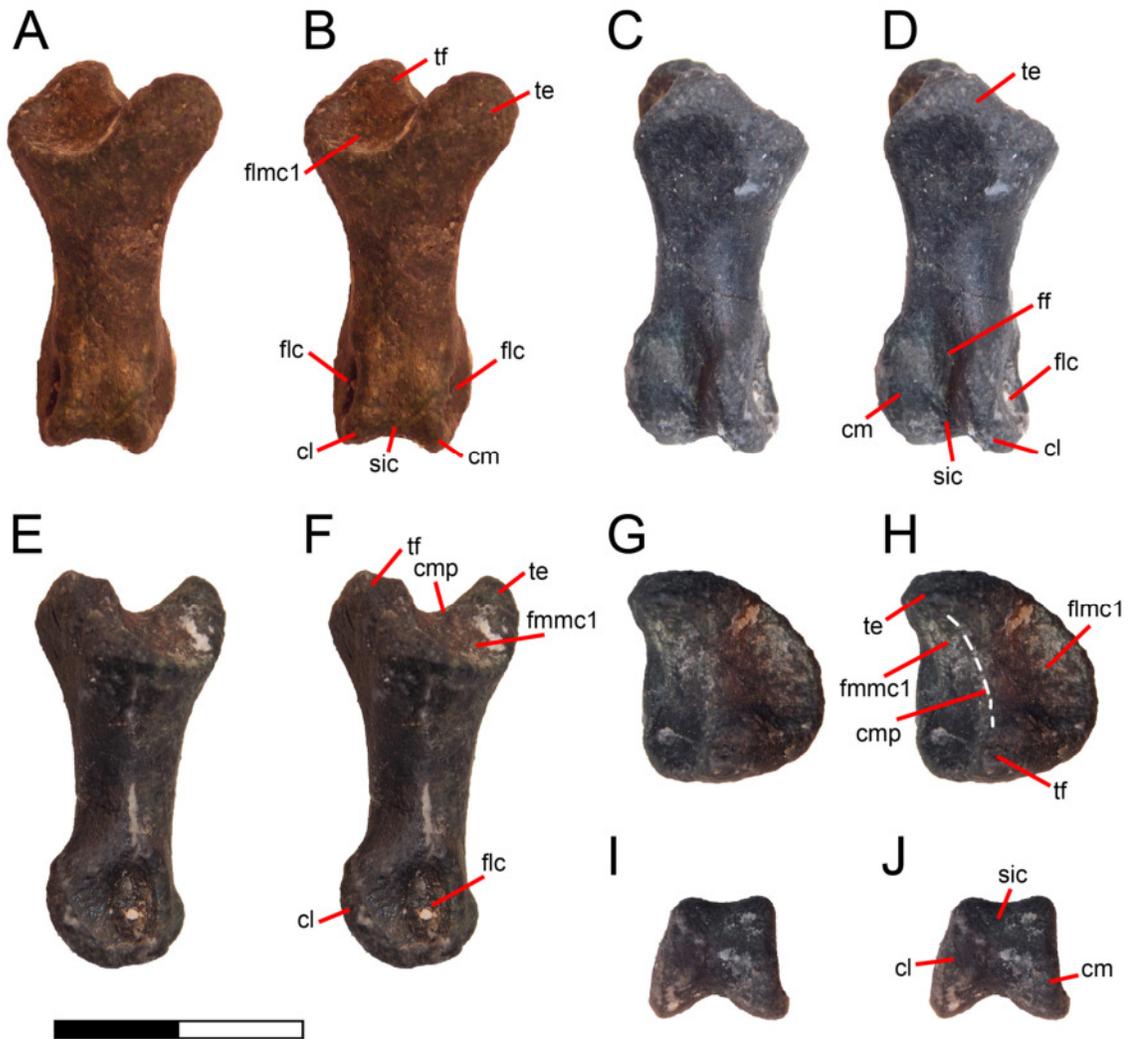


Figura 63. Falange 1-I de la mano derecha del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas dorsal (A-B), ventral (C-D), lateral (E-F), proximal (G-H) y distal (I-J).

Referencias: **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **cmp**, cresta media proximal; **ff**, fosa flexora, **flc**, fosa ligamentaria colateral; **flmc1**, faceta lateral de articulación con el cóndilo lateral del metacarpiano I; **fmmc1**, faceta medial de articulación con el cóndilo medial del metacarpiano I; **sic**, superficie intercondilar; **te**, tubérculo extensor; **tf**, tubérculo flexor. Escala: 20 mm.

Dígito II, falanges 1-II, 2-II y 3-II. Se preservaron las falanges 1-II y 2-II de la mano derecha del holotipo (SNGM-1935) y la falange 1-II de la mano izquierda de este mismo ejemplar. El ejemplar SNGM-1936 conserva la falange 1-II completa de la mano derecha (ver Figura 57). El ejemplar SNGM-1937 conserva las falanges 1-II, 2-II (incompleta) y la falange 3-II de la mano izquierda.

La falange 1-II es corta y robusta. Al igual que la falange 1-I, el extremo proximal muestra un tubérculo extensor desplazado medialmente y de forma redondeada en vista dorsal. En vistas lateral y medial se observan los tubérculos extensor y flexor bien desarrollados, dándole a este elemento un diámetro dorsoventral proximal (12,21 mm) mucho mayor al distal (7,32 mm). En vista proximal se observan las facetas de articulación con los cóndilos del metacarpiano II, las cuales son bien asimétricas, ya que la faceta para el cóndilo medial es mucho mayor que la faceta para el cóndilo lateral. La faceta para el cóndilo medial es grande y de forma subcircular mientras que la faceta para el cóndilo lateral es bien angosta, algo más ancha en el borde ventral, de forma subrectangular y dirigida dorsoventralmente. Entre ambas facetas existe una cresta media poco marcada.

Los cóndilos distales están bien marcados, son asimétricos ya que el cóndilo medial no llega al nivel distal del cóndilo lateral. Las caras medial y lateral de ambos cóndilos son rectas a levemente cóncavas, en vista distal. Además, en vista distal, puede verse una gran asimetría entre los cóndilos, ya que el cóndilo medial presenta un borde ventral más desarrollado que el cóndilo lateral. El cóndilo lateral presenta el borde ventral proyectado lateralmente. La superficie intercondilar en corta y no presenta fosa extensora pero está más marcada que en la falange 1-I debido particularmente a la asimetría de los cóndilos. En vista distal, la superficie intercondilar es recta dorsalmente y cóncava ventralmente. Los cóndilos muestran fosas ligamentarias colaterales bien marcadas, bordes dorsales rectos y ventrales redondeados. Del lado lateral, la fosa ligamentaria es redondeada pero se diferencia de su par del lado medial, debido a que presenta el borde ventral más desarrollado, proyectándose lateralmente hasta la base del cóndilo lateral. Del lado ventral se observa una fosa flexora profunda.

La falange 2-II presenta la misma forma y proporciones que la falange anterior, pero es de menor tamaño. La diferencia más marcada entre ambas es que la falange 2-II posee el cóndilo medial más proyectado distalmente que el cóndilo lateral, situación contraria a la que se observa en la falange 1-II. Además, en la falange 2-II no se observa

una fosa flexora en la superficie ventral, y la superficie intercondilar está poco marcada del lado dorsal.

En la falange 3-II (ungueal) puede verse que el tubérculo extensor está bien desarrollado y proyectado proximalmente. Entre la faceta articular y la tuberosidad flexora hay una fina cresta lateromedial bien marcada. Entre este tubérculo y el resto de la falange existe un surco dorsal bien marcado. Del lado ventral se observa una gran convexidad proximal marcando la tuberosidad flexora, muy grande y redondeada. La faceta articular para la falange 2-II es lisa y bien cóncava. En el centro de la superficie articular se observa una cresta dorsoventral ancha, poco marcada y algo dispersa, que separa las facetas articulares para cada cóndilo distal de la falange 2-II. La faceta para el cóndilo lateral de la falange 2-II es más grande que la faceta para el cóndilo medial de la misma medial, marcando una asimetría en la superficie proximal de esta falange ungueal.

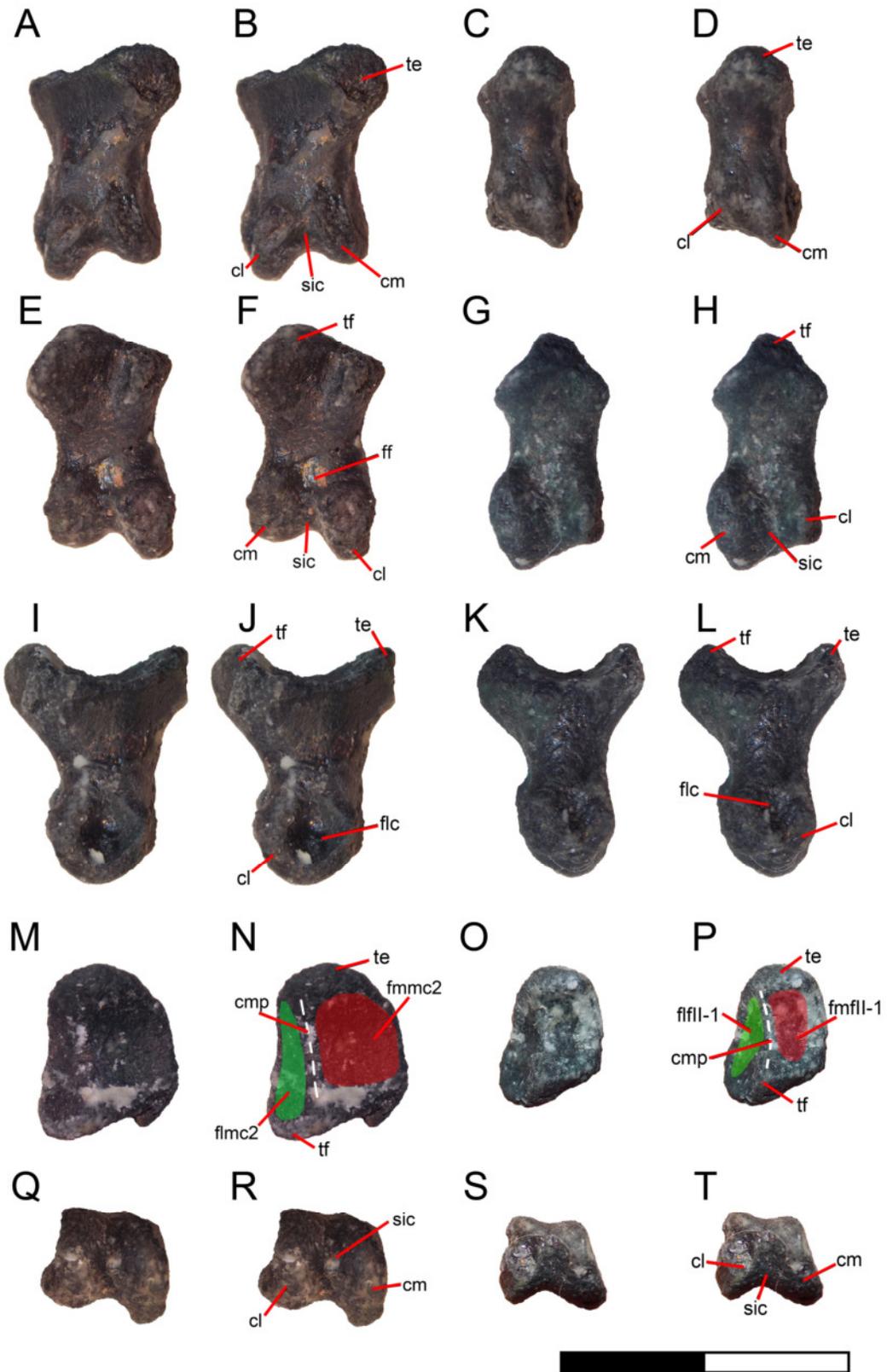


Figura 64. Falange 1-II (A-B, E-F, I-J, M-N, Q-R) y falange 2-II (C-D, G-H, K-L, S-T) de la mano derecha del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas dorsal (A-D), ventral (E-H), lateral (I-L), proximal (M-P) y distal (Q-T). **Referencias:** **flmc2**, faceta lateral de articulación con el cóndilo lateral del metacarpiano II (color verde); **fmmc2**, faceta medial de articulación con el cóndilo medial del metacarpiano II (color rojo); **flfII-1**, faceta lateral de articulación con el cóndilo lateral de la falange 1-II (color verde); **fmfII-1**, faceta medial de articulación con el cóndilo medial de la falange 1-II (color rojo); otras abreviaturas como en la Figura 63. Escala: 10 mm.

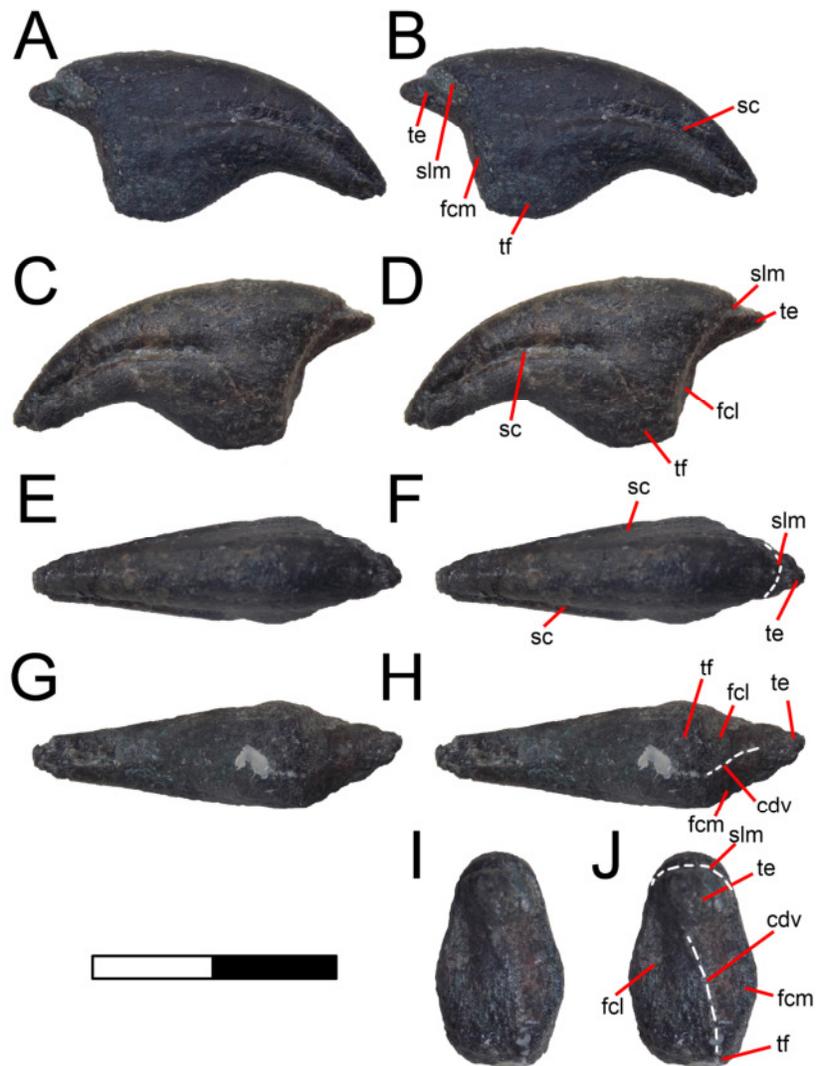


Figura 65. Falange 3-II del ejemplar SNGM-1937 en vistas medial (A-B), lateral (C-D), dorsal (E-F), ventral (G-H) y proximal (I-J). **Referencias:** **cdv**, cresta

dorsoventral; **fel**, faceta para el cóndilo lateral; **fcm**, faceta para el cóndilo medial; **sc**, surco colateral; **slm**, surco lateromedial; **te**, tubérculo extensor; **tf**, tubérculo flexor. Escala: 20 mm.

Comparaciones. Tal como fuera indicado más arriba, entre los ornitisquios basales, los Heterodontosauridae se distinguen en gran medida en las características de la mano cuando son comparados con otros ornitisquios. En este caso, *Heterodontosaurus* presenta una mano de tipo teropodiano, en la cual las falanges ungueales son fuertemente recurvadas y relativamente agudas, una condición que recuerda a *Chilesaurus* (Santa Luca, 1980). Adicionalmente, las falanges no ungueales en *Heterodontosaurus* exhiben fosas extensoras muy bien definidas, ausentes en otros ornitisquios (Serenó, 2012; Galton, 2014). Por otro lado, en *Scutellosaurus* y *Lesothosaurus* las falanges ungueales son prácticamente rectas, con el margen ventral plano y el extremo proximal expandido transversalmente, una combinación de caracteres ausente en *Chilesaurus* (Baron et al., 2017a). Por otro lado, si bien las falanges no ungueales de ornitisquios basales son pobremente conocidas, estas carecen invariablemente (a excepción de Heterodontosauridae) de fosas extensoras profundas y de fosas colaterales ligamentarias bien definidas (Santa Luca, 1980; Sereno, 2012).

En adición, *Chilesaurus* posee el típico “pulgar saurisquio” en el cual el metacarpiano I y la falange 1-I presentan los cóndilos distales torsionados (Galton, 1977). En contraposición, la falange 1-I en *Heterodontosaurus*, *Tianyulong*, *Lesothosaurus* y otros ornitisquios presenta los cóndilos distales directamente alineados al eje mayor de la respectiva falange.

Chilesaurus comparte varias características con los sauropodomorfos basales y saurisquios basales (e.g. *Massospondylus*, *Anchisaurus*, *Thecodontosaurus*, *Eoraptor*; Galton & Cluver, 1976; Benton et al., 2000; Sereno, 2007; Sereno et al., 2013), como la presencia en la falange 1-I de un extremo proximal de contorno subtriangular, la marcada rotación del vástago de la falange 1-I hacia el lado medial, formando un ángulo de aproximadamente 40° entre los ejes verticales del extremo proximal y distal, una falange 1-I casi del mismo largo que el metacarpiano I, y la falange 2-II más corta que la falange 1-II. Distinto de *Chilesaurus*, en los sauropodomorfos basales y saurisquios basales (*Adeopapposaurus*, *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*, *Herrerasaurus*;

Sereno, 1993; Martínez, 2009; Langer et al., 2011; Martínez et al., 2011; Sereno et al., 2013) la falange 1 del dedo I es levemente mayor a la falange 1 del dedo II.

Chilesaurus comparte con los terópodos (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Allosaurus*; Galton, 1971; Madsen, 1976a; Colbert, 1989; Chure, 2001) una falange 1-I mucho más larga o casi del doble de largo que la falange 1 del dígito II. Sin embargo, *Chilesaurus* presenta varios rasgos que lo distinguen de la mayoría de los terópodos: un largo proximodistal en la falange 1-I levemente mayor al metacarpiano I, lo que resulta en una relación falange 1-I/metacarpiano I de 1,07, un ángulo marcado entre el eje vertical del extremo proximal y del extremo distal, y una falange 2-II (13,61 mm) es más corta que la falange 1-II (15,97 mm). Estos rasgos no se corresponden con la tendencia al alargamiento de la mano que muestran la mayoría de los terópodos, sobre todo los Tetanurae (Gauthier, 1986; Rauhut, 2003) y están presentes en varios saurisquios basales y terópodos basales (e.g. *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus*; Welles, 1984; Sereno, 1993; Langer, 2004; Martínez et al., 2011; Sereno et al., 2013), pero en varios terópodos basales ya pueden notarse las tendencias mencionadas (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*; Galton, 1971; Raath, 1977; Colbert, 1989). *Chilesaurus* presenta las falanges 1 y 2 del dedo II muy cortas y robustas, además de la diferencia en longitud que existe entre ambas, un rasgo que no se observa en los Tetanurae, con falanges del dedo II con tendencia al alargamiento (ver por ejemplo *Allosaurus*, *Sciurumimus*, *Megaraptor*, *Australovenator*, *Ornithomimus*, *Gallimimus*, *Strutiomimus*, *Falcarius*; Osmólska & Roniewicz, 1970; Madsen, 1976a; Nicholls & Russell, 1985; Barsbold & Osmólska, 1990; Calvo et al., 2004; Zanno, 2006; Rauhut et al., 2012; Novas et al., 2016).

Distinto de *Chilesaurus*, la mayoría de los sauropodomorfos (e.g. *Plateosaurus*, *Sellosaurus*, *Coloradisaurus*, *Lamplughsaura*, *Efraasia*, *Adeopapposaurus*, *Nambalia*, *Mussaurus*; Galton, 1973; Galton, 1984b; 1986b; Kutty et al., 2007; Martínez, 2009; Novas et al., 2011; Apaldetti et al., 2013; Otero & Pol, 2013) poseen falanges ungueales mucho más robustas y cortas respecto de las demás falanges, y la falange ungueal del dedo I es mucho más robusta o de mayor tamaño que la del dedo II.

Las falanges ungueales de *Chilesaurus* recuerdan a las de los saurisquios basales (e.g. *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Sereno, 1993; Sereno et al., 2013) y terópodos basales (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*; Welles, 1984; Colbert, 1989), con formas algo más gráciles (no tan anchas lateromedialmente en comparación a la de los

sauropodomorfos), cortas anteroposteriormente, con el extremo distal sin curvarse mucho ventralmente, y sin una gran diferencia de largo entre las falanges ungueales de los dedos I y II, aunque ciertos terópodos basales presentan ungueales más gráciles, con extremos proximales bien angostos (e.g. *Syntarsus*; Galton, 1971). En Tetanurae y Coelurosauria basales (e.g. *Chilantaisaurus*, *Afrovenator*, *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Bicentenaria*; Madsen, 1976a; Currie & Zhao, 1993; Sereno et al., 1994; Benson & Xu, 2008; Novas et al., 2012) las falanges ungueales son más angostas lateromedialmente y más curvas que en *Chilesaurus*.

Distinto de *Chilesaurus*, entre los Coelurosauria maniraptoriformes (e.g. Ornithomimosauria, Oviraptorosauria; Osmólska & Roniewicz, 1970; Osmólska et al., 1972; Nicholls & Russell, 1985; Currie & Russell, 1988; Ji et al., 2003; Kobayashi & Barsbold, 2006; Makovicky et al., 2010; Fanti et al., 2012; Currie et al., 2016) la falange I-I es muy alargada y las falanges ungueales se hacen mucho más gráciles, con la excepción de los Alvarezsauridae que conservan un solo dígito con una robusta falange ungueal (Novas, 1997; Choiniere et al., 2010a). Las falanges ungueales de *Chilesaurus* se distinguen de este último grupo por presentar el extremo proximal de forma subcuadrangular, robusto y simétrico, el cuerpo de la falange en más curvado ventralmente y presentan una cresta ventral en la mitad proximal (e.g. *Alvarezsaurus*, *Mononykus*; ver Novas, 1996).

En síntesis, las falanges de la mano de *Chilesaurus* muestran una morfología similar a la de los terópodos basales, con falanges proporcionalmente robustas, falanges del dedo II no elongadas y falanges ungueales con escasa curvatura ventral y cortas proximodistalmente.

Cintura Pélvica

Ilion. El holotipo (SNGM-1935) presenta el ilion izquierdo preservado, aunque muy fragmentado, y está parcialmente articulado con las vértebras sacras. Adicionalmente, el ejemplar SNGM-1889 presenta un ilion de mayor tamaño al del holotipo y algo fragmentado. Sin embargo, el ejemplar SNGM-1936 conserva un ilion izquierdo casi completo y un ilion derecho parcial. La región de contacto entre el ilion (pedicelo púbico) y el pubis no está bien conservada en ninguno de los ejemplares disponibles, por lo que la interpretación de cómo articulaban estos huesos debe tomarse como tentativa.

En vista lateral puede verse una hoja ilíaca bien alta. Las alas preacetabular y postacetabular están muy desarrolladas y ambas presentan la misma forma subcuadrangular y están ubicadas aproximadamente al mismo nivel, tanto ventral como dorsal. Además, ambas alas poseen aproximadamente la misma extensión anteroposterior. El borde dorsal del ilion es recto anteroposteriormente. La esquina anterodorsal es cóncava, como también la esquina posterodorsal, aunque en esta última el ángulo es más pronunciado, dándole una forma más cuadrangular al ala postacetabular. Existe un marcado proceso supratrocantérico cerca del margen superior del ilion, a la altura del pedicelo isquiónico. En el ejemplar SNGM-1889 puede observarse este proceso muy prominente. En este ejemplar puede notarse además que el ala postacetabular está fuertemente arqueada lateralmente, por lo que la superficie lateral de la hoja ilíaca es bien cóncava y la superficie medial convexa. La cresta supracetabular está ausente. El acetábulo es grande, pero no sobrepasa la extensión anteroposterior de las alas pre y postacetabular. El extremo del pedicelo púbico se extiende más ventralmente que el pedicelo isquiónico. Esto último sólo se pudo observar en el ilion izquierdo del ejemplar tipo ya que en los otros ejemplares poseen el extremo del pedicelo púbico está fragmentado. El pedicelo isquiónico es mucho más robusto que el pedicelo púbico. Las fosas de origen de los músculos *iliofibularis* y músculo *iliofemoralis* son bastantes profundas, aunque de superficie plana y expandidas anteroposteriormente. En el ejemplar tipo (SNGM-1935) se observa una superficie continua entre ambas, sin poder diferenciarlas. Sin embargo, en SNGM-1936 puede verse que la fosa de origen del músculo *iliofemoralis* es más profunda que la fosa de origen del músculo *iliofibularis*. En el ala preacetabular no se observa una marca conspicua para la inserción del músculo *iliotibialis*. El ala preacetabular carece de un “gancho” ventral, usual en terópodos tetanuros y ceratosaurios. En el extremo

posteroventral del ala postacebular del ejemplar SNGM-1936 se observa una superficie plana que podría corresponder a la superficie de inserción del músculo *flexor tibialis externus*.

En vista dorsal puede observarse que el borde dorsal es recto o levemente curvado lateralmente. En el esqueleto articulado del ejemplar tipo (SNGM-1935) puede observarse que el espacio entre los márgenes dorsales de las hojas ilíacas y las espinas neurales sacras es bastante angosto.

En vista ventral no se observa la presencia de una fosa coppedicus anterior al acetábulo. La superficie anterior del pedicelo púbico es ensanchada lateromedialmente y plana, lo que podría marcar el origen del músculo *iliofemoralis internus*. Lo mismo se observa en el ilion izquierdo del ejemplar holotipo, pero el pedicelo púbico está parcialmente fragmentado, aunque se observa una notoria superficie plana anterior en el pedicelo púbico. Continuando con la vista ventral, puede verse que el pedicelo púbico es corto anteroposteriormente y de contorno subcircular. La superficie central del acetábulo es angosta. La superficie posterior del acetábulo es plana y ancha transversalmente, mostrando un marcado antitrocánter que sobresale hacia afuera. El pedicelo isquiónico también es subcircular pero es mucho más ancho lateromedialmente. Posteriormente se observa una fosa brevis reducida, angosta y de márgenes subparalelos. En vista posterior puede verse que la fosa brevis (donde se originaba el músculo *caudofemoralis brevis*) es cóncava y la pared lateral está más extendida ventralmente que la pared medial.

En vista medial puede observarse en la parte anterior del pedicelo púbico una cresta bien marcada, que constituiría el límite medial de la superficie de inserción del músculo *iliofemoralis internus*. Más marcada aun es la cresta que forma el límite medial anterior de la fosa brevis, desarrollada de forma bien pronunciada y recta. Sobre ambas crestas se observan varias rugosidades y muescas que marcan los contactos con los procesos transversos de las vértebras sacras.

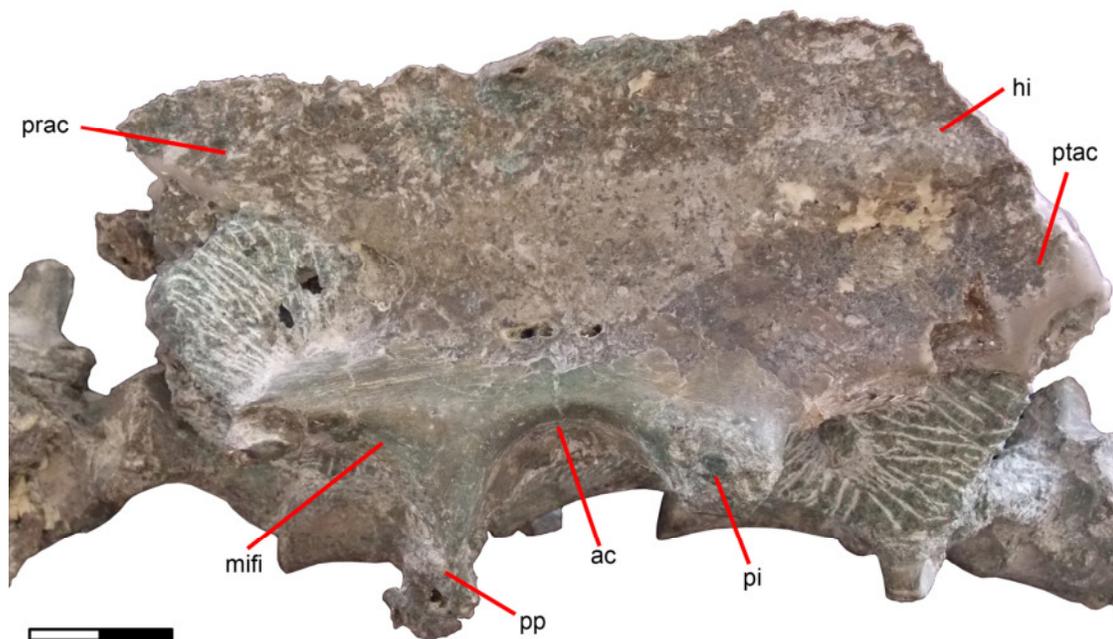


Figura 66. Ilion izquierdo del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vista lateral.
Referencias: **ac**, acetábulo; **hi**, hoja iliaca; **mifi**, superficie de inserción del músculo *iliofemoralis internus*; **pi**, pedicelo isquiónico; **pp**, pedicelo púbico; **prac**, ala preacetabular; **ptac**, ala postacetabular. Escala: 20 mm.

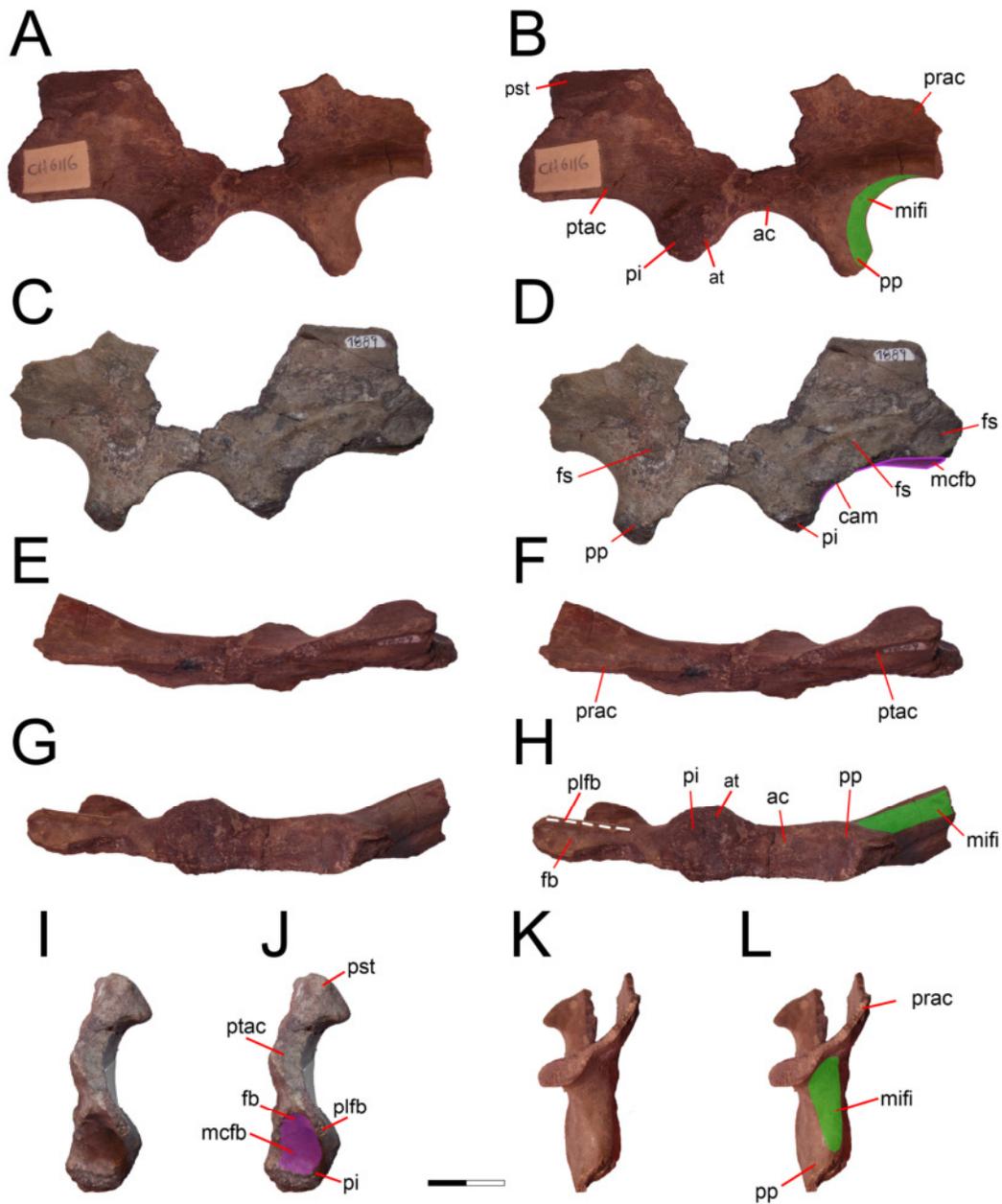


Figura 67. Ilion derecho del ejemplar SNGM-1889 en vistas lateral (A-B), medial (C-D), dorsal (E-F), ventral (G-H), posterior (I-J) y anterior (K-L). **Referencias:** at, antitrocánter; **bd**, borde dorsal; **cam**, cresta anteromedial; **fb**, fosa brevis; **fs**, facetas de contacto con las vértebras sacras; **mcfb**, inserción del músculo *caudofemoralis brevis*; **plfb**, pared lateral de la fosa brevis; **pst**, proceso supratrocánterico; otras abreviaturas como en la Figura 66. Escala: 20 mm.

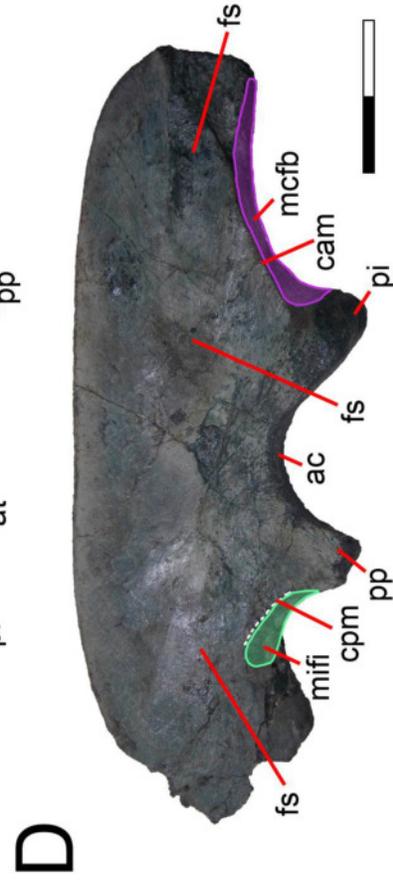
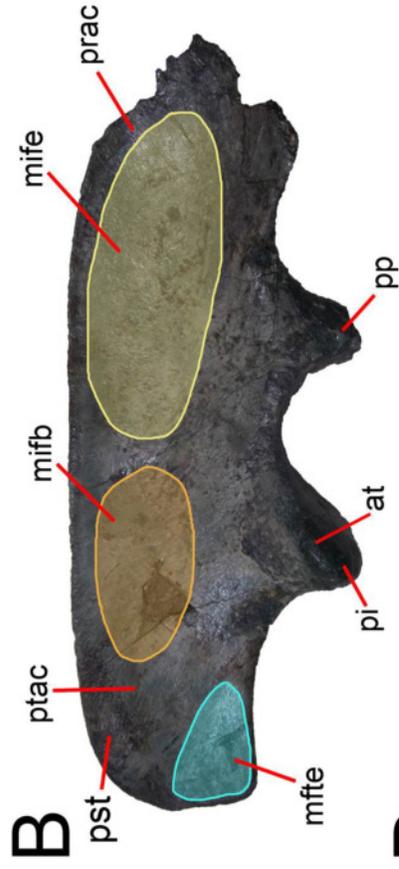


Figura 68. Ilion derecho del ejemplar SNGM-1936 en vista lateral (A-B) y medial (C-D). **Referencias:** *cpm*, cresta posteromedial; *mfte*, inserción del músculo *flexor tibialis externus*; *mifb*, inserción del músculo *iliofibularis*; *mife*, inserción del músculo *iliofemoralis externus*; otras abreviaturas como en las Figura 66 y 67. Escala: 20 mm.

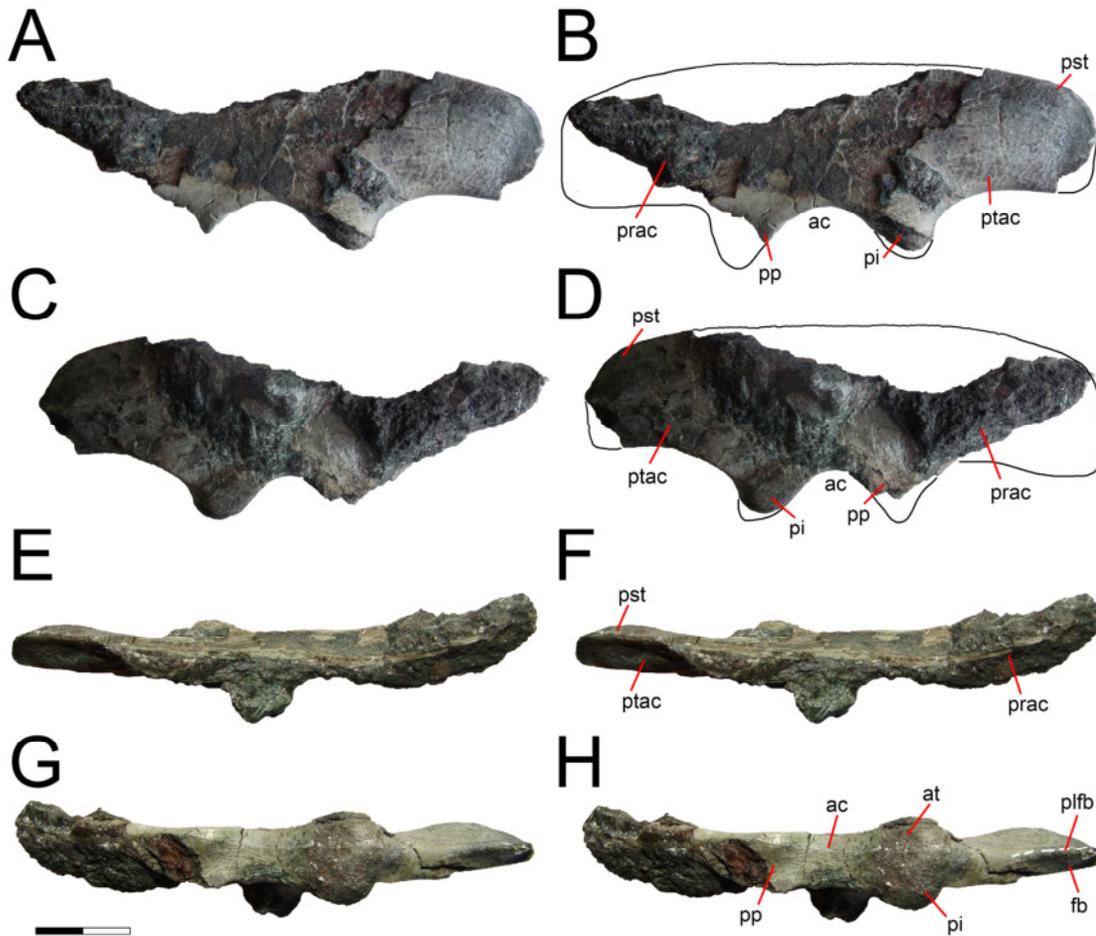


Figura 69. Ilion izquierdo del ejemplar SNGM-1936 en vistas lateral (A-B), medial (C-D), dorsal (E-F) y ventral (G-H). Abreviaturas como en las Figuras 66 y 67. Escala: 20 mm.

Tabla 10. Medidas (en mm) de los iliones de *Chilesaurus*. **Referencias:** **I**, ilion; **d**, derecho; **i**, izquierdo; **M**, máximo; **ac**, acetábulo; **pp-pi**, pedicelo púbico; **prac**, ala preacetabular; **ptac**, ala postacetabular. El signo ~ indica medidas aproximadas. El * indica las medidas de partes fragmentadas.

	LAP	LDV
SNGM-1935		
Ii-M	116,94*	
ac	26,52	
pp-	47,08	
pi		
prac		~44,64
ptac		~44,84
SNGM-1936		
Ii-M	100,23*	31,96*
ac	19,71	
pp-	~35,33	
pi		
prac		
ptac	34,11	
Id-M	100,62	38,56
ac	19,40	
pp-	36,74	
pi		
prac	28,89	27,40
ptac	30,72	
SNGM-1889		
Ii-M	108,97*	
ac	27,37	
pp-	54,41	
pi		
prac		33,36
ptac	32,42	33,38

Comparaciones. El ilion de *Chilesaurus* difiere en la gran mayoría de los caracteres que diagnostican el clado Ornithischia. En los ornitisquios, incluyendo formas basales como *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus* el ilion presenta el proceso preacetabular elongado y dorsoventralmente comprimido, una condición reconocida por la gran mayoría de los autores como diagnóstica de Ornithischia (Serenó, 1986). Por otro lado, el ala postacetabular en *Lesothosaurus*, *Stormbergia* y *Heterodontosaurus* es notablemente comprimido dorsoventralmente (Butler, 2005; Sereno, 2012; Galton, 2014). En ambos rasgos, los ornitisquios se diferencian de *Chilesaurus*, el cual exhibe alas preacetabular y postacetabular del ilion amplios, dorsoventralmente altos y transversalmente comprimidos. La hoja ilíaca en *Chilesaurus* está ampliamente expandida, a un grado mucho mayor que en los restantes ornitisquios, incluyendo las formas basales arriba mencionadas.

Chilesaurus se diferencia de los ornitisquios basales (e.g. *Lesothosaurus* y *Stormbergia*), en que éstos presentan el acetábulo parcialmente cerrado por una delgada lámina ósea medial, mientras que en *Chilesaurus* el acetábulo es enteramente abierto, de manera semejante a lo que ocurre en otros dinosaurios, incluyendo ornitisquios derivados (e.g., *Iguanodon*, *Kritosaurus*; Norman, 1990).

Chilesaurus comparte con ornitisquios la presencia de un pedicelo púbico notablemente elongado, que se extiende ventralmente con respecto al pedicelo para el isquion (Norman et al., 2004). Esta morfología se relaciona íntimamente a la articulación del ilion con un pubis que se orienta posteriormente, conformando la cadera opistopúbica típica de dinosaurios ornitisquios (véase Langer y Benton, 2006).

El ilion muestra la condición dolicoilíaca característica de los terópodos. *Chilesaurus* se diferencia de los saurisquios basales (e.g. *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Chromogisaurus*, *Staurikosaurus*; Colbert, 1970; Novas, 1993; Ezcurra, 2010; Sereno et al., 2013) y los Sauropodomorpha (e.g. *Saturnalia*, *Guaibasaurus*, *Plateosaurus*, *Riojasaurus*, *Adeopapposaurus*, *Thecodontosaurus*, Huene, 1926; Bonaparte, 1972; Bonaparte et al., 1999; 2007; Langer, 2003; Martínez, 2009; Langer et al., 2011) en que éstos poseen una forma braquiliaca (Colbert, 1964), donde la parte preacetabular está muy reducida en forma de una pequeña prolongación dorsal, que no llega al extremo anterior del pedicelo púbico, salvo pocas excepciones (e.g. *Leoneosaurus*; Pol et al., 2011). Además, poseen un pedicelo púbico fuerte y robusto comparado con un pedicelo isquiónico menos desarrollado.

Los Theropoda poseen el ala preacetabular bien desarrollada, como puede verse en los Coelophysoidea y Ceratosauria basales (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Dilophosaurus*, *Liliensternus*, *Zupaysaurus*, *Cryolophosaurus*, *Elaphrosaurus*; Welles, 1984; Colbert, 1989; Cuny & Galton, 1993; Tykoski, 2005; Ezcurra & Cuny, 2007; Ezcurra & Novas, 2007; Smith et al., 2007; Rauhut & Carrano, 2016). Sin embargo, estos taxones basales presentan una cresta supracetabular marcada, un acetábulo bien grande, la fosa brevis ancha lateromedialmente, entre otros rasgos que los diferencian de *Chilesaurus*.

Chilesaurus comparte con los Tetanurae basales (e.g. *Eustretospondylus*, *Sinraptor*, *Torvosaurus*, *Megalosaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*, *Monolophosaurus*; Madsen, 1976a; Galton & Jensen, 1979; Bonaparte, 1986; Currie & Zhao, 1993; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a; Zhao et al., 2010) la presencia de alas pre y postacetabulares bien desarrolladas, mostrando un ilion alto en toda su extensión, y con el ala preacetabular aproximadamente de la misma extensión que el ala postacetabular. A diferencia de *Chilesaurus*, en los Tetanurae existe una gran cresta supracetabular que cubre la cabeza del húmero, el pedicelo púbico es mucho más robusto anteroposteriormente que el pedicelo isquiónico y en la mayoría el ala preacetabular se extiende más dorsoventralmente que el ala postacetabular, mostrando un proceso anteroventral en forma de “gancho” (Benson, 2009). La fosa brevis en *Chilesaurus* conserva una forma dinosauriana plesiomórfica, alargada anteroposteriormente (aunque también presenta esa forma en los Maniraptora, ver más abajo), mostrándose angosta y con bordes subparalelos, similar a la de *Sinraptor* (Currie & Zhao, 1993) y muy distinta de otros Theropoda (e.g. *Dilophosaurus*, *Torvosaurus*, *Eustretospondylus*, *Megalosaurus*, *Allosaurus*, *Monolophosaurus*; Madsen, 1976a; Galton & Jensen, 1979; Welles, 1984; Benson, 2010a; Zhao et al., 2010) donde es mucho más ancha lateromedialmente.

Chilesaurus comparte con algunos Coelurosauria basales la presencia de iliones con igual desarrollo de las alas pre y postacetabular, careciendo de un proceso ganchudo en el extremo anteroventral del ala preacetabular (e.g. Compsognathidae, algunos Ornithomimosauria; Hwang et al., 2004; Chiappe & Goehlich, 2010). La ausencia del proceso anteroventral en forma de gancho ha sido considerada una sinapomorfía de los Coelurosauria (Rauhut, 2003), un rasgo presente en *Chilesaurus*.

Chilesaurus también comparte estos rasgos con los Megaraptora, además de poseer una marcada cresta anteromedial (Serenó et al., 2008; Benson et al., 2010; Coria & Currie, 2016), pero en este grupo el pedicelo púbico es mucho más robusto que el pedicelo isquiónico.

Chilesaurus comparte con los Therizinosauria basales, particularmente con *Jianchangosaurus* (Pu et al., 2013), la presencia de alas pre y postacetabular de igual desarrollo dorsoventral, el borde dorsal del ilion extendido horizontalmente en vista lateral, la ausencia de cresta supracetabular, una fosa brevis reducida, un pedicelo púbico angosto anteroposteriormente y poco desarrollado, un pedicelo isquiónico corto y poco robusto. Además, la reducción del pedicelo púbico en comparación con el pedicelo isquiónico se ha descrito como un carácter de este grupo (Russell & Dong, 1993). *Chilesaurus* se distingue de *Jianchangosaurus*, en que este último presenta el borde ventral del ala preacetabular más alto que el margen dorsal del acetábulo, carencia de un proceso supratrocántero y no muestra un marcado antitrocánter en el borde posterior del acetábulo.

Chilesaurus comparte con los Oviraptorosauria (e.g. *Nomingia*, *Chirostenotes*, *Ingenia*, *Khaan*, *Heyuania*; Currie & Russell, 1988; Barsbold et al., 2000; Lü, 2003; Balanoff & Norell, 2012; Lü et al., 2013) la presencia de pedicelo isquiónico más robusto que el pedicelo púbico, el igual desarrollo de las alas pre y postacetabular, ausencia de cresta supracetabular, carencia de un proceso ganchudo en el extremo anteroventral del ala preacetabular y la presencia de una marcada cresta anteromedial, aunque se diferencian en el mayor desarrollo lateromedial de la fosa brevis y la ausencia de proceso supratrocántero en el extremo posterodorsal del ala postacetabular. *Chilesaurus* muestra varios rasgos presentes en Coelurosauria derivados (e.g. Oviraptorosauria, Dromaeosauridae, Troodontidae), tales como la presencia de un proceso supratrocántero en el extremo posterodorsal del ilion (e.g. *Unenlagia*; Novas & Puerta, 1997; Novas, 2004), el escaso desarrollo o ausencia de una cresta supracetabular (e.g. *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Sinovenator*, *Mahakala*, *Gobivenator*; Ostrom, 1969; Norell & Makovicky, 1997; Xu et al., 2002; Turner et al., 2011; Tsuihiji et al., 2014), una fosa brevis alargada y con la pared lateral más desarrollada que la pared medial (e.g. *Unenlagia*, *Mahakala*; Novas, 2004; Turner et al., 2011), y un marcado antitrocánter cuyos bordes sobresalen hacia afuera (e.g. Alvarezsauridae; Novas, 1996; 1997). Sin embargo, otros rasgos típicos de estos grupos no están presentes en *Chilesaurus*, como la presencia de una marcada fosa coppedicus y un

acetábulo parcialmente cerrado por una pared medial (e.g. *Balaur*, *Sinovenator*, *Buitreraptor*, *Deinonychus*, *Unenlagia*, *Microraptor*, *Archaeopteryx*; Ostrom, 1969; Novas & Puerta, 1997; Hwang et al., 2002; Novas, 2004; Agnolin & Novas, 2011; Brusatte et al., 2013).

Pubis. Se conserva el pubis derecho casi completo del holotipo (SNGM-1935) y ambos pubis casi completos del ejemplar SNGM-1936.

En general el pubis es grácil, con el cuerpo principal del vástago angosto y largo, mostrando forma de varilla. El extremo proximal y distal se describe en base al ejemplar SNGM-1936, donde se preservan completos, mientras que el vástago está casi completo en el ejemplar holotipo.

En vista lateral puede observarse que el extremo proximal del pubis es pequeño y presenta tres caras proximales: la faceta para la articulación con el pedicelo púbico del ilion, una extensa superficie acetabular separada en ángulo obtuso bien abierto de la faceta anterior, y una faceta para la articulación con el isquion, casi en ángulo recto con respecto a la superficie acetabular. El extremo de la faceta isquiónica termina en un ápice agudo en forma de gancho, que delimita el foramen obturador. Este foramen es pequeño y la lámina obturadora es corta y reducida. Hacia el extremo cranial de la faceta iliónica hay un tubérculo proximal, el cual es grande y redondeado. A lo largo de la superficie anterior del extremo proximal se desarrolla un área plana y algo cóncava donde se habría insertado el músculo *ambiens* (Langer, 2003). En la parte proximal del vástago comienza a surgir la placa púbica. Su extremo distal está fragmentado. Sin embargo, en el ejemplar SNGM-1936 puede verse que la parte más distal del vástago ya no presenta parte de la placa púbica, mostrándose simplemente como una grácil varilla que termina en un pie púbico apenas desarrollado. De esta forma, la placa púbica llegaría hasta poco después de la mitad del vástago. El pie púbico es levemente más grueso que el vástago, pero está expandido y termina de forma bien redondeada.

En vista anterior o posterior puede observarse que el pubis tiene una forma cóncava medialmente. En vista posterior se observa que entre la placa púbica (en el borde anterior) y el borde posterior se forma una extensa fosa lateral que se extiende desde el foramen obturador hasta el extremo distal del vástago. Esta fosa alojaría el recorrido del músculo *puboischiofemoralis externus* (Hutchinson & Gatesy, 2001). Este músculo parece recorrer de forma zigzagueante el lado posterior del pubis.

Analizando todos los pubis conservados puede inferirse que la sínfisis púbica se encontraría a lo largo de toda la parte proximal del vástago, hasta aproximadamente la mitad del mismo.

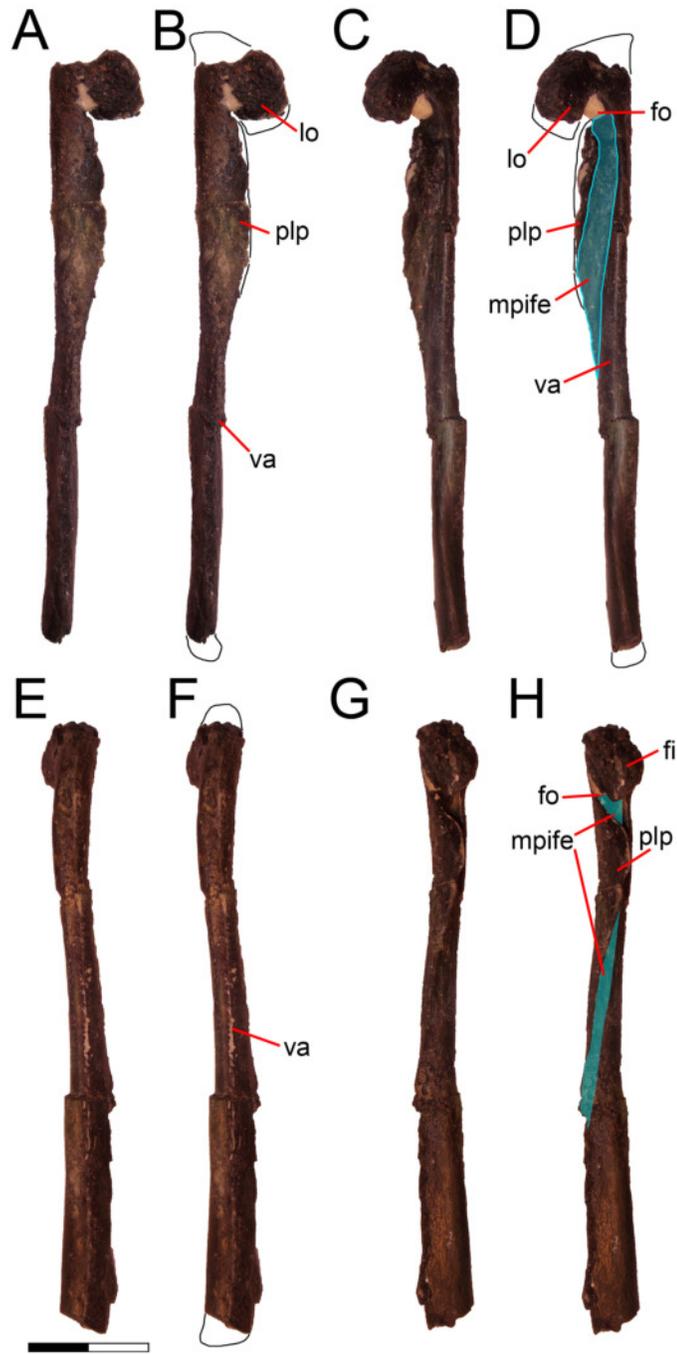


Figura 70. Pubis derecho del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas medial (A-B), lateral (C-D), anterior (E-F) y posterior (G-H). **Referencias:** fo, foramen obturador; fi, faceta isquiónica lo, lámina obturadora; mpife, inserción del músculo *puboischiofemoralis externus*; plp, placa púbrica; sa, superficie acetabular; va, vástago. Escala: 20 mm.

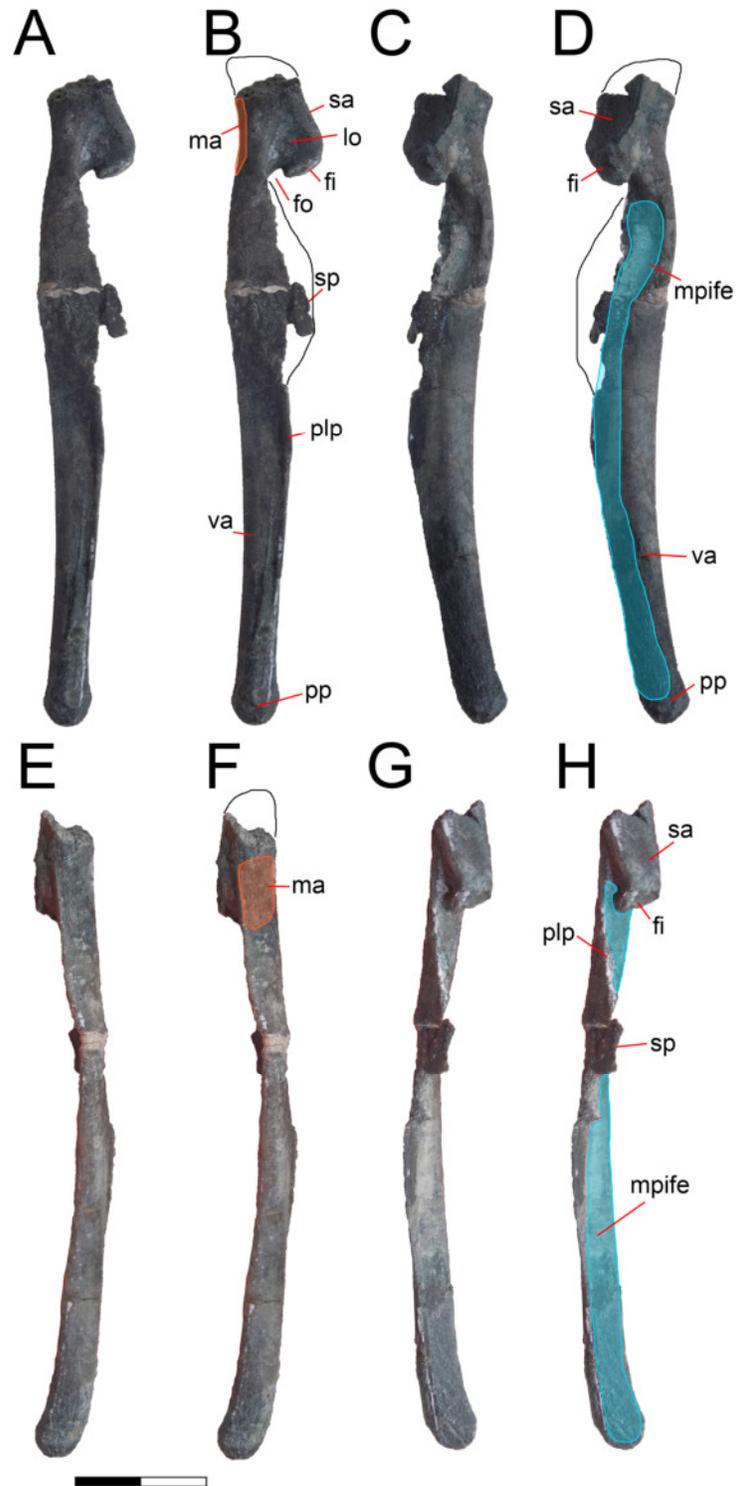


Figura 71. Pubis derecho del ejemplar SNGM-1936 en vistas lateral (A-B), medial (C-D), anterior (E-F) y posterior (G-H). **Referencias:** **ma**, *m. ambiens*; **pp**, pié púbito, **sp**, sínfisis púbita; otras abreviaturas como en la figura 70. Escala: 20 mm.

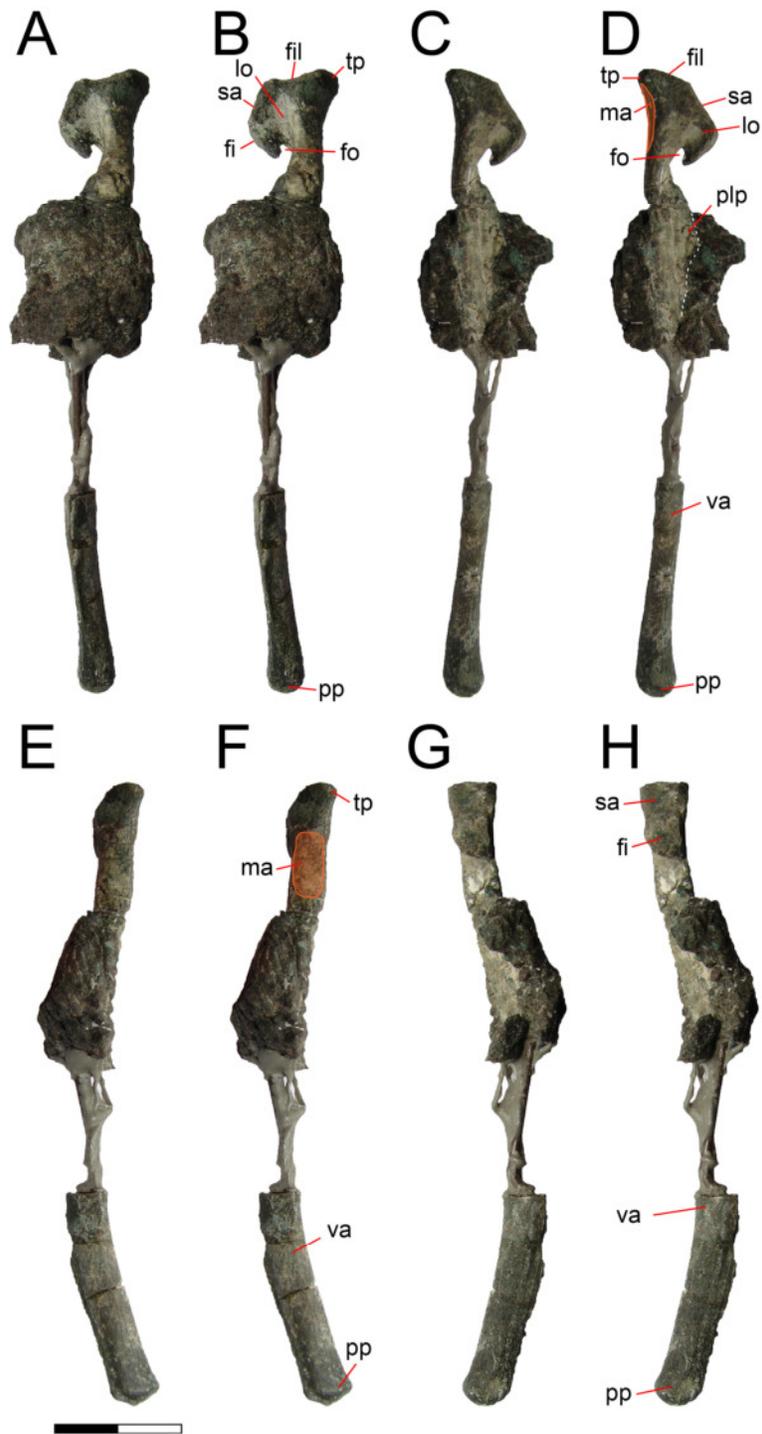


Figura 72. Pubis izquierdo del ejemplar SNGM-1936 en vistas lateral (A-B), medial (C-D), anterior (E-F) y posterior (G-H). **Referencias:** fil, faceta íliaca; tp, tubérculo púbico; otras abreviaturas como en las figuras 70 y 71. Escala: 20 mm.

Tabla 11. Medidas (en mm) de los pubis de *Chilesaurus*. **Referencias:** P, pubis; d, derecho; i, izquierdo; M, máximo; ac, acetábulo; v, vástago; ep, extremo proximal.

	LPD	LAP	LLM
SNGM-1935			
Pi-M	95,67		
V		7,60	5,57
ep	11,53	15,47	8,88
SNGM-1936			
Pd-M	97,73		
v		4,35	
ep		15,34	

Comparaciones. *Chilesaurus* comparte con ornitiscuios una cadera típicamente opistopúbica, es decir, el pubis con su eje principal fuertemente orientado posterodistalmente (Barsbold, 1979). También comparten un pubis estrecho, de vástago delgado y menor tamaño con respecto al isquion, una combinación de rasgos exclusiva de Ornithischia, presente desde las formas más basales del clado, incluyendo *Heterodontosaurus* y *Stormbergia* (Butler, 2005; Sereno, 2012).

Chilesaurus comparte notables similitudes con Ornithischia basales (e.g., *Heterodontosaurus*, *Stormbergia*, *Manidens*) en el extremo proximal del pubis. Ambos exhiben una breve extensión anterior del pubis conformando una suerte de proceso prepúbico reducido, mientras que en formas más derivadas de Ornithischia este proceso está representado por una prolongación cilíndrica muy bien desarrollada, diferenciándose de lo observado en *Chilesaurus* (Galton, 2014; Pol & Rauhut, 2012; Sereno, 2012).

En el extremo proximal del pubis, *Chilesaurus* exhibe anteriormente una amplia superficie para el contacto con el pedicelo del ilion, posteriormente hay una superficie de no articulación, levemente cóncava o recta, que representa la contribución a la abertura acetabular, y finalmente, una superficie de posición subvertical que constituye la articulación para el isquion y rodea una muesca que representa al foramen obturador. Esta combinación de rasgos es reconocida en *Lesothosaurus*, *Heterodontosaurus* y *Stormbergia* (Butler, 2005; Sereno, 2012; Galton, 2014). Sin embargo, estas formas se distinguen de *Chilesaurus* en presentar el proceso prepúbico proporcionalmente más

extenso y transversalmente comprimido (Colbert, 1982; Sereno, 1991; 2012; Butler, 2005; Galton, 2014).

Chilesaurus se diferencia de los Sauropodomorfos basales en que estos presentan un pubis robusto y corto, la faceta iliaca y la superficie acetabular están en ángulo llano, foramen obturador cerrado en el extremo proximal y articulación cóncava en el pedicelo púbico del ilion y convexa en la faceta iliónica del pubis (e.g. *Panphagia*, *Plateosaurus*, *Sellosaurus*, *Efraasia*, *Coloradisaurus*, *Anchisaurus*, *Adeopapposaurus*, *Riojasaurus*, *Mussaurus*, *Lamplughsaura*; Bonaparte, 1972; Galton, 1973; 1984b; Galton & Cluver, 1976; Kutty et al., 2007; Martínez, 2009; Martínez & Alcober, 2009; Otero & Pol, 2013; Apaldetti et al., 2013). Similar a *Chilesaurus*, algunos saurisquios basales muestran un pubis delgado y largo, pero presentan un pie púbico bien marcado (e.g. *Guaibasaurus*, *Saturnalia*, *Eoraptor*, *Staurikosaurus*, *Sanjuansaurus*, *Herrerasaurus*; Colbert, 1970; Galton, 1977; Novas, 1992; 1993; Langer, 2003; Alcober & Martínez, 2010; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013).

El pubis de *Chilesaurus* es particularmente derivado, mostrando condición opistopúbica, vástago delgado y largo, foramen obturador abierto, placa púbica transversalmente angosta, rasgos presentes en Coelurosauria derivados. Estos rasgos diferencian claramente a *Chilesaurus* de los Theropoda basales y de los Tetanurae y Coelurosauria basales, donde el pubis es propúbico, el pie púbico está bien desarrollado, y la placa púbica es ancha lateromedialmente. Varios celurosaurios presentan una relación angular entre la faceta iliaca, la superficie acetabular y la faceta isquiónica muy similar a la que muestra *Chilesaurus* (e.g. *Megaraptor*, *Aerosteon*, *Murusraptor*, *Compsognathus*, *Ornitholestes*, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria; Barsbold et al., 2000; Makovicky et al., 2004; Osmólska et al., 2004; Carpenter et al., 2005b; Peyer, 2006; Sereno et al., 2008; Coria & Currie, 2016), diferenciándose de éstos en que *Chilesaurus* orienta la superficie acetabular más verticalmente y la faceta isquiónica más anteroposteriormente, producto de la torsión que muestra todo el extremo proximal y de la ubicación retrovertida del todo el pubis de acuerdo a la posición opistopúbica, como se observa en algunos Dromaeosauridae (e.g. *Velociraptor*, *Bambiraptor*, *Hesperonychus*, *Sinornithosaurus*; Norell & Makovicky, 1997; Xu et al., 1999b; Burnham, 2004; Longrich & Currie, 2009).

Chilesaurus comparte con los terópodos basales, como los Coelophysoidea y los Ceratosauria basales (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Liliensternus*, *Cryolophosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*; Welles, 1984; Colbert, 1989; Cuny & Galton, 1993;

Carrano et al., 2002; Smith et al., 2007; Rauhut & Carrano, 2016), un vástago largo y delgado, en forma de varilla en vista lateral, y un reducido pie púbico; sin embargo, se diferencian en que entre la superficie acetabular y la faceta iliaca no hay un ángulo tan marcado, siendo casi rectas, y la articulación con el ilion es en forma de concavidad-conconvexidad, como mencionamos para los saurisquios basales.

Chilesaurus es distinto de los Tetanurae basales, en que éstos tienen una concavidad bien marcada entre la faceta iliaca y la superficie acetabular, una faceta isquiónica mucho más marcada y un pie púbico conspicuo, y con el foramen obturador cerrado (e.g. *Sinraptor*, *Piatniztkysaurus*, *Magnosaurus*, *Torvosaurus*, *Afrovenator*, *Monolophosaurus*; Galton & Jensen, 1979; Bonaparte, 1986; Zhao & Currie, 1994; Currie & Zhao, 1993; Sereno et al., 1994; Benson, 2010b; Zhao et al., 2010). Sin embargo, como en *Chilesaurus*, algunos de estos tetanuros presentan una superficie acetabular bien diferenciada de la faceta iliaca, mostrando un ángulo marcado entre ambas superficies, y un ángulo aún más marcado entre la superficie acetabular y la faceta isquiónica (e.g. *Condorraptor*, *Allosaurus*, Madsen, 1976a; Galton & Jensen, 1979; Rauhut, 2005).

En *Chilesaurus* la sínfisis púbica se extiende desde la mitad proximal del vástago hasta la mitad distal del mismo, sin contacto medial entre los extremos de ambos pubis. En la mayoría de los terópodos basales (incluso en muchos tetanuros basales) la sínfisis púbica es continua (Rauhut, 2003). Una sínfisis púbica posiblemente similar a la que presentaría *Chilesaurus*, se observa en algunos Tetanurae y Coelurosauria basales (e.g. *Allosaurus*, *Aerosteon*, *Mirischia*, *Zuolong*; Hutchinson, 2001a; Holtz et al., 2004; Naish et al., 2004; Sereno et al., 2008; Choiniere et al., 2010b). Adicionalmente, similar a *Chilesaurus*, algunos maniraptores tienen la sínfisis púbica angosta transversalmente (e.g. *Velociraptor*, *Unenlagia*, *Unquillosaurus*; Novas & Puerta, 1997; Norell & Makovicky, 1997; Novas & Agnolin, 2004).

Uno de los pocos rasgos que *Chilesaurus* comparte con los Theropoda basales y Tetanurae basales es un pie púbico poco desarrollado (e.g. *Eustretospondylus*, *Megalosaurus*; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a). En *Chilesaurus* la morfología púbica se diferencia de los Coelurosauria basales principalmente en el gran desarrollo del pie púbico, que se hace muy alargado anteroposteriormente en varios grupos (e.g. *Tyrannosaurus*, *Coelurus*, *Guanlong*, *Mirischia*, *Aorum*, *Tanycolagreus*; Brochu, 2003; Naish et al., 2004; Carpenter et al., 2005a; 2005b; Xu et al., 2006; Wu et al., 2009; Choiniere et al., 2014). Aunque la presencia de un pie púbico expandido se desarrolla de

forma distinta en los diferentes grupos de Coelurosauria (expandido anteriormente, expandido posteriormente, o hacia ambos lados), la presencia de un pie púbico expandido se mantiene en todos los Coelurosauria (e.g. Ornithomimosauria, Therizinosauria, Oviraptorosauria, Dromaeosauridae, Troodontidae; Osmólska et al., 1972; Barsbold & Perle, 1980; Smith & Galton, 1990; Novas & Puerta, 1997; Barsbold et al., 2000; Burnham et al., 2000; Rauhut, 2003; Ji et al., 2003; Sereno et al., 2008; Zanno, 2010a; 2010b; Xu et al., 2011; Lü et al., 2013; Tsuihiji et al., 2014; Lee et al., 2014).

Chilesaurus se asemeja a los Therizinosauria (e.g. *Jianchangosaurus*, *Falcarius*, *Nothronychus*, *Suzhousaurus*, *Enigmosaurus*, *Segnosaurus*; Li et al., 2008; Zanno et al., 2009; Zanno, 2010a; 2010b; Pu et al., 2013) en la condición opistopúbica; sin embargo, el pubis presenta una morfología distinta en general, con un extremo proximal bien robusto, una faceta isquiónica bien extensa dorsoventralmente, un proceso obturador grande y ubicado en la mitad del vástago o más cercanamente al extremo distal, un pie púbico bien extendido, una sínfisis púbica restringida a la mitad distal y un pubis en general no tan próximo al isquion.

Chilesaurus comparte numerosos rasgos con los Alvarezsauridae (e.g. *Patagonykus*, *Mononykus*, *Parvicursor*, *Shuvuua*; Perle et al., 1994; Chiappe et al., 1996; Novas, 1996; 1997; Karhu & Rautian, 1996; Hutchinson & Chiappe, 1998; Xu et al., 2010), como una condición opistopúbica, la faceta iliónica, la superficie acetabular y la faceta isquiónica con la misma configuración, foramen obturador abierto, vástago largo y delgado, placa púbica uniéndose sólo en la mitad distal de los pubis pero sin alcanzar los extremos, pie púbico poco desarrollado.

Sintetizando, *Chilesaurus* tiene una morfología púbica extremadamente derivada, muy diferente de la amplia mayoría de los saurisquios y terópodos. Las semejanzas se aprecian con los Coelurosauria derivados, particularmente con algunos Dromaeosauridae y con los Alvarezsauridae.

Isquion. Se conservan ambos isquiones muy fragmentados del ejemplar tipo (SNGM-1935) y ambos isquiones del ejemplar SNGM-1936. Los extremos proximal y distal se describen en base a este último ejemplar, ya que el holotipo sólo conservó el vástago del isquion izquierdo.

En vista proximal el isquion presenta una forma subtriangular, con el pedicelo para el ilion anteroposteriormente extendido y transversalmente ancho, angostándose posteriormente para dar lugar a la faceta acetabular, el extremo posterior transversalmente ensanchado y comprimiéndose anteriormente.

La faceta iliónica y la superficie acetabular están en la misma línea. Sin embargo, entre éstas y el proceso púbico existe una amplia fosa, que en vista proximal se observa como una gran concavidad lateral entre la faceta iliónica y el proceso púbico. La faceta púbica está en el borde dorsal del proceso púbico, el cual tiene una forma cuadrangular, con un borde anterior bien recto, y un ángulo recto entre este y el borde proximal y distal. Estas estructuras se observan más marcadas en el isquion derecho el cual se encontraba articulado al pubis. La faceta púbica está en la misma línea que la superficie acetabular, es recta y elongada. El borde anterior del isquion es ligeramente convexo, y no se distingue un proceso obturador.

El vástago presenta el mismo ancho anteroposterior a lo largo de toda su longitud y es de sección triangular. Desde la mitad proximal anterior del mismo hasta la mitad distal se desarrolla una lámina medial (placa isquiónica) que uniría ambos isquiones entre sí a través de una sínfisis isquiónica, que se interrumpe, aparentemente, en el extremo más distal del vástago. En el extremo del isquion se desarrolla un pie distal, proyectado sólo anteriormente. Aproximadamente en la mitad del vástago, sobre el lado posterolateral se observa una marcada cresta que posiblemente corresponda al origen del músculo *flexor tibialis internus* (ver Hutchinson, 2001; 2002; Carrano & Hutchinson, 2002).

En vista anterior puede observarse que todo el borde lateral presenta una forma cóncava. Además, se observa como la placa isquiónica comienza en el borde anteromedial para ocupar una franca posición medial a medida que se dirige hacia el extremo distal del vástago. En vista posterior puede verse una pronunciada cresta media posterior a lo largo de toda la longitud del elemento.

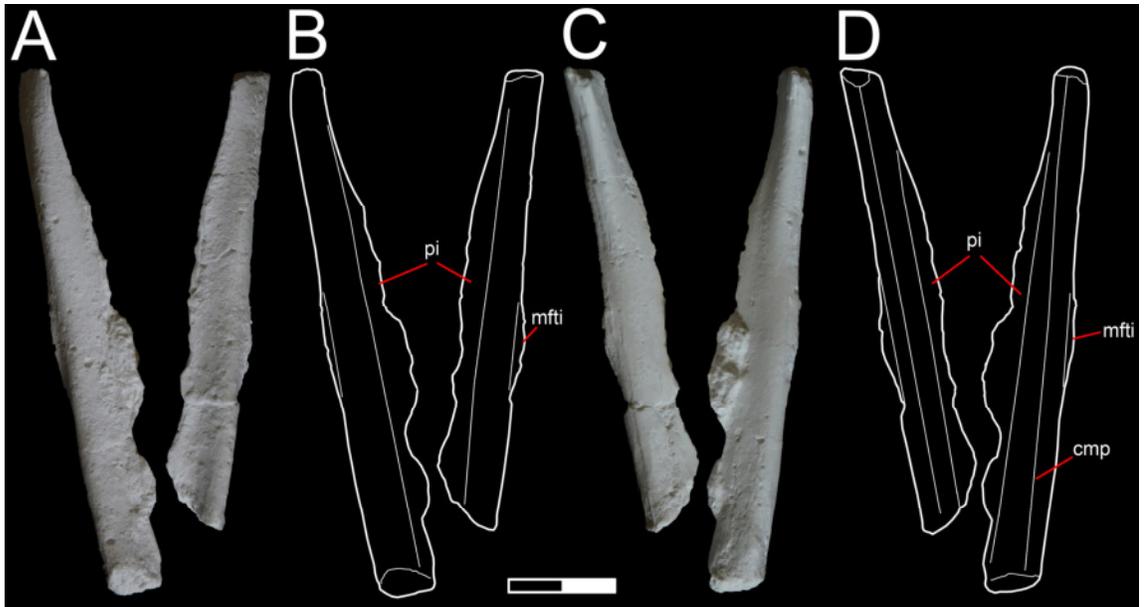


Figura 73. Calcos (A,C) y diagramas (B,D) de los isquiones derecho e izquierdo del holotipo (SNGM-1935) en vistas anterior (A-B) y posterior (C-D). **Referencias:** **cmp**, cresta media posterior; **mfti**, origen del musculo *flexor tibialis inferior*; **pi**, placa isquiónica. Escala: 20 mm.

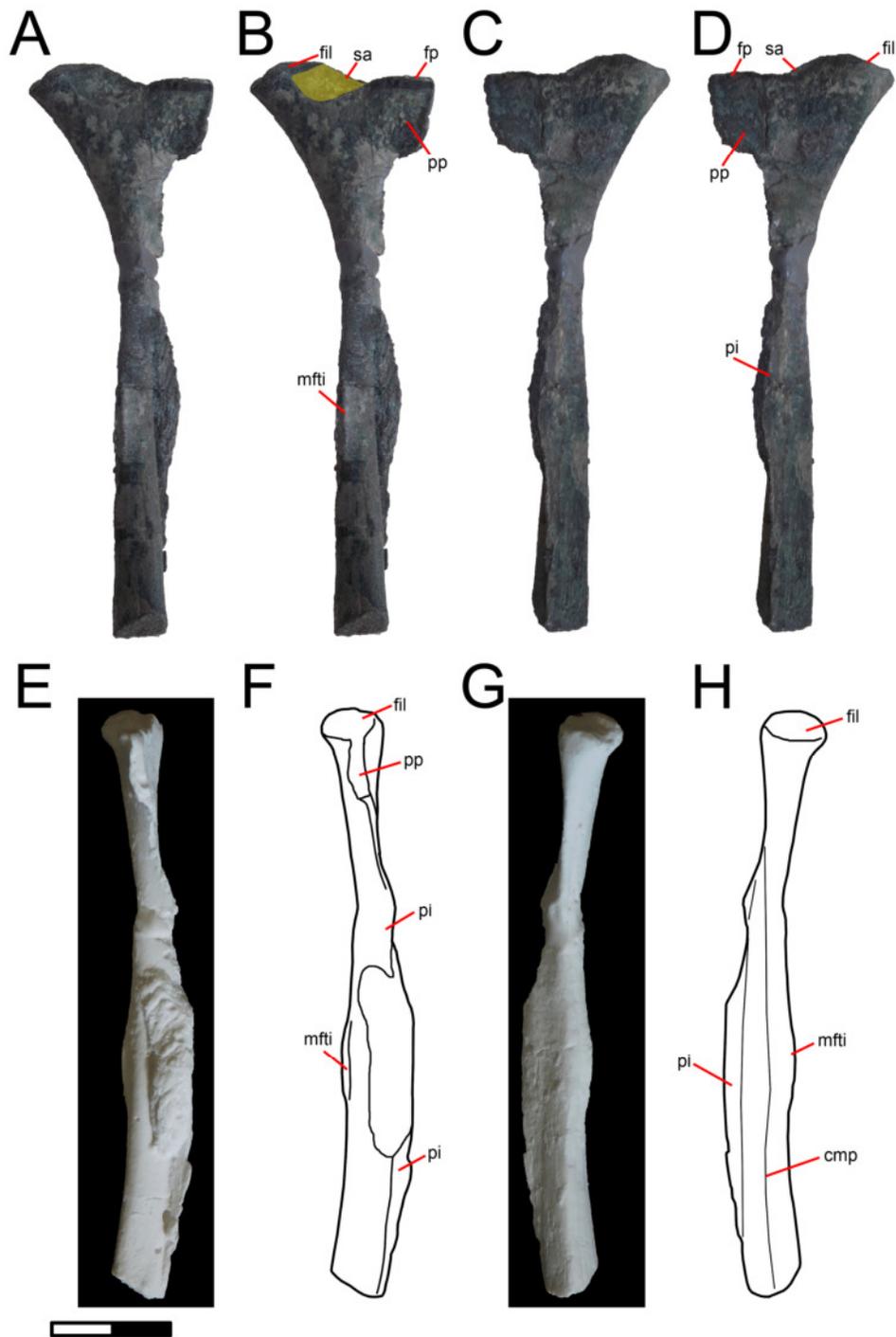


Figura 74. Isquion derecho y calcos del ejemplar SNGM-1936 en vistas lateral (A-B), medial (C-D), anterior (E-F) y posterior (G-H). **Referencias:** **fil**, faceta iliónica; **fp**, faceta púbica; **pp**, proceso púbico; **sa**, superficie acetabular (amarillo); otras abreviaturas como en la Figura 73. Escala: 2 cm.

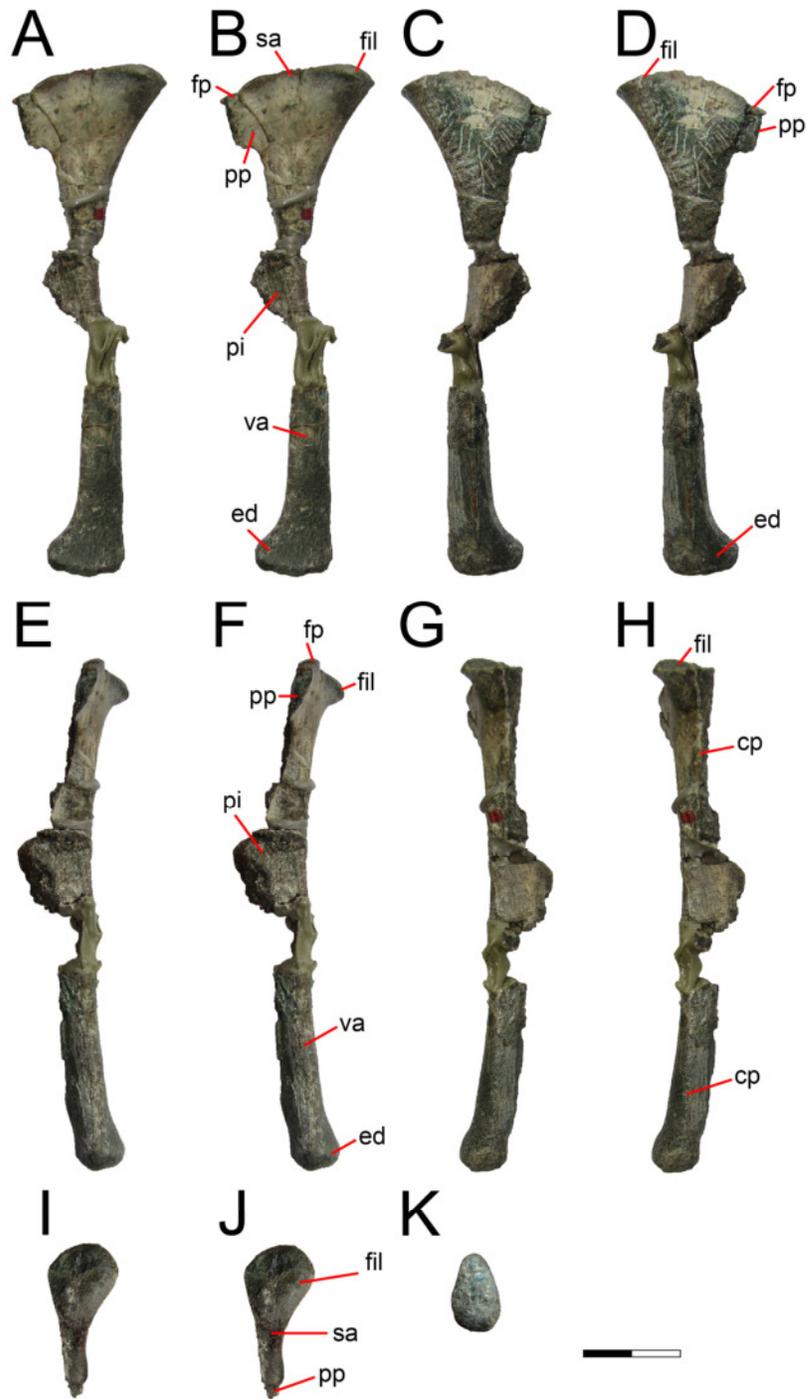


Figura 75. Isquion izquierdo del ejemplar SNGM-1936 en vistas lateral (A-B), medial (C-D), anterior (E-F), posterior (G-H), proximal (I-J) y distal (K). **Referencias:** cp, cresta posterior; ed, extensión distal; va, vástago; otras abreviaturas como en las Figuras 74 y 73. Escala: 20 mm.

Tabla 12. Medidas (en mm) de los isquiones de *Chilesaurus*. **Referencias:** **I**, isquion; **d**, derecho; **i**, izquierdo; **M**, máximo; **v**, vástago; **ep**, extremo proximal; **ed**, extremo distal. El * indica las medidas de partes fragmentadas.

	LPD	LAP			LLM		
	M	ep	v	ed	ep	v	ed
SNGM-1935							
Id-M	101,17	15,06	6,51	9,86	5,03	10,30	
SNGM-1936							
Id-M	91,29*						
Ii-M	101,62	29,67	5,53	15,71	11,86	13,43	9,81

Comparaciones. El isquion de *Chilesaurus* es muy semejante al de formas basales dentro de Ornithischia. *Chilesaurus* se asemeja a *Stormbergia* y *Lesothosaurus* en que el isquion presenta una sínfisis proximodistalmente extensa, mientras que en formas más derivadas la sínfisis está restringida distalmente (Serenó, 1986; Butler, 2005). El isquion en *Chilesaurus* es similar al de ornitisquios basales (e.g. *Stormbergia*, *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus*), en que es de mayor tamaño y robustez que el pubis, y la superficie de articulación para el pubis es extensa proximodistalmente y laminar, de contorno subrectangular, la superficie para la articulación con el pubis está restringida a la esquina ánteroproximal del elemento, y la articulación con el ilion en su extremo pósteroproximal. Esta combinación de rasgos es única de los Ornithischia (Serenó, 1991, 2012; Galton, 2014). Asimismo, al igual que en ornitisquios, y a diferencia de Saurischia, *Chilesaurus* carece del surco posterior que recorre el elemento longitudinalmente (Langer, 2003).

Chilesaurus se diferencia de los ornitisquios basales (e.g. *Stormbergia*, *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus*) en que éstos presentan el proceso púbico es muy amplio, laminar y comprimido, proporcionalmente más desarrollado que en *Chilesaurus*. Por otro lado, *Chilesaurus* presenta una expansión distal en el vástago del isquion que conforma un incipiente pié isquiático, totalmente ausente en ornitisquios basales.

Chilesaurus presenta un isquion grácil, siendo más esbelto que en los Sauropodomorpha basales, además de diferenciarse en que estos últimos presentan el pedicelo púbico al mismo nivel o más elevado dorsoventralmente que el pedicelo

iliónico, el extremo proximal anteroposteriormente mucho más extenso, y en la presencia de un proceso obturador bien desarrollado en forma de lámina obturadora (e.g. *Plateosaurus*, *Sellosaurus*, *Eucnemesaurus*, *Lamplughsaura*, *Mussaurus*, *Coloradisaurus*, *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Saturnalia*, *Panphagia*, *Adeopapposaurus*, *Anchisaurus*; Galton & Cluver, 1976; Galton, 1984b; Langer, 2003; Bonaparte et al., 2007; Kutty et al., 2007; Martínez, 2009; Martínez & Alcober, 2009; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013; Apaldetti et al., 2013; Otero & Pol, 2013; McPhee et al., 2015). Estos rasgos están también en otros saurpodomorfos basales, aunque más reducidos y con isquiones más gráciles. Además, en estos grupos no se observa una cresta en el vástago para la inserción de músculo *flexor tibialis inferior*. Las similitudes que presenta *Chilesaurus* con estos taxones son dos: una sínfisis dorsoventral elongada a lo largo de todo el lado medial de los isquiones y un pie distal muy poco desarrollado.

Chilesaurus comparte con los Coelophysoidea la presencia de un isquion grácil, del mismo largo o más corto que el pubis y sin un proceso obturador prominente separado del proceso púbico (*Syntarsus*, *Cryolophosaurus*; Tykoski, 1998; Smith et al., 2007). Además, *Chilesaurus* comparte con algunos taxones de este grupo, la presencia de una placa isquiónica (e.g. *Coelophys*, *Segisaurus*; Colbert, 1989; Carrano et al., 2005). Sin embargo, *Chilesaurus* se diferencia de los Coelophysoidea (e.g. *Dilophosaurus*, *Syntarsus*; Welles, 1984; Tykoski, 2005) y de los Ceratosauria basales (e.g. *Elaphrosaurus*, *Limusaurus*, *Ceratosaurus*; Gilmore, 1920; Xu et al., 2009; Rauhut & Carrano, 2016), en la presencia de un isquion grácil pero bastante más corto que el pubis y con un proceso obturador extendido dorsoventralmente en forma de lámina. *Chilesaurus* comparte con estos ceratosaurios nombrados la presencia de isquiones largos, una sínfisis isquiónica muy bien desarrollada y algunos presentan la cresta o tuberculo en el medio de la sínfisis donde se origina el músculo *flexor tibialis internus* (e.g. *Masiakasaurus*; Carrano et al., 2011).

Chilesaurus comparte con los Tetanurae basales los siguientes caracteres: 1) presentan una placa isquiónica bien desarrollada partiendo desde el extremo proximal del vástago, 2) la placa isquiónica tiene una forma curvada partiendo desde el borde anteromedial y dirigiéndose medialmente hasta la parte distal 3) en la mitad del vástago, en la cara lateral existe una cresta o tubérculo (“tuberosidad isquiónica distal”; ver Benson, 2010a) para el origen del músculo *flexor tibialis internus*, 4) la expansión distal no es muy desarrollada (e.g. *Allosaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Sinraptor*, *Eustreptospondylus*, *Condorraptor*, *Megalosaurus*, *Tyrannotitan*; Madsen, 1976a;

Bonaparte, 1986; Currie & Zhao, 1993; Rauhut, 2005; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a; Canale et al., 2015). Algunos comparten además la presencia de vástago recto en vista lateral y con forma de varilla (e.g. *Afrovenator*, *Siurumimus*; Sereno et al., 2008; Rauhut et al., 2012). Sin embargo, *Chilesaurus* se diferencia de la mayoría de estos géneros en el mayor desarrollo del proceso obturador (en ocasiones separado del proceso púbico), con una muesca obturadora muy desarrollada (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Sinraptor*, *Tyrannotitan*; Bonaparte, 1986; Currie & Zhao, 1993; Canale et al., 2015) y muchos tienen un pie isquiónico mucho más desarrollado que en *Chilesaurus* (e.g. *Allosaurus*, *Monolophosaurus*; Madsen, 1976a; Zhao et al., 2010). Otros taxones relacionados son más distintos, particularmente en las proporciones del extremo proximal, en la curvatura del isquion y en una extensión menor respecto del pubis (e.g. *Torvosaurus*, *Marshosaurus*; Madsen, 1976b; Galton & Jensen, 1979).

Chilesaurus se diferencia de los Coelurosauria basales, particularmente porque éstos mantienen un proceso obturador separado del proceso púbico y bien desarrollado, en ocasiones con presencia de un foramen obturador, y la mayoría tienden a la reducción en longitud del isquion respecto del largo del pubis (e.g. *Sinosauropteryx*, *Compsognathus*, *Mirischia*, *Huaxiagnathus*, *Guanlong*, *Tyrannosaurus*, *Gorgosaurus*, *Alioramus*, *Avimimus*; Lambe, 1917; Ostrom, 1978; Currie & Chen, 2001; Brochu, 2003; Hwang et al., 2004; Naish et al., 2004; Xu et al., 2006; Brusatte et al., 2012).

Chilesaurus muestra algunas similitudes con los Ornithomimosauria, donde se mantiene un isquion largo y grácil, y con un pequeño pie isquiónico (e.g. *Beishanlong*, *Deinocheirus*; Makovicky et al., 2010; Lee et al., 2014), además algunos presentan una sínfisis isquiónica similar a *Chilesaurus* (e.g. *Gallimimus*; Osmólska et al., 1972).

Chilesaurus se diferencia de los Oviraptorosauria (e.g. *Chirostenotes*, *Nomingia*, *Khaan*, *Nankangia*, *Anzu*, Currie & Russell, 1988; Barsbold et al., 2000; Balanoff & Norell, 2012; Lü et al., 2013; Lamanna et al., 2014) en que estos presentan isquiones que se reducen notablemente, presentando un proceso obturador más desplazado distalmente, y un borde posterior bien cóncavo, orientando la mitad distal del isquion en sentido posterior. *Chilesaurus* también comparte estos rasgos con los Therizinosauria (e.g. *Jianchangosaurus*, *Enigmosaurus*, *Segnosaurus*, *Suzhousaurus*, *Falcarius*, *Nothronychus*; Li et al., 2008; Zanno et al., 2009; Zanno, 2010a; 2010b; Pu et al., 2013), pero se diferencia en que en éstos, el isquion se une al pubis a través de un amplio proceso obturador el cual se ubica aún más distal que en los oviraptorosaurios, la articulación ilio-isquiádica tiene forma de concavidad (isquion) y convexidad (ilion), el

tubérculo púbico se extiende anteriormente en forma de espina o cresta y el extremo distal tiene forma aguzada (Zanno et al. 2009; 2010a; 2010b), rasgos que los distinguen claramente de *Chilesaurus*.

Chilesaurus difiere de los Dromaeosauridae y Troodontidae ya que éstos tienen los isquiones más cortos que el pubis y con el vástago transversalmente comprimido en toda la mitad proximal, mostrando un proceso obturador desplazado distalmente del extremo proximal (e.g. *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Achillobator*, *Bambiraptor*, *Saurornithoides*, *Sinovenator*, *Talos*; Ostrom, 1969; Norell & Makovicky, 1997; Perle et al., 1999; Burnham et al., 2000; Xu et al., 2002; Norell et al., 2009; Zanno et al., 2011). *Chilesaurus* comparte con los Alvarezsauridae (e.g. *Mononykus*, *Parvicursor*, *Shuvuua*; Novas, 1996; Karhu & Rautian, 1996; Hutchinson & Chiappe, 1998; Xu et al., 2010), un isquion largo y delgado, y con un pie isquiónico poco desarrollado, pero difiere en que éstos tienen un extremo proximal poco extendido anteroposteriormente, carecen de una placa isquiónica bien desarrollada y de una cresta o tubérculo para el origen del músculo *flexor tibialis internus*.

En síntesis, el isquion de *Chilesaurus* posee un pie distal poco desarrollado como en saurisquios basales y terópodos basales, con otros rasgos bizarros, presentes en pocos terópodos Tetanurae, como la presencia de una placa isquiónica bien desarrollada partiendo desde el extremo proximal del vástago, y una cresta o tubérculo para el origen del músculo *flexor tibialis internus* en la mitad del vástago, del lado lateral. La morfología del isquion no concuerda con la de los Coelurosauria con cintura opistopúbica.

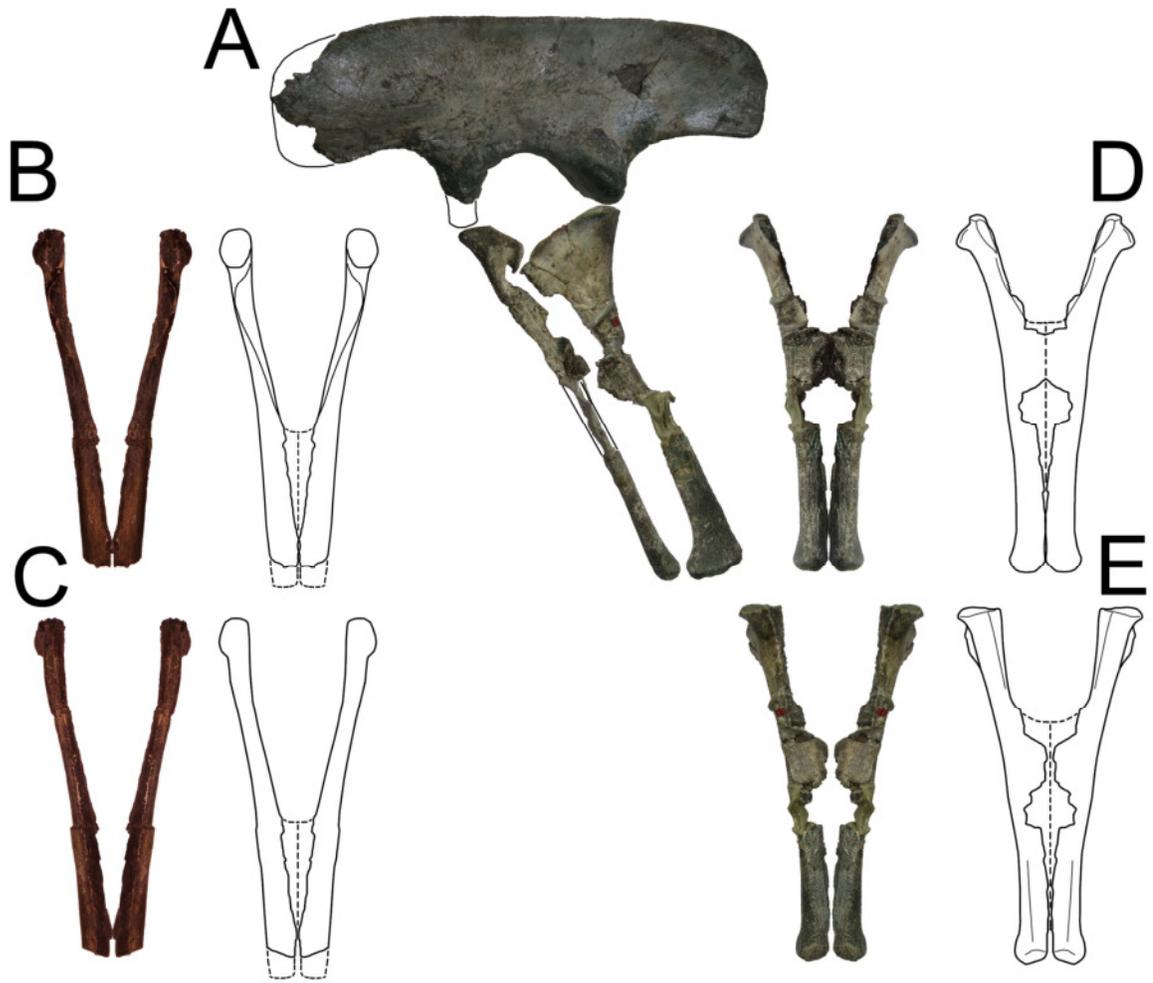


Figura 76. Reconstrucción de la cintura pélvica de *Chilesaurus* según los distintos ejemplares. **A**, vista lateral izquierda del ilion, pubis e isquion en articulación según el ejemplar SNGM-1936; **B-C**, pubis y esquemas en articulación en vista posterior (B) y anterior (C), según el ejemplar holotipo (SNGM-1935); **D-E**, isquiones y esquemas en articulación en vista anterior (D) y posterior (E), según el ejemplar SNGM-1936.

Miembro posterior

Fémur. El ejemplar holotipo (SNGM-1935) presenta ambos fémures bien conservados, aunque los extremos proximales están algo fragmentados. También se cuenta con un fémur izquierdo completo y un fémur derecho fragmentado, ambos correspondientes al espécimen SNGM-1936. En ambos especímenes los fémures se hallaron parcialmente articulados con el ilion. Además, el ejemplar SNGM-1937 cuenta con un extremo distal de fémur.

El fémur es un elemento robusto, de forma columnar y con los trocánteres y cóndilos bien desarrollados. La cabeza femoral tiene forma esférica, es bien proyectada medialmente y es perpendicular al sacro. La cabeza se ubica en ángulo recto respecto al eje longitudinal del elemento y levemente más proyectada proximalmente que el trocánter mayor. La cabeza femoral posee un surco ligamentario subterminal muy marcado y posicionado del lado posterior de la cabeza. Este surco hace que la cabeza femoral parezca proyectarse caudalmente.

En vista proximal se observa que el fémur tiene una forma subtringular, con el trocánter mayor más ancho anteroposteriormente que la cabeza. La superficie proximal de la cabeza y del trocánter mayor es rugosa. El trocánter mayor presenta un contorno cuadrangular, con el borde anterior y lateral bien recto. En vista anterior se observa que el trocánter anterior es de forma alargada y tubular, y está ubicado totalmente anterior y desplazado hacia el borde lateral. El extremo proximal del trocánter anterior, donde se insertaba el músculo *iliotrochantericus caudalis* (Hutchinson & Gatesy, 2001; Carrano & Hutchinson, 2002), no llega al nivel proximal del trocánter mayor. La repisa trocantérica está insinuada como una prominencia en la cara lateral del vástago, al nivel de la base del trocánter anterior. Entre el trocánter anterior y la superficie lateral del vástago existe un largo y estrecho surco lateral, que marca la separación entre inserciones musculares. En la superficie lateral del trocánter anterior se insertaba el músculo *pubo-ischio-femoralis internus*. Entre el trocánter anterior, el trocánter mayor y la cabeza femoral hay una superficie levemente cóncava y de contorno subtriangular que forma una fosa trocantérica, no muy profunda pero notoria.

En vista lateral, entre el trocánter mayor y la repisa trocantérica se extiende una superficie ligeramente cóncava, que conformaría el área de inserción del músculo *pubo-ischio-femoralis externus*. Distalmente, esta superficie plana termina en la repisa trocantérica, donde la superficie es levemente convexa, que marcaría la inserción del músculo *iliofemoralis externus*. La repisa trocantérica se continúa posteriormente a

través de una superficie levemente convexa, donde se insertaría el músculo *ischiotrochantericus*. Del lado posterior, la superficie proximal del fémur es lisa y levemente cóncava, formando una fosa antitrocantérica en forma de U (ver Baumel & Witmer, 1993; Novas, 1996; Langer, 2003).

La superficie anterior del fémur es lisa y no existe una línea intermuscular anterior. En la superficie lateral del fémur, distalmente a la repisa trocantérica, se observa una línea intermuscular lateral, de forma cóncava posteriormente, que marcaría donde se insertaba el músculo *femorotibialis lateralis*. El trocánter 4º está bien desarrollado, es comprimido lateromedialmente y se ubica del lado posterior del fémur, desplazado hacia el lado medial y proximalmente a la mitad del vástago. Es bastante simétrico, desarrollado como una lámina de ambos lados planos. El lado lateral del trocánter 4º presenta una superficie lisa y con una leve fosa donde se insertaría el músculo *caudofemoralis brevis*. Del lado medial existe una concavidad similar pero menos desarrollada donde se insertaría el músculo *caudofemoralis longus*, marcada por una leve cresta. Distalmente al trocánter 4º, el vástago presenta sus menores diámetros mediolateral y anteroposterior.

En la parte distal se observa al cóndilo fibular, grande y robusto, de bordes redondeados y vinculado con la cresta tibio-fibular mucho más angosta pero bien proyectada posteriormente, y separada del cóndilo fibular por un surco bien marcado. Entre la cresta tibio-fibular y el cóndilo tibial se desarrolla una profunda fosa intercondilar o fosa poplítea, bastante amplia lateromedialmente y profunda. El cóndilo tibial es más grande que el cóndilo fibular, de forma subcuadrangular, con bordes rectos en vista distal, y se ubica al mismo nivel que el cóndilo fibular; mientras que la cresta tibio-fibular se ubica en la superficie posterior del cóndilo fibular, levemente más medial que el borde lateral de este último, y levemente más proximal que el borde distal del mismo. El borde anterior, entre el cóndilo tibial y fibular, es algo cóncavo, marcando un buen desarrollo de la superficie de origen del músculo *extensor digitorum longus*. En vista distal se observa que del lado anterior al extremo distal, no se observa un surco intercondilar marcado, sino que el margen es bien recto. Por el contrario, del lado posterior, la fosa poplítea está bien marcada, es de forma cóncava y de márgenes lateral y medial rectos.

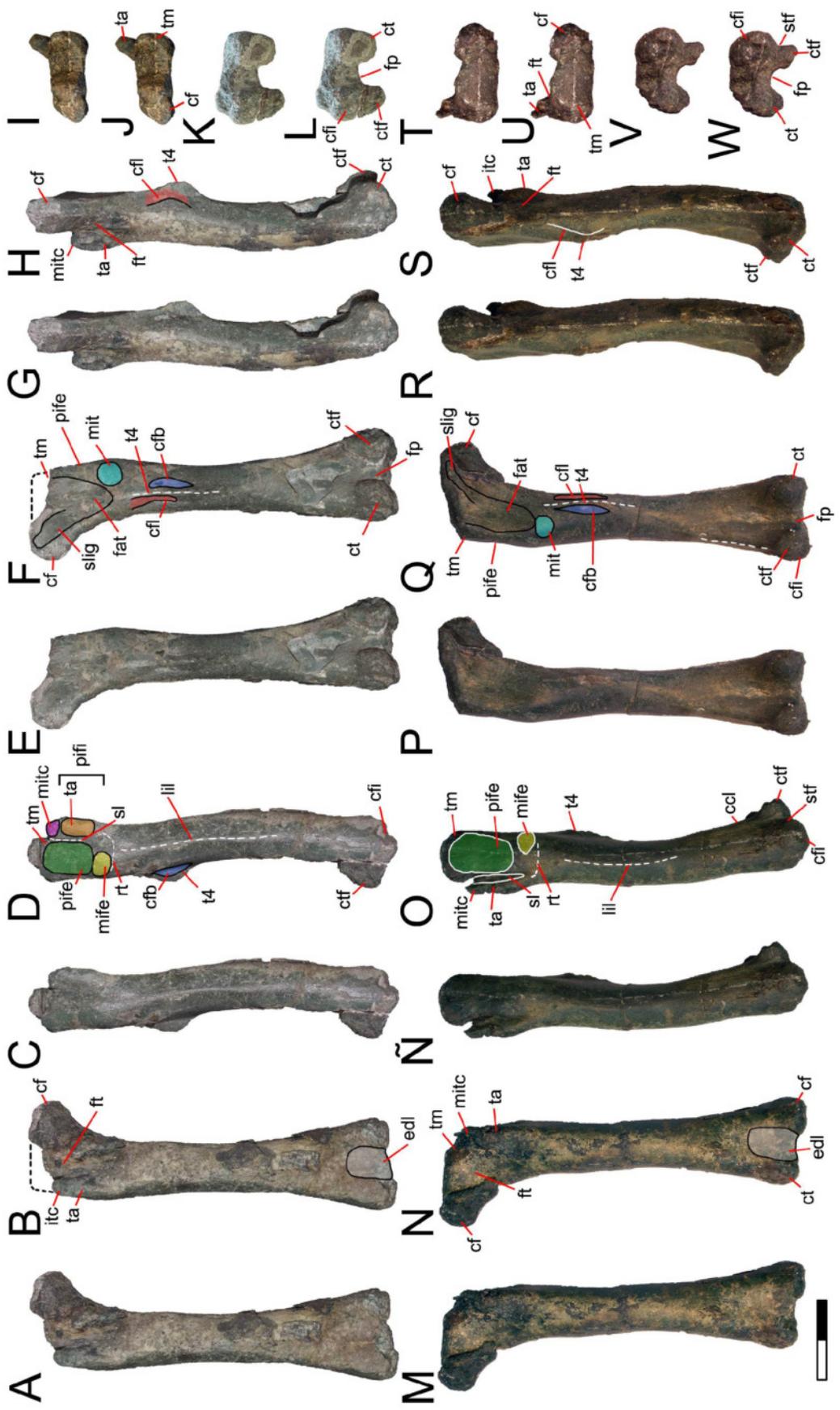


Figura 77. Fémures derecho (A-L) e izquierdo (M-W) del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vistas anterior (A-B, M-N), lateral (C-D, Ñ-O), posterior (E-F, P-Q), medial (G-H, R-S), proximal (I-J, T-U) y distal (K-L, V-W). **Referencias:** **ccl**, cresta caudolateral; **cf**, cabeza femoral; **cfi**, cóndilo fibular; **cfb**, inserción del músculo *caudofemoralis brevis*; **cfl**, inserción del músculo *caudofemoralis longus*; **ct**, cóndilo tibial; **ctf**, cresta tibiofibular; **edl**, inserción del músculo *extensor digitorum longus*; **fat**, fosa antitrocantérica; **fp**, fosa poplítea; **ft**, fosa trocantérica; **mife**, inserción del músculo *iliofemoralis externus*; **mit**, inserción del músculo *ischiotrochantericus*; **mitc**, inserción del músculo *iliotrochantericus caudalis*; **lil**, línea intermuscular lateral; **pife**, inserción del músculo *pubo-ischio-femoralis externus*; **pifi**, inserción del músculo *pubo-ischio-femoralis internus*; **rp**, repisa trocantérica; **sl**, surco lateral; **slig**, surco ligamentario; **stf**, surco tibiofibular; **t4**, trocánter 4º **ta**, trocánter anterior; **tm**, trocánter mayor. Escala: 20 mm.

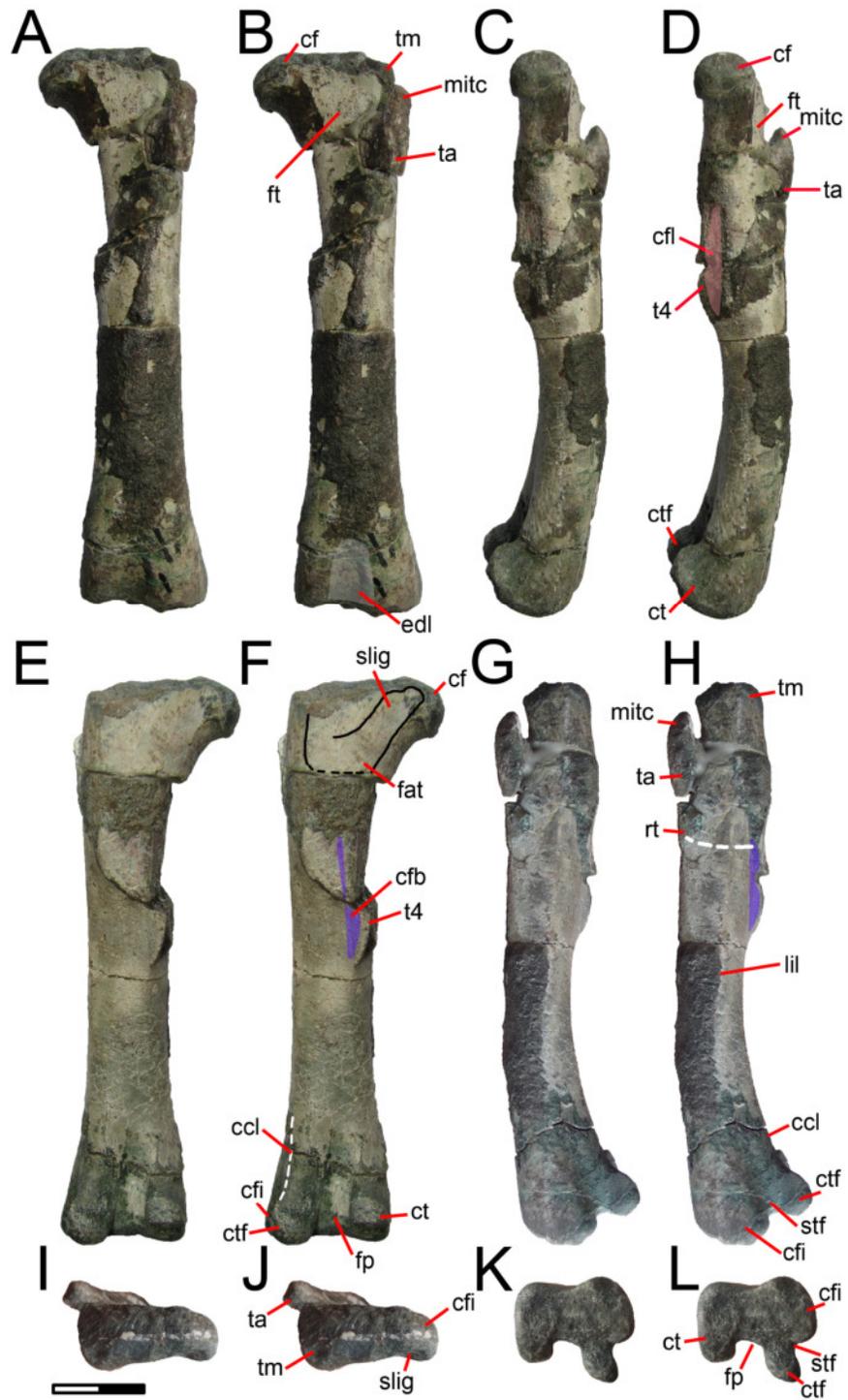


Figura 78. Fémur izquierdo del ejemplar SNGM-1936 en vistas anterior (A-B), medial (C-D), posterior (E-F), lateral (G-H), proximal (I-J) y distal (K-L). Abreviaturas como en la figura 77. Escala: 20 mm.

Tabla 13. Medidas (en mm) de los fémures de *Chilesaurus*. **Referencias:** F, fémur; **d**, derecho; **i**, izquierdo; **M**, máximo; **ep**, extremo proximal; **cf**, cabeza femoral; **tm-ta**, trocánter mayor-trocánter anterior; **v**, vástago; **ed**, extremo distal; **ct**, cóndilo tibial; **cfi**, cóndilo fibular; **t4-ep**, trocánter 4º-extremo proximal.

	LPD		LAP		LLM	
	Fd	Fi	Fd	Fi	Fd	Fi
SNGM-1935						
M	140,75	142,45				
Ep					37,99	38,34
Cf			13,42	16,70		
tm-ta			23,21	25,16		
V			18,27	18,43	17,71	18,78
ed			19,53	19,05	34,79	35,04
Ct			26,60	28,56	12,23	12,71
Cfi			24,19	22,94	10,79	17,92
T4-ep	63,15	67,09				
SNGM-1936						
M		114,59				
Ep			10,4	10,59	28,7	28,50
Cf			7,2	7,1		
tm-ta			16,2	20,56		
V			12,2	14,41	14,85	16,75
Ed						27,01
Ct				18,85		8,55
Cfi				24,01		8,49
t4-ep	48,5	52,62				
SNGM-1937						
V				~12,5		14,8
Ed				~17,2		28,97
Ct				12,68		
Cfi				21,08		

Comparaciones. Una comparación del fémur de *Chilesaurus* con el de ornitisquios basales resulta en el reconocimiento de numerosos rasgos anatómicos de importancia. A diferencia de Ornithischia, *Chilesaurus* presenta el trocánter 4° simétrico, carece de un trocánter 4° colgante o de margen distal libre, mientras que el trocánter mayor carece de la extensa superficie lateral plana y extendida anteroposteriormente que diagnostica a Ornithischia (Serenó, 1986). Adicionalmente, *Chilesaurus* se asemeja a ornitisquios basales (e.g. *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus*) en poseer un trocánter anterior agudo y subcilíndrico, bien separado del trocánter mayor por una amplia y profunda muesca, mientras que en el clado Cerapoda dicho trocánter está en contacto o muy cercano al trocánter mayor (Serenó, 1986). *Chilesaurus* se asemeja a la gran mayoría de los Ornithischia en carecer de una cresta tibiofibular bien separada del cóndilo tibial que diagnostica a Saurischia (véase Gauthier, 1986). *Chilesaurus* se diferencia de los Heterodontosauridae (e.g. *Fruitadens* y *Heterodontosaurus*) en carecer de un cuarto trocánter extendido distalmente a modo de barra y en que la cabeza femoral no es subesférica (Galton, 2014). Ornitisquios basales (e.g. *Scutellosaurus* y *Lesothosaurus*) se distinguen fácilmente de *Chilesaurus* en que presentan el trocánter anterior aliforme, expandido transversalmente y sublaminar, mientras que en *Chilesaurus* esta estructura es subcilíndrica (Colbert, 1982; Serenó, 1991).

La forma robusta y columnar del fémur de *Chilesaurus*, recuerda a la de muchos sauropodomorfos basales (e.g. *Coloradisaurus*, *Thecodontosaurus*, *Lamplughsauro*; Benton et al., 2000; Kutty et al., 2007; Apaldetti et al., 2013). A diferencia de *Chilesaurus*, otros sauropodomorfos basales presentan un fémur mucho más curvado en vista lateral o medial, con el borde posterior del vástago bien cóncavo y el borde anterior convexo (e.g. *Saturnalia*, *Panphagia*, *Guaibasaurus*, *Sellosaurus*, *Efraasia*; Galton, 1973; 1984b; Langer, 2003; Bonaparte et al., 2007; Langer et al., 2011). Por otro lado, *Chilesaurus* se diferencia de otros sauropodomorfos basales, en que éstos presentan un extremo distal muy ancho lateromedialmente, incluso más que el extremo proximal, con cóndilos distales muy grandes y robustos (e.g. *Coloradisaurus*, *Efraasia*, *Plateosaurus*, *Riojasaurus*, *Mussaurus*; Bonaparte, 1972; Galton, 1973; 1984b; 1986b; Otero & Pol, 2013; Apaldetti et al., 2013), mientras que en *Chilesaurus*, el extremo distal es levemente más ancho que el vástago y menos ancho que el extremo proximal. Otros sauropodomorpha basales presentan proporciones mucho más similares a *Chilesaurus* (e.g. *Adeopapposaurus*, *Nambalia*, Martínez, 2009; Novas et al., 2011). Sin

embargo, *Chilesaurus* se diferencia de todos estos sauropodomorfos basales en que estos últimos presentan un trocánter 4º muy desarrollado en forma de cresta posterolateralmente proyectada y un trocánter anterior muy pobremente desarrollado. Además, muchos de estos taxones presentan un extremo proximal marcadamente inclinado en sentido medial respecto del vástago, en vista anterior o posterior. Distinto de *Chilesaurus*, en otros saurisquios basales (e.g. *Eoraptor*, *Eodromaeus*, *Pampadromaeus*, *Herrerasaurus*; Novas, 1993; Martínez et al., 2011; Sereno et al., 2013; Müller et al., 2016), también se observa esta morfología, con una gran curvatura de todo el fémur, un cuarto trocánter muy grande y un extremo proximal dirigido medialmente respecto del vástago.

En los dinosauriformes basales (e.g. *Lagosuchus*, *Pseudolagosuchus*; Novas, 1992) la repisa trocantérica nace en forma de cresta bien marcada desde el extremo proximal del trocánter anterior y se dirige laterodistalmente en forma oblicua, recorriendo el lado lateral del hueso hasta la cara posterior. Esta condición fue retenida en saurisquios basales y terópodos basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Cryolophosaurus*, *Berberosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Eoabelisaurus*; Colbert, 1989; Rowe, 1989; Novas, 1992; Carrano et al., 2002; Tykoski, 2005; Allain et al., 2007; Smith et al., 2007; Pol & Rauhut, 2012; Rauhut & Carrano, 2016). *Chilesaurus* no posee tal condición, sino que la repisa trocantérica es muy poco marcada, mostrándose como una superficie levemente convexa en la cara lateral del hueso al nivel del extremo distal del trocánter anterior, y continuándose con una superficie levemente proyectada en la cara posterior. *Chilesaurus* comparte esta condición con varios Tetanurae basales, además de los siguientes rasgos: 1) vástago de forma columnar, no muy curvada anteroposteriormente en vista lateral, 2) trocánter anterior sin alcanzar el borde proximal, 3) trocánter 4º en forma de cresta reducida, semicircular en vista lateral, no proyectado lateralmente (e.g. *Eustreptospondylus*, *Megalosaurus*, *Sinraptor*, *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Tyrannotitan*; Madsen, 1976a; Bonaparte, 1986; Currie & Zhao, 1993; Harris, 1998; Sadleir et al., 2008; Benson, 2009; 2010a; Canale et al., 2015). Además, las inserciones de los músculos *pubo-ischio-femoralis externus* e *iliofemoralis externus* presentan la misma ubicación que en *Allosaurus*, es decir, ambas en la superficie lateral del extremo proximal del fémur, lo que ha sido propuesto como una sinapomorfia para Tetanurae (Hutchinson & Gatesy, 2001; Hutchinson, 2001b).

Chilesaurus comparte con algunos Coelurosauria basales (e.g. *Chilantaisaurus*, *Zuolong*, *Bicentenaria*, *Gualicho*; Benson & Xu, 2008; Choiniere et al., 2010a; Novas et al., 2012), la presencia de un trocánter anterior que no se proyecta hasta el margen proximal del fémur, un rasgo plesiomórfico que habría sido retenido hasta estos celurosaurios. La principal diferencia de *Chilesaurus* con la mayoría de estos Coelurosauria basales corresponde a la gran curvatura anteroposterior del vástago (en vista lateral o medial) y a la menor robustez que muestra el fémur de estos últimos. Por otro lado, en otros grupos de Coelurosauria basales aparecen rasgos característicos, que distinguen aún más a éstos de *Chilesaurus*, como un trocánter anterior alcanzando el nivel proximal del fémur (e.g. *Australovenator*, *Fukuiraptor*, *Aniksosaurus*, *Xiongguanlong*; Azuma & Currie, 2000; Martínez & Novas, 2006; Hocknull et al., 2009; Li et al., 2010; White et al., 2013).

Un rasgo que merece mención aparte es la ausencia en *Chilesaurus* de una cresta medial en el tercio distal del vástago, la cual sirve de límite anterior a una fosa para la inserción del músculo *adductor longus* (Novas, 1997a). La presencia de esta cresta es un rasgo característico de terópodos basales (e.g. Coelophysoidea, Ceratosauria; Gilmore, 1920; Rowe, 1989; Bonaparte et al., 1990; Madsen & Welles, 2000; Carrano et al., 2002; Tykoski, 2005; Allain et al., 2007; Smith et al., 2007; Novas et al., 2008; 2010; Rauhut & Carrano, 2016), tetanuros basales (e.g. *Sinraptor*, *Condorraptor*, *Megalosaurus*; Currie & Zhao, 1993; Rauhut, 2005; Benson, 2010a), y varios Coelurosauria (e.g. *Chilantaisaurus*, *Fukuiraptor*, *Zuolong*, *Guanlong*, *Alioramus*, *Bicentenaria*; Azuma & Currie, 2000; Xu et al., 2006; Benson & Xu, 2008; Choiniere et al., 2010b; Novas et al., 2012; Brusatte et al., 2012).

Chilesaurus se diferencia de los maniraptores y otros celurosaurios derivados, en que el fémur bien curvo anteroposteriormente (en vista lateral o medial), mucho más elongado y grácil, se reduce notablemente el trocánter 4° incluso hasta la total ausencia, el trocánter anterior se expande proximalmente, el extremo proximal se hace menos robusto, etc. (e.g. *Ornitholestes*, *Coelurus*, *Tanycolagreus*, *Fukuivenator*, *Saurornithoides*, *Bambiraptor*, *Velociraptor*, *Mahakala*; Currie & Peng, 1993; Norell & Makovicky, 1999; Burnham et al., 2000; Carpenter et al., 2005a; 2005b; Turner et al., 2011; Azuma et al., 2016).

Chilesaurus es similar a algunos Therizinosauria (e.g. *Falcarius*, *Jianchangosaurus*, *Nothronychus*, *Suzhousaurus*, *Erliansaurus*; Xu et al., 2002; Li et al., 2008; Zanno et al., 2009; Zanno, 2010b; Pu et al., 2013), en la presencia de una

cabeza femoral más chica anteroposteriormente que el trocánter mayor, un rasgo que no se ha descrito en otros terópodos (Averianov, 2007; Sues & Averianov, 2016b), pero se diferencian en que los terizinosaurios tienen un fémur más curvado anteroposteriormente, y el extremo proximal presenta varias diferencias, como la presencia de una cabeza femoral bien proyectada proximomedialmente, grande y de forma bien esférica, y un trocánter menor alcanzando el extremo proximal.

En síntesis, el fémur de *Chilesaurus* muestra varios rasgos basales de saurisquios y terópodos, como una forma columnar, sin estar marcadamente curvado anteroposteriormente (en vista lateral o medial), y un trocánter anterior que no alcanza el nivel del margen proximal del fémur. Por otro lado, *Chilesaurus* muestra otros rasgos en el fémur que parecen ser más derivados dentro de los terópodos, como el trocánter 4° reducido a una fina cresta y una cabeza femoral más corta anteroposteriormente que el trocánter mayor.

Tibia. Se preservan ambas tibias del ejemplar holotipo (SNGM-1935), con los extremos distales rotos. Adicionalmente, se preserva una tibia izquierda casi completa y articulada con la fibula del ejemplar SNGM-1937, ambas tibias del ejemplar SNGM-1936 y varios restos aislados de extremos distales y proximales de distintos ejemplares (i.e., SNGM-1913 y SNGM-1918).

La tibia es alargada pero robusta. En vista anterior se observa que la tibia presenta una torsión del sector proximal. Esta torsión es de menos de 90° con respecto al eje transversal del extremo distal. En vista proximal la tibia presenta una forma triangular, con la cresta cnemial grande, el cóndilo fibular también grande y dirigido hacia el lado posterior y el cóndilo interno redondeado y pequeño. La cresta cnemial es grande y redondeada, y el cóndilo fibular (donde articula el extremo proximal de la fibula), es grande y agudo. La cresta cnemial está separada del cóndilo fibular por una profunda y ancha incisura tibial. Entre el cóndilo fibular y el cóndilo interno hay un surco profundo, donde posiblemente correrían los músculos del grupo flexores digitales (Hutchinson, 2002). Este surco se abre en sentido posterolateral, y, en vista proximal, se observa que es más amplio que la incisura tibial pero menos profundo.

El vástago es robusto en todo su recorrido, siendo longitudinalmente cóncavo medialmente y rectilínea lateralmente. Su superficie externa sirve de apoyo en casi todo su recorrido a la fibula. No existe, sin embargo, una cresta fibular, para fortalecer la unión con este hueso.

El extremo distal de la tibia es transversalmente ancho y anteroposteriormente comprimido. El maléolo medial es redondeado y poco proyectado medialmente. La faceta para articular con el proceso ascendente del astrágalo se extiende de forma oblicua desde el maléolo medial en dirección proximolateral, describiendo un ángulo de aproximadamente 45° con respecto al eje transversal. El maléolo lateral es anteroposteriormente comprimido, posee contorno redondeado en vista anterior, y se proyecta más distalmente que el maléolo medial.

En vista distal la tibia posee contorno trapezoidal, con el eje transversal mayor que el eje anteroposterior. En esta vista se aprecia que la faceta horizontal para la articulación con el proceso ascendente del astrágalo es anteroposteriormente reducida.

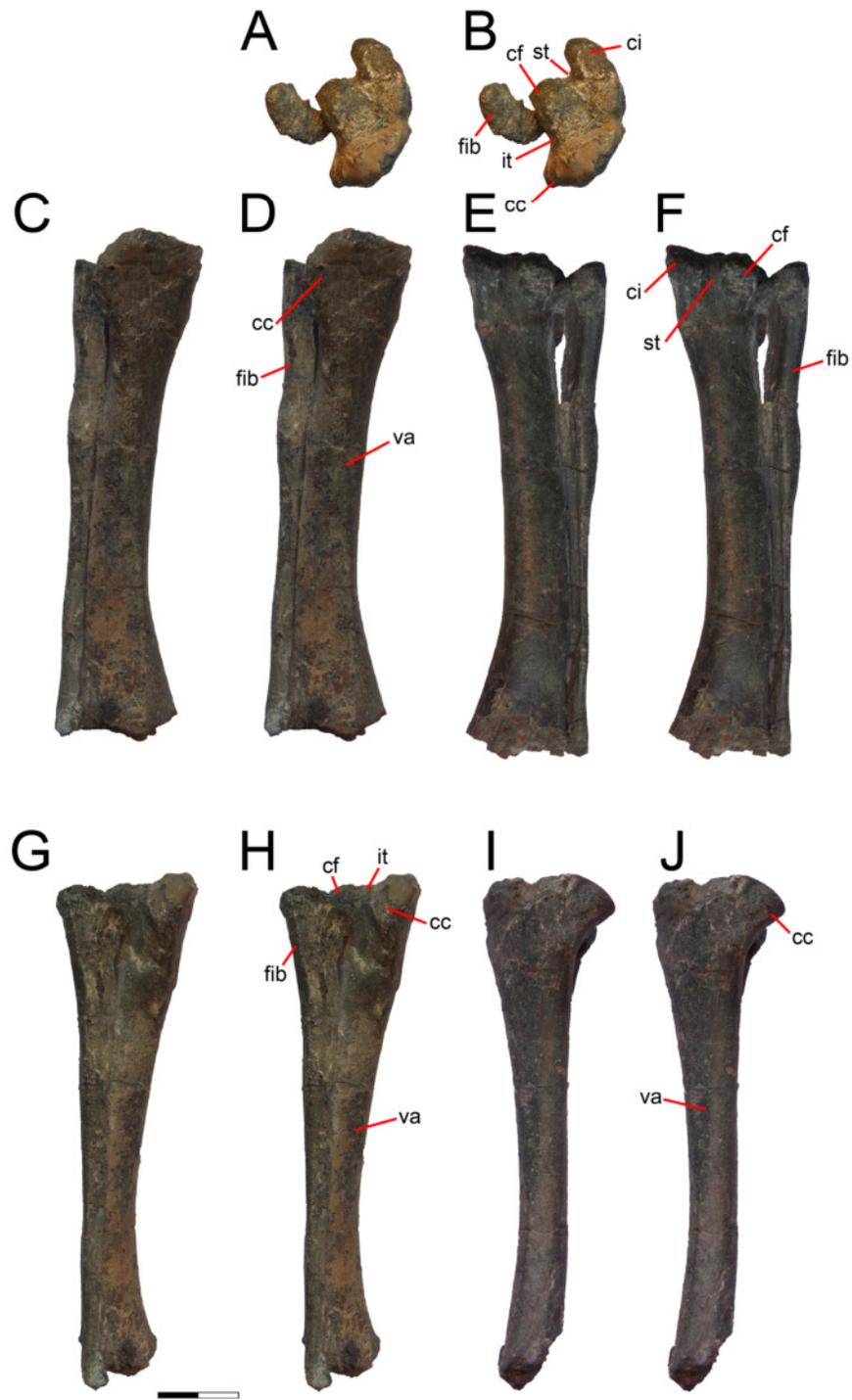


Figura 79. Tibia derecha del holotipo (SNGM-1935) en vistas proximal (A-B), anterior (C-D), posterior (E-F), lateral (G-H) y medial (I-J). **Referencias:** cc, cresta cnemial; ci, cóndilo interno; cf, cóndilo fibular; fib, fibula; it, incisura tibial; st, surco tendinoso; va, vástago. Escala: 20 mm.

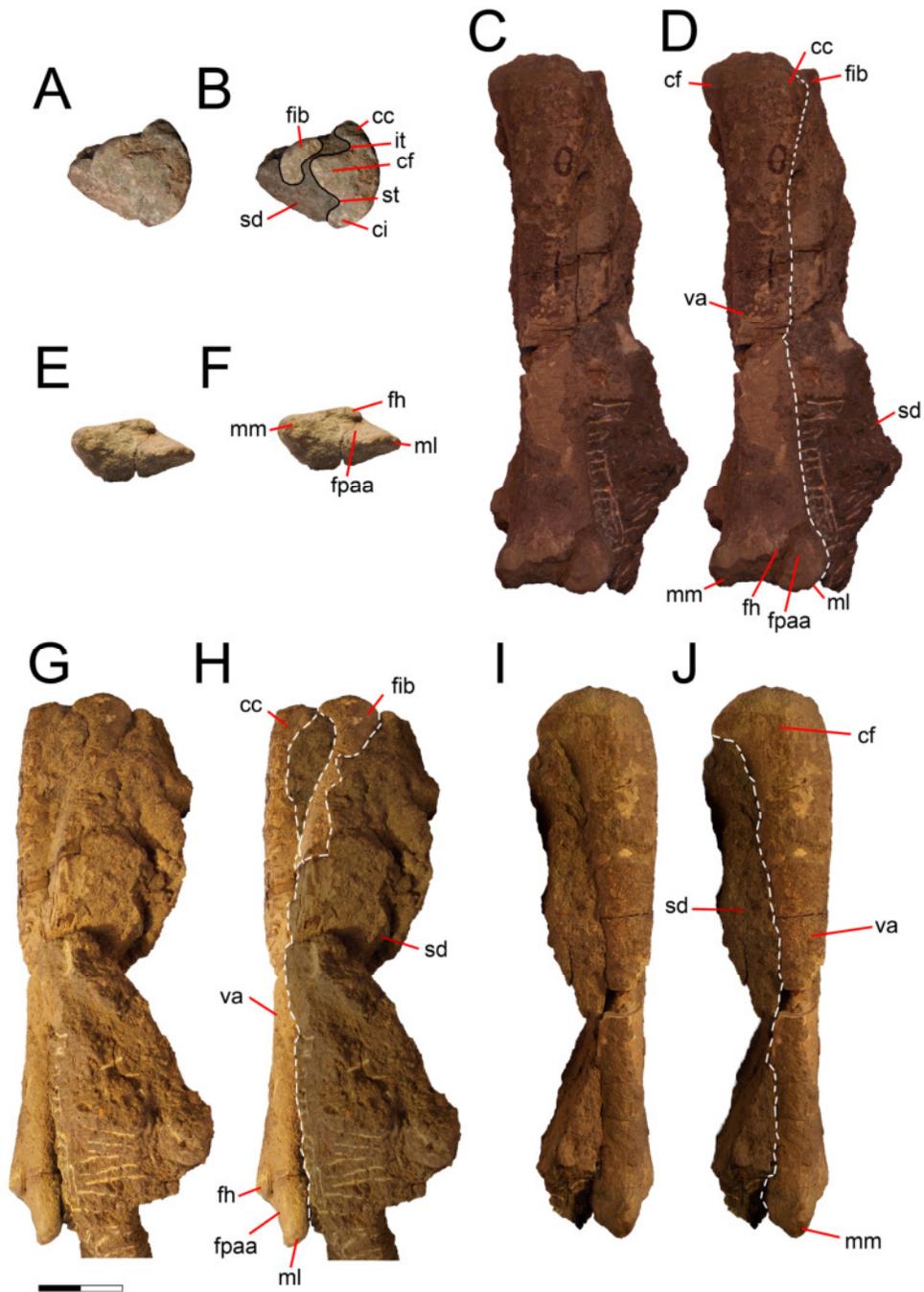


Figura 80. Tibia izquierda del ejemplar SNGM-1936 en vistas proximal (A-B), anterior (C-D), distal (E-F), lateral (G-H) y medial (I-J). **Referencias:** fh, faceta horizontal para la articulación con el proceso ascendente astragalar; fpaa, faceta para la articulación con el proceso ascendente astragalar; ml, maléolo lateral; mm, maléolo medial; sd, sedimentos; otras abreviaturas como en la figura 79. Escala: 20 mm.

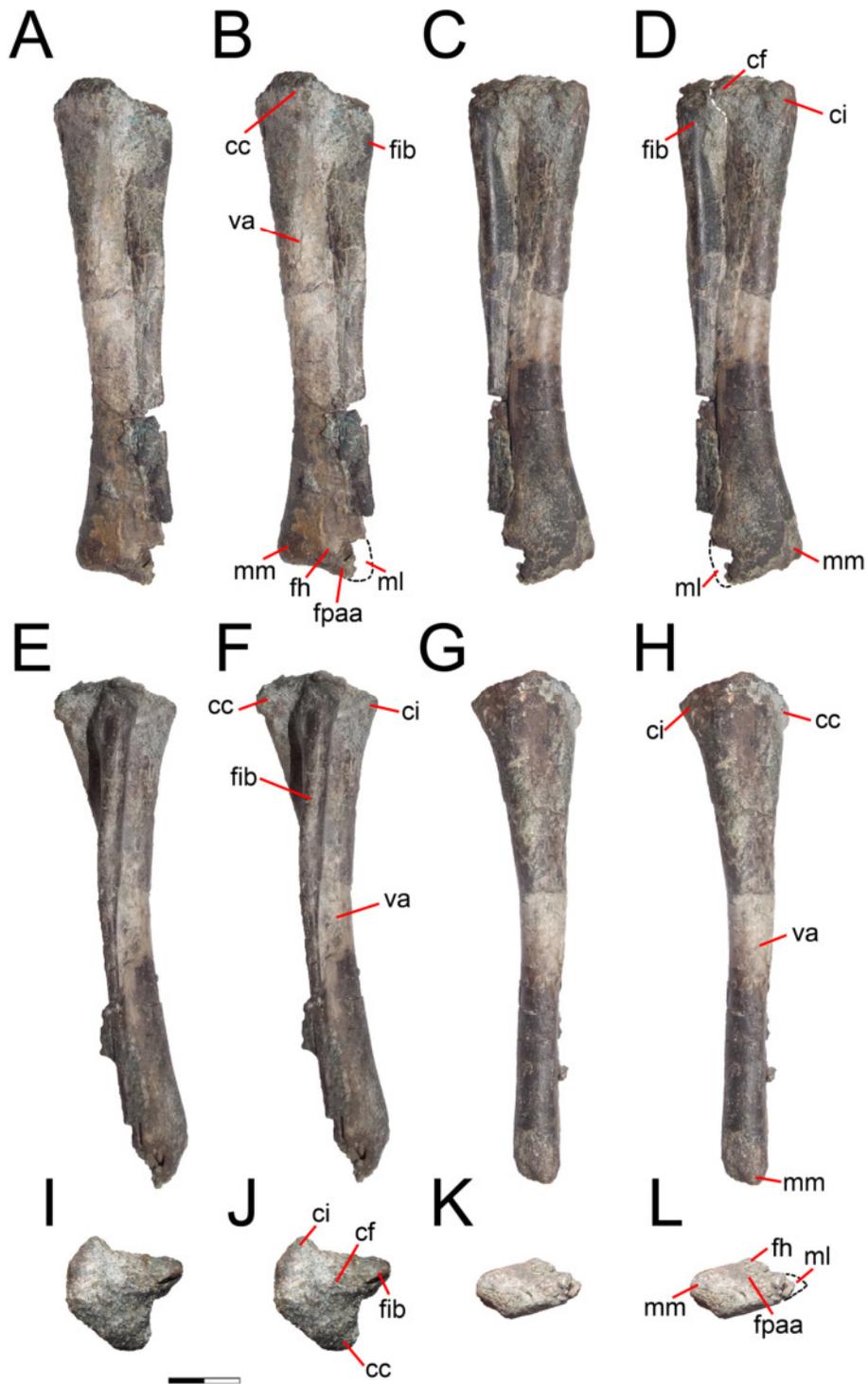


Figura 81. Tibia izquierda del ejemplar SNGM-1937 en vistas anterior (A-B), posterior (C-D), lateral (E-F), medial (G-H), proximal (I-J) y distal (K-L). Abreviaturas como en las figuras 79 y 80. Escala: 20 mm.

Tabla 14. Medidas (en mm) de las tibias de *Chilesaurus*. **Referencias:** T, tibia; d, derecho; i, izquierdo; M, máximo; ep, extremo proximal; va, vástago; ed, extremo distal. El * indica las medidas de partes fragmentadas.

	LPD		LAP		LLM	
	Td	Ti	Td	Ti	Td	Ti
SNGM-1935						
M	144,39*	115,07*				
ep			42,73	42,49	27,67	26,67
Va			14,97	16,88	15,56	15,36
Ed					28,94*	
SNGM-1936						
M		128,22				
Ep				32,40		21,77
Va			10,9	10,10	13,2	14,11
Ed			14,4	15,64	28,5	28,76
SNGM-1937						
M		144,61				
Ep				35,92		26,07
Va				12,17		16,13
ed				14,71		27,32
SNGM-1888						
ed				27,7		62,7

Comparaciones. *Chilesaurus* se diferencia de los ornitisquios basales (e.g. *Lesothosaurus* y *Scutellosaurus*), en que éstos muestran una tibia con muchos rasgos plesiomórficos de Dinosauria, como una cresta cnemial muy baja cuyo extremo se emplaza distalmente (Colbert, 1982; Sereno, 1991), una condición también observada en *Pisanosaurus* (Agnolin & Rozadilla, 2017). Por otro lado, en *Heterodontosaurus* la cresta cnemial presenta un desarrollo comparable a *Chilesaurus* (Galton, 2014). En contraposición a *Heterodontosaurus* y *Pisanosaurus*, *Chilesaurus* carece de una cresta fibular bien definida (Agnolin & Rozadilla, 2017). Además, *Chilesaurus* es distinto de algunos Heterodontosauridae (e.g. *Heterodontosaurus* y *Fruitadens*) en que éstos

presentan un tibiofibulotarso (*sensu* Galton, 2014), que incluye la fusión conjunta de todos esos elementos, ausente en *Chilesaurus* y otros ornitisquios.

La tibia de *Chilesaurus* es ligeramente más larga que el fémur, guardando una relación entre ambos de aproximadamente 1,12. Esta relación es inversa a la que se observa en varios sauropodomorfos basales y saurisquios basales (e.g. *Saturnalia*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Sanjuansaurus*; Novas, 1993; Langer, 2003; Alcober & Martínez, 2010; Ezcurra, 2012), aunque algunos presentan una relación similar a *Chilesaurus* (e.g. *Staurikosaurus*, *Eodromaeus*; Martínez et al., 2011; Ezcurra, 2012). Adicionalmente, *Chilesaurus* se diferencia de estos saurisquios y sauropomorfos basales en que los mismos presentan el cóndilo fibular se ubica en posición más posterior, estando más alejado de la cresta cnemial y más cercano al cóndilo medial, y el surco entre el cóndilo fibular y el cóndilo interno es casi inexistente (e.g. *Chromogisaurus*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, *Chindesaurus*, *Sanjuansaurus*; Novas, 1992; Langer, 2004; Bittencourt & Kellner, 2009; Alcober & Martínez, 2010; Ezcurra, 2010; Sereno et al., 2013).

La relación entre la longitud de la tibia y el fémur que posee *Chilesaurus* es similar a la de los terópodos basales, como *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Limusaurus*, *Elaphrosaurus* (Colbert, 1989; Tykoski, 1998; Xu et al., 2009; Ezcurra, 2012; Rauhut & Carrano, 2016), mientras otros taxones muestran ambos elementos casi de la misma longitud (e.g. *Dilophosaurus*, *Liliensternus*; Welles, 1984; Ezcurra, 2012). *Chilesaurus* se diferencia claramente de los terópodos basales (Coelophysoidea, Ceratosauria, Tetanurae basales) en que en ellos la cresta tiene forma de “hacha” y está muy desarrollada proximodistalmente y cranialmente.

Chilesaurus carece de cresta fibular, la cual es muy prominente en los terópodos.

Chilesaurus comparte con los Tetanurae basales (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Eustreptospondylus*, *Sinraptor*, *Megalosaurus*, *Allosaurus*, *Mapusaurus*; Madsen, 1976a; Bonaparte, 1986; Currie & Zhao, 1993; Coria & Currie, 2006; Sadleir et al., 2008; Benson, 2010a), la presencia de un surco tendinoso mucho más amplio lateralmente, el extremo distal aplanado anteroposteriormente, el maléolo lateral proyectado más distalmente que el maléolo medial, y la faceta horizontal para el proceso ascendente del astrágalo más reducida.

Chilesaurus comparte con los Coelurosauria basales (e.g. *Tyrannosaurus*, *Tanycolagreus*, *Orkoraptor*, *Australovenator*, *Murusraptor*, *Tugulusaurus*; Brochu, 2003; Carpenter et al., 2005a; Rauhut & Xu, 2005; Novas et al., 2008; White et al.,

2013; Coria & Currie, 2016) la presencia de un cóndilo fibular más distanciado del cóndilo interno, formando un surco tendinoso amplio, una incisura tibial estrecha y profunda y ubicada más en el medio entre el cóndilo interno y la cresta cnemial. La presencia de una profunda incisura tibial y un evidente surco tendinoso en el extremo proximal han sido asignados como caracteres derivados de los terópodos (Rauhut, 2003). Sin embargo, *Chilesaurus* se distingue de los Coelurosauria en que éstos últimos presentan una marcada cresta fibular y la faceta vertical para el proceso ascendente del astrágalo está mucho más desarrollada proximodistalmente.

Chilesaurus se distingue de los Coelurosauria derivados, en que en éstos la faceta horizontal tiende a reducirse hasta la total ausencia (Rauhut, 2003). *Chilesaurus* comparte con los Therizinosauria, la forma general del extremo proximal de la tibia, y un cóndilo fibular alejado de la cresta cnemial. Sin embargo, *Chilesaurus* difiere de los Therizinosauria (e.g. *Falcarius*, *Therizinosaurus*, *Nothronykus*; Perle, 1982; Zanno et al., 2009; Zanno, 2010b), en que éstos presentan una tuberosidad craniomedial bien pronunciada en el extremo distal de la tibia.

Fíbula. En todos los ejemplares de *Chilesaurus diegosuarezi* las fibulas recuperadas están articuladas con las tibias. Se conserva la mayor parte de la fíbula izquierda del ejemplar holotipo (SNGM-1935) carente del extremo distal. El ejemplar SNGM-1936 presenta sólo el extremo proximal de la fíbula izquierda (Figura 80), el cual está articulado con la tibia y rodeado de sedimento, mientras que la fíbula derecha sólo está representada por el vástago, careciendo de los extremos proximal y distal. El ejemplar SNGM-1937 conserva la fíbula articulada a la tibia en casi todo su recorrido, salvo en el extremo distal que está perdido. El único ejemplar donde se observa algo del extremo distal de la fíbula es el espécimen SNGM-1888, donde están articulados los extremos distales de la tibia y fíbula, el astrágalo y el calcáneo.

En general puede verse que la fíbula es un elemento muy grácil, alargado y angosto. En vista proximal la fíbula tiene contorno reniforme, siendo el borde que articula con la tibia cóncavo, mientras que el margen externo es convexo.

El sector anterior del extremo proximal es el más ancha de todo el hueso. En el holotipo se observa que la faceta de articulación con la tibia se inclina distalmente con respecto a la faceta femoral, la cual es mucho más proximal. La faceta tibial articula medialmente con la parte más distal de la faceta fibular de la tibia (ver Figura 82B). Aproximadamente hasta la mitad del vástago, la fíbula presenta un ancho casi

homogéneo. Sin embargo, distal a la mitad del vástago, la fibula se torna mucho más angosta y de sección triangular. En la cara lateral, a la altura donde se angosta el vástago hay una tuberosidad, con aspecto de cresta leve, que marcaría la inserción del m. *iliofibularis* (Hutchinson, 2002)

A través de todo el lado posteromedial, desde el extremo proximal hasta casi el extremo distal, se desarrolla una larga y profunda fosa (ver Figura 79E y F, y Figura 82), donde se habría alojado el ligamento que une la fibula con la tibia. En la parte proximal esta fosa media es más ancha y profunda que en el resto del vástago.

Más distalmente la fibula sigue angostándose hasta finalizar en un extremo distal que no muestra estructuras complejas, terminando en un extremo romo y no expandido. Del lado medial del extremo distal, la fibula articula con el proceso ascendente del astrágalo, mientras que la superficie distal articula con el calcáneo. En vista lateral se observa que la fibula es mucho más angosta anteroposteriormente que lateromedialmente.

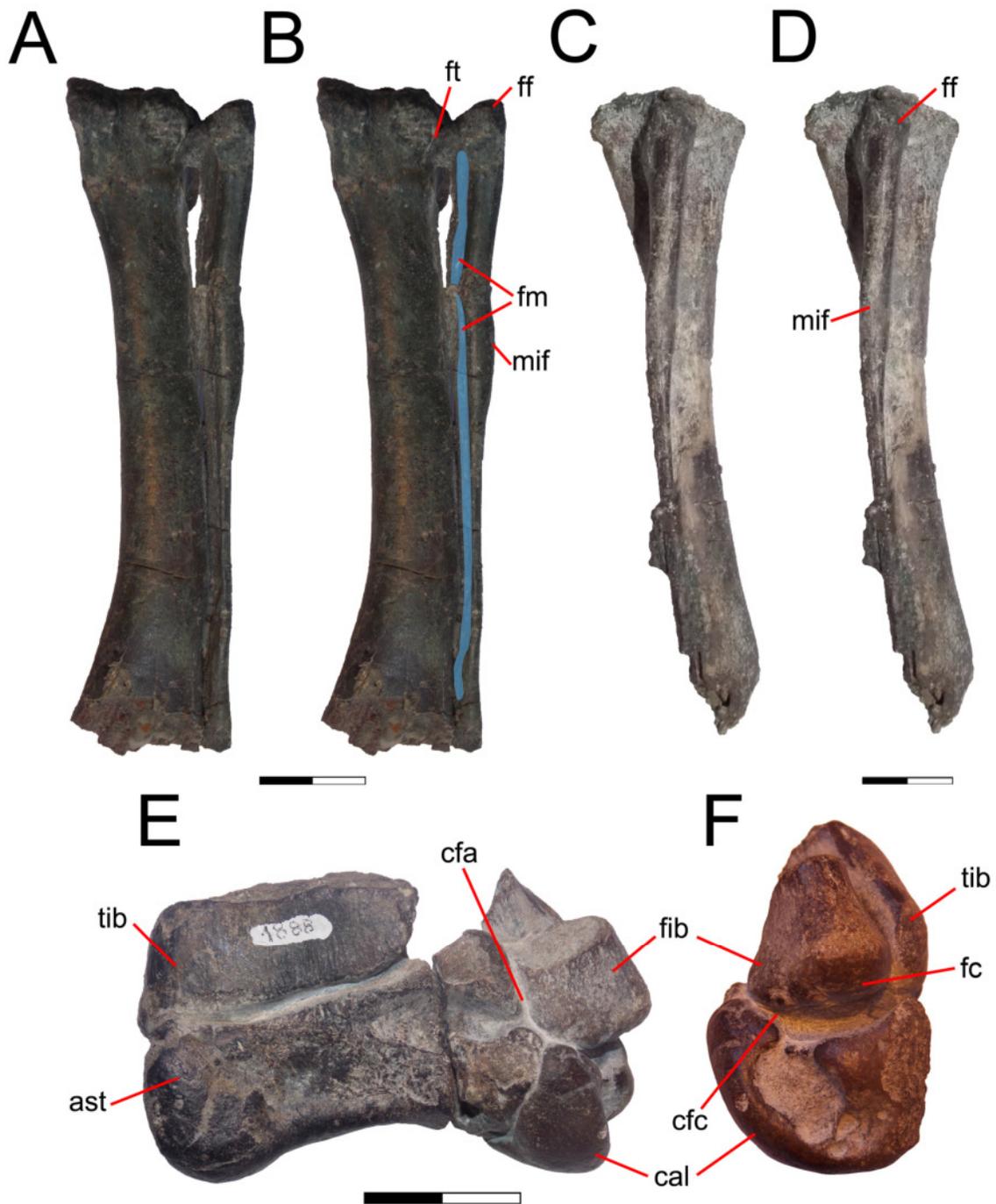


Figura 82. Tibia y fíbula derecha del ejemplar holotipo (SNGM-1935) en vista posterior (A-B), fíbula izquierda del ejemplar SNGM-1937 en vista lateral (C-D) y extremo distal de tibia y fíbula articulando con astrágalo y calcáneo del ejemplar SNGM-1888 en vistas anterior (E) y lateral (F). **Referencias:** **ast**, astrágalo; **cal**, calcáneo; **cfa**, contacto fíbula-astrágalo; **cfc**, contacto fíbula-calcáneo; **fc**, faceta calcaneal; **ff**, faceta femoral; **fib**, fíbula; **fm**, fosa media; **ft**, faceta tibial; **mif**, inserción del músculo *iliofibularis*; **tib**, tibia. Escalas: 20 mm.

Tabla 15. Medidas (en mm) de las fibulas de *Chilesaurus*. **Referencias:** F, fibula; d, derecho; i, izquierdo; M, máximo; ep, extremo proximal; va, vástago; ed, extremo distal. El * indica las medidas de partes fragmentadas.

	LPD		LAP		LLM	
	Fd	Fi	Fd	Fi	Fd	Fi
SNGM-1935						
M	144*					
ep			21,00		9,2	
Va			7,08		6,1	
Ed			3,94*			
SNGM-1936						
Ep				17,94	7,2	
Va				5,1	6	
SNGM-1937						
M		~144				
Ep				10,37	13,73	
Va				4,88	6,22	
Ed				4,95*	7,18*	
SNGM-1888						
ed				17,66	18,85	

Comparaciones. La fibula de *Chilesaurus* es comparable en la gran mayoría de sus rasgos con la condición observada en ornitiskios basales. La única diferencia notable consiste en que la fibula en taxones como *Scutellosaurus*, *Heterodontosaurus* y *Lesothosaurus* presenta un contorno sigmoideo, debido a la acusada curvatura anterior del tercio distal del vástago, mientras que en *Chilesaurus*, esta porción del elemento es prácticamente recta.

Distinto de *Chilesaurus*, en los saurisquios basales y sauropodomorfos basales la fibula conserva cierta robustez con relación a la tibia, es decir, no presenta forma de varilla sino que el vástago es ancho en toda su extensión, no existe una fosa media sino que la superficie medial es plana, y los extremos proximal y distal están más expandidos, incluso en algunos el extremo distal es casi tan expandido como el extremo

proximal (e.g. *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Saturnalia*, *Riojasaurus*, *Mussaurus*, *Efraasia*, *Adeopapposaurus*; Bonaparte, 1972; Galton, 1973; Novas, 1993; Langer, 2003; 2004; Bonaparte et al., 2007; Martínez, 2009; Otero & Pol, 2013; Sereno et al., 2013). Algunos rasgos de *Chilesaurus* recuerdan a ciertos Ornithischia, como por ejemplo la forma del extremo distal de la fibula, que termina de forma roma y no está expandida, de modo similar a lo que ocurre en *Pisanosaurus* y *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Sereno, 1991). Sin embargo, en *Chromogisaurus*, *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus* algunos rasgos típicamente teropodios aparecen, como una leve fosa media en la mitad proximal medial y un tubérculo en el vástago para la inserción del músculo *iliofibularis* (Novas, 1993; Bittencourt & Kellner, 2009; Ezcurra, 2010), además de presentar una fibula mucho más grácil que en los sauropodomorpha.

Chilesaurus comparte con los Coelophysoidea (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Syntarsus*, *Liliensternus*, *Cryolophosaurus*; Welles, 1984; Colbert, 1989; Rowe, 1989; Rowe & Gauthier, 1990; Smith et al., 2007) una fibula grácil, con una tuberosidad para la inserción del músculo *iliofemoralis* poco marcada, pero éstos se diferencian de *Chilesaurus* en presentar el extremo distal robusto, conservando una gran faceta articular distal que contacta con el astrágalo y calcáneo. *Chilesaurus* se diferencia de los Ceratosauria, en que éstos tienen la fibula muy robusta, un extremo proximal bien extenso anteroposteriormente, la faceta femoral plana y proyectada proximalmente, vástago proporcionalmente ancho y corto, un proceso anterolateral para el músculo *iliofemoralis* muy sobresaliente del vástago, y una faceta anteromedial para el proceso ascendente astragalar proyectada medialmente, que en algunos taxones solapa sobre la cara anterior del proceso ascendente del astrágalo (e.g. *Berberosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*; Gilmore, 1920; Carrano et al., 2002; Allain et al., 2007; Pol & Rauhut, 2012; Rauhut & Carrano, 2016). Además, *Chilesaurus* se diferencia de los terópodos basales, en que estos presentan un surco medial proximodistalmente elongado, que en los Ceratosauria más derivados está representado como una fosa media ancha y profunda comparable a la de los terópodos tetanuros, mientras que en *Chilesaurus* la fosa es media es profunda y se extiende a lo largo de toda la superficie medial de la fibula.

La fibula de *Chilesaurus* presenta varios rasgos que han sido considerados derivados para los terópodos y que comparte con los terópodos tetanuros (e.g. *Eustretospondylus*, *Allosaurus*, *Neovenator*; Madsen, 1976a; Sadleir et al., 2008; Méndez et al., 2014): una faceta para el proceso ascendente del astrágalo restringida

solo al lado medial del extremo distal, y una fosa media profunda y bien marcada en la mitad proximal, extendiéndose hasta la mitad distal de la fibula. Sin embargo, *Chilesaurus* se diferencia de la mayoría de los Tetanurae basales, en que éstos no tienen una fosa media extendida hasta la mitad distal del vástago del lado medial, bien marcada y profunda, sino que se restringe a la mitad proximal y distalmente el vástago es levemente cóncavo transversalmente, el vástago no tiene el abrupto estrechamiento en el sector medio y en algunos el extremo distal está expandido (e.g. *Sinraptor*, *Mapusaurus*, *Tyrannotitan*; Currie & Zhao, 1993; Coria & Currie, 2006; Canale et al., 2015).

Chilesaurus es similar a ciertos Coelurosauria basales (e.g. *Bagaraatan*, *Microvenator*, *Tugulusaurus*, *Gorgosaurus*, *Appalachiosaurus*, *Garudimimus*, *Gualicho*, *Australovenator*; Lambe, 1917; Osmólska, 1996; Makovicky & Sues, 1998; Rauhut & Xu, 2005; Carr et al., 2005; Kobayashi & Barsbold, 2005; Hocknull et al., 2009; White et al., 2013; Apesteguía et al., 2016), en poseer una fibula más grácil, con el extremo proximal no tan expandido anteroposteriormente, un vástago que se adelgaza abruptamente después del tubérculo para la inserción del musculo *iliofemoralis*, y un extremo distal reducido, producto de la reducción del contacto de la fibula con el proceso ascendente del astrágalo. A pesar de esto último, *Chilesaurus* no muestra una fibula tan estilizada como se observa en muchos Coelurosauria (e.g. *Compsognathus*, *Tanycolagreus*, *Gallimimus*; Osmólska et al., 1972; Carpenter et al., 2005a; Peyer, 2006), ni tan robusta como otros (e.g. *Tyrannosaurus*; Brochu, 2003). Sin embargo, a pesar de las similitudes, como en los Tetanurae basales, *Chilesaurus* se distingue de los Coelurosauria basales porque en estos últimos la fosa media proximal no se extiende hasta la mitad distal. En los Therizinosauria el extremo proximal está algo extendido anteroposteriormente, presentando sobre el lado medial un surco profundo que delimita una pequeña fosa y el vástago se hace muy alargado y angosto (e.g. *Falcarius*, *Nothronychus*, *Erliaensaurus*; Kirkland & Wolfe, 2001; Xu et al., 2002; Zanno, 2010b), distinta de la forma de *Chilesaurus*.

Astrágalo. Se preservan tres astrágalos correspondientes a los ejemplares SNGM-1888, SNGM 1892, SNGM-1936. El espécimen SNGM-1936 mide aproximadamente 27 mm de ancho, correspondiendo al espécimen de menor tamaño, mientras que el espécimen SNGM 1888 mide más de 68 mm, siendo el ejemplar más grande conservado.

El astrágalo está articulado con el extremo distal de la tibia, posee una faceta muy reducida para el apoyo del extremo distal de la fibula, y no está fusionado con el calcáneo.

En vista anterior el astrágalo presenta un aspecto cilíndrico, alargado lateromedialmente, y proximodistalmente comprimido. Los bordes lateral y medial son convexos, mientras que la superficie articular distal es levemente cóncava. En vista posterior el astrágalo muestra la misma forma que en vista anterior. En vista proximal el astrágalo tiene contorno rectangular y la mayor parte de su superficie servía de apoyo al extremo distal de la tibia. En vista distal el astrágalo tiene un contorno subrectangular, con el margen lateral cóncavo, donde está la faceta para la articulación con el calcáneo, el margen medial convexo y el cóndilo proyectado anteriormente, el margen anterior convexo y el margen posterior cóncavo. En vista lateral, el astrágalo posee forma de media luna, con el margen distal convexo, el margen proximal cóncavo, el margen posterior bajo y el margen anterior muy alto. En vista medial se observa la misma forma que en vista lateral pero con el margen posterior más alto respecto de la cara lateral.

El borde anterior del astrágalo está más elevado que el borde posterior (ver Figura 84A). El ejemplar SNGM 1888 muestra un borde anterior que desciende desde el vértice del proceso ascendente en forma cóncava hasta el extremo medial del astrágalo (ver Figura 86B), mientras que los ejemplares SNGM-1936 y SNGM-1892 muestran un borde anterior de forma convexa, descendiendo desde el vértice del proceso ascendente en primer lugar, pero elevándose nuevamente a la mitad anterior del cuerpo del astrágalo, para luego volver a descender hasta el extremo medial. Esto último le da una forma ondulada al borde anterior en estos ejemplares. Adicionalmente, el ejemplar SNGM-1892 se diferencia de los demás en poseer un borde posterior al mismo nivel proximal que el borde anterior (ver Figura 85A y B).

El proceso ascendente está ubicado totalmente sobre el lado lateral del astrágalo. Es bajo y subtriangular en vista anterior. En la base del proceso ascendente hay una gran fosa ovoidal profunda y de márgenes bien definidos. En vista lateral puede observarse como el vértice del proceso ascendente está curvado en dirección anterior. En vista

proximal se observa que la faceta dorsomedial para la articulación con la faceta anterodistal de la tibia es ancha y de forma subcuadrangular. En el ejemplar SNGM-1936 se observa un proceso ascendente algo más robusto, no tan comprimido anteroposteriormente. El borde lateral del proceso ascendente articula directamente con la cara medial del extremo distal de la fibula. El extremo lateral del astrágalo presenta un borde convexo donde está la faceta de articulación con el calcáneo.

En vista posterior puede observarse la diferencia que existe entre la altura del borde anterior respecto del posterior. El borde posterior presenta una forma ondulada en todo su recorrido.

En vista proximal pueden observarse las facetas de articulación con la tibia. La faceta para articular con el extremo distal de la fibula se restringe a la superficie lateral del proceso ascendente y a parte del cóndilo lateral del astrágalo. Por detrás del proceso ascendente existe una depresión elíptica.

La superficie distal del astrágalo es marcadamente cóncava en el ejemplar SNGM-1888, mientras que en los otros ejemplares es plana (SNGM-1936) o menos cóncava (SNGM-1892).

El cóndilo medial es muy desarrollado, proyectado anteriormente y robusto en comparación con el sector lateral del astrágalo.

En vista lateral se aprecia que la faceta para articulación con el calcáneo es de contorno triangular, con un proceso lateral en la mitad de la faceta. Sobre la cara lateral del proceso ascendente hay una repisa que marca el límite distal de la faceta fibular. Distalmente a esta repisa está la faceta para la articulación con el calcáneo. En el ejemplar SNGM-1888 no se observan estas facetas debido a que el extremo distal de la fibula y el calcáneo están preservados en articulación. La faceta calcaneal tiene una forma subcircular, es poco profunda y está ubicada bien lateralmente en el medio del cuerpo del astrágalo.

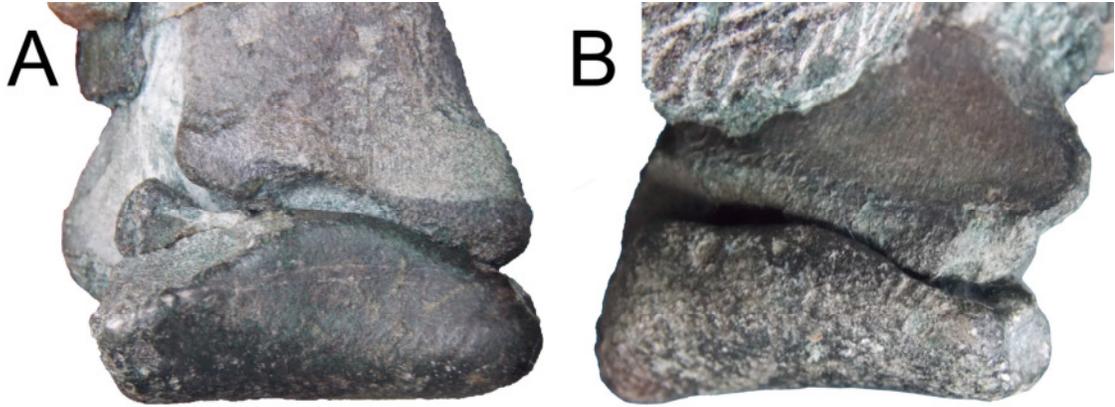


Figura 83. Tibia y astrágalo derechos en articulación del ejemplar SNGM-1936 en vistas anterior (A) y posterior (B).

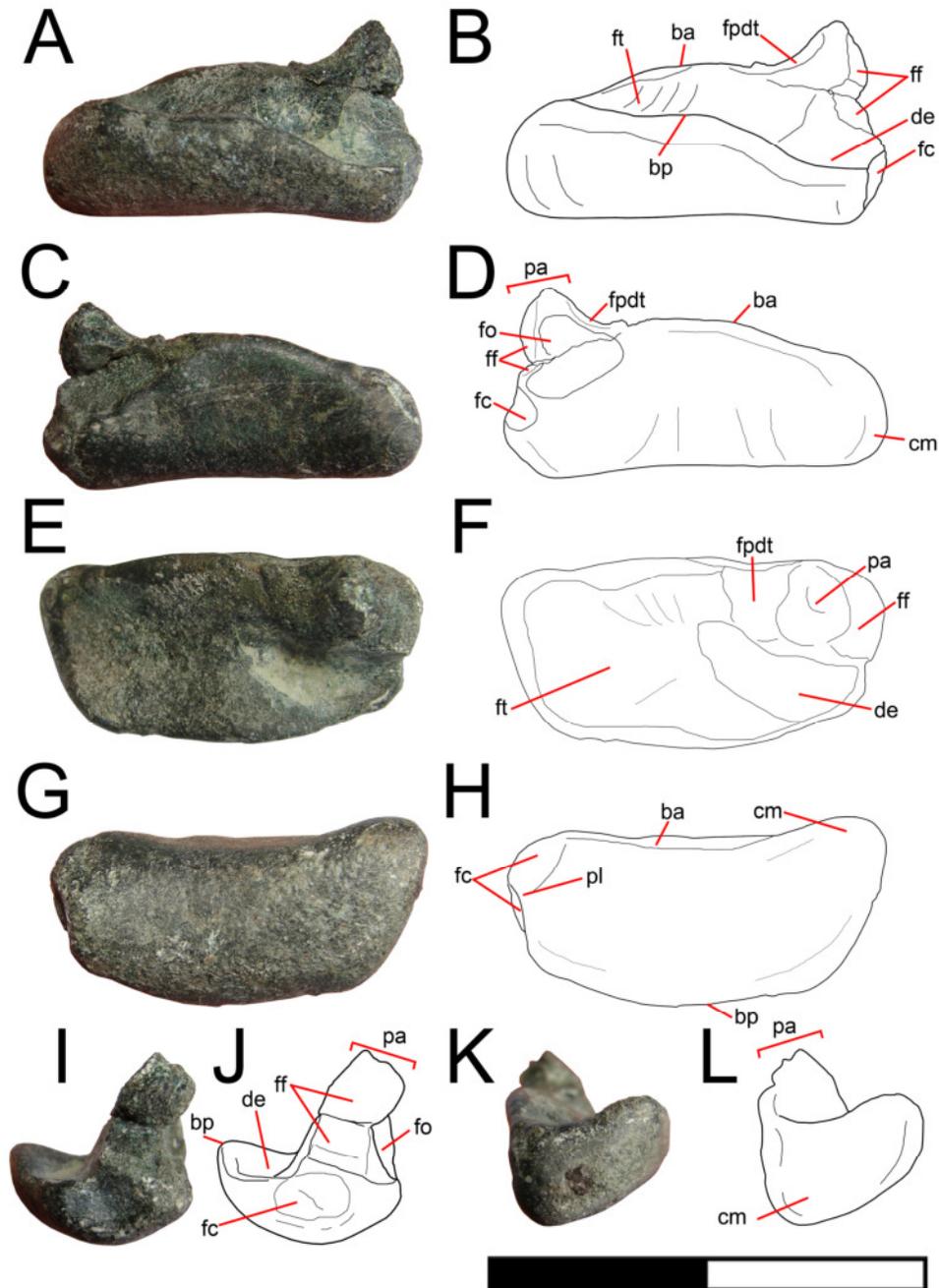


Figura 84. Astrágalo derecho (A,C,E,G,I,K) y esquemas (B,D,F,H,J,L) del ejemplar SNGM-1936 en vistas posterior (A-B), anterior (C-D), proximal (E-F), distal (G-H), lateral (I-J) y medial (K-L). **Referencias:** **ba**, borde anterior; **bp**, borde posterior; **cm**, cóndilo medial; **de**, depresión elíptica; **fc**, faceta calcaneal; **ff**, faceta fibular; **ft**, faceta tibial; **fo**, fosa ovoide; **fpdt**, faceta para el proceso descendente de la tibia; **pa**, proceso ascendente; **pl**, proceso lateral. Escala: 20 mm.

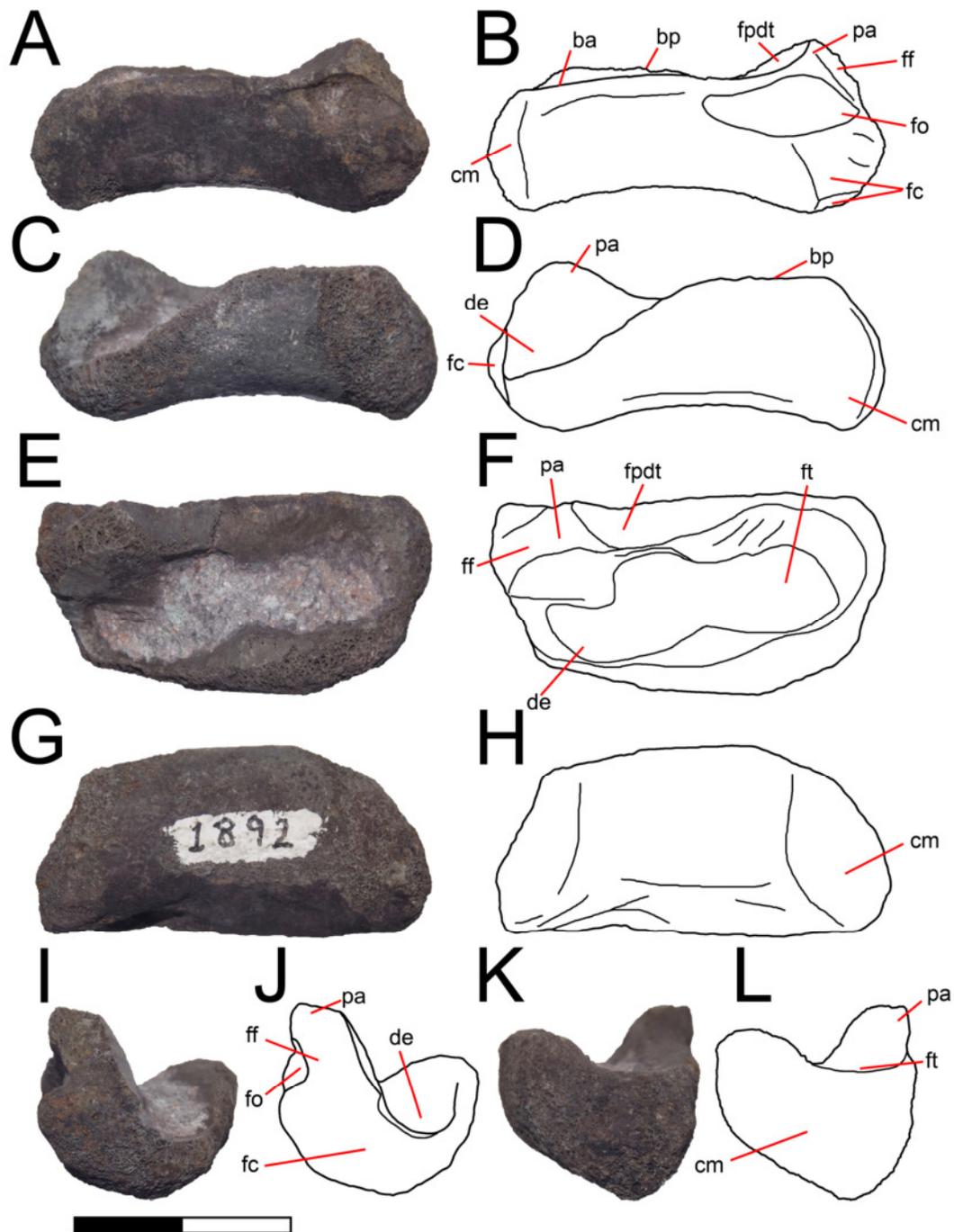


Figura 85. Astrágalo izquierdo (A,C,E,G,I,K) y esquemas (B,D,F,H,J,L) del ejemplar SNGM-1892 en vistas anterior (A-B), posterior (C-D), proximal (E-F), distal (G-H), lateral (I-J) y medial (K-L). Abreviaturas como en la figuras 84. Escala: 20 mm.

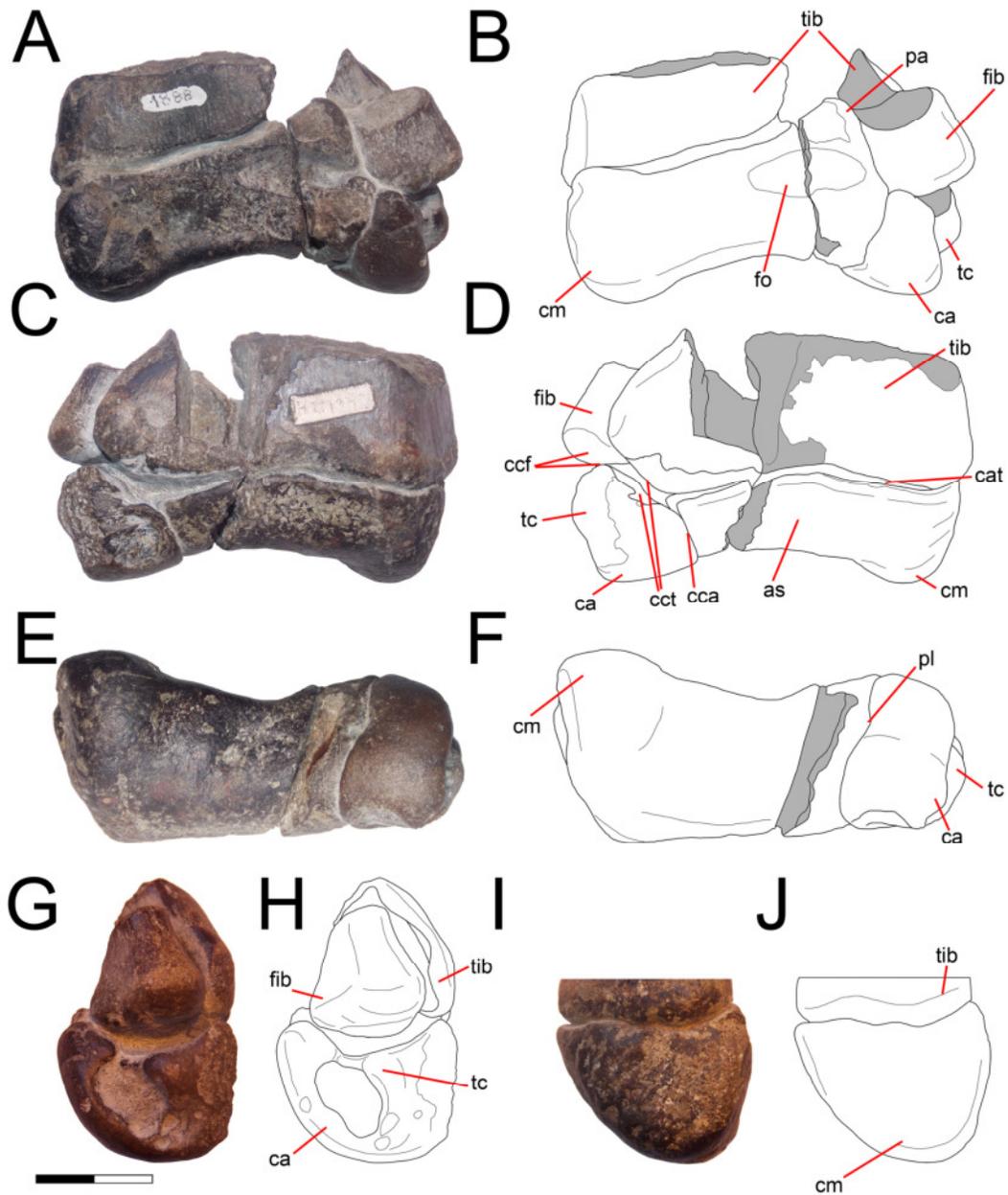


Figura 86. Astrágalo izquierdo (A,C,E,G,I) y esquemas (B,D,F,H,J) del ejemplar SNGM-1888 en vistas anterior (A-B), posterior (C-D), distal (E-F), lateral (G-H) y medial (I-J). **Referencias:** as, astrágalo; ca, calcáneo; cat, contacto astrágalo-tibia; cca, contacto calcáneo-astrágalo; ccf, contacto calcáneo-fíbula; cct, contacto calcáneo-tibia; fib, fibula; tc, tuberosidad calcaneal; tib, tibia; otras abreviaturas como en la figura 84. Escala: 20 mm.

Tabla 16. Medidas (en mm) de los astrágalos y calcáneo de *Chilesaurus*.

Referencias: M, máximo; ba, borde anterior; bp, borde posterior; cm, cóndilo medial; Calc, calcáneo.

	LPD	LAP	LLM
SNGM-1936			
M	14,09	13,09	27,36
ba	9,73		
bp	9,17		
SNGM-1888			
M	32,87	30,37	61,50
ba	22,02		
bp			
cm	26,70		
Calc-M	22,83	29,08	24,28

Comparaciones. *Chilesaurus* se diferencia de los Heterodontosauridae (e.g. *Heterodontosaurus*), en que el astrágalo de éstos presenta el proceso ascendente laminar y proximodistalmente alto, expandido transversalmente y con una serie de fosas y forámenes notables en la zona de separación con el cuerpo astragalar (Galton, 2014).

A diferencia de *Chilesaurus*, en los ornitíscios basales (e.g. *Scutellosaurus* y *Lesothosaurus*) el proceso ascendente es muy bajo y pobremente diferenciado del cuerpo del astrágalo, en vista posterior presenta una proyección proximal laminar que rodea a la tibia posteriormente, conformando un incipiente proceso ascendente posterior (Colbert, 1981; Baron et al., 2017a). En *Chilesaurus*, el proceso ascendente está bien desarrollado y diferenciado del cuerpo astragalar, y no exhibe un proceso ascendente posterior. A diferencia de *Chilesaurus*, el astrágalo de *Pisanosaurus*, posee el cuerpo astragalar notablemente comprimido transversalmente y en vista distal presenta un contorno arriñonado, una combinación única de caracteres ausentes en *Chilesaurus* (Agnolin & Rozadilla, 2017). Adicionalmente, *Pisanosaurus* exhibe un proceso astragalar muy expandido anteroposteriormente y de sección subrectangular (Novas, 1989), muy diferente de la conformación piramidal exhibida por *Chilesaurus*.

El astrágalo de *Chilesaurus* posee notables similitudes con el de ciertos sauropodomorfos basales, como por ejemplo *Riojasaurus* (Novas, 1989). Ambos

comparten un cuerpo astrágalo transversalmente alargado, proximodistalmente comprimido, con el proceso ascendente lateralizado, el cóndilo medial muy desarrollado en contraposición con el sector lateral, y una reducida faceta para articular con la fibula y el calcáneo. *Chilesaurus* comparte con los sauropodomorfos basales y saurisquios basales (e.g. *Herrerasaurus*; Novas 1989) la presencia de una cuenca elíptica sobre la cara proximal del astrágalo, inmediatamente por detrás del proceso ascendente. Esta cuenca también está presente en algunos ornitisquios y terópodos basales (e.g. *Scutellosaurus*, *Zupaysaurus*; Novas, 1989; Langer & Benton, 2006; Ezcurra & Novas, 2007) indicando que *Chilesaurus* retuvo este rasgo primitivo ampliamente distribuido en dinosaurios basales. El proceso ascendente del astrágalo de *Chilesaurus* es bajo y anteroposteriormente angosto, más que en *Herrerasaurus*, y tanto como en *Riojasaurus*. Sin embargo, el grosor anteroposterior del proceso ascendente de *Chilesaurus* es mayor que en los terópodos tetanuros (e.g. *Allosaurus*) y similar al de los terópodos basales (e.g. *Dilophosaurus*, *Zupaysaurus*). Por debajo del proceso ascendente existe una fosa ovalada la cual también se verifica en Herrerasauridae, sauropodomorfos basales y algunos terópodos basales (Welles, 1984; Novas, 1989). En tal sentido, la presencia de dicha fosa en el astrágalo de *Chilesaurus* representaría una retención de un rasgo plesiomórfico presente en los dinosaurios basales.

Chilesaurus difiere de los terópodos basales (e.g. *Dilophosaurus*, *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Zupaysaurus*, *Liliensternus*; Raath, 1977; Welles & Long, 1974; Welles, 1984; Colbert, 1989; Tykoski, 2005; Langer & Benton, 2006; Ezcurra & Novas, 2007) en que éstos tienen el proceso ascendente no totalmente ubicado en el borde anterior, sino que es más posterior, y presentan una cresta diagonal extendida caudolateralmente desde el proceso ascendente, que marca el límite posterior de la faceta para articular con la fibula.

Chilesaurus se distingue de los terópodos Ceratosauria y Tetanurae en que en estos últimos el proceso ascendente del astrágalo es más alto y aplanado anteroposteriormente, con una pequeña fosa en la base de la cara anterior del mismo, y en ocasiones con un foramen en el medio, y la superficie anterior del astrágalo posee un surco horizontal conspicuo.

En los terópodos Tetanurae la mayor parte de los taxones presentan astrágalos con una forma más grácil que la que muestra *Chilesaurus*. Además, distinto de *Chilesaurus*, los tetanuros basales (e.g. *Eustreptospondylus*, *Allosaurus*, *Streptospondylus*, *Mapusaurus*; Welles & Long, 1974; Madsen, 1976a; Allain, 2001; Coria & Currie,

2006; Sadleir et al., 2008) presentan el borde posterior mucho más bajo que el borde anterior, no tienen una cuenca elíptica sino que la tibia articula a lo largo de todo el eje lateromedial de la superficie proximal del astrágalo, el proceso ascendente es muy angosto anteroposteriormente, no hay una fosa ovoidal en la superficie anterior del mismo, y en su reemplazo aparece un marcado surco en el límite distal anterior del proceso ascendente. *Chilesaurus* se diferencia de los Coelurosauria basales (e.g. *Australovenator*, *Fukuiraptor*, *Microvenator*, *Aorum*, *Coelurus*, *Xinjiangovenator*, *Appalachiosaurus*, *Gorgosaurus*, *Sinosauropteryx*; Lambe, 1917; Makovicky & Sues, 1997; Azuma & Currie, 2000; Currie & Chen, 2001; Carpenter et al., 2005b; Rauhut & Xu, 2005; Carr et al., 2005; Hocknull et al., 2009; White et al., 2013; Choiniere et al., 2014) en que éstos tienen el astrágalo aún más grácil que en los Tetanurae basales, presentando un proceso ascendente bien aplanado anteroposteriormente y muy alto, en ocasiones parcialmente fusionado con la tibia y un cuerpo astragalar mucho más bajo con cóndilos articulares distales dirigidos más cranialmente.

La morfología del astrágalo de *Chilesaurus* exhibe una combinación única de rasgos plesiomórficos y apomórficos que no se ha reconocido en ningún dinosaurio previamente descrito. Entre los rasgos plesiomórficos podemos mencionar: proceso ascendente bajo, robusto y de vértice redondeado; proceso ascendente ubicado en el borde lateral; presencia de una gran fosa ovoide en la superficie anterior del proceso ascendente; borde lateral de forma triangular; presencia de una gran cuenca dorsal ubicada caudalmente al proceso ascendente. Entre los rasgos teropodios típicos podemos mencionar: astrágalo alargado lateromedialmente; proceso ascendente ubicado anteriormente y comprimido anteroposteriormente; cóndilo medial bien desarrollado y dirigido anteriormente en vista distal; ausencia de una proyección posteroventral y una depresión lateroventral en el margen lateral posterior. A pesar de la presencia de varios rasgos teropodios, el astrágalo de *Chilesaurus* es similar en proporciones y morfología al de varios sauropodomorfos basales, y se distingue de la forma presente en los Tetanurae.

Calcáneo. Este elemento sólo se ha conservado en el ejemplar SNGM-1888. Es grande y bien desarrollado, y se ubica distalmente respecto de la fibula y laterodistalmente respecto del astrágalo. El calcáneo es anteroposteriormente tan ancho como el astrágalo, pero transversalmente representa un poco más del 30% de este último.

El calcáneo es voluminoso, con la cara lateral levemente cóncava, la cara proximal marcadamente cóncava y la cara distal convexa. El calcáneo presenta un contorno subtriangular en vista anterior. En vista lateral el calcáneo es subtriangular, con el margen proximal bien cóncavo y un borde distal convexo. La cara dorsal del calcáneo aparenta ser cóncava, según lo que se aprecia en vista lateral, y en ella se articula el extremo distal de la fibula. La cara posterior del calcáneo es rugosa, transversalmente cóncava, y de contorno subcuadrangular. En vista posterior se observa que el margen medial del calcáneo posee dos facetas de articulación separadas por un escalón o repisa media ubicada a la mitad de este borde. La faceta proximal articula con la tibia, mientras que la faceta distal articula con el astrágalo.

En vista distal se aprecia que el margen medial del calcáneo que encastra con el astrágalo no es recto, como en la mayoría de los terópodos, sino que presenta dos lóbulos entre los cuales encaja el proceso lateral del astrágalo.

El tubérculo calcaneal es conspicuo, proyectado lateralmente y ubicado en el medio de la cara lateral del cuerpo del calcáneo. Por delante del tubérculo calcaneal se observa una fosa de contorno levemente reniforme, y alrededor se observan algunas pequeñas fosas accesorias.

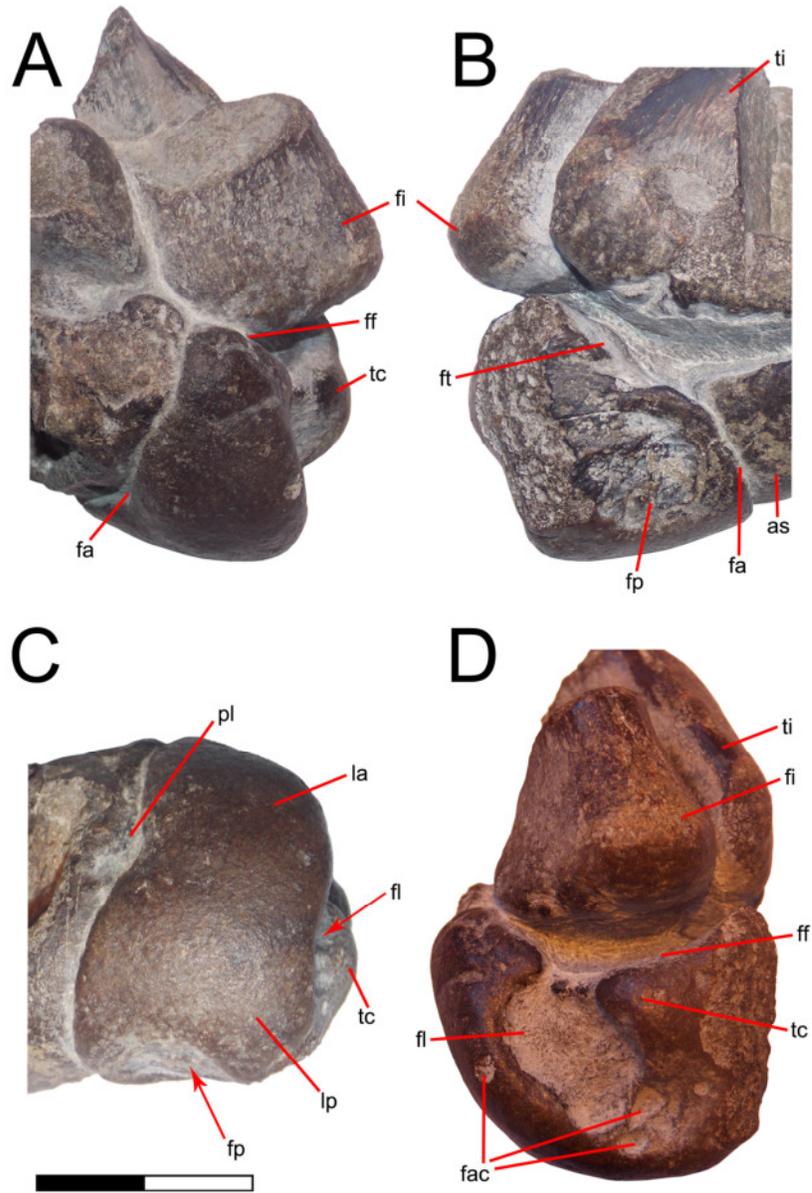


Figura 87. Calcáneo izquierdo del ejemplar SNGM-1888 en vistas anterior (A), posterior (B), distal (C) y lateral (D). **Referencias:** **as**, astrágalo; **fa**, faceta astragalar; **fac**, fosas accesorias; **ff**, faceta fibular; **fi**, fíbula; **fl**, fosa lateral; **fp**, fosa posterior; **ft**, faceta tibial; **la**, lóbulo anterior; **lp**, lóbulo posterior; **pl**, proceso lateral del astrágalo; **tc**, tubérculo calcaneal. Escala: 20 mm.

Comparaciones. Distinto de *Chilesaurus*, en *Heterodontosaurus* el calcáneo no solo está íntimamente fusionado al astrágalo, sino que se prolonga notablemente en sentido proximal, una condición apomórfica ausente en otros dinosaurios, incluyendo *Chilesaurus* (Galton, 2014).

Chilesaurus exhibe un tubérculo calcáneo bien desarrollado, ausente en los ornitiscuiformes, con excepción de *Pisanosaurus* (Novas, 1989). Sin embargo, en este último género dicho tubérculo es de tamaño proporcionalmente menor que en *Chilesaurus*, pobremente diferenciado del cuerpo del calcáneo y proyectado posteriormente (Novas, 1989; Agnolin & Rozadilla, 2017), lo que se diferencia de la mejor delimitación de este tubérculo y de su proyección posterolateral.

El calcáneo de *Chilesaurus* presenta un aspecto general semejante al de los saurisquios basales y sauropodomorfos basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Saturnalia*, *Plateosaurus*; Novas, 1989; Langer, 2003; 2004; Langer & Benton, 2006), en los cuales es de contorno subtriangular en vista anterior, con cara posterior transversalmente cóncava y tuberosidad calcaneal asociada con fosa lateral. La diferencia principal que *Chilesaurus* posee con estos dinosaurios basales es que éstos tienen el calcáneo más angosto en vista distal, y un proceso medial para articular con el astrágalo (e.g. *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Massospondylus*, *Adeopapposaurus*, *Riojasaurus*; Bonaparte, 1972; Cooper, 1981; Bonaparte et al., 1999; Martínez, 2009; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013).

En comparación con los terópodos las diferencias son aún mayores, ya que en estos dinosaurios (tanto celofisoideos como ceratosaurios y tetanuros) el calcáneo es más rectangular en vista distal que en *Chilesaurus* y fundamentalmente carente de tuberosidad calcaneal y de proceso posteromedial para articular con astrágalo. En síntesis, el calcáneo de *Chilesaurus* parece ser morfológicamente intermedio entre aquel de los sauropodomorfos basales y el de los terópodos. Entre las características plesiomórficas de Saurischia podemos mencionar la presencia de un tubérculo calcaneal bien conspicuo. Por otro lado, entre los rasgos teropodiformes típicos podemos mencionar: calcáneo comprimido lateromedialmente, contacto con la tibia muy reducido, borde proximal bien cóncavo y distal convexo. La presencia de un astrágalo y calcáneo no fusionados parece ser un rasgo de presencia variable, ya que ambos elementos están separados en algunos Coelophysoidea (e.g. *Dilophosaurus*), Tetanurae y la mayoría de los Coelurosauria.

Pies. El material holotipo (SNGM-1935) no tiene preservado ninguno de los pies. Sin embargo se pudieron obtener 4 pies parciales de diferentes ejemplares:

1. Especimen SNGM-1888: ejemplar adulto que preserva los dedos 2, 3 y 4. Articulado al metatarsiano IV hay un tarsal distal. El dedo 2 está conformado por el metatarsiano, la falange 1-II y la falange 2-II completas. El dedo 3 preserva el metatarsiano y sólo el extremo proximal de la falange 1-III. El dedo 4 conserva el metatarsiano asociado a un tarsal distal 4º, y el extremo proximal de la falange 1-IV. Además, se conserva una pequeña porción proximal del metatarsiano V articulado al metatarsiano IV y una falange ungueal asociado sin el extremo distal.
2. Especimen SNGM-1937: es el más completo y de un tamaño posiblemente menor que el ejemplar holotipo (teniendo en cuenta el tamaño de los huesos largos preservados y las extremidades anteriores). El pie de este ejemplar está representado por los metatarsianos I, II, III y IV, las falanges 1-I y 2-I completas, las falanges 1-II, 2-II y 3-II completas, las falanges 1-III, 2-III, 3-III y 4-III completas, y las falanges 1-IV, 2-IV, 3-IV y 4-IV completas. Todos los elementos de este ejemplar están articulados.
3. Especimen SNGM-1890: es un ejemplar de menor tamaño que el ejemplar SNGM-1937. Preserva sólo los metatarsianos II, III completos y el IV incompleto.
4. Especimen SNGM-1936: es de menor tamaño que los anteriores y preserva los metatarsianos II, III y IV completos, las falanges 1- II, 2-II y 3-II casi completas, y varios fragmentos de otras falanges.

Comentarios y comparaciones. Los pies de *Chilesaurus* están formados por tres dedos centrales bien desarrollados (de los cuales el dedo 3 es el mayor, siguiéndole en tamaño los dedos 2 y 4, que presentan un tamaño similar entre sí), y por el dedo 1, más reducido que los restantes. El dedo 5 está reducido o ausente. Por lo tanto, la fórmula falangeal del pie de *Chilesaurus* sería 2-3-4-5-?

La morfología de los metatarsianos en ornitiskios basales como *Heterodontosaurus*, *Eocursor* y *Lesothosaurus* se aparta claramente de aquella de *Chilesaurus*. En dichos ornitiskios el metatarsiano II es invariablemente el metatarsiano más comprimido transversalmente del pie (Butler, 2010; Galton, 2014; Baron et al., 2017a). Por otro lado, en *Chilesaurus* este metatarsiano está transversalmente expandido, siendo, luego del tercero, el segundo metatarsiano en tamaño del pie. En vista proximal, en *Eocursor* y *Lesothosaurus* todos los metatarsianos están bien comprimidos transversalmente y son anteroposteriormente extensos, mientras

que en *Chilesaurus* son de contorno subcuadrangular, bien expandidos transversalmente. Finalmente, en vista lateral los metatarsianos II y III en *Eocursor* y *Lesothosaurus*, así como en *Pisanosaurus* están proximalmente expandidos en sentido anteroposterior, resultando en un contorno que recuerda un abanico (Butler, 2010; Baron et al., 2017a; Agnolin & Rozadilla, 2017). Por otro lado, en *Chilesaurus* los metatarsianos en vista lateral no presentan una gran expansión anteroposterior y los márgenes del vástago, tanto anterior como posterior, son subparalelos entre sí.

La fórmula falangeal y las relaciones de tamaño y proporciones entre los dígitos del pie de *Chilesaurus* coincide, en general, con el patrón dinosauriano típico, presente, por ejemplo, en saurisquios basales (e.g. *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Novas, 1993; Langer, 2004; Sereno et al., 2013) y sauropodomorfos basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Saturnalia*; Langer, 2003; 2004; Bonaparte et al., 2007; Langer et al., 2011). La principal diferencia que se aprecia al comparar el pie del *Chilesaurus* con el de los sauropodomorfos basales es que en estos últimos el metatarso I es un elemento robusto en toda su extensión y proximalmente posee un franco contacto con el tarso. Por el contrario, en *Chilesaurus* dicho hueso está reducido a su mitad proximal y es comprimido lateromedialmente.

En comparación con los terópodos, la única similitud obvia con ellos es la condición reducida del extremo proximal del metatarso I, aunque el mismo no se apoya sobre la cara ventral del metatarso II (como ocurre en los terópodos) sino sobre la cara medial del metatarso II. Además, en comparación con los Coelophysoidea las proporciones cambian totalmente, presentando metatarsianos más gráciles, elongados proximodistalmente al igual que las falanges (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Syntarsus*, *Segisaurus*; Welles, 1984; Colbert, 1989; Tykoski, 2005).

En los terópodos derivados los dígitos 2, 3 y 4 tienden a elongarse mucho más y los dígitos 1 y 5 tienden a la reducción.



Figura 88. Pies de distintos ejemplares de *Chilesaurus* en vista dorsal. **A**, pie derecho del ejemplar SNGM-1936; **B**, pie izquierdo del ejemplar SNGM-1888; **C**, pie izquierdo del ejemplar SNGM-1937; **D**, pie derecho del ejemplar SNGM-1890. Escala: 20 mm.

Tabla 17. Medidas (en mm) de los elementos del pie de *Chilesaurus*. **Referencias:** **M**, máximo; **ep**, extremo proximal; **va**, vástago; **ed**, extremo distal; **Mt**, metatarsiano; **f**, falange; **TD**, tarsal distal. El * indica las medidas de partes fragmentadas. El signo ~ indica medidas aproximadas. # son medidas máximas, sin extremos ni vástagos.

	LPD	LDV			LLM		
	M	ep	va	ed	ep	va	ed
SNGM-1936							
Mt2	61,96	13,35	7,74	9,16	9,26	8,04	12,72
fII-1	23,40	10,94	7,01	9,73	12,06	8,08	10,57
fII-2	20,92	10,93	6,95	8,38	9,75	6,99	8,17
Mt3	64,82	9,73	6,17	8,52	10,03	7,25	12,15
Mt4	55,49	7,16	5,16	9,60	11,83	7,06	11,15
SNGM-1888							
TD [#]	11,30	24,58			23,39		
Mt2	121,95	32,16	13,80	20,06	21,23	16,70	30,33
fII-1	45,77	23,07	13,82	20,19	25,40	17,36	22,70
fII-2	41,93	22,87	13,75	18,13	20,48	14,67	17,95
Mt3	133,35	30,97	14,22	21,38	20,97	15,58	26,83
fIII-1		21,34			29,97		
Mt4	118,19	26,04	15,03	24,19	23,36	14,29	24,59
fIV-1					26,05		
SNGM-1890							
Mt2	82,75	19,67	8,97	12,96	13,14	11,84	17,38
Mt3	89,66	19,17	7,93	12,54	14,74	9,94	16,10
Mt4	58,03*		7,23	13,62		10,71	14,90
SNGM-1937							
Mt1	31,40*		7,65	7,47		3,99	12,21
fI-1	33,60	9,65	6,14	9,14	11,94	6,35	8,16
fI-un	24,93	11,68			7,40		
Mt2	50,88*	8,18*		9,52		9,58	13,90

fII-1	25,11	14,5		10,47	10,91	9,36	9,44
fII-2	21,71	11,83		7,52	10,40	7,97	9,21
fII-un	31,81	13,09			8,10		
Mt3	71,15	11,93	6,48	8,61	13,94	8,47	13,26
fIII-1	25,92	12,04	6,30	9,15	14,00	9,26	10,69
fIII-2	19,00	10,74	6,82	8,95	10,49	7,93	9,15
fIII-3	19,10	10,00	7,27	8,93	8,32	6,84	7,62
fIII-un	~24,73	11,35			6,81		
Mt4	60,84*		5,87	9,96	~9,32	8,14	12,24
fIV-1	19,37	10,91	6,35	9,19	13,68	8,99	9,03
fIV-2	17,47	10,35	6,60	8,45	9,58	7,24	7,84
fIV-3	16,89	9,12	6,91	7,14	8,28	7,01	7,43
fIV-4	15,52	9,07	6,38	6,19	7,62	6,55	6,91

Tarsal distal. En el único ejemplar que se preservó un tarsal distal es en SNGM-1888.

Este tarsal no es tan aplanado proximodistalmente. Presenta una forma subcuadrangular en vista proximal, con los bordes dorsal, ventral y medial rectos y el borde lateral levemente convexo. Del lado medial, el tarsal es más extenso proximodistalmente que del lado lateral. Este tarsal está articulado a la superficie proximal del metatarsiano IV. Sin embargo, del lado medial este elemento presenta una faceta articular para el metatarsiano III. Esta faceta es larga dorsoventralmente y muy corta proximodistalmente. La superficie articular es plana y recta. Además del lado lateral, presenta una faceta articular más corta dorsoventralmente para el metatarsiano V. La superficie articular de esta última faceta es levemente convexa.

La superficie proximal del tarsal es levemente convexa y en esta se apoyaría el calcáneo y posiblemente parte del astrágalo. Por otro lado la superficie distal, donde articula con el metatarsiano IV es cóncava.

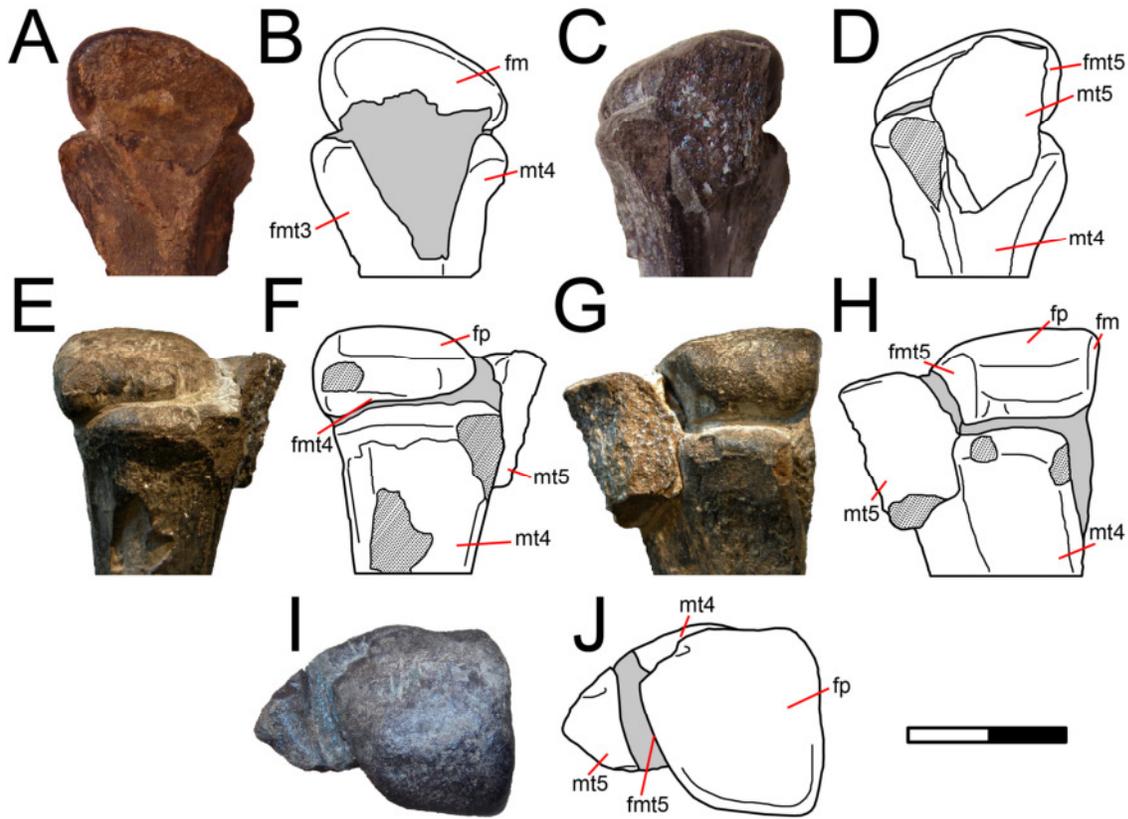


Figura 89. Tarsal distal (A,C,E,G, I) y esquemas (B,D,F,H,J) del ejemplar SNGM-1888 en vistas medial (A-B), lateral (C-D), dorsal (E-F), ventral (G-H) y proximal (I-J). **Referencias:** **fm**, faceta medial; **fmt4**, faceta de articulación con el metatarsiano IV; **fmt5**, faceta de articulación con el metatarsiano V; **fp**, faceta proximal; **mt4**, metatarsiano IV; **mt5**, metatarsiano V. Escala: 20 mm.

Metatarsianos. Los metatarsianos están muy desarrollados y son bastante elongados. El metatarsiano III es el mayor en longitud siguiendo con el metatarsiano IV que es levemente mayor al metatarsiano II en los ejemplares SNGM-1888 y SNGM-1937. En el ejemplar SNGM-1936 esta relación es inversa, ya que el metatarsiano II es más extenso proximodistalmente que el metatarsiano IV. Sin embargo, el metatarsiano II es más robusto (posee un mayor largo lateromedial) que el metatarsiano IV en todos los ejemplares. El metatarsiano I sobrepasa poco la mitad de la longitud del metatarsiano III (observable sólo en el ejemplar SNGM-1937), mientras que casi no hay indicios de un metatarsiano V salvo por un pequeño fragmento articulado con el lado lateral del extremo proximal del metatarsiano IV (observable sólo en el ejemplar SNGM-1888). Sin embargo, teniendo en

cuenta este fragmento y la superficie lateral del metatarsiano IV donde parece haber una superficie de contacto, el metatarsiano V podría haber sido algo menor al metatarsiano I. Además, este elemento es el único metatarsiano que está más proyectado proximalmente que los demás. Es decir, la superficie medial del extremo proximal del metatarsiano IV articula con el tarsal distal (ver Figura 89).

En vista proximal, los metatarsianos casi no presentan torsión. En el ejemplar SNGM-1888 puede observarse un leve solapamiento en el extremo proximal del metatarsiano III sobre el metatarsiano II, haciendo que la parte dorsal del extremo proximal del metatarsiano III esté montada sobre el metatarsiano II. Esta relación no se observa entre los metatarsianos III y IV que poseen un contacto recto dorsoventralmente. En el ejemplar SNGM-1890 se puede observar un contacto entre los metatarsianos II y III distinto del ejemplar anterior, donde los bordes son rectos dorsoventralmente, por lo cual no hay torsión del extremo proximal. El ejemplar SNGM-1936 muestra una relación distinta a los demás. El metatarsiano II es el que presenta la parte dorsal del extremo proximal montada sobre el metatarsiano III, contrariamente a lo observado en el espécimen SNGM-1888. Por otro lado el metatarsiano III tiene un borde lateral convexo que articula con el borde medial cóncavo del metatarsiano IV. Además, este último presenta un proceso medioventral muy desarrollado que articula con la parte lateroventral del metatarsiano III (ver Figura 88A).

Comparaciones. Teniendo en cuenta todo lo antedicho, el pie de *Chilesaurus* en vista dorsal tendría un aspecto general similar al de un sauropodomorfo basal de cuerpo grácil (e.g. *Saturnalia*, *Eoraptor*, etc.; Langer, 2003; Sereno et al., 2013). Sin embargo, un rasgo típicamente teropodiano es la reducción lateromedial de la mitad proximal del metatarsiano I, que ya se observa en los Coelophysoidea, incluso hasta la total ausencia (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Dilophosaurus*, *Segisaurus*; Raath, 1969; Colbert, 1989; Tykoski, 2005). Un rasgo particular que presenta *Chilesaurus* es que los metatarsianos en vista proximal casi no se tuercen. La condición de *Chilesaurus* es similar a la algunos saurisquios basales y sauropodomorfos basales (e.g. *Eoraptor*, *Saturnalia*), donde se observa una leve torsión pero conservando la morfología cuadrangular de los extremos en vista proximal. Esta morfología luego será mantenida en los saurópodos (González Riga et al., 2008). Sin embargo, en otros sauropodomorfos los extremos proximales también se

tuercen (e.g. *Unaysaurus*, *Adeopapposaurus*, *Pantydraco*; Leal et al., 2004; Martínez, 2009; Galton & Kermack, 2010).

En saurisquios basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Guaibasaurus*; Novas, 1993; Langer et al., 2011), también en terópodos basales (e.g. *Dilophosaurus*; Welles, 1984), y más extremo en terópodos derivados (e.g. *Allosaurus*, Tyrannosauroida, Therizinosauridae; Madsen, 1976a; Brochu, 2003) los extremos proximales están torcidas, de manera que existe un imbricado que produce que el lado medial de la superficie dorsal de los extremos proximales se monten sobre el lado lateral de la superficie dorsal de los extremos aledaños. Sin embargo, algunos celofisoidea, ceratosaurios basales y tetanuros basales presentan los extremos proximales de los metatarsianos casi sin torsión (e.g. *Syntarsus*, *Elaphrosaurus*, *Ceratosaurus*, *Eustreptospondylus*; Tykoski, 2005; Sadleir et al., 2008; Rauhut & Carrano, 2016). Sin embargo, estos taxones ya muestran una reducción en el número de metatarsianos presentes, donde sólo se observan tres, un número que también está presente en los Tetanurae basales (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Megalosaurus*; Bonaparte, 1986; Benson, 2010a), o en algunos en número de cuatro (e.g. *Concavenator*; Ortega et al., 2010). Sin embargo, algunos taxones de este último grupo presentan metatarsianos I y V reducidos (e.g. *Sinraptor*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*; Madsen, 1976a; Currie & Zhao, 1993; Currie & Carpenter, 2000), aunque con forma y proporciones distintas a *Chilesaurus*.

En los Coelurosauria basales, varios taxones muestran una compresión lateromedial de la mitad proximal del metatarsiano III, un rasgo derivado de este grupo que incluso en algunos taxones alcanza la carencia total de esta mitad proximal o la fusión con otros metatarsianos en grupos muy derivados (e.g. *Strutiomimus*, *Sinornithoides*, *Stenonychosaurus*, Troodontidae, Alvarezsauridae; Wilson & Currie, 1985; Kurzanov & Osmólska, 1991; Currie & Peng, 1993; Karhu & Rautian, 1996; Alifanov & Barsbold, 2009; Xu et al., 2011; Zanno et al., 2011; Nesbitt et al., 2011; Tsuihiji et al., 2014). Sin embargo, algunos de estos taxones basales que muestran estos rasgos derivados, también presentan rasgos plesiomórficos como la presencia de un dedo I (e.g. *Aorun*, *Tanycolagreus*, *Fukuiraptor*, *Kileskus*; Azuma & Currie, 2000; Carpenter et al., 2005a; Averianov et al., 2010; Choiniere et al., 2014) o un metatarsiano V (e.g. *Alioramus*, *Tyrannosaurus*; Brochu, 2003; Brusatte et al., 2012), o ambos elementos (e.g. *Gorgosaurus*, *Alectrosaurus*; Lambe, 1917; Mader & Bradley, 1989).

En los Therizinosauria aparecen varios de los rasgos descritos como plesiomorfias de Theropoda, como la presencia de metatarsianos cortos y robustos, con extremos proximales y distales anchos lateromedialmente, un metatarsiano I completo, aunque con los extremos proximales torsionados y manteniendo un metatarsiano V muy reducido (e.g. *Segnosaurus*, *Erlikosaurus*, *Beipiaosaurus*, *Nothronychus*; Barsbold & Perle, 1980; Xu et al., 1999; Zanno et al., 2009; Sues & Averianov, 2016b). Sin embargo, es posible que el extremo proximal del metatarsiano I de los Therizinosauria sea una neoformación, ya que los taxones más basales muestran un metatarsiano I sólo con la presencia del extremo distal (e.g. *Falcarius*; Zanno, 2010b)

Metatarsiano I. Este elemento sólo está preservado en el espécimen SNGM-1937. Se conserva parte del vástago y el extremo distal, por lo cual no se puede saber si contactaba con los tarsales. Es un elemento poco robusto y elongado. Está en contacto a través de todo su margen lateral con el metatarsiano II. Ocupa un poco más del 60% de la longitud del metatarsiano II y casi el mismo porcentaje de la longitud del metatarsiano III, si consideramos que el metatarsiano I se encontraba completo (es decir, desarrollado hasta el extremo proximal como los demás metatarsianos). A simple vista su morfología es única en comparación con los demás metatarsianos. Es el metatarsiano más angosto. El extremo proximal no se conserva, pero es muy probable que haya estado presente ya que el vástago está fragmentado proximalmente y el metatarsiano II posee una superficie bien plana en su lado medial que podría corresponder a la faceta de articulación con el metatarsiano I. El vástago está fuertemente comprimido lateromedialmente, llegando a su mínimo de longitud lateromedial más o menos en la mitad de la longitud anteroposterior del elemento. Siguiendo la forma que adquiere el vástago hacia la parte proximal es posible que el extremo proximal haya tenido una forma lenticular con el eje mayor en vista proximal dirigido dorsoventralmente. El extremo distal presenta una morfología particular, ya que es ancho lateromedialmente y aplanado dorsoventralmente, diferenciándose de los extremos distales de los demás metatarsianos, las cuales no son tan aplanadas. Además, el extremo distal está levemente dirigido hacia el lado medial perdiendo el contacto con el metatarsiano II. En vista medial se observa la forma aplanada del extremo distal y además presenta una superficie ventral cóncava. Además, en esta vista puede verse que el vástago

presenta una forma en S, con la mitad del vástago proyectado dorsalmente y el extremo distal proyectado ventralmente. Del lado medial del extremo distal se observa una fosa ligamentaria colateral grande y elongada proximodistalmente. Por otro lado, del lado ventral puede verse una fosa flexora, poco profunda pero marcada y con los lados medial y lateral bien proyectados ventralmente.

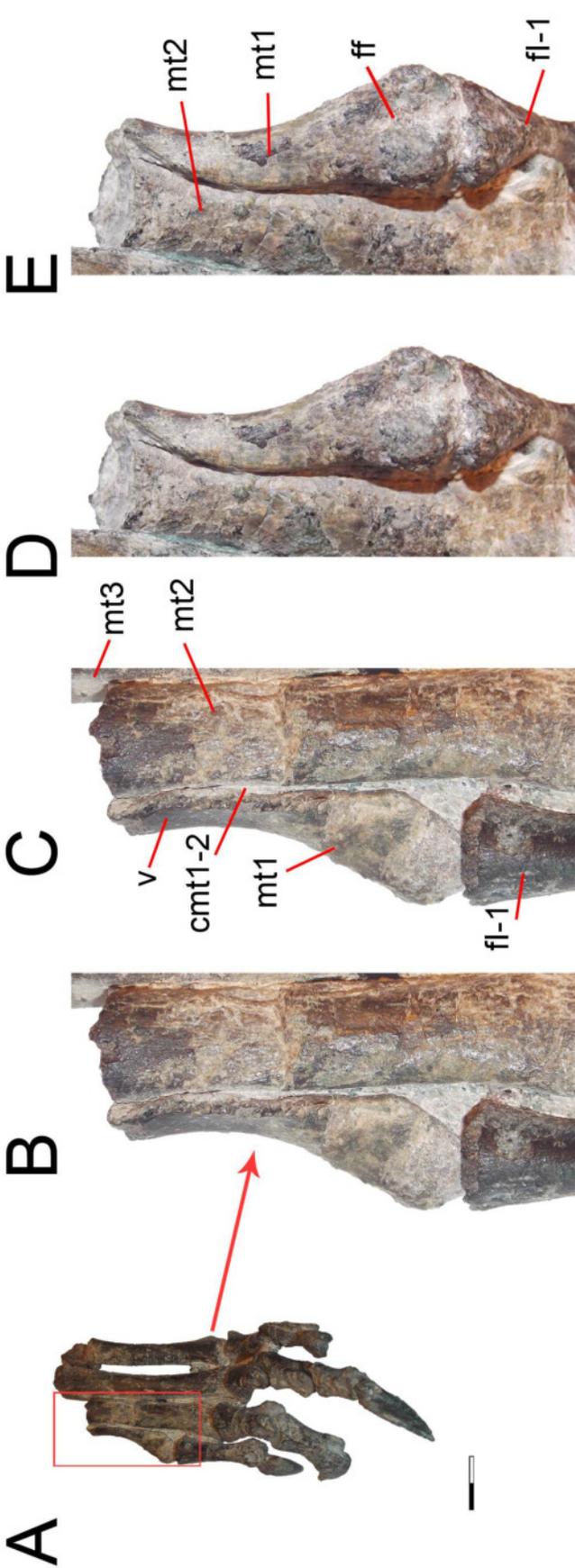


Figura 90. Pie izquierdo del ejemplar SNGM-1937 en vistas dorsal (A) y medial (F) y detalle del metatarsiano I en vistas dorsal (B-C), ventral (D-E) y medial (G-H).

Referencias: **cmt1-2**, contacto entre los metatarsianos I y II; **fl-1**, falange 1-I; **ff**, fosa flexora; **flc**, fosa ligamentaria colateral; **mt1**, metatarsiano I; **mt2**, metatarsiano II; **mt3**, metatarsiano III; **v**, vástago. Escalas: 20 mm.

Comparaciones. La morfología de este elemento es muy diferente a la que se observa en los saurpodomorfos basales (e.g. *Mussaurus*, *Coloradisaurus*, *Plateosaurus*, *Anchisaurus*; Galton & Cluver, 1976; Otero & Pol, 2013; Apaldetti et al., 2013) y en Therizinosauria, donde el metatarsiano I es muy robusto, poco elongado y los extremos son bien conspicuos (ver más arriba). Sin embargo, El metatarsiano I de *Chilesaurus* es similar al de algunos saurisquios y saurpodomorfos basales en varios aspectos, por ejemplo, el lado lateral contacta con el metatarsiano II en toda su extensión y en presentar un vástago reducido lateromedialmente (e.g. *Guaibasaurus*, *Saturnalia*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Novas, 1993; Bonaparte et al., 1999; Langer, 2003; 2004; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013). A pesar de ser angosto todavía muestra cierta robustez, en comparación con el muy reducido metatarsiano I que presentan la mayoría de los terópodos, donde el extremo proximal desaparece, y sólo presentan un pequeño elemento distal (ver más arriba). Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en estos taxones, *Chilesaurus* muestra un metatarsiano I mucho más reducido lateromedialmente y con un extremo distal aplanado dorsoventralmente. Como se mencionó más arriba la mayoría de los terópodos conservan sólo la mitad distal del metatarsiano I, en la cual el extremo distal no es aplanado, sino que se desarrolla dorsoventralmente como los demás elementos (aunque menor en tamaño). En síntesis *Chilesaurus* muestra un metatarsiano I con una morfología plesiomórfica para Theropoda, aunque más derivada que la observada en los saurisquios basales y relacionados.

Metatarsiano II. Este elemento es alargado y bien columnar, más ancho en general que los demás metatarsianos y está conservado total o parcialmente en todos los ejemplares.

En vista proximal, el extremo proximal es muy robusto, de forma subrectangular, con el eje mayor dorsoventralmente dirigido y algo torsionado hacia el lado lateral en el

ejemplar SNGM-1936 y hacia el lado medial en el ejemplar SNGM-1888. En el espécimen SNGM-1936, que es el más pequeño, se observa en vista proximal una importante diferencia de tamaño con el extremo proximal del metatarsiano III. Sin embargo, en los demás especímenes (SNGM-1888 y SNGM-1890), el extremo proximal del metatarsiano III es más robusto, presentando casi el mismo largo dorsoventral que el metatarsiano II. En el espécimen SNGM-1937 no se conserva la parte proximal del metatarsiano II. El extremo proximal presenta una superficie plana y de borde recto en vista dorsal, mostrando una cresta proximal proyectada dorsalmente. Del lado medial se observa una faceta para el metatarsiano I, de superficie plana y bien desarrollada dorsoventralmente en el extremo proximal. Esta superficie plana se extiende hasta un poco más de la mitad del vástago pero más reducida dorsoventralmente. Del lado lateral se observa en el extremo proximal una faceta para el metatarsiano III muy desarrollada dorsoventralmente, la cual se extiende hasta la mitad del vástago. El vástago es robusto y es más ancho lateromedialmente que en los demás metatarsianos. Esta relación se observa con mayor énfasis en los especímenes SNGM-1980 y SNGM-1937. El vástago es de sección subcircular y de bordes subparalelos. Distalmente, el metatarsiano II se ensancha lateromedialmente hasta formar el extremo distal que es más ancha que la de los demás metatarsianos. En vista distal este extremo es subcuadrangular, con la superficie dorsal recta y la ventral cóncava. Presenta dos cóndilos conspicuos, de los cuales el cóndilo lateral está mucho más desarrollado que el cóndilo medial. Esta diferencia entre los cóndilos se observa tanto en el alto dorsoventral (en vista distal), como también en la longitud lateromedial (en vista dorsal). Además, el cóndilo lateral se proyecta más lateroventralmente que el cóndilo medial, y es más redondeado. La superficie dorsal del extremo distal es plana y no presenta una fosa extensora, mientras que en las superficies lateral y medial se observan fosas ligamentarias colaterales presentes y algo profundas, con el borde ventral mucho más marcado que el borde dorsal, y en la superficie ventral existe una poco profunda fosa ligamentaria flexora. Las fosas ligamentarias colaterales y la fosa flexora están bien extendidas proximodistalmente.

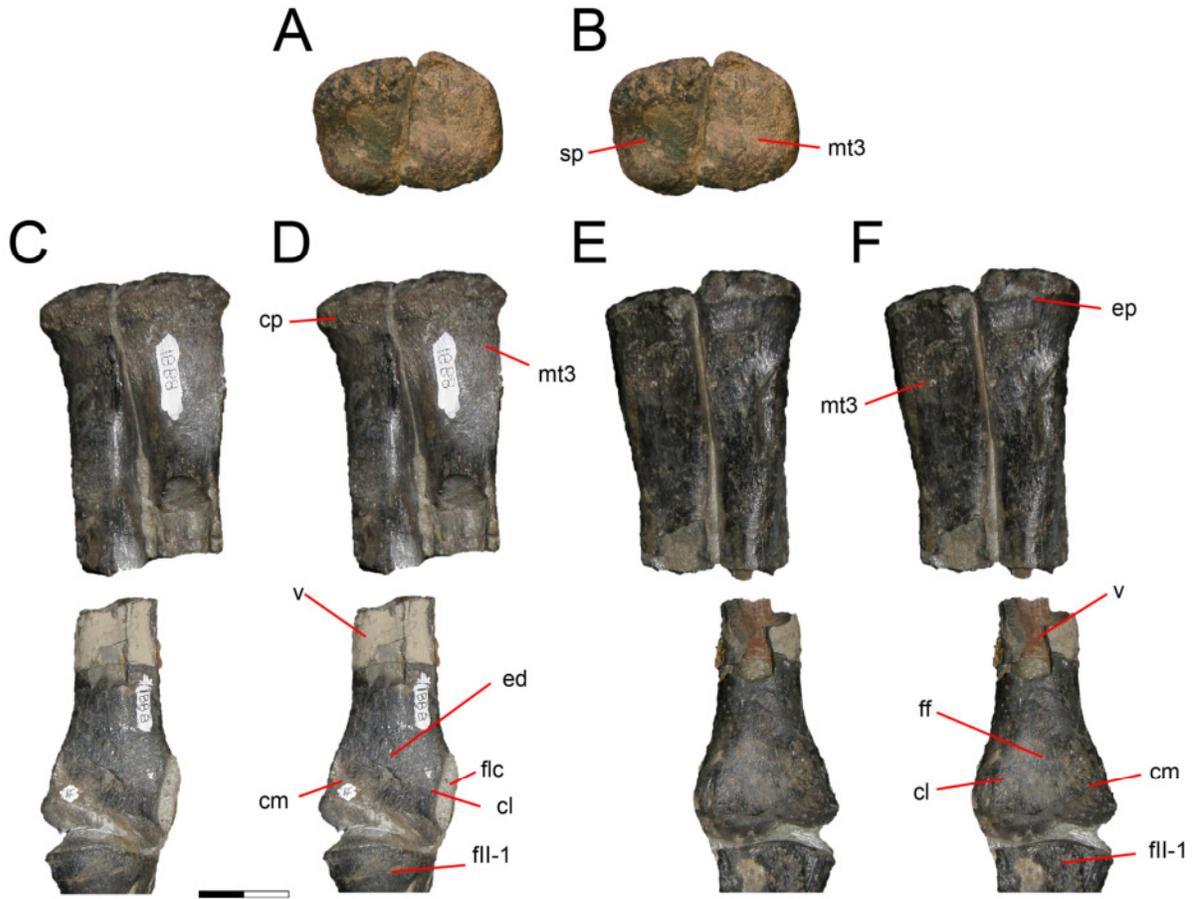


Figura 91. Metatarsiano II y partes del metatarsiano III del ejemplar SNGM-1888 en vistas proximal (A-B), dorsal (C-D) y ventral (E-F). **Referencias:** **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **cp**, cresta proximal; **ed**, extremo distal; **ep**, extremo proximal; **mt3**, metatarsiano III; **fII-1**, falange 1-II; **ff**, fosa flexora; **flc**, fosa ligamentaria colateral; **sp**, superficie proximal; **v**, vástago. Escala: 20 mm.

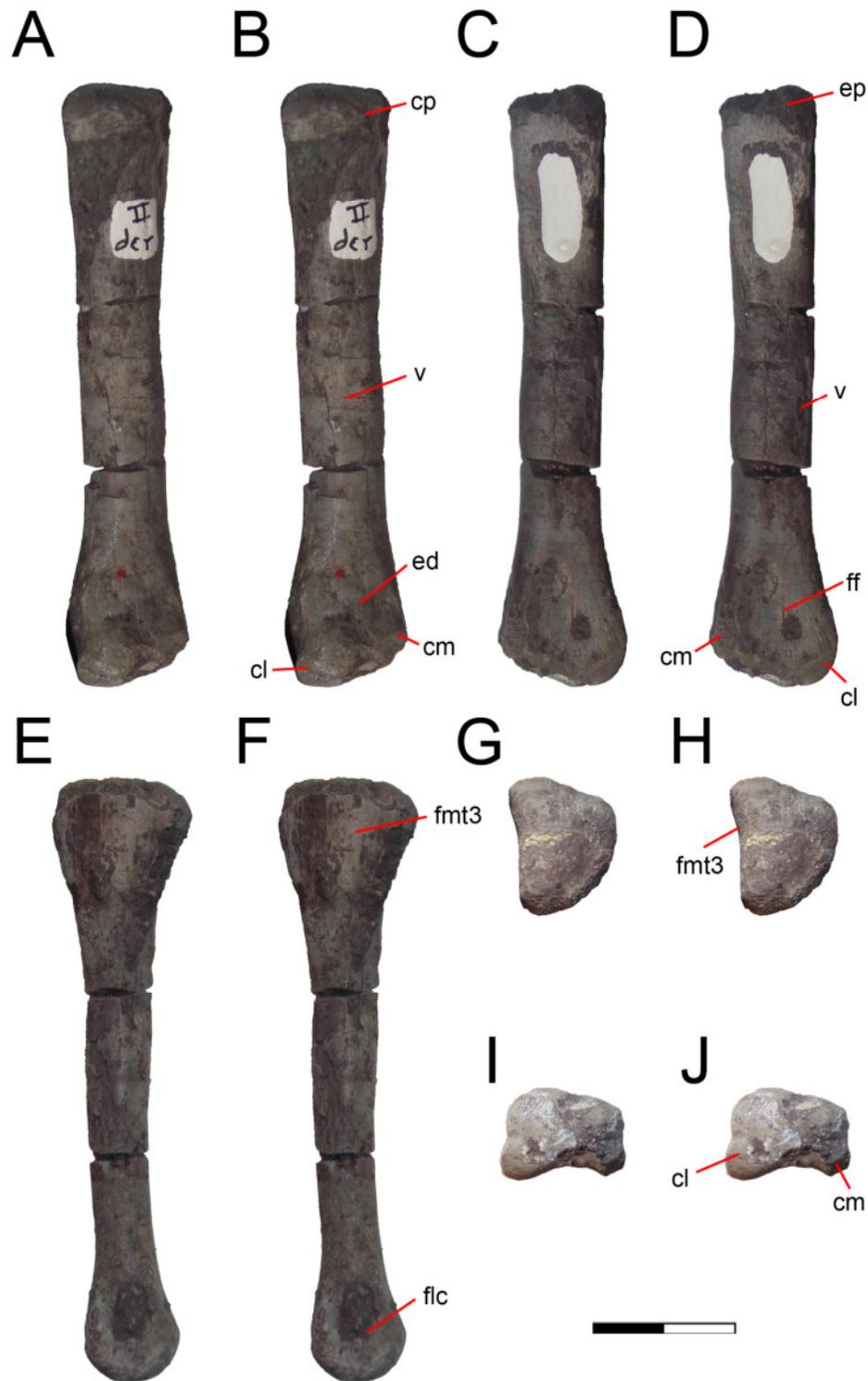


Figura 92. Metatarsiano II del ejemplar SNGM-1890 en vistas dorsal (A-B), ventral (C-D), lateral (E-F), proximal (G-H) y distal (I-J). **Referencias:** fmc3, faceta para el metatarsiano III; otras abreviaturas como en la figura 91. Escala: 20 mm.



Figura 93. Metatarsiano II del ejemplar SNGM-1936 en vistas dorsal (A-B), ventral (C-D), proximal (E-F), lateral (G-H), medial (I-J) y distal (K-L). **Referencias:** fmt1, faceta para el metatarsiano I; otras abreviaturas como en las figuras 91 y 92. Escala: 20 mm.

Comparaciones. En general en los sauropodomorfos basales y saurisquios basales el metatarsiano II y el metatarsiano IV presentan casi el mismo tamaño y tienen proporciones similares a las que muestra *Chilesaurus*. Sin embargo, en la mayoría de los taxones, el metatarsiano IV tiene un vástago más robusto que el metatarsiano II (e.g. *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Novas, 1993; Langer, 2004; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013). Por otro lado, similar a lo que ocurre en *Chilesaurus*, en varios de estos taxones se observa un extremo proximal de forma subrectangular, sin solapamiento con el metatarsiano III, y con el eje mayor dirigido dorsoventralmente, además de presentar una faceta para el metatarsiano I en casi toda la superficie medial (e.g. *Guaibasaurus*, *Eoraptor*; ver Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013: Fig. 91). Además de estas similitudes, en *Saturnalia* se observa un metatarsiano II más robusto que el metatarsiano IV (Langer, 2003). A diferencia de *Chilesaurus*, en varios terópodos basales el metatarsiano II es largo y grácil, y menos robusto que el metatarsiano III (e.g. *Segisaurus*, *Syntarsus*; Tykoski, 1998; 2005). En los Ceratosauria esta relación se incrementa haciendo bien estrecho lateromedialmente el metatarsiano II y IV y bien robusto el metatarsiano III (e.g. *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, *Noasaurus*, *Velocisaurus*; Bonaparte & Powell, 1980; Carrano et al., 2002; Brisson Egli et al., 2016; Rauhut & Carrano, 2016). En estos terópodos basales el extremo proximal del metatarsiano II casi no muestra torsión o solapamiento sobre el metatarsiano III, similar a *Chilesaurus*; pero en varios taxones es el metatarsiano III el que muestra proyecciones y solapamiento sobre el metatarsiano II (e.g. *Syntarsus*, *Elaphrosaurus*, *Ceratosaurus*; Tykoski, 2005; Rauhut & Carrano, 2016). Además, en estos taxones el extremo proximal no muestra una forma subcuadrangular, y es mucho menor al extremo proximal del metatarsiano III. *Chilesaurus* muestra una morfología del metatarsiano II muy similar a *Dilophosaurus* (ver Welles, 1984), con un metatarsiano II más robusto que el metatarsiano III y IV, más largo proximodistalmente que el metatarsiano IV, un vástago de bordes rectos, y el extremo proximal de forma subrectangular y sin torsión.

En los Tetanurae basales, algunos taxones presentan un metatarsiano II bastante similar en proporciones al metatarsiano IV, y con el extremo proximal sin torsionarse y con contacto recto con el metatarsiano III, como ocurre en *Chilesaurus* (e.g. *Afrovenator*, *Acrocanthosaurus*, *Eustreptospondylus*, *Chilantaisaurus*; Sereno et al., 1994; Currie &

Carpenter, 2000; Benson & Xu, 2008; Sadleir et al., 2008). Sin embargo, el extremo proximal suele ser mucho más chico que el extremo proximal de los metatarsianos III y IV, y en otros taxones existe una torsión mostrando una forma distinta del extremo proximal (e.g. *Sinraptor*, *Piatnitzkysaurus*, *Megalosaurus*, *Allosaurus*, *Mapusaurus*; Bonaparte, 1986; Currie & Zhao, 1993; Tykoski, 2005; Coria & Currie, 2006; Benson, 2010a). Dentro de los Coelurosauria, la morfología del metatarsiano II se hace mucho más disímil con *Chilesaurus*, siendo mucho más gráciles y mostrando extremos proximales más elongados dorsoventralmente y bien torsionados (e.g. *Australovenator*, *Tanycolagreus*, *Nqwebasaurus*, *Fukuiraptor*, *Zuolong*; Azuma & Currie, 2000; Carpenter et al., 2005a; Choiniere et al., 2010b; 2012; White et al., 2013). Incluso en los grupos con pies muy robustos, el metatarsiano II es robusto, pero su morfología proximal es bien distinta de la que muestran *Chilesaurus* y los terópodos no celurosaurios (e.g. *Tyrannosaurus*, *Alioramus*, *Appalachiosaurus*; Brochu, 2003; Carr et al., 2005; Brusatte et al., 2012).

Metatarsiano III. Este elemento está completo en los ejemplares SNGM-1937, SNGM-1936, SNGM-1888 y SNGM 1890. El metatarsiano III es el mayor en longitud. Es un elemento alargado y columnar con una muy leve torsión en sentido lateral. Es más angosto que el metatarsiano II pero levemente más ancho que el metatarsiano IV. El extremo proximal no es tan ancho lateromedialmente (en vista dorsal) como la de los metatarsianos II y IV, presentando el mismo ancho que gran parte del vástago. A simple vista la principal diferencia con el metatarsiano II es que el vástago es mucho más angosto que el extremo proximal. En vista proximal, el extremo proximal posee una forma subcuadrangular aproximadamente del mismo tamaño que el extremo proximal del metatarsiano II. En esta vista se observa que el borde dorsal es más ancho que el borde ventral, contrariamente al metatarsiano II, lo que hace que estén algo imbricado entre sí. En el espécimen SNGM-1936 este extremo es bastante menor que la del metatarsiano II y de forma más cuadrangular. En vista lateral se observa la torsión que presenta el extremo proximal, ya que puede verse la faceta articular para el metatarsiano IV dirigida hacia el lado ventral, y una cresta lateral muy marcada que indica el límite entre la superficie lateral y la superficie dorsal del extremo proximal. Lo mismo ocurre en vista dorsal, donde se observa la faceta de articulación con el metatarsiano II y una marcada cresta medial

separando ésta de la superficie dorsal. Además, en el extremo proximal se observa una marcada cresta proximal que está proyectada dorsalmente. El vástago es más ancho en el sector proximal y se va haciendo más angosto hasta cerca del extremo distal. Es de sección elíptica.

El extremo distal presenta una morfología dorsal muy similar a la del metatarsiano II. En vista dorsal se observa en el lado lateral una cresta bien marcada que define el límite dorsal de la fosa ligamentaria colateral. Esta cresta no está presente del lado medial. El extremo distal presenta una morfología muy similar a la del metatarsiano II (en vista distal), pero con la diferencia de presentar ambos cóndilos igualmente desarrollados, lo que le da una forma general más subcuadrangular y simétrica. En vistas lateral o medial se observa que los cóndilos están proyectados ventralmente, con un borde dorsal recto y ventral convexo. Del lado ventral el extremo distal presenta una fosa flexora definida y limitada a ambos lados por crestas distales bien marcadas, aunque poco profunda. A ambos lados del extremo distal se observan fosas ligamentarias colaterales muy bien marcadas, de contorno circular y profundas. En vista distal se observan los cóndilos bien marcados y proyectados ventralmente y una superficie intercondilar recta dorsalmente y bien cóncava ventralmente. Sin embargo, el cóndilo medial está más proyectado ventralmente que el cóndilo lateral.

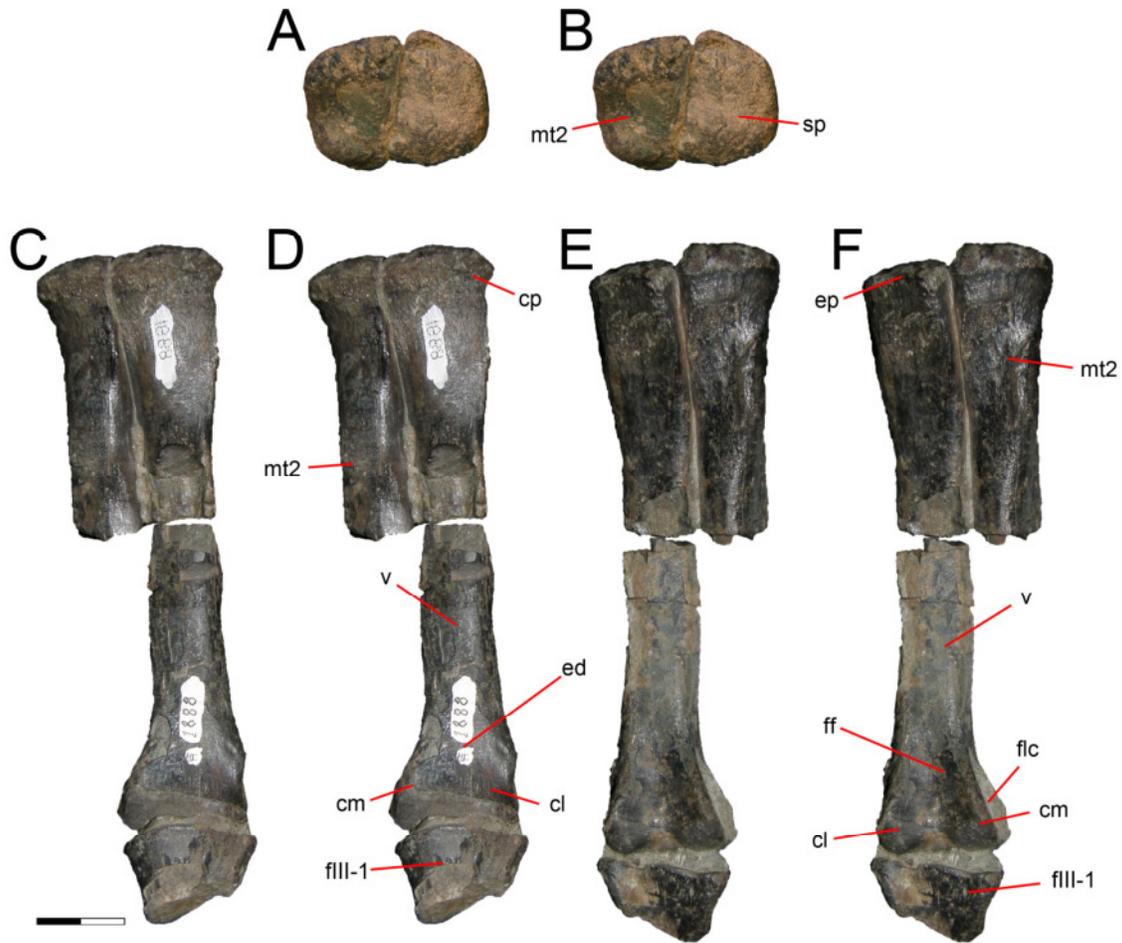


Figura 94. Metatarsiano III y partes del metatarsiano II del ejemplar SNGM-1888 en vistas proximal (A-B), dorsal (C-D) y ventral (E-F). **Referencias:** **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **cp**, cresta proximal; **ed**, extremo distal; **ep**, extremo proximal; **fIII-1**, falange 1-III; **ff**, fosa flexora; **flc**, fosa ligamentaria colateral; **sp**, superficie proximal; **v**, vástago. Escala: 20 mm.

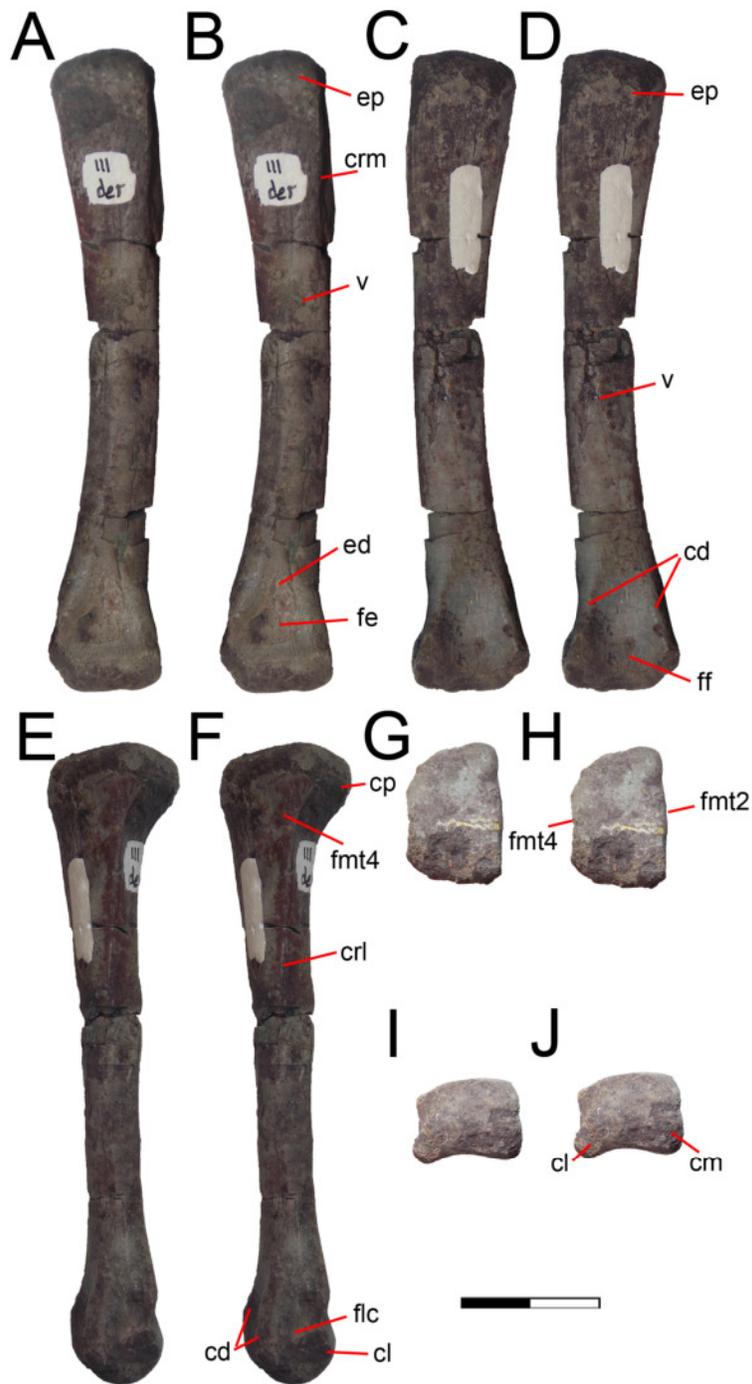


Figura 95. Metatarsiano III del ejemplar SNGM-1890 en vistas dorsal (A-B), ventral (C-D), lateral (E-F), proximal (G-H) y distal (I-J). **Referencias:** **cd**, crestas distales; **crl**, cresta lateral; **crm**, cresta medial; **fe**, fosa extensora; **fmt2**, faceta para el metatarsiano II; **fmt4**, faceta para el metatarsiano IV; otras abreviaturas como en la figura 94. Escala: 20 mm.

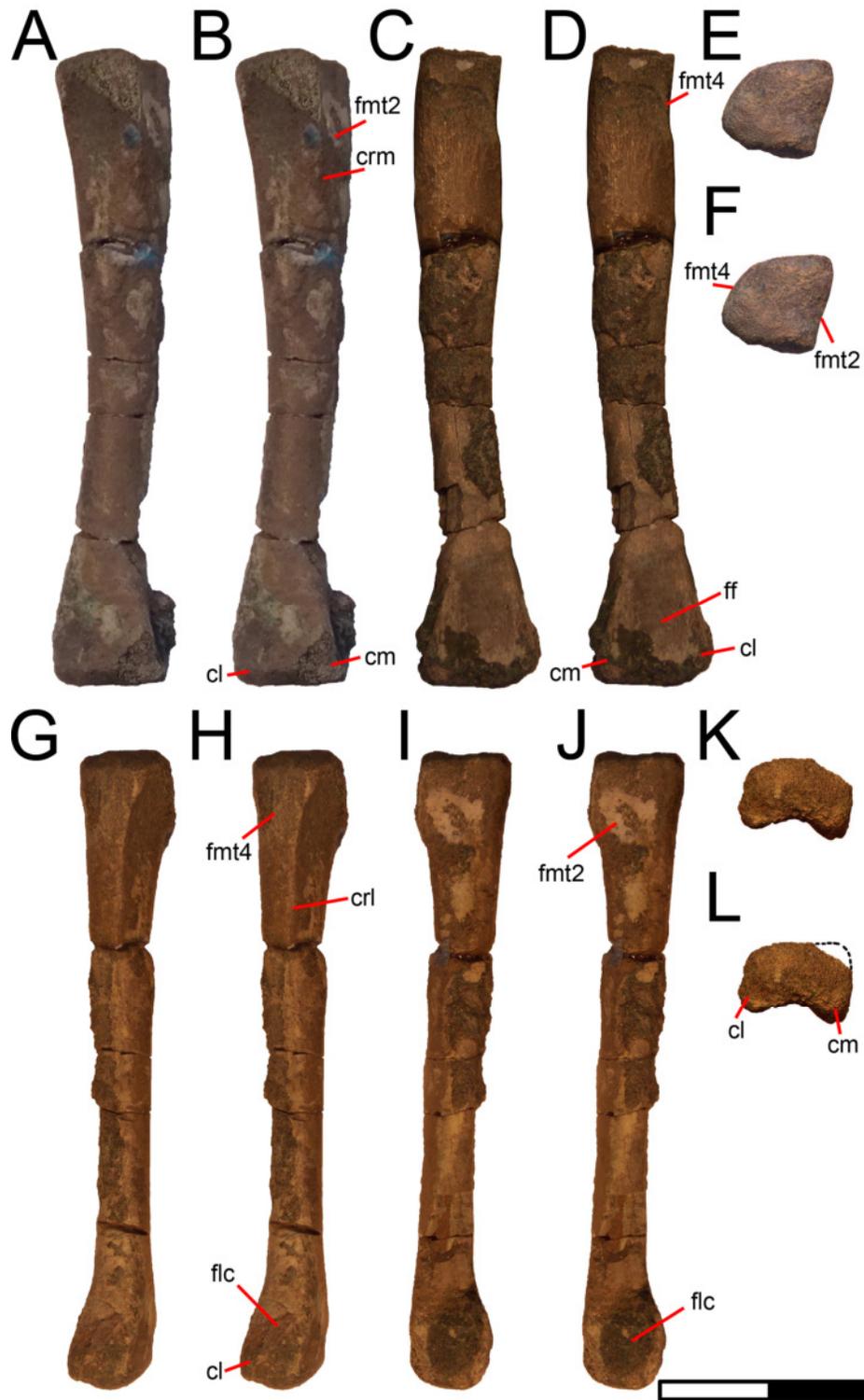


Figura 96. Metatarsiano III del ejemplar SNGM-1936 en vistas dorsal (A-B), ventral (C-D), proximal (E-F), lateral (G-H), medial (I-J) y distal (K-L). Abreviaturas como en la figuras 94 y 95. Escala: 20 mm.

Metatarsiano IV. Este elemento presenta un tamaño comparable al metatarsiano II. Sin embargo es muy distinto en forma a cualquier otro metatarsiano. En general, presenta una forma alargada, es menos robusto que los demás metatarsianos tanto a nivel de los extremos como del vástago.

La superficie proximal se puede observar sólo en el espécimen SNGM-1936 ya que los especímenes SNGM-1937 y SNGM-1937 presentan este extremo fragmentada y el espécimen SNGM-1888 presenta este elemento articulado con el tarsal distal. Este extremo presenta una forma algo lenticular, con el eje más largo en sentido lateromedial, a diferencia de los demás metatarsianos. De esta forma, puede verse un borde dorsal convexo y un borde ventral convexo y con un proceso ventromedial muy desarrollado y proyectado sobre la superficie ventral del metatarsiano III. El borde ventral y el proceso ventromedial están separados por un surco proximal. En vista ventral, el extremo proximal presenta una leve fosa.

Del lado medial, el extremo proximal está articulando con un pequeño fragmento que pertenece al metatarsiano V. El vástago es más estrecho hacia la mitad de su longitud y es de sección subcircular, aunque más alto que el vástago del metatarsiano II. Del lado lateral, el vástago es muy bajo dorsoventralmente y no muestra indicios de una superficie plana para el apoyo del metatarsiano V, por lo cual es posible que éste haya estado restringido sólo a la parte proximal. Desde el contacto con el metatarsiano V hasta más de la mitad del vástago existe una marcada cresta lateral. Sin embargo, en el extremo distal aparece una superficie plana lateral que podría corresponder a una faceta de articulación con el extremo distal del metatarsiano V. En esta parte, la cresta lateral del vástago se continua con una cresta distal que limita el lado lateral de la fosa flexora.

El extremo distal es mucho más cuadrangular que los demás metatarsianos, careciendo de una fosa ligamentaria extensora. En vista distal, este extremo es subcuadrangular, con el cóndilo medial más desarrollado que el cóndilo lateral, es decir, contrariamente a la forma del metatarsiano II. Además, el cóndilo lateral es más pequeño pero está más proyectado ventrolateralmente, mientras que el cóndilo medial es grande, redondeado y proyectado distalmente. El borde dorsal del extremo distal es oblicuo, con el lado medial más alto que el lado lateral, mientras que el borde ventral es bien cóncavo, limitado por las marcadas crestas distales que limitan la fosa flexora, cuyo desarrollo es similar al de los demás metatarsianos. A los lados, las fosa ligamentarias colaterales son casi inexistentes. Sin embargo en el ejemplar SNGM-1890 se observan sobre la superficie dorsal dos crestas dorsales distales bien sobresalientes,

limitando una leve fosa extensora, mientras que del lado ventral también se observan dos crestas distales ventrales marcando la fosa flexora poco profunda. Estas crestas limitan del lado lateral una fosa colateral con el borde distal abierto, mientras que del lado medial la superficie es plana.

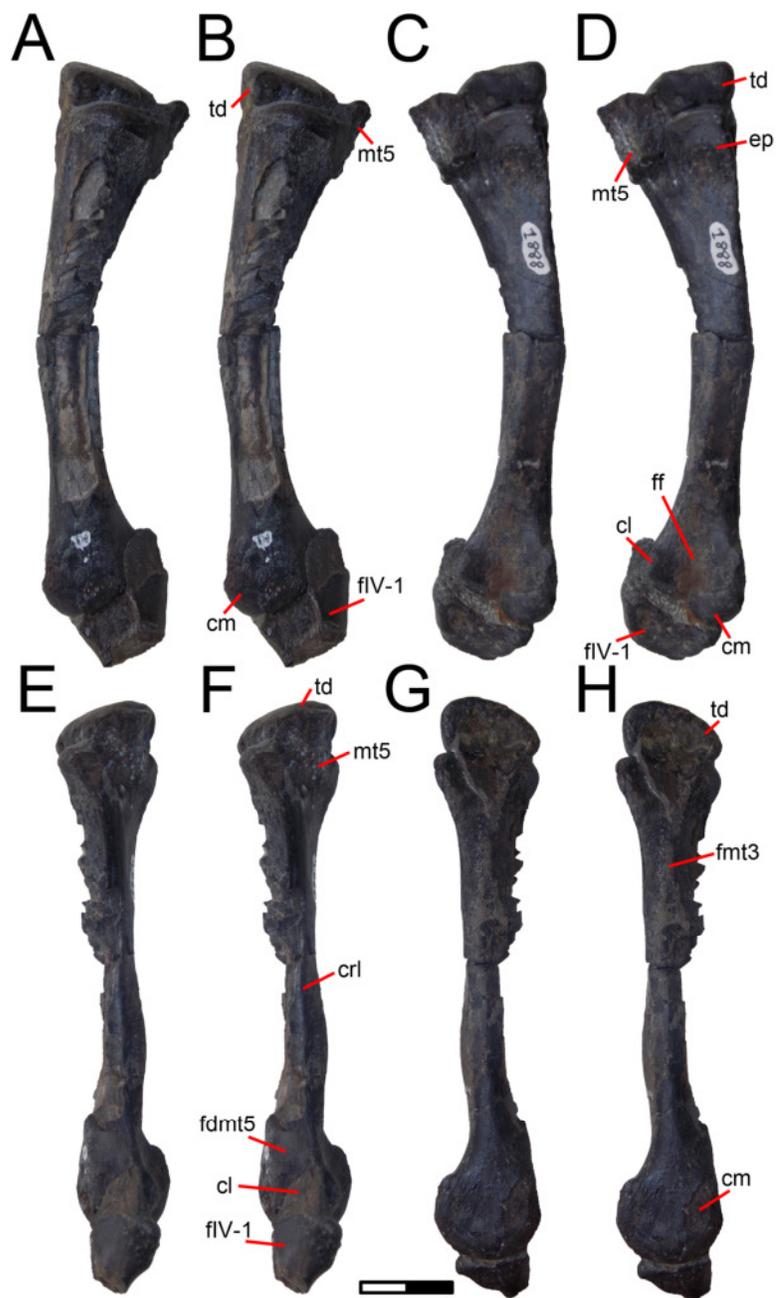


Figura 97. Metatarsiano IV del ejemplar SNGM-1888 en vistas dorsal (A-B), ventral (C-D), lateral (E-F) y medial (G-H). **Referencias:** cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; crl, cresta lateral; ep, extremo proximal; flV-1, falange 1-IV; ffmt3, faceta para el metatarsiano III; fdmt5, faceta distal para el metatarsiano V; ff, fosa flexora; td, tarsal distal. Escala: 20 mm.

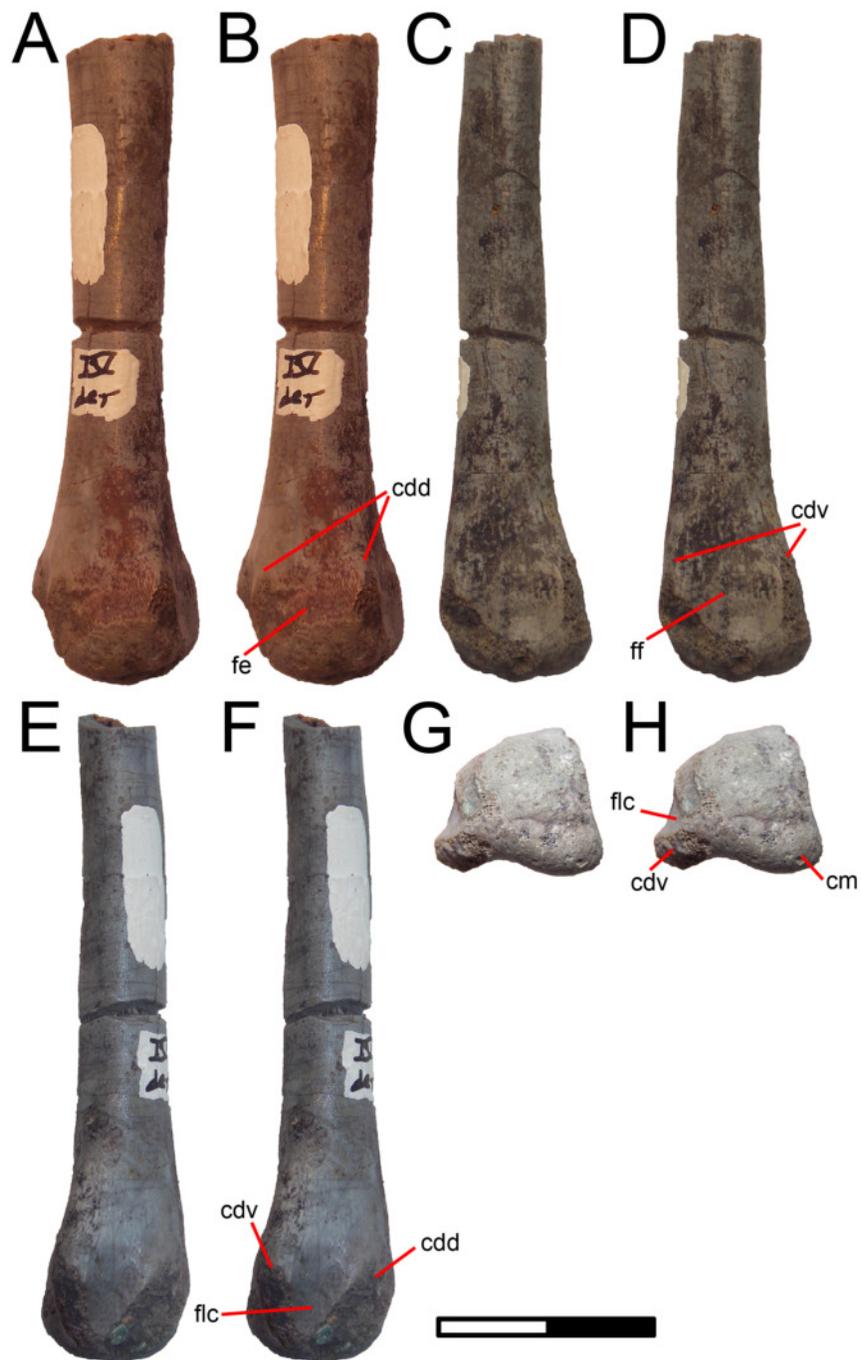


Figura 98. Metatarsiano IV del ejemplar SNGM-1890 en vistas dorsal (A-B), ventral (C-D), lateral (E-F) y distal (G-H). **Referencias:** **cdd**, cresta distal dorsal; **cdv**, cresta dorsal ventral; **cm**, cóndilo medial; **fe**, fosa extensora; **ff**, fosa flexora; **flc**, fosa ligamentaria colateral. Escala: 20 mm.

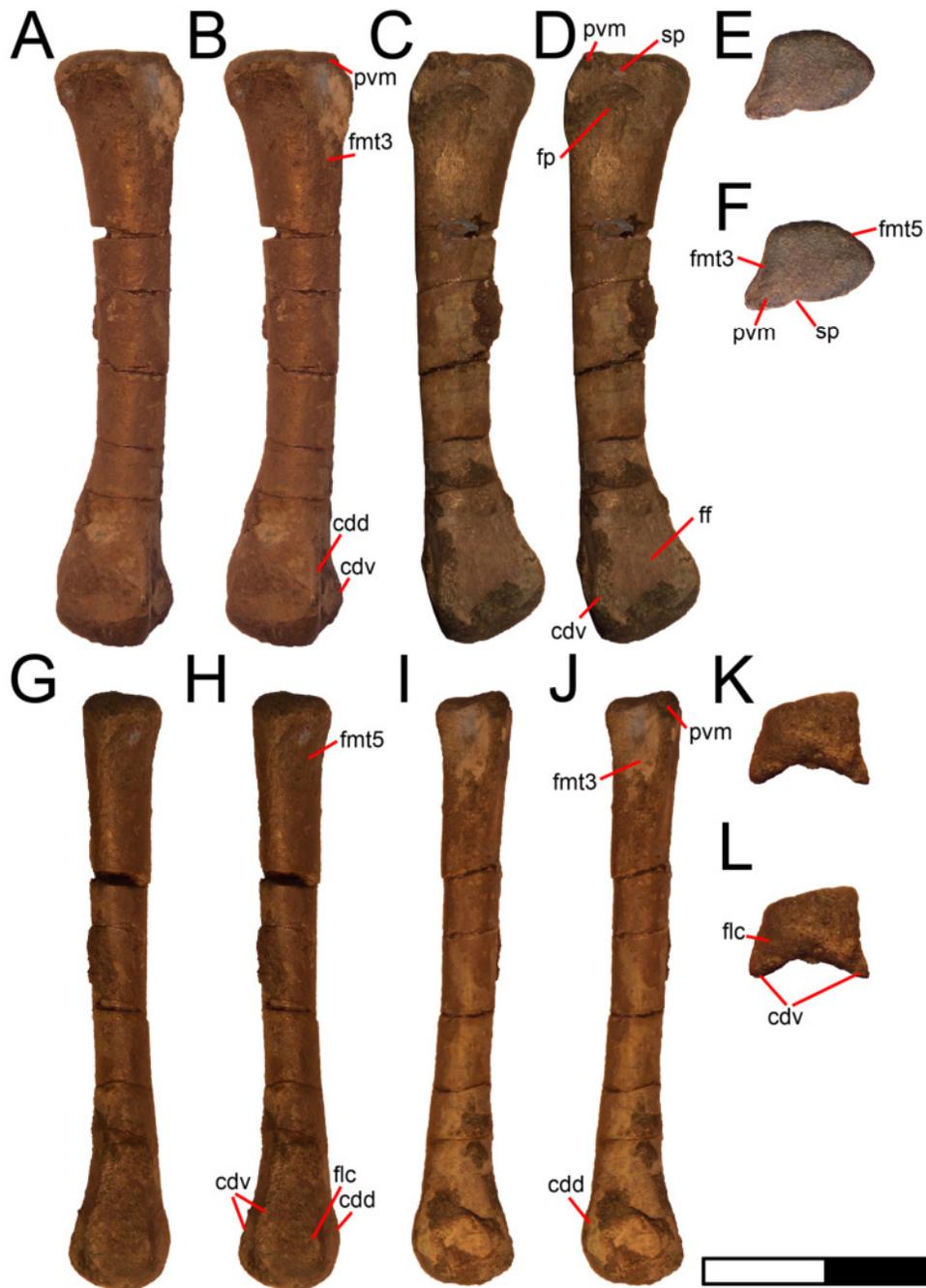


Figura 99. Metatarsiano IV del ejemplar SNGM-1936 en vistas dorsal (A-B), ventral (C-D), proximal (E-F), lateral (G-H), medial (I-J), distal (K-L). **Referencias:** **fp**, fosa proximal; **pvm**, proceso ventromedial; **sp**, surco proximal; otras abreviaturas como en las figuras 97 y 98. Escala: 20 mm.

Comparaciones. Como en los demás metatarsianos, las proporciones y el tamaño comparado del metatarsiano IV de *Chilesaurus*, no es similar al metatarsiano IV robusto, ancho y recto que muestran la mayoría de los sauropodomorfos basales (e.g. *Riojasaurus*, *Sellosaurus*, *Plateosaurus*, *Massospondylus*, *Anchisaurus*, *Coloradisaurus*, *Mussaurus*, *Adeopapposaurus*; Bonaparte, 1972; Galton & Cluver, 1976; Cooper, 1981; Galton, 1984b; Martínez, 2009; Otero & Pol, 2013; Apaldetti et al., 2013). Sin embargo, en otros sauropodomorfos basales, este elemento es más elongado y grácil (e.g. *Pantyraco*; Galton & Kermarck, 2010). Además, en algunos sauropodomorfos basales y saurisquios basales con metatarsianos más gráciles, el metatarsiano IV es similar al metatarsiano II en tamaño y proporciones, asemejándose a *Chilesaurus* en la presencia de un lado medial recto y un lado lateral cóncavo (e.g. *Guaibasaurus*, *Saturnalia*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Novas, 1993; Langer, 2003; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013). Adicionalmente, *Chilesaurus* muestra la presencia de un conspicuo proceso ventromedial en el extremo proximal del metatarsiano IV, muy similar a lo observado en varios de los taxones nombrados (e.g. *Herrerasaurus*, *Saturnalia*, *Adeopapposaurus*, *Mussaurus*). Por otro lado, otros muestran un extremo proximal sin el proceso ventromedial de borde medial recto (e.g. *Guaibasaurus*, *Eoraptor*).

En los Coelophysoidea y Ceratosauria el metatarsiano IV es grácil y muestra un tamaño y proporciones similares al metatarsiano II, pero se diferencia de *Chilesaurus* principalmente en la forma del extremo proximal, ya que en estos grupos la superficie proximal es de forma subrectangular, con el eje mayor dirigido dorsoventralmente, el borde medial donde articula con el metatarsiano III es de forma recta y no se observa un proceso ventromedial (e.g. *Syntarsus*, *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus*; Tykoski, 2005; Rauhut & Carrano, 2016). Como se mencionó más arriba para otros elementos del pie, la forma del extremo proximal del metatarsiano IV de *Chilesaurus* es similar a la de *Dilophosaurus* (Welles, 1984), con una superficie proximal de forma subcuadrangular a lenticular, más pequeña que la de los metatarsianos II y III, con un proceso ventromedial conspicuo, y una faceta para el metatarsiano V dirigida lateroventralmente.

La forma observada en los terópodos basales (con excepción de *Dilophosaurus*), se observa también en algunos Tetanurae basales (*Acrocanthosaurus*; Currie & Carpenter, 2000). Sin embargo, algunos taxones presentan mucha similitud con *Chilesaurus*, ya que el metatarsiano IV tiene un extremo proximal menor al de los otros metatarsianos y con una proyección ventromedial, además de mostrar un vástago con el

borde medial recto y el borde lateral cóncavo (e.g. *Eustreptospondylus*, *Sinraptor*, *Afrovenator*, *Condorraptor*, *Allosaurus*, Gilmore, 1920; Currie & Zhao, 1993; Sereno et al., 1994; Sadleir et al., 2008). En síntesis, la morfología del metatarsiano IV de *Chilesaurus* presenta rasgos que podrían considerarse plesiomórficos, ya que están presentes en algunos saurisquios basales, terópodos celofisoideos y tetanuros basales.

Metatarsiano V. De este elemento sólo se conserva un pequeño fragmento en el espécimen SNGM-1888, correspondiente a la parte más proximal. Este fragmento presenta todo su lado medial en contacto con el metatarsiano IV. Está proyectado más proximalmente que los demás metatarsianos, articulando medialmente con el metatarsiano IV y con el lado lateral del tarsal distal. Además, el metatarsiano V se encontraría levemente desplazado hacia el lado ventrolateral del metatarsiano IV, como se observa también en la faceta articular que muestra el ejemplar SNGM-1936. Según esta faceta, el metatarsiano V sólo se encontraría en contacto con el metatarsiano IV en la parte más proximal, por lo cual es posible que no se encontrara muy desarrollado proximodistalmente como los demás metatarsianos, sino más bien reducido a este extremo.

Comparaciones. Un metatarsiano V algo reducido, proyectado más proximalmente que los demás metatarsianos, articulando ventromedialmente con el metatarsiano IV, y con el lado lateral del tarsal distal, se observa en varios sauropodomorfos y saurisquios basales (e.g. *Riojasaurus*, *Anchisaurus*; Bonaparte, 1972; Galton & Cluver, 1976). Sin embargo, en estos taxones, como en muchos otros sauropodomorfos basales el metatarsiano V se extiende hasta casi la mitad del metatarsiano IV, incluso en algunos presenta una pequeña falange (e.g. *Plateosaurus*, *Sellosaurus*, *Efraasia*, *Massospondylus*, *Pantyraco*, *Mussaurus*, *Coloradisaurus*; Galton, 1973; 1984b; Cooper, 1981; Galton & Kermarck, 2010; Apaldetti et al., 2013). Es posible que el metatarsiano V de *Chilesaurus* haya sido muy corto proximodistalmente, dado que no se observa una superficie plana de contacto en el metatarsiano IV más allá de su extremo proximal. En este aspecto, es más similar a la condición que muestra *Guaibasaurus* y *Eoraptor*, con un pequeño metatarsiano V proyectado proximalmente y ubicado del lado ventrolateral del metatarsiano IV (Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013). En *Herrerasaurus*, el metatarsiano V es largo, sobrepasando la mitad de la longitud del metatarsiano IV, no está proyectado

proximalmente y posee una falange (Novas, 1993), muy distinto de la forma de *Chilesaurus*.

En los Coelophysoidea, algunos taxones presentan un metatarsiano V con la forma que muestra *Chilesaurus* pero sin proyectarse proximalmente (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*; Welles, 1984; Colbert, 1989), mientras que en otros está proyectado (e.g. *Syntarsus*; Raath, 1969). En otros terópodos más derivados (Tetanurae y Coelurosauria) la presencia del metatarsiano V es variable, y en todos está bien reducido, como podría esperarse para *Chilesaurus*. Sin embargo, en casi ninguno se observó un metatarsiano V proyectado más proximalmente a los demás metatarsianos, ni articulando con la parte lateral del tarsal distal (e.g. *Sinraptor*, *Acrocanthosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Tanycolagreus*, *Huaxiagnathus*, *Fukuivenator*, *Garudimimus*, *Khaan*; Currie & Zhao, 1993; Currie & Carpenter, 2000; Brochu, 2003; Carpenter et al., 2005a; Kobayashi & Barsbold, 2005; Balanoff & Norell, 2012; Hwang et al., 2012; Azuma et al., 2016), estando presente este rasgo en muy pocos taxones (e.g. *Concavenator*, *Alioramus*; Ortega et al., 2010; Brusatte et al., 2012).

Falanges. Se conservaron las falanges 1-II y 2-II completas, una falange ungueal parcial y los extremos proximales de las falanges 1-III y 1-IV del ejemplar SNGM-1888; las falanges 1-II completa, 2-II y 3-II (ungueal) del ejemplar SNGM-1936; y todas las falanges articuladas entre sí del ejemplar SNGM-1937 con excepción de la falange ungueal del dedo IV (ver Figura 100).

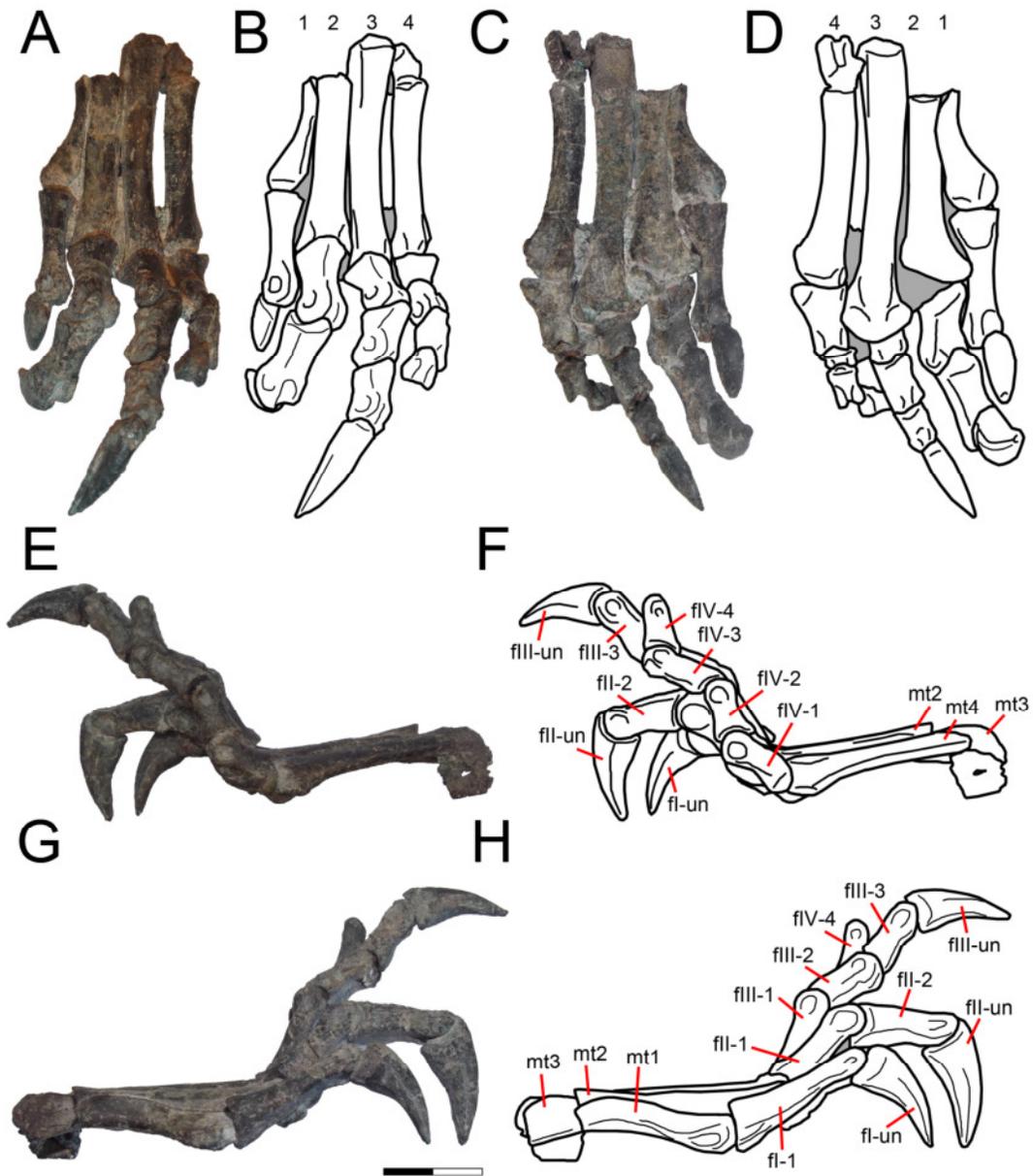


Figura 100. Pie izquierdo (A,C,E,G) y esquemas (B,D,F,H) del ejemplar SNGM-1937 en vistas dorsal (A-B), ventral (C-D), lateral (E-F) y medial (G-H). **Referencias:** en B,D, los números indican los dígitos; en F,H, **mt1**, metatarsiano I; **mt2**, metatarsiano II; **mt3**, metatarsiano III, **mt4**, metatarsiano IV; **f**, falange; los números romanos (I, II, III y IV) indican el número de dígito; los números arábigos (1,2,3,4) indican la posición de la falange respecto al eje proximodistal del dígito; **un**, ungual. Escala: 20 mm.

Dígito I, falange 1-I. Esta falange es bastante distinta a las primeras falanges de los demás dígitos. En general es bien elongada y grácil, diferenciándose claramente los extremos del vástago, mientras las demás falanges son más robustas y cortas, con los vástagos de un grosor cercano al de los extremos. Por ejemplo, teniendo en cuenta la longitud lateromedial del extremo proximal en relación al del vástago ($LLMep/LLMva * 100$, ver Tabla 17), el vástago de esta falange es de apenas el 53% del grosor del extremo proximal, mientras que en las falanges 1 de los otros dígitos, esta relación es mayor al 80%.

El extremo proximal posee una morfología en vista proximal más redondeada que en las demás falanges, sin diferenciarse un proceso dorsal intercondilar. El borde lateral de este extremo está algo proyectado lateroventralmente, lo que hace que tenga una forma asimétrica en vista ventral. El vástago se estrecha lateromedialmente y dorsoventralmente, por lo cual es bastante grácil en el punto medio de su eje longitudinal. El extremo distal no es ancho lateromedialmente, pero sí se prolonga dorsoventralmente. En vista distal, este extremo posee una forma cuadrangular, con los bordes subiguales. En la superficie dorsal no presenta una fosa ligamentaria extensora. En la superficie ventral posee una pequeña fosa ligamentaria flexora y a los lados las fosas ligamentarias colaterales son bien marcadas.

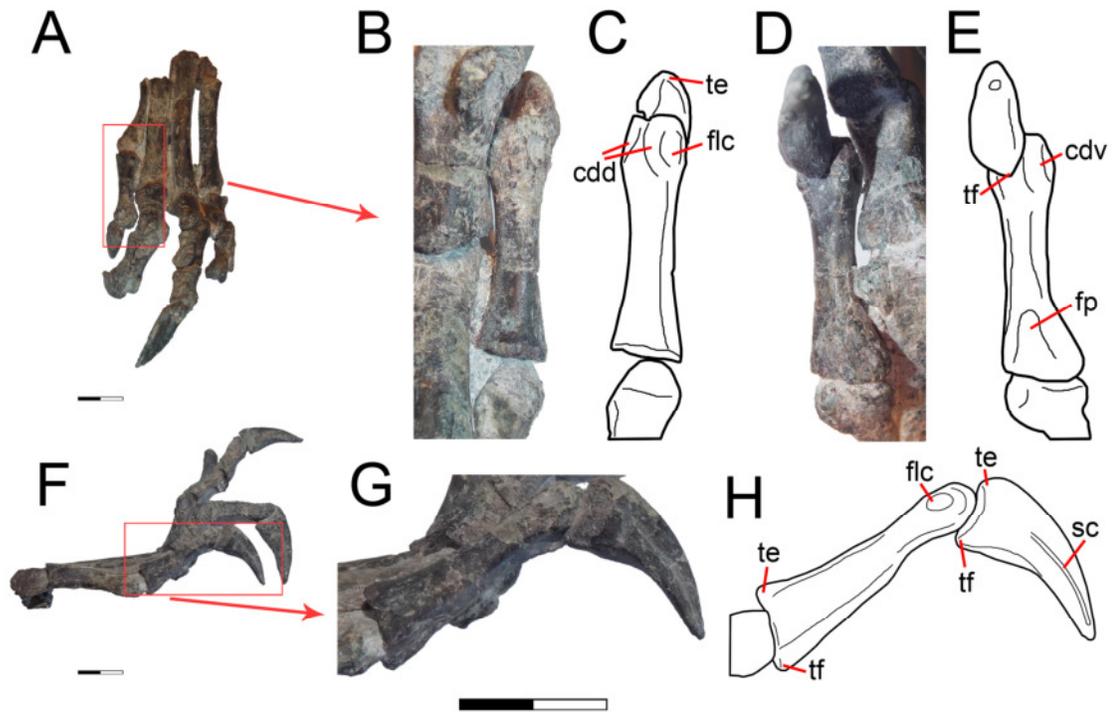


Figura 101. Pie izquierdo del ejemplar SNGM-1937 en vistas dorsal (A) y medial (F) y detalle de las falanges del dedo I en vistas dorsal (B-C), ventral (D-E) y medial (G-H). **Referencias:** **cdd**, cresta distal dorsal; **cdv**, cresta distal ventral; **flc**, fosa ligamentaria colateral; **fp**, fosa proximal; **sc**, surco colateral; **te**, tubérculo extensor; **tf**, tubérculo flexor. Escalas: 20 mm.

Comparaciones. Estas relaciones entre las primeras falanges de los dedos, es distinta en los sauropodomorfos y saurisquios basales, donde la falange 1 del primer dígito suele ser más grácil pero posee aproximadamente la misma longitud que las demás primeras falanges, o incluso está algo reducida proximodistalmente (*Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Riojasaurus*, *Mussaurus*, *Adeopapposaurus*, *Pantydraco*, *Lamplughsauro*; Bonaparte, 1972; Novas, 1993; Bonaparte et al., 1999; Kutty et al, 2007; Martínez, 2009; Galton & Kermarck, 2010; Langer et al., 2011; Otero & Pol, 2013; Sereno et al., 2013). En la mayoría de los terópodos, la primera falange del dedo I presenta un tamaño y proporciones similar a la que se observa en los saurisquios basales, siendo grácil, y en general igual o menor en longitud a la primera falange de los demás dedos (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Syntarsus*, *Sinraptor*, *Acrocanthosaurus*, *Allosaurus*, *Tanycolagreus*, *Ornitholestes*, *Fukuivenator*, *Khaan*, *Elmisaurus*; Raath, 1969; Madsen, 1976a; Welles, 1984; Colbert, 1989; Currie & Zhao,

1993; Currie & Carpenter, 2000; Tykoski, 2005; Carpenter et al., 2005a; 2005b; Balanoff & Norell, 2012; Currie et al., 2016; Azuma et al., 2016). En los únicos terópodos donde se observa una condición similar a *Chilesaurus*, es en ciertos Coelurosauria donde se observa una conspicua primera falange en el dedo I (e.g. *Fukuiraptor*, *Alioramus*, *Garudimimus*, *Beishanlong*, *Chirostenotes*; Currie & Russell, 1988; Azuma & Currie, 2000; Kobayashi & Barsbold, 2005; Makovicky et al., 2010; Brusatte et al., 2012). En los Therizinosauria (e.g. *Erlikosaurus*, *Falcarius*, *Nothronychus*; Barsbold & Perle, 1980; Zanno et al., 2009; Zanno, 2010b; Sues & Averianov, 2016b) el dedo I está bien desarrollado y posee una falange conspicua, pero muy distinta de la que muestra *Chilesaurus*, con un vástago extremos muy robustos, siendo bastante corto proximodistalmente, similar a lo que ocurre en los sauropodomorfos basales. En síntesis, la morfología de la primera falange del dedo I de *Chilesaurus* parece ser única para este género.

Dígito II, falanges 1-II y 2-II. Estos elementos están presentes en los ejemplares SNGM-1888, SNGM-1936 y SNGM-1937.

Ambas falanges presentan proporciones muy semejantes. La falange 1 es levemente más larga y robusta que la falange 2, y presenta los tubérculos extensor y flexor y unas crestas distales mucho más marcadas que la falange 2. Son robustas mediolateralmente, por lo que casi no se diferencia un vástago, y poseen la superficie ventral casi plana. En ambas falanges la superficie articular proximal es subcircular, con los procesos intercondilares dorsal y ventral más desarrollados en la falange 2. Ambas poseen superficies articulares distales con marcados cóndilos, fosas ligamentarias extensoras y colaterales profundas, y fosas ligamentarias flexoras poco profundas.

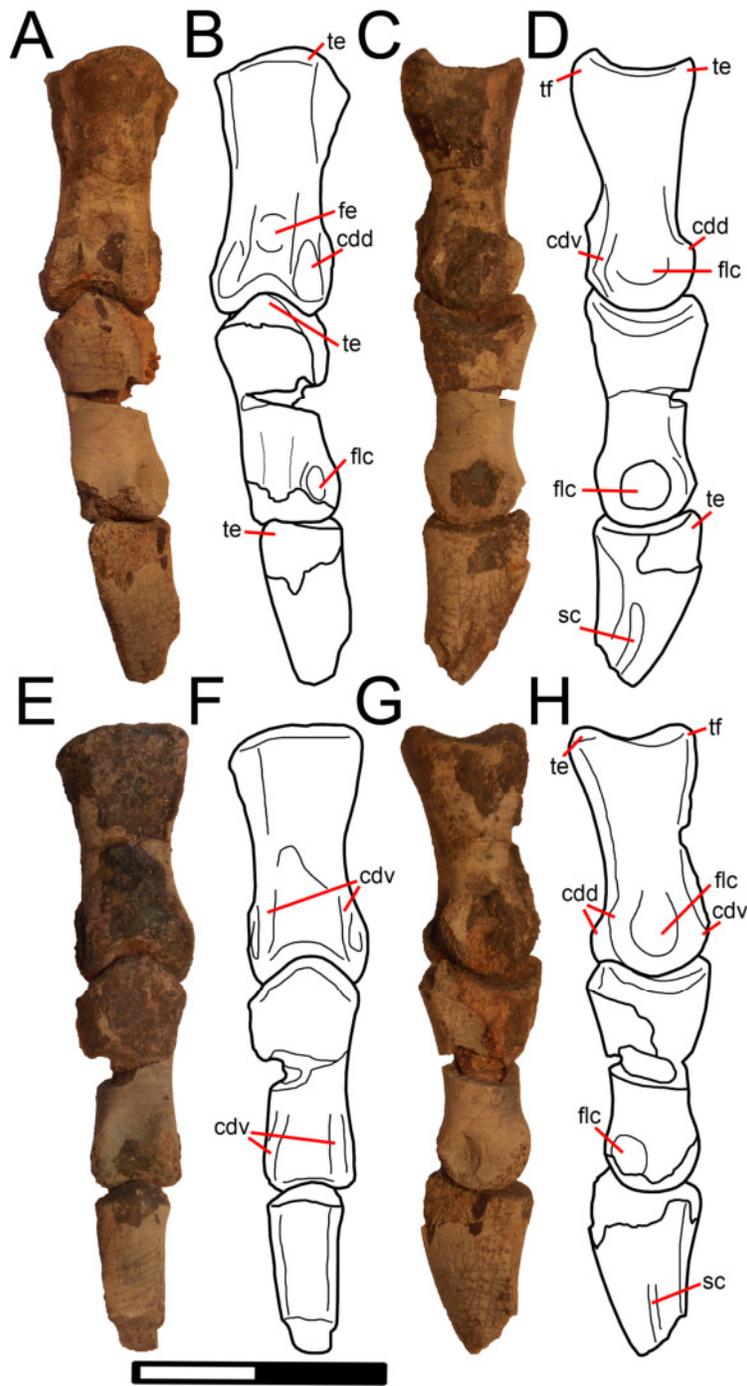


Figura 102. Falanges del dedo II (A,C,E,G) y esquemas (B,D,F,H) del ejemplar SNGM-1936 en vistas dorsal (A-B), lateral, (C-D), ventral (E-F) y medial (G-H).

Referencias: **cdd**, cresta distal dorsal; **cdv**, cresta distal ventral; **fe**, fosa extensora; **flc**, fosa ligamentaria colateral; **sc**, surco colateral; **te**, tubérculo externsor; **tf**, tubérculo flexor. Escala: 20 mm.

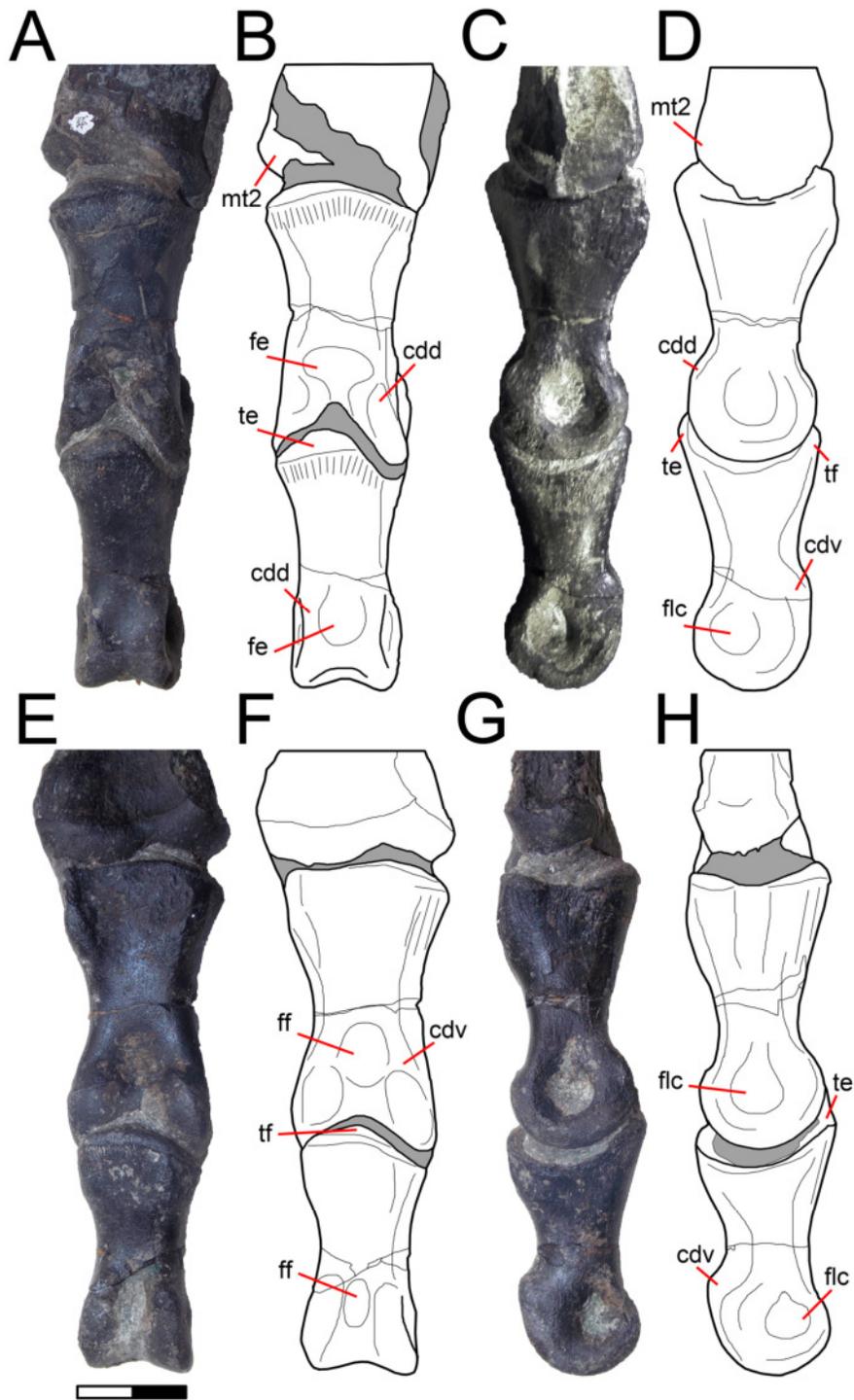


Figura 103. Falanges del dedo II (A,C,E,G) y esquemas (B,D,F,H) del ejemplar SNGM-1888 en vistas dorsal (A-B), lateral, (C-D), ventral (E-F) y medial (G-H). Abreviaturas como en la figura 101. Escala: 20 mm.

Falanges del dígito III (excepto ungueal). Este dígito está completo sólo en el ejemplar SNGM-1937. El espécimen SNGM-1888 presenta sólo el extremo proximal de la falange 1 articulada al metatarsiano. La falange 1 es muy similar a la falange 1 del dedo II, en todas sus proporciones. Sin embargo, la falange 2 y 3 son mucho más reducidas en tamaño, aunque conservan las mismas proporciones que la falange 1, es decir, las tres falanges del dígito III presentan: un vástago casi tan ancho lateromedialmente como los extremos; los extremos distales presentan cóndilos bien marcados, con fosas ligamentarias extensoras, colaterales y flexoras profundas, aunque las flexoras son poco menos profundas que las extensoras. Los cóndilos distales de las tres falanges son simétricos en vista distal. Los cóndilos distales están muy marcados del lado dorsal y ventral por crestas distales muy desarrolladas. El extremo proximal de la falange 1 es de forma subcircular en vista proximal, con el borde ventral recto y mucho más ancho lateromedialmente que el borde dorsal. Esta morfología del extremo proximal le da a la falange en vista ventral una forma trapezoidal. Los extremos proximales de las falanges 2 y 3 presentan procesos intercondilares dorsales bien desarrollados, mientras que el proceso intercondilar ventral está presente sólo en la falange 3. Además, del lado ventral, los extremos proximales muestran crestas muy marcadas, delimitando una forma subcuadrangular.

Dígito IV, falange 1-IV. Este elemento está presente y articulado en el espécimen SNGM-1937 y existe sólo un fragmento articulado del extremo proximal en el espécimen SNGM-1888. La falange 1 es la más distintiva de todas las falanges del dígito IV, ya que presenta forma y tamaño muy distinto a las demás. Esta falange presenta un extremo proximal de forma subcircular en vista proximal, con el borde lateral levemente proyectado lateralmente, lo que se observa mejor en vista dorsal. En vista ventral se observa la misma forma que presenta la falange 1 del dedo III, pero en el dedo IV la forma trapezoidal es más notoria porque la falange es mucho más corta que la del dedo III. El vástago es casi tan ancho como el extremo distal. El vástago presenta los cóndilos bien marcados, incluso en vista lateral se observa que los cóndilos están más proyectados ventralmente que dorsalmente, algo que no ocurre en las demás falanges, donde ocurre lo contrario o están igualmente desarrollados en ambos lados. Esto le da a la falange una forma más recta dorsalmente y más cóncava ventralmente. La fosa ligamentaria extensora está desarrollada más profundamente que en cualquier

otro elemento del pie, mientras que las fosas ligamentarias colaterales y flexora presentan desarrollo semejante a los demás elementos.

Dígito IV, falanges 2-IV, 3-IV y 4-IV. Estos tres elementos están presentes y articulados en el espécimen SNGM-1937. En general se puede observar que los tres elementos se van presentando tamaños y proporciones menores desde el proximal hacia el elemento más distal. Sin embargo, los tres elementos presentan las mismas formas generales. Los extremos son subcirculares en vista proximal, con los procesos intercondilares dorsales bien conspicuos y los procesos intercondilares ventrales menos desarrollados que los dorsales. Los vástagos son robustos y casi tan anchos lateromedialmente como los extremos distales. Los extremos distales presentan cóndilos bien marcados y simétricos. Presentan fosas ligamentarias extensoras y colaterales bien marcadas, mientras que las flexoras son menos marcadas.

Falanges ungueales. Las falanges ungueales están presentes y articuladas en los dedos I, II y III del espécimen SNGM-1937; además, se preservó una falange ungueal fragmentada del ejemplar SNGM-1888 y la falange ungueal del dedo II del ejemplar SNGM-1936. La falange ungueal del dígito IV no está preservada. Estos elementos no presentan diferencias significativas entre sí. Las diferencias más notorias corresponden al largo anteroposterior, que es mucho mayor en la falange ungueal del dedo II que en las demás. Las falanges ungueales de los dedos I y III presentan casi la misma longitud. En vista lateral presentan un borde dorsal mucho más convexo que el borde ventral. El surco colateral está igualmente desarrollado a cada lado (lateral y medial) de cada falange. Sin embargo, en la falange ungueal del dedo I esta menos marcado que en la del dedo II, que a su vez, está menos marcada que en la del dedo III. En este último, los surcos colaterales están tan marcados y son tan profundos que casi forman un canal a los lados de la falange. Los surcos colaterales de todas las falanges ungueales se desarrollan casi desde el extremo proximal hasta el extremo distal del elemento.

Comparaciones. En general, las falanges presentan una forma teropodiana típica, es decir, con las fosas ligamentarias dorsales, ventrales y laterales bien marcadas.

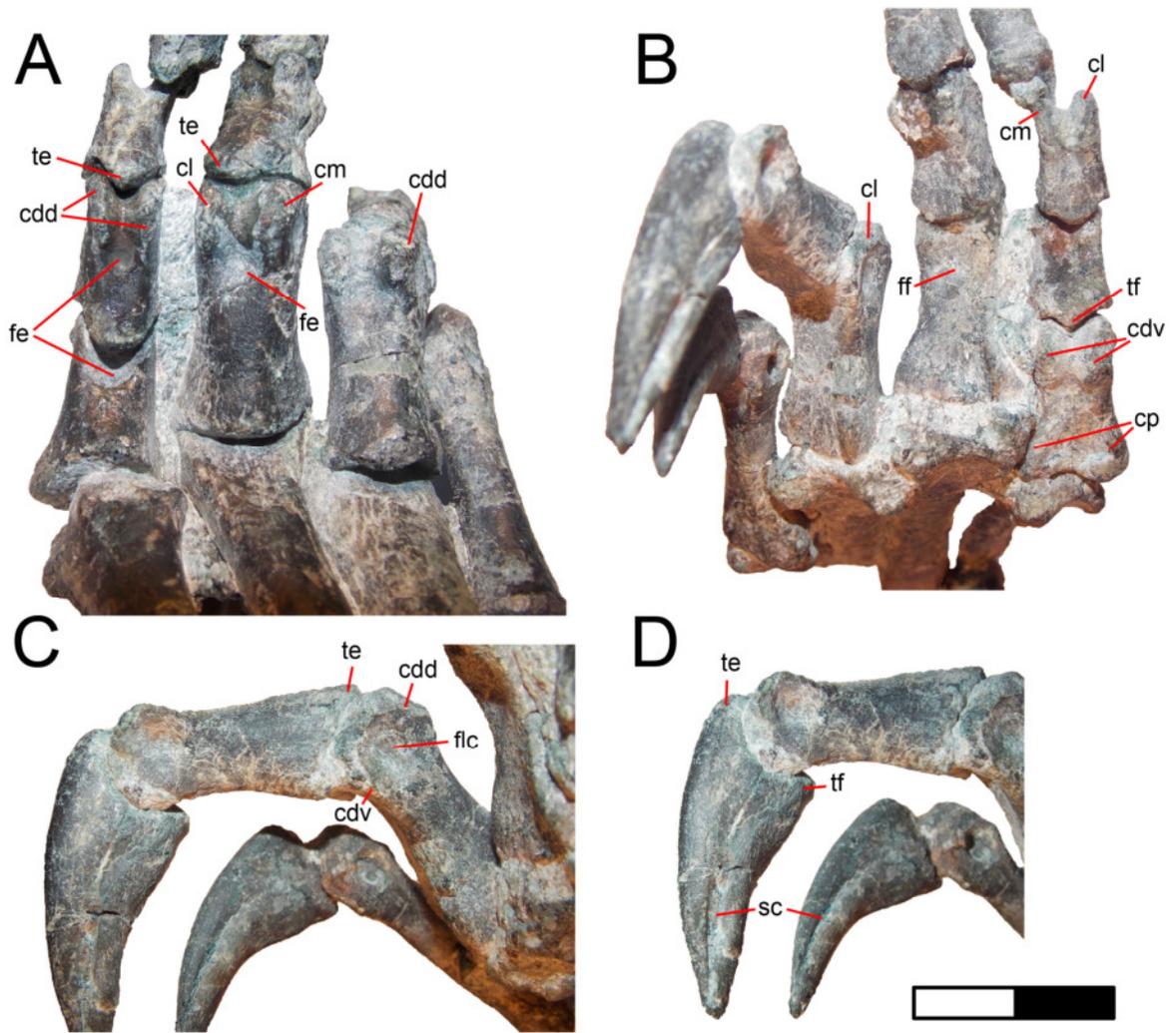


Figura 104. Detalle de las falanges del ejemplar SNGM-1937 en vistas dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y detalle de las falanges ungueales en vista lateral (D).

Referencias: **cdd**, cresta distal dorsal; **cdv**, cresta distal ventral; **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **cp**, cresta proximal; **fe**, fosa extensora; **ff**, fosa flexora; **sc**, surco colateral; **te**, tubérculo extensor; **tf**, tubérculo flexor. Escala: 20 mm.

CAPÍTULO 6

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

En esta sección se analizan las relaciones filogenéticas de *Chilesaurus diegosuarezi* dentro de Dinosauria utilizando la metodología cladística y el empleo de varias matrices con numerosos caracteres. Los taxones representados incluyen desde formas no dinosaurianas hasta ornitisquios, sauropodomorfos y terópodos basales y derivados. La elección de las matrices se realizó con el fin de discutir las posibles relaciones de este extravagante taxón, con los principales linajes de dinosaurios. Los caracteres utilizados son en su gran mayoría de trabajos previos, tomados de análisis inclusivos (Gauthier, 1986; Novas, 1992; 1996; Rauhut, 2003; Yates, 2003a; 2007a; 2007b; Langer & Benton, 2006; Smith & Pol, 2007; Smith et al., 2007). Dichas matrices corresponden a dinosauriformes basales (Nesbitt et al., 2009); sauropodomorfos basales (Otero & Pol, 2013); y terópodos basales (Carrano et al., 2012), además de una versión modificada del análisis de Smith et al. (2008), dedicado a analizar las relaciones de dinosaurios terópodos. Adicionalmente, se efectuaron análisis utilizando la matriz de Baron et al. (2017b) y sus modificaciones posteriores (Baron, 2018).

Todas las matrices fueron analizadas con igual parsimonia utilizando el software TNT 1.111 (Goloboff et al., 2008). Como estrategia de búsqueda se realizaron 100 réplicas de árboles Wagner (con adición de secuencias al azar), guardando 10 árboles por replicación. Como método de permutación de ramas se aplicó la opción TBR (“Tree Bisection Reconnection”). Cuando el análisis resultó en una cantidad de árboles óptimos superior al que podía ser guardado, se sometió nuevamente al algoritmo TBR. Las ramas de largo cero en los árboles más parsimoniosos recuperados fueron colapsadas, siguiendo la regla 1 de Coddington & Scharff (1994). Se calcularon los soportes de los nodos utilizando índices de decaimiento (soporte de Bremer a través del script BREMER.RUN), frecuencias absolutas y frecuencias de bootstrap después de 10.000 pseudorréplicas. Estos índices fueron calculados empleando el script STATS.RUN. Los resultados se comunican sobre los árboles de consenso estricto obtenidos a través del análisis de cada matriz.

Matriz de datos de Nesbitt et al. (2009)

Se incluyó a *Chilesaurus* en esta matriz debido a que la misma tiene un amplio muestreo de dinosauriformes, dinosaurios basales, saurisquios basales y terópodos basales. *Chilesaurus* fue codificado en esta matriz sin efectuar modificaciones en la matriz original. Los siguientes caracteres multiestado de esta matriz fueron tratados como aditivos: 17, 30, 67, 128, 174, 184, 213, 219, 231, 236, 248, 253, 254 y 273.

El análisis recuperó seis árboles más parsimoniosos (AMP) de 917 pasos de longitud, con un índice de consistencia (CI) de 0,4046 y un índice de retención (RI) de 0,6958. Se alcanzaron óptimos 66 veces del total de 100 réplicas realizadas. *Chilesaurus* resultó bien anidado dentro de los Theropoda, como el grupo hermano de *Velociraptor*. Sin embargo, la adición de este nuevo dinosaurio resultó en una topología de Averostra que es contradictoria con las filogenias recientes de Theropoda (Xu et al., 2009; Langer et al., 2014; Ezcurra & Novas, 2016), ya que da como resultado un clado *Allosaurus+Piatnitzkysaurus* como grupo hermano de un nodo que incluye a *Ceratosaurus* y *Velociraptor*. Este controvertido resultado es probablemente una consecuencia de la amplia homoplasia anatómica de *Chilesaurus* y un acotado muestreo de terópodos en esta matriz. En consecuencia, la posición filogenética de *Chilesaurus* puede ser considerada como una evidencia de sus afinidades con Averostra, pero no como evidencia de una filiación con Coelurosauria. El resto de la topología es casi idéntica a la recuperada por Nesbitt et al. (2009), con la excepción de algunas topologías dentro de Ornithischia y en la base de Neotheropoda.

La filiación teropodiana de *Chilesaurus* en esta matriz está bien sustentada, con la presencia de algunos nodos bien soportados dentro de Theropoda (e.g. *Tawa*+Neotheropoda, Neotheropoda, Averostra) (ver Figura 105). En efecto, según las topologías subóptimas, 15 pasos adicionales son necesarios para forzar una ubicación de *Chilesaurus* como taxón hermano de Neotheropoda, 18 pasos para llevarlo a la base de Theropoda, 16 para anidarlo dentro de Sauropodomorpha (como taxón hermano de *Plateosaurus*), y 14 para anidarlo dentro de Ornithischia (ya sea como el más basal o como taxón hermano de *Heterodontosaurus*). 20 pasos adicionales son necesarios para remover a *Chilesaurus* de Dinosauria. Los pocos números de pasos que son necesarios para forzar la posición de *Chilesaurus* dentro de Sauropodomorpha y Ornithischia, en lugar de dentro de Theropoda, son consecuencia de las múltiples homoplasias que presenta este extraño dinosaurio.

- Sinapomorfías de Theropoda presentes en *Chilesaurus*: 161-1, 173-1, 177-1.

- Sinapomorfía del clado que incluye *Eoraptor* y los más derivados terópodos, presente en *Chilesaurus*: 202-1.
- Sinapomorfías del clado que incluye *Tawa* y los más derivados terópodos, presente en *Chilesaurus*: 125-1, 238-0.
- Sinapomorfías de Neotheropoda presentes en *Chilesaurus*: 144-1, 175-1, 192-1, 196-2, 201-1, 249-1, 256-1, 269-0.
- Sinapomorfía del clado *Dilophosaurus*+*Averostra* presente en *Chilesaurus*: 254-2.
- Sinapomorfías de *Averostra* presentes en *Chilesaurus*: 120-1, 146-1, 189-0, 236-0, 273-1, 274-1, 294-0.
- Sinapomorfías del clado *Ceratosaurus*+*Velociraptor* presentes en *Chilesaurus*: 252-0, 262-0.
- Sinapomorfías compartidas entre *Chilesaurus* y *Velociraptor*: 172-0, 204-1, 217-0, 220-0, 225-1.

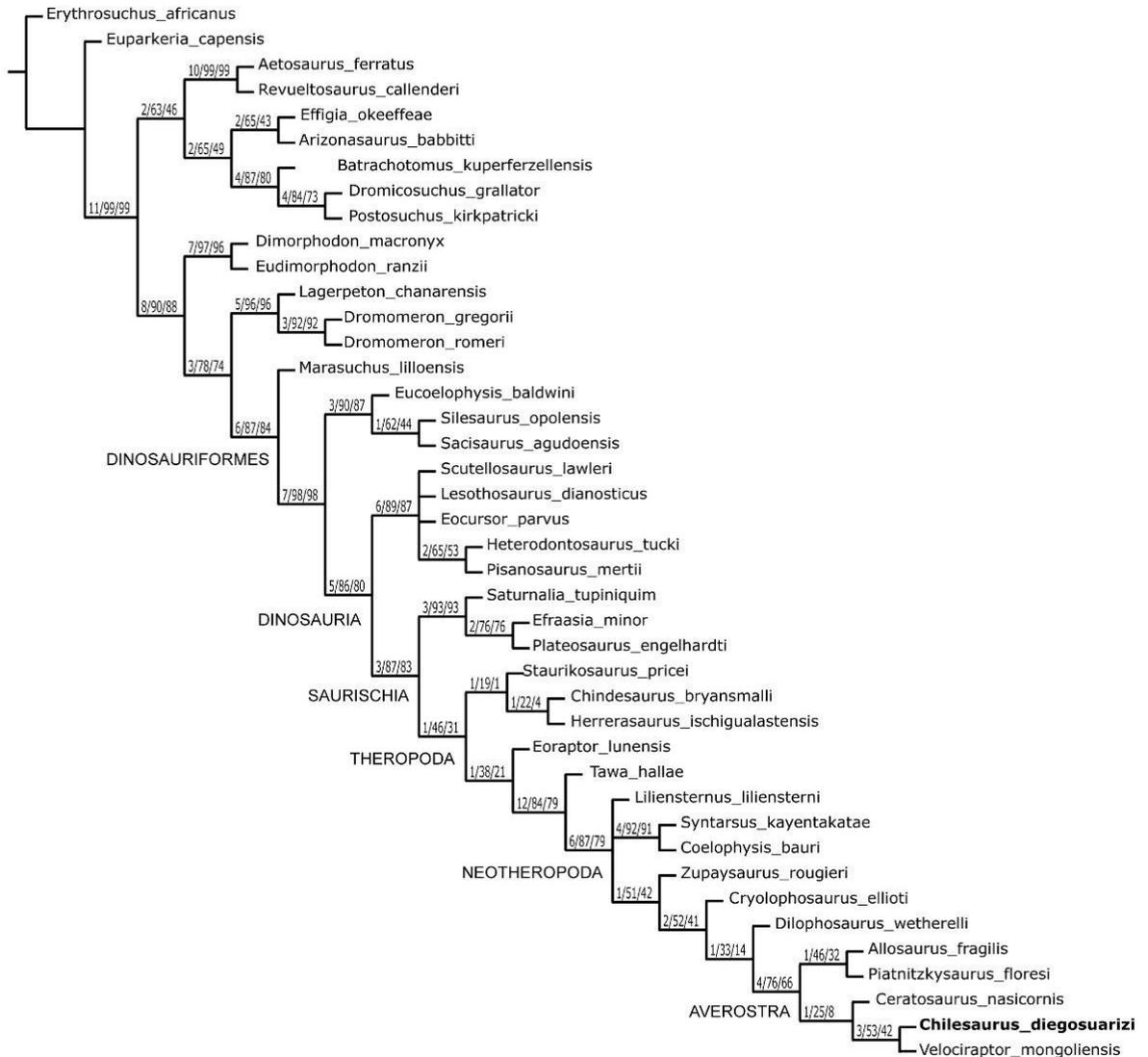


Figura 105. Posición filogenética de *Chilesaurus* basada en la matrix de datos de Nesbitt et al. (2009). Los números encima de los nodos representan los soportes de Bremer, soporte absoluto y frecuencias de bootstrap, respectivamente.

Codificación de caracteres para *Chilesaurus* en la matrix de Nesbitt et al. (2009):
 ??????????????????0???1?????????????00?????????????????????????????????1?
 ??????????????01110?????????001101001????01?1?0110210[12]00111001??011?110?1?
 ?110001111011110001?0111?11?111??1??0001??020211111100--
 01001210100111210220220001010001120000210000201010110?11???000121101111
 1?0?01???211101?000001100?0???????

Matriz de datos de Otero & Pol (2013)

Los pocos pasos adicionales necesarios para anidar a *Chilesaurus* dentro los Sauropodomorpha en la matriz de Nesbitt et al. (2009), llevan a chequear las relaciones del mismo a través de un análisis enfocado en los sauropodomorfos. Así, se incluyó a *Chilesaurus* en esta matriz debido a que la misma tiene un amplio muestreo de saurisquios basales y sauropodomorfos basales. En esta matriz se agregó un taxón (*Tawa*), y se modificó la codificación para *Chromogisaurus* del carácter 250, de 1 a 0, siguiendo la matriz de Ezcurra (2010). Los siguientes caracteres multiestado de esta matriz fueron tratados como aditivos: 8, 13, 19, 23, 40, 57, 69, 92, 102, 108, 117, 121, 134, 144, 147, 149, 150, 157, 167, 170, 171, 177, 205, 207, 222, 227, 242, 251, 254, 277, 294, 299, 336, 342 y 349.

El análisis resultó en 50 AMP de 1414 pasos de longitud, con un CI de 0,3027 y un RI de 0,6453. Se alcanzaron óptimos 76 veces del total de 100 réplicas realizadas. En el árbol de consenso estricto *Chilesaurus* se ubicó como parte de una politomía compuesta además por los taxones *Tawa*, *Chindesaurus* y Neotheropoda. El resto de la topología del árbol de consenso estricto es congruente con la recuperada por Otero y Pol (2013). Según las topologías subóptimas obtenidas, 5 pasos adicionales son necesarios para forzar la inclusión de *Chilesaurus* dentro de Sauropodomorpha (como el miembro más basal del clado), 11 pasos adicionales para que sea el grupo hermano de Ornithischia, y 22 pasos para sacarlo de Dinosauria (como su grupo hermano). Concordantemente, el resultado de este análisis corrobora la exclusión de *Chilesaurus* de Sauropodomorpha y refuerza su inclusión dentro de Theropoda. El soporte de Bremer y las frecuencias bootstrap son muy bajas para Theropoda y los nodos de saurisquios basales (ver Figura 106).

- Sinapomorfías de Dinosauria presentes en *Chilesaurus*: 132-1, 145-1, 260-1, 319-1.
- Sinapomorfías de Saurischia presentes en *Chilesaurus*: 158-1, 222-2.
- Sinapomorfías de Eusaurischia presentes en *Chilesaurus*: 277-1, 307-1.
- Sinapomorfía de Theropoda presente en *Chilesaurus*: 318-1.
- Sinapomorfías de Theropoda y nodos menos inclusivos, excluyendo *Agnosphytis*, presentes en *Chilesaurus*: 177-1/2, 178-1, 235-1, 246-1, 248-1, 250-1, 251-3, 255-2, 326-1.

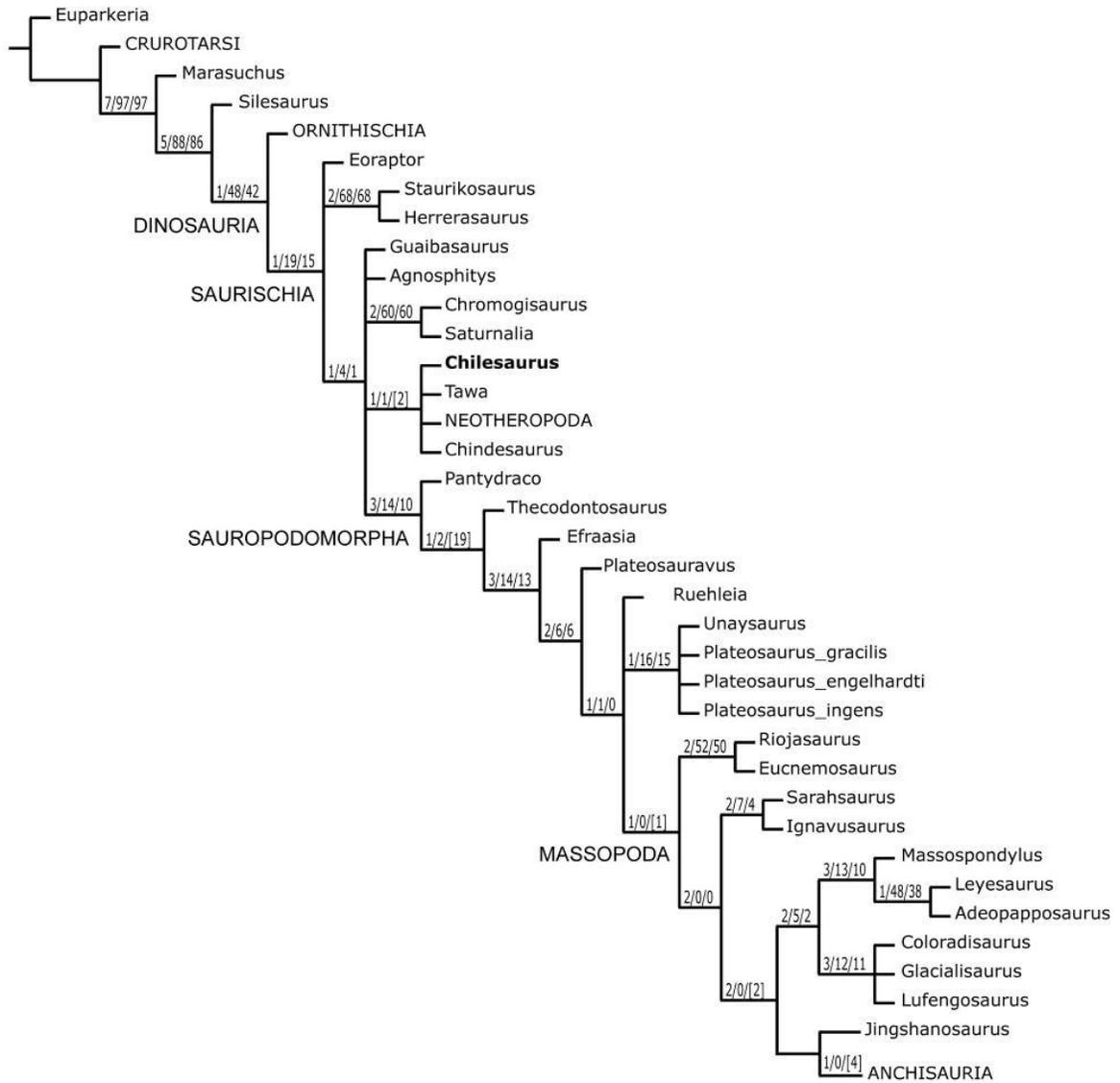


Figura 106. Posición filogenética de *Chilesaurus* basado en la matriz de datos de Otero & Pol (2013). Los números encima de los nodos representan los soportes de Bremer, soporte absoluto y frecuencias de bootstrap, respectivamente.

Codificación de caracteres para nuevos taxones adheridos en la matriz de Otero & Pol (2013):

Chilesaurus

?0?????0????????????????????????????????001?1????000????????????????????
????????1??????0??1?1??????1?111011001[12]?????001100---
01?00101?0000?10?00110-00010?00?00-0??21??0??00?????????0-000001-
0200010-10?-01-22000001[01]0--?11100-0??--
0101013101220001010000000011000110111111-0101100000110-00-
00011111002001101010101111100?000?00?0000000000?-00001010001

Tawa

0?1?000??0100-1101100?11110?0?00---
??1010110?0?101?1?1010??0[01]00101??10????0??0?0?????????00000000??1??
100000000000?1?????110?10????????????0??0?????[12]????????00??00??00??
????????0?0?10100?0000??1010??1??????020??0??1?--
0?0?00001000?00??20010110?1?????2????????????0?0?0?0110?1?1?0??10??01??
????????0?1??0?11?11??0?0??00?0?10????0?????0?0?????11?1

Matriz de datos de Smith et al. (2008):

Se decidió incluir a *Chilesaurus* en esta matriz debido a que en ambos análisis anteriores el mismo resultó anidado dentro de Theropoda, y la matriz de Smith et al. (2008) contiene un amplio muestreo de terópodos.

La matriz original de Smith et al. (2008) fue modificada a través de la adición de 59 caracteres y cuatro nuevos taxones (*Tawa*, *Aerosteon*, *Falcarius* y *Chilesaurus*). Los caracteres 61, 62, 70, 278 y 333 de Smith et al. (2008) fueron modificados. Adicionalmente, varios taxones fueron recodificados en base a nueva información disponible (e.g. *Eoraptor lunensis*, Sereno et al., 2013; *Megaraptor namunhuaiquii*, Porfiri et al., 2014). La matriz final quedó conformada por 62 taxones y 412 caracteres. Los siguientes caracteres multiestado fueron tratados como aditivos: 3, 7, 10, 12, 37, 65, 67, 70, 98, 111, 136, 148, 166, 182, 188, 192, 193, 207, 280, 291, 303, 309, 316, 325, 328, 334, 335, 336, 340, 364, 373, 375, 387 y 392.

El análisis resultó en ocho MPTs de 1210 pasos de longitud, con un CI de 0,4000 y un RI de 0,7049. Se alcanzaron óptimos 36 veces del total de 100 réplicas realizadas. *Chilesaurus* resultó como el Tetanurae más basal (ver Figura 107), como el taxón hermano del clado Neotetanurae+(*Piatnitzkysaurus*+*Condorraptor*). Según las topologías subóptimas obtenidas, dos pasos adicionales son necesarios para forzar la posición de *Chilesaurus* como el taxón hermano de Neotheropoda, tres pasos para forzar la posición de *Chilesaurus* como el Coelurosaria más basal, ocho pasos para forzar la posición como el taxón hermano de Averostrá o el más basal Ceratosauria o Megalosarioidea, nueve pasos para forzar la posición como el miembro más basal de Allosaurioidea, y 11 pasos como el taxón hermano de *Falcarius* (i.e. un Therizinosauria). El bajo número de pasos adicionales necesarios para colocar a *Chilesaurus* como el taxón hermano de Neotheropoda no es sorprendente debido a los múltiples rasgos de saurisquio basal que muestra este nuevo dinosaurio. Sin embargo, los cuatro análisis filogenéticos favorecen la posición como un neoterópodo, y particularmente como un tetanuro basal. La topología obtenida se asemeja en su mayoría a la recuperada por Smith et al. (2008), pero hay algunas claras diferencias debido a la nueva información adherida aquí (i.e. nuevos taxones, caracteres, y codificación cambiadas). Algunas de estas diferencias son discutidas a continuación.

El dinosaurio basal *Eoraptor* fue recuperado en el presente análisis como un miembro de Sauropodomorpha, en concordancia con el resultado de Martínez et al. (2011), ubicándose como taxón hermano de Eusaurischia (*contra* Smith et al., 2008). *Herrerasaurus* fue recuperado como el terópodo más basal, dando como el taxón hermano de *Tawa* (ausente en el análisis original de Smith et al., 2008) + Neotheropoda. Los cambios en la topología respecto a algunos dinosaurios no neoterópodos son posiblemente producto de los profundos cambios en la codificación de *Eoraptor* (siguiendo a Sereno et al., 2013) y de la adición de *Tawa*. Este último taxón posee una combinación de rasgos de herrerasaurido y neoterópodo (Nesbitt et al., 2009) que probablemente resultó en la migración de *Herrerasaurus* a la base de Theropoda.

El nuevo análisis también difiere de los resultados de Smith et al. (2008; ver también Smith et al., 2007; Xu et al., 2009) en que se obtiene una parafilia para los Dilophosauridae (i.e. *Dilophosaurus wetherilli*, *Dracovenator*, *Cryolophosaurus* y "*Dilophosaurus*" *sinensis*). En el presente análisis los dilofosáuridos forman sucesivos grupos externos de Averostrá. En particular, se recupera a *Cryolophosaurus* y "*Dilophosaurus*" *sinensis* como los taxones más vinculados a Averostrá en lugar de

Dilophosaurus wetherilli estando de acuerdo con los resultados de Carrano et al. (2012), pero estos autores recuperan esta última especie como el miembro más basal de los Coelophysoidea. Por otro lado, Coria & Currie (2016) también recuperan a los Dilophosauridae como parafiléticos, pero con *Cryolophosaurus* y “*Dilophosaurus*” *sinensis* más cercanos a los Tetanurae.

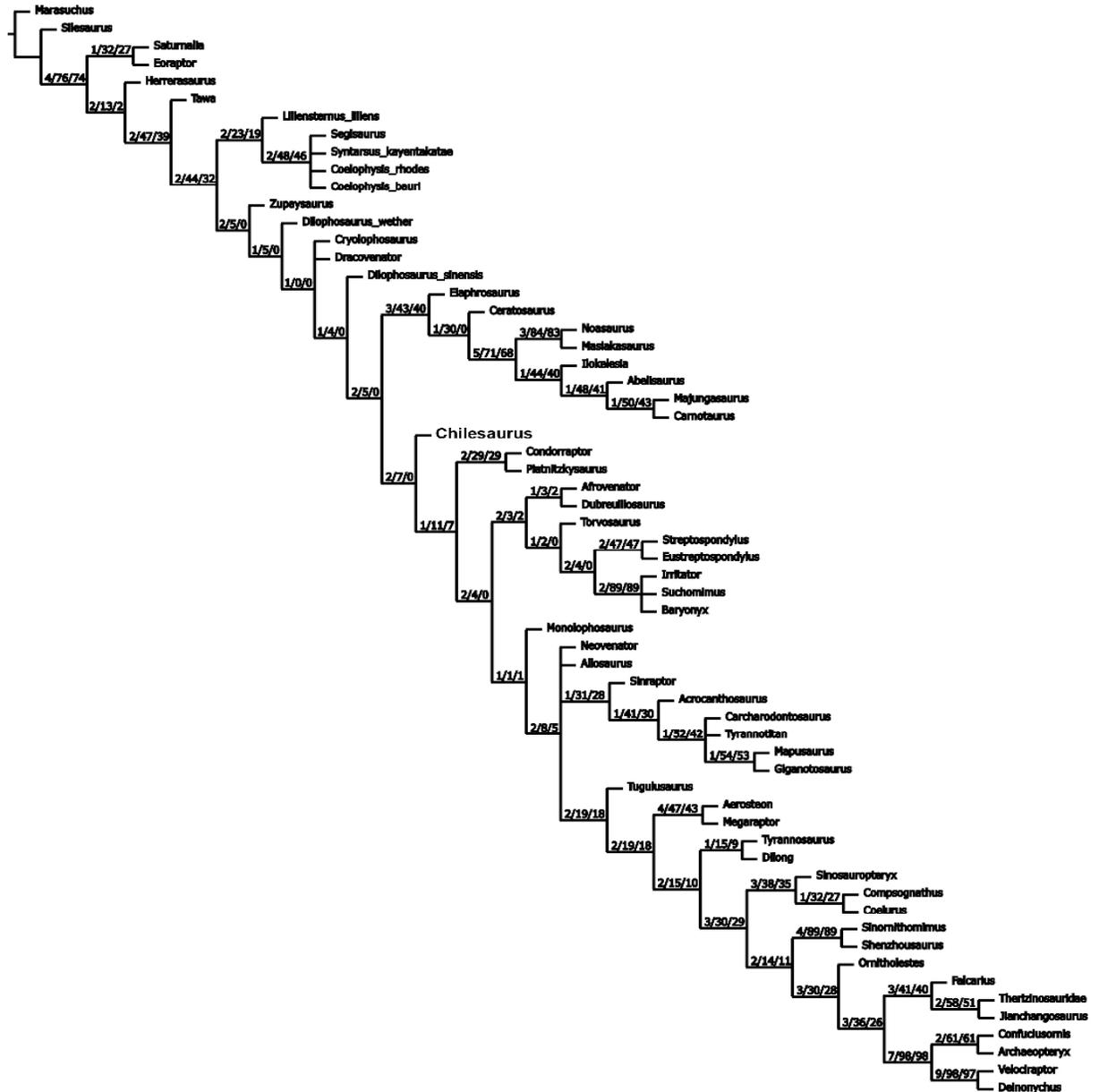


Figura 107. Posición filogenética de *Chilesaurus* basada en la versión modificada de la matriz de datos de Smith et al. (2008). Los números encima de los nodos representan los soportes de Bremer, soporte absoluto y frecuencias de bootstrap, respectivamente.

Matriz de datos de Carrano et al. (2012)

De acuerdo a los resultados obtenidos en las matrices anteriores, donde *Chilesaurus* se anidó dentro de los Theropoda, y particularmente como un Tetanurae, se decidió tomar una matriz enfocada en este último grupo. De esta manera se eligió la matriz de Carrano et al. (2012), basada en los terópodos tetanuros, para chequear las relaciones de *Chilesaurus* con este grupo. No se efectuaron cambios en la matriz original y no hubo caracteres tratados como aditivos.

El análisis resultó en 2430 AMP de 1052 pasos de longitud, con un CI de 0,4040 y un RI de 0,6835. Se alcanzaron óptimos 38 veces del total de 100 réplicas realizadas. *Chilesaurus* resultó como parte de una politomía en la base de Tetanurae, junto con *Monolophosaurus*, *Chuangangocoelurus* y otros tetanuros (ver Figura 108). En ninguno de los AMP se recuperó a *Chilesaurus* dentro de Megalosauroidea o Neotetanurae. Este resultado es completamente congruente con el obtenido en el análisis de la matriz modificada de Smith et al. (2008). Según las topologías subóptimas obtenidas, dos pasos adicionales son necesarios para que *Chilesaurus* se ubique dentro de Megalosauroidea (como el miembro más basal), 7 pasos adicionales para que se ubique como el taxón hermano de Averostrá o un miembro de Coelurosauria (taxón hermano de *Compsognathus* y otros celurosaurios derivados), 9 pasos adicionales para que se ubique dentro de Allosauroidea (como el miembro más basal), y 10 pasos adicionales para ubicarlo dentro de los Ceratosauria o el taxón hermano de Neotheropoda.

- Sinapomorfias de Neotheropoda presentes en *Chilesaurus*: 73-1, 157-1, 197-1, 242-1, 264-1, 274-1, 275-1, 278-1, 279-1, 322-2, 337-1, 338-1.
- Sinapomorfias de Averostrá presentes en *Chilesaurus*: 299-1, 317-1, 336-1.
- Sinapomorfias de Tetanurae presentes en *Chilesaurus*: 231-1, 234-1, 254-1, 255-1, 256-1.
- Sinapomorfias de Tetanurae, con la exclusión de *D. sinensis* y *Cryolophosaurus*, presentes en *Chilesaurus*: 165-1, 176-1, 178-1, 270-1, 272-1, 295-1, 331-1.

Caracteres codificados para *Chilesaurus* en la matriz de Carrano et al. (2012):

??00?[01]??0?000????010?
??201001?????????????---
1100001?????????01102???01???11100001-1?100?000-?000?0?1?[12]?????00?????-
???0?0?000011000000110210100000100011031010111100000010080011[12]0110111
01001-1000-0210110?1021?01110--1100001001021211?100101021110?000??00000

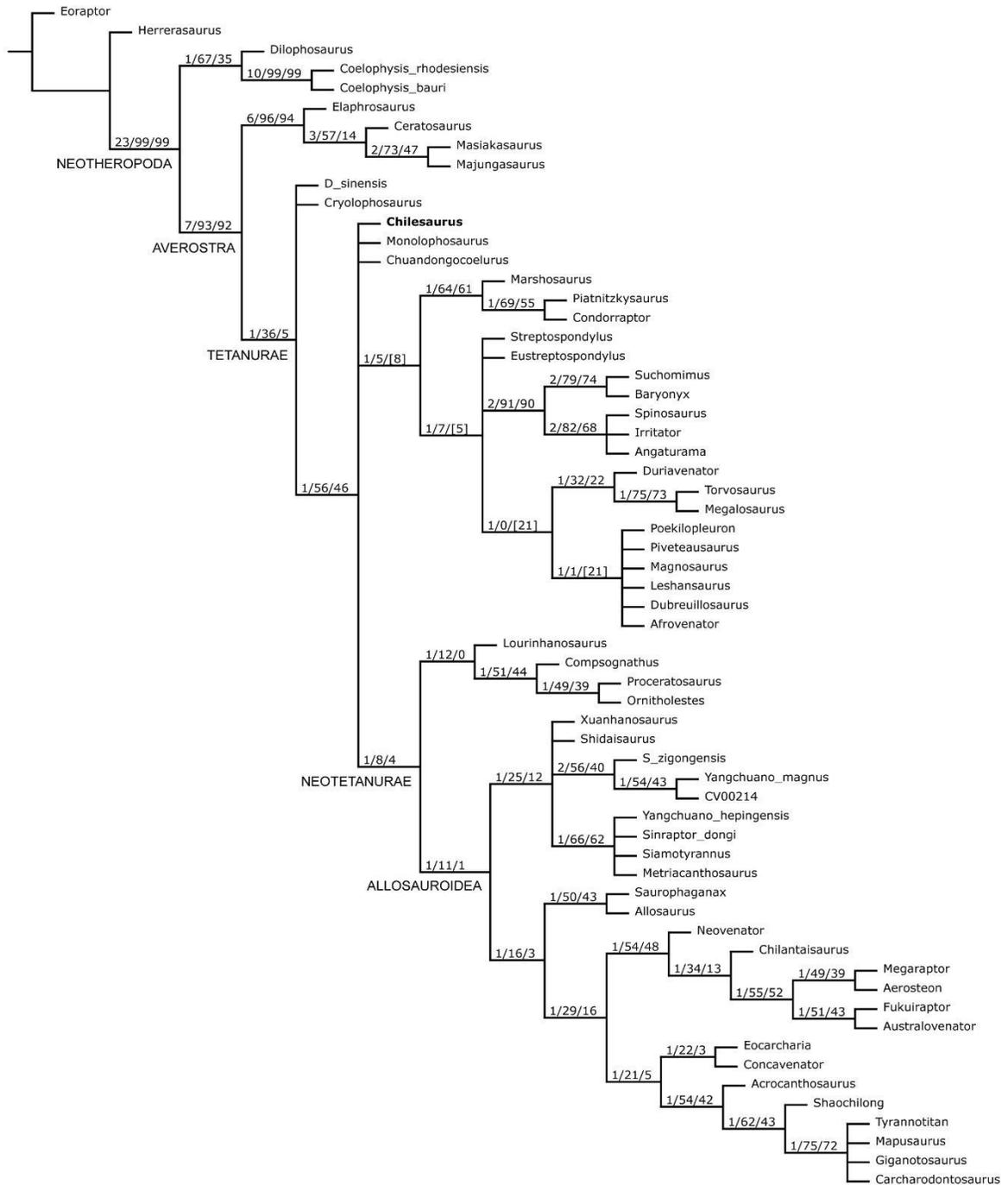


Figura 108. Posición filogenética de *Chilesaurus* basada en la matriz de datos de Carrano et al. (2012). Los números encima de los nodos representan los soportes de Bremer, soporte absoluto y frecuencias de bootstrap, respectivamente.

Matriz de Baron et al. (2017b) y posteriores

Baron et al. (2017b) proponen un arreglo distinto de los Dinosauria. Estos autores rompen con la tradicional clasificación que separa a los Dinosauria en dos grupos principales, Ornithischia y Saurischia, y proponen un arreglo donde los Sauropodomorpha constituyen el grupo hermano de un nuevo grupo natural, los Ornithoscelida, que incluye a los Ornithischia y los Theropoda como grupos hermanos.

Sin embargo, Langer et al. (2017) realizan una réplica inmediata, donde revisan la matriz de Baron et al. (2017b), encontrando numerosos (más de 100) errores de codificación de caracteres, problemas de independencia de caracteres, estados de caracteres, y formulación de caracteres. Langer et al. (2017) destacan que la matriz de Baron et al. (2017b) posee muchos taxones con muy pocos caracteres codificados (e.g. *Dromomeron* spp., *Ignotosaurus*, *Diodorus*, *Eucoelophysis*, *Lutungutali*, *Nyasasaurus*, *Lophostropheus*, entre otros) y con la gran mayoría de los caracteres desconocidos, y no incluyen otros taxones conocidos por esqueletos muy completos (e.g. *Scutellosaurus*, *Buriolestes*). Por otro lado, Langer et al. (2017) incluyen otros taxones en el análisis, representados por esqueletos mucho más completos (e.g. *Ixalerpeton*, *Scutellosaurus*, *Buriolestes*, *Daemonosaurus*, *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*). Como resultado, Langer et al. (2017) obtienen el esquema más aceptado en las últimas décadas, donde los Ornithischia constituyen el grupo hermano de los Saurischia, los cuales incluyen a los Sauropodomorpha y los Theropoda como grupos hermanos. Sin embargo, Baron et al. (2017c) publican una réplica en la misma revista y número, demostrando que algunos caracteres estaban bien codificados y recodificando algunos caracteres de *Pisanosaurus*, volviendo a obtener un esquema donde se recupera el clado Ornithoscelida. Adicionalmente, Parry et al. (2017) contribuyen a soportar el nuevo esquema de los Dinosauria aportado por Baron et al. (2017), utilizando métodos de análisis Bayesiano (Ronquist et al., 2012).

Posteriormente, Baron & Barrett (2017) publican un análisis resultante de la inclusión de *Chilesaurus* en la matriz de Baron et al. (2017b). En este artículo, la matriz es casi la misma con algunas pequeñas modificaciones de codificación, y con el cambio de sólo un taxón (*Agnosphytis cromhallensis* fue cambiado por *Agnosphytis* Holotype). Dicho análisis da como resultado la ubicación de *Chilesaurus* como el Ornithischia más basal, dentro del esquema de los Ornithoscelida (Ornithischia + Theropoda).

Casi inmediatamente, Müller & Dias-da-Silva (2017) publican un análisis donde toman la misma matriz de Langer et al. (2017), e incluyen a *Chilesaurus* con las

codificaciones de caracteres proporcionadas por Baron & Barrett (2017). Como resultado obtienen que *Chilesaurus* se ubica como el Ornithischia más basal, en conformidad con lo obtenido por Baron & Barrett (2017), y recuperando los Ornithoscelida, es decir, sin el esquema clasificatorio clásico apoyado por Langer et al. (2017). Posteriormente, Müller et al. (2018) realizan una nota corta donde mencionan que del análisis de la matriz de Baron & Barrett (2017) no se obtiene la ubicación publicada por estos últimos autores, donde *Chilesaurus* se ubica como el Ornithischia más basal, sino que *Chilesaurus* se recupera como un Sauropodomorpha basal, relacionado a *Efraasia*. Además, Müller et al. (2018) destacan que Baron & Barrett (2017) no incluyen ningún tetanuro en su análisis, para demostrar que *Chilesaurus* no se relaciona a este grupo, lo que condiciona el resultado. En síntesis, Müller et al. (2018) concluyen que la ubicación de *Chilesaurus* sigue siendo una incognita y que la misma aún no está resuelta.

A esta última contribución, Baron & Barrett (2018) responden que el resultado obtenido por Müller et al. (2018) se debe a que en la matriz original de Baron & Barrett (2017) existían numerosos errores básicos de codificación de caracteres, y que los árboles publicados no derivaban de los análisis efectuados con esa matriz. Debido a esto, los autores tuvieron que dar de baja la Información Suplementaria publicada online en Baron & Barrett (2017) y subir la matriz correcta, la cual sí obtiene la topología publicada en dicho artículo. Es importante destacar aquí, que en ninguno de estos trabajos se incluía la codificación de caracteres aportada por Agnolín & Rozadilla (2017), donde *Pisanosaurus* fue recuperado en la familia Silesauridae, considerado actualmente el grupo hermano de los Dinosauria, siendo la primera vez que se lo encuentra fuera de los dinosaurios a través de un análisis filogenético. Considerando este trabajo, Baron (2018) decide aplicar los nuevos datos proporcionados por Agnolín & Rozadilla (2017) en la matriz de Baron et al. (2017b) y en la matriz de Langer et al. (2017) y sus modificaciones de Baron et al. (2017c). Adicionalmente, Baron (2018) agrega a estas matrices la codificación de *Chilesaurus* dada en Baron & Barrett (2017). Como resultado del análisis filogenético, Baron (2018) obtiene el mismo resultado que Agnolín & Rodazilla (2017) en cuanto a la ubicación de *Pisanosaurus*, y recuperan a *Chilesaurus* como el Ornithischia más basal, o como el taxón hermano de todos los Ornithischia, dentro del esquema de los Ornithoscelida. Como conclusión, Baron (2018) mencionan que la posición de *Chilesaurus* aun no está resuelta, e invitan a futuros trabajos a incluir más terópodos derivados en la matriz de Baron et al. (2017b), como lo

hizo Langer et al. (2017), o más dinosauromorfos y ornithisquios basales en matrices como la de Novas et al. (2015). Ha este respecto, es importante destacar que en la primera matriz que yo utilizo en esta tesis, correspondiente al trabajo de Nesbitt et al. (2009), se incluyen numerosos taxones no dinosaurios (18 taxones), de los cuales muchos están en la matriz de Baron et al. (2017b), como por ejemplo *Euparkeria*, *Postosuchus*, *Dimorphodon*, *Lagerpeton*, *Dromomeron gregorii*, *Dromomeron romeri*, *Marasuchus*, *Eucoelophysis*, *Silesaurus* y *Sacisaurus*, y además, posee varios ornithisquios basales, como *Pisanosaurus*, *Lesothosaurus*, *Scutellosaurus*, *Eocursor* y *Heterodontosaurus*. En dicho análisis, *Chilesaurus* resultó anidado dentro de Averostrá, como grupo hermano de *Velociraptor* (ver Figura 105).

Más allá de esto último, y debido a las numerosas contribuciones contradictorias y de réplicas, Baron & Barrett (2018) sugieren para futuros trabajos, que los autores que pretendan realizar análisis con estas matrices, elijan las correspondientes a los trabajos de Langer et al. (2017), Müller & Dias-da-Silva (2017) y Baron (2018).

En base a todo este embrollo de distintos análisis se decidió seguir la sugerencia de Baron & Barrett (2018) y tomar dos matrices:

- 1) la matriz original de Baron et al. (2017b);
- 2) y la matriz de Baron et al. (2017b), con la modificación en la codificación de *Pisanosaurus* dada por Baron (2018).

Se incluyó a *Chilesaurus* en estas matrices, codificando los caracteres desde cero, es decir, sin seguir la codificación de Baron & Barrett (2017), que posteriormente fue utilizada por Baron (2018). Adicionalmente, siguiendo las sugerencias de Müller et al. (2018) y de Baron (2018), se agregó *Allosaurus* en estas matrices, un terópodo más derivado que los incluidos en los análisis previos, y aceptado como un Tetanurae basal. Esto se realizó ya que en Novas et al. (2015) se consideró a *Chilesaurus* como un tetanuro basal, y antes que nada es pertinente poner a prueba su ubicación dentro de este grupo.

Matriz de Baron et al. (2017b)

El análisis resultó en 10 AMP de 1941 pasos de longitud, con un CI de 0,275 y un RI de 0,589. Se alcanzaron óptimos 1 veces del total de 100 réplicas realizadas. *Chilesaurus* resultó bien anidado dentro de los Theropoda, como taxón hermano de

Allosaurus, es decir, conformando el grupo de los Tetanurae (ver Figura 109). Los demás géneros dentro de Theropoda se ubicaron en grupos cada vez más inclusivos, ubicándose *Eoraptor* como el terópodo más basal. Dentro de este esquema, *Panguraptor* podría considerarse el Neotheropoda más basal, donde *Tawa* sería el taxón hermano de Neotheropoda. Dentro de los Neotheropoda hubo otros grupos definidos (e.g. *Sarcosaurus*+*Cryolophosaurus*, *Dracovenator*+*Dilophosaurus*, *Syntarsus*+*Coelophysis*), y no se formó ninguna politomía. En el resto de la topología, se recupera el clado Ornithoscelida, siguiendo la idea de Baron et al. (2017b), con *Pisanosaurus* como el Ornithischia más basal. Esta topología de los Ornithischia y el resto del clado, con excepción de los Theropoda, es idéntica a la recuperada por Baron et al. (2017b).

- Sinapomorfías de Ornithoscelida presentes en *Chilesaurus*: 35-1, 100-1, 241-1, 256-1, 308-1, 370-2, 372-1, 424-1.
- Sinapomorfías de Theropoda presentes en *Chilesaurus*: 103-1, 285-1, 315-1, 322-2.
- Sinapomorfías del clado *Liliensternus*+(*Eodromaeus*+(*Tawa*+Neotheropoda)) presentes en *Chilesaurus*: 197-1, 336-2, 349-0.
- Sinapomorfías del clado *Tawa*+Neotheropoda presentes en *Chilesaurus*: 278-1.
- Sinapomorfías de Neotheropoda presentes en *Chilesaurus*: 84-1, 198-1.
- Sinapomorfías de clado (*Sarcosaurus*+*Cryolophosaurus*)+(Sinosaurus+(*Dracoraptor*+Tetanurae)) presentes en *Chilesaurus*: 229-1, 295-3, 416-0.
- Sinapomorfías de clado *Dracoraptor*+Tetanurae presentes en *Chilesaurus*: 360-2.
- Sinapomorfías de Tetanurae presentes en *Chilesaurus*: 8-0, 282-1, 321-2, 373-1, 375-0.

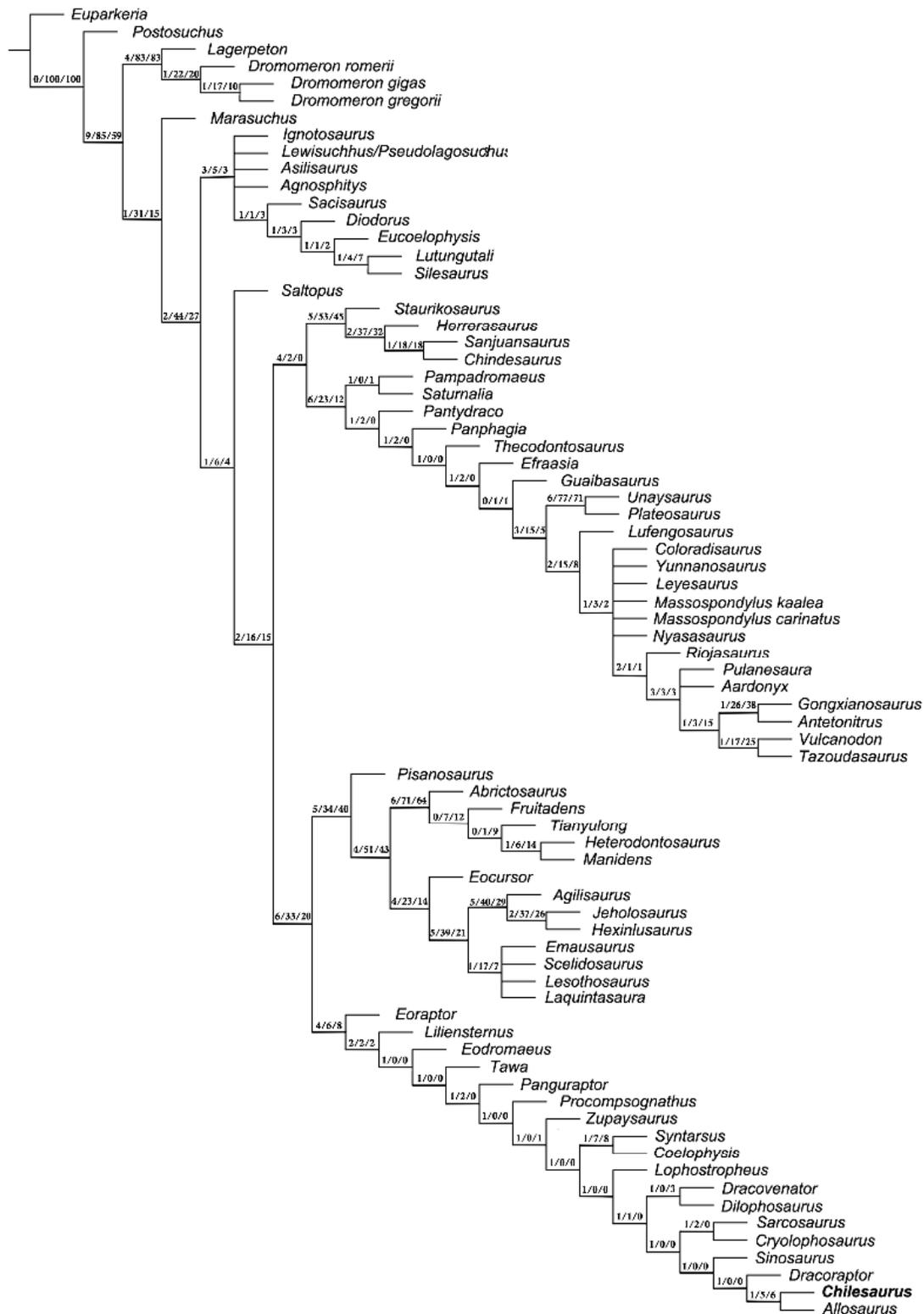


Figura 109. Posición filogenética de *Chilesaurus* basada en la matriz de datos de Baron et al. (2017b) Los números encima de los nodos representan los soportes de Bremer, soporte absoluto y frecuencias de bootstrap, respectivamente.

Matriz de Baron et al. (2017b) modificada por Baron (2018)

El análisis resultó en 20 AMP de 1839 pasos de longitud, con un CI de 0,290 y un RI de 0,587. Se alcanzaron óptimos 2 veces del total de 100 réplicas realizadas.

La topología del árbol de consenso estricto resultó muy similar al anterior, es decir, *Chilesaurus* se ubicó en un grupo junto con *Allosaurus*, conformando el clado Tetanurae (ver Figura 110). Se define el clado Neotheropoda con todos los géneros formando una politomía y los Tetanurae. Como grupo hermano de los Neotheropoda se ubica *Eodromaeus*. El nodo siguiente aparece *Liliensternus* como grupo hermano de *Eodromaeus*+Neotheropoda. Y finalmente, en la base de Theropoda aparece *Eoraptor*. El resto del árbol es muy similar al de Baron (2018), donde se recupera a los Ornithischia como grupo hermano de los Theropoda, conformando el grupo Ornithoscelida, pero con la exclusión de *Pisanosaurus*, que se anidó dentro de los Silesauridae. En síntesis, la topología del árbol es casi idéntica a la recuperada por Baron (2018) con la diferencia de que *Chilesaurus* se anidó junto a *Allosaurus* dentro de los Theropoda, formando el grupo de los Tetanurae.

- Sinapomorfías de Ornithoscelida presentes en *Chilesaurus*: 35-1, 100-1, 228-1, 241-1, 256-1, 308-1, 360-2, 370-2, 372-1, 403-1, 424-1.
- Sinapomorfías de Theropoda presentes en *Chilesaurus*: 103-1, 211-0, 279-1, 285-1, 315-1.
- Sinapomorfías de clado *Liliensternus*+(*Eodromaeus*+Neotheropoda) presentes en *Chilesaurus*: 197-1, 336-2, 349-0.
- Sinapomorfías del clado *Eodromaeus*+Neotheropoda presentes en *Chilesaurus*: 177-0.
- Sinapomorfías de Neotheropoda presentes en *Chilesaurus*: 278-1.
- Sinapomorfías de Tetanurae presentes en *Chilesaurus*: 8-0, 282-1, 321-2, 373-1, 375-0, 406-0.



Figura 110. Posición filogenética de *Chilesaurus* basada en la matriz de datos de Baron et al. (2017b) modificada por Baron (2018). Los números encima de los nodos representan los soportes de Bremer, soporte absoluto y frecuencias de bootstrap, respectivamente.

Discusión y análisis de los resultados obtenidos con las dos versiones de la matriz de Baron et al. (2017)

En ambas matrices *Chilesaurus* se ubicó dentro de un grupo junto a *Allosaurus*, determinando el grupo de los Tetanurae. Este resultado es muy similar al obtenido por Novas et al. (2015) y por las matrices obtenidas en esta tesis. De esta manera, se apoya la ubicación de *Chilesaurus* como un tetanuro basal.

En cuanto a los trabajos de Baron & Barrett (2017) y posteriores (Müller et al., 2018, Baron & Barrett, 2018), es importante destacar que dichos autores codificaron los rasgos de *Chilesaurus* en las correspondientes matrices basándose en las características descritas y la observación de las figuras de Novas et al. (2015), más algunos datos proporcionados por estos últimos autores. Debido a esto, muchos caracteres de *Chilesaurus* no pudieron ser codificados y muchos otros se codificaron erróneamente.

Dada la ampliación en la descripción de *Chilesaurus* que se presenta en esta tesis, donde se incluyen muchos materiales de distintos individuos, es obvio que muchos de los caracteres de la matriz de Baron et al. (2017) que no estaban codificados pudieron ser codificados, y muchos otros fueron modificados de la codificación presentada por Baron & Barrett (2017) (Figura 111). Para el detalle sobre las codificaciones cambiadas y sus respectivas justificaciones ver Anexo 3.

Codificación para *Chilesaurus* de los 457 caracteres de Baron & Barrett (2017) modificada según las descripciones en esta tesis:

????1?00?00????11?????
????????1?0????????????????????????????????0????1????1??1????????????????1??1
??0?????????????0--0101?1?0?????????????????0??02????00?0-000-
00??11????21?00?1???10?1010-?0?0011010-
111011?001??3?1?????1???011???01?????0101010000111111010101110-
1?0??21???011001111111???11130001001201211101--11010012201100-
12011002010?00---0010101201002120100--100201110-1100-
100002010001100100011110010011101101110010110000??00??10?10????000?0000
00000

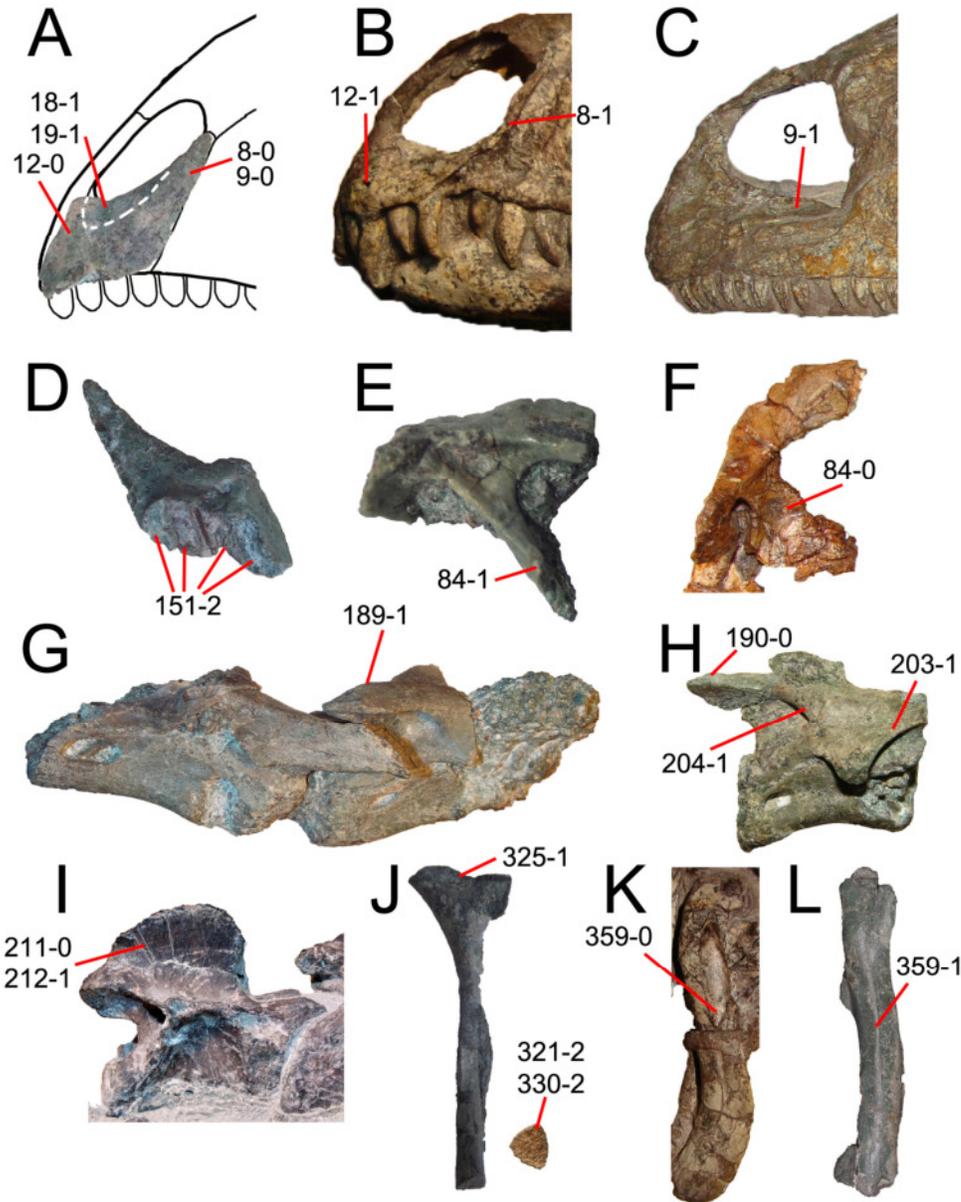


Figura 111. Alguno de los caracteres y sus estados codificados por Baron & Barrett (2018) para *Chilesaurus* y modificados en esta tesis. **A**, premaxilar izquierdo de *Chilesaurus* (SNGM-1935); **B**, premaxilar derecho (revertido) de *Eoraptor*; **C**, premaxilar izquierdo de *Plateosaurus*; **D**, premaxilar izquierdo de *Chilesaurus* (SNGM-1935) en vista medial; **E**, escamoso derecho de *Chilesaurus* (SNGM-1935); **F**, escamoso derecho de *Dilophosaurus*; **G**, cervicales postaxiales anteriores de *Chilesaurus* (SNGM-1935); **H**, cervical postaxial de *Chilesaurus* (SNGM-1935); **I**, dorsal posterior de *Chilesaurus* (SNGM-1938); **J**, isquion derecho de *Chilesaurus* (SNGM-1936) en vista lateral y sección transversal; **K**, fémur derecho de *Eoraptor* en vista lateral; **L**, fémur derecho de *Chilesaurus* (SNGM-1935) en vista lateral.

Resultados y discusión de caracteres

En los cuatro análisis llevados a cabo *Chilesaurus* se ubicó como un terópodo tetanuro. En esta sección se analizan de forma comparativa varias características presentes en *Chilesaurus* que permiten agruparlo en cada clado dentro de Dinosauria, según los análisis efectuados.

➤ La inclusión de *Chilesaurus* dentro de Saurischia es soportada en los análisis realizados por los siguientes caracteres:

1. ***Epipófisis del axis presentes y pequeñas*** (carácter 166). La presencia de epipófisis en el axis, ha sido reconocida como una sinapomorfía de Dinosauria por algunos autores (Gauthier, 1986; Sereno & Novas, 1993) y está presente en varios saurisquios basales (*Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Novas, 1993; Sereno & Novas, 1993; Sereno et al., 2013) y sauropodomorfos basales (e.g. *Plateosaurus*, *Unaysaurus*, *Adeopapposaurus*, *Pantyraco*; Rauhut, 2003; Leal et al., 2004; Martínez, 2009; Galton & Kermarck, 2010). Sin embargo, en los ornitisquios basales (*Lesothosaurus*, *Heterodontosaurus*, *Manidens*, *Stormbergia*; Santa Luca, 1980; Sereno, 1991; 2012; Butler, 2005; Pol et al., 2011b; Barón et al., 2017a) se reconocen epipófisis en el atlas y en las cervicales postaxiales, pero no están presentes en el axis, donde la espina neural alcanza posteriormente el nivel dorsal de las postzigapófisis. De esta forma, la presencia de epipófisis en el axis puede ser considerada una sinapomorfía de Saurischia, como fue advertido por Rauhut (2003). Este rasgo está presente en *Chilesaurus*, donde las epipófisis del axis, son pequeñas pero evidentes, similarmente a lo que ocurre en algunos sauropodomorfos basales (e.g. *Adeopapposaurus*; Martínez, 2009). De esta manera, la presencia de epipófisis en el axis de *Chilesaurus* sería una evidencia de su inclusión dentro de los Saurischia.

2. ***Longitud de la mano mayor al 45% del largo total del húmero más el radio*** (Carácter 222 de Yates, 2007). *Chilesaurus* posee manos con dígitos I y II bien desarrollados, robustos y largos, abarcando alrededor del 50% de la longitud del húmero más el radio. Este rasgo ha sido considerado como una característica diagnóstica de Saurischia (Gauthier, 1986), o como un rasgo para asociar los Herrerasauridae, *Eodromaeus*, *Tawa* y los Neotheropoda (Sereno, 1993; Nesbitt et al., 2009; Ezcurra, 2012). En varios Ornithischia basales, las manos son cortas respecto a los demás huesos del brazo (e.g. *Abriktosaurus*, *Lesothosaurus*, *Hypsilophodon*; Ostrom & McIntosh, 1966; Galton, 1974; Sereno, 1990; Zheng et al., 2009; Sereno, 2012; Baron et al.,

2017a), aunque algunos Heterodontosauridae poseen manos proporcionalmente largas (e.g. *Heterodontosaurus*, *Tianyulong*; Zheng et al., 2009; Sereno, 2011) alcanzando las proporciones observadas en *Chilesaurus* y en los Theropoda (Langer & Benton, 2006). Por otro lado, los sauropodomorpha basales tienen manos más largas que los Ornithischia basales, pero no alcanzan las proporciones de los Theropoda, presentando manos de alrededor del 30 al 40% de la longitud del húmero más el radio (e.g. *Plateosaurus*, *Riojasaurus*, *Massospondylus*, *Mussaurus*; Bonaparte, 1972; Cooper, 1981; Galton, 1990; Otero & Pol, 2013). Estas diferencias en proporciones entre los principales linajes de dinosaurios, a llevado a la mayor parte de los autores ha separar este rasgo de la siguiente manera: manos menos del 30% (estado 0), presente en Ornithischia basales; manos entre el 30% y el 40% o 45% (estado 1), presente en sauropodomorfos basales, mayores al 45% (estado 2), de la longitud del húmero más el radio, presente en algunos Heterodontosauridae, en saurisquios basales y en terópodos.

➤ En el análisis efectuado con la matriz de Otero & Pol (2013) se recuperó el grupo Eusaurischia, constituido por Sauropodomorpha + Theropoda. Uno de los rasgos que define ese nodo y que está presente en *Chilesaurus* es el siguiente:

1. *Expansión distal del isquion presente* (Carácter 277 de Yates, 2007). La ausencia de una expansión distal en el isquion ha sido un rasgo utilizado por varios autores (e.g. Langer & Benton, 2006), para separar a los Ornithischia y los Saurischia basales de los Eusaurischia. En los Ornithischia basales (e.g. *Heterodontosaurus*, *Stormbergia*, *Agilisaurus*, *Hexinlusaurus*, *Scelidosaurus*, *Psittacosaurus*; Santa Luca, 1980; Butler, 2005; Barrett et al., 2005b; Langer & Benton, 2006; Averianov, 2006) el extremo distal del isquion no tiene una expansión hacia adelante o hacia atrás, lo que sería un rasgo plesiomórfico, teniendo en cuenta que los dinosauriformes también carecen de expansión (e.g. *Silesaurus*, *Marasuchus*; Romer, 1972; Dzik, 2003). *Herrerasaurus* también carece de expansiones distales en los isquiones (Novas, 1993), aunque en otros saurisquios basales (e.g. *Staurikosaurus*, *Sanjuansaurus*, *Eodromaeus*, *Tawa*; Bittencourt & Kellner, 2009; Nesbitt et al., 2009; Alcober & Martínez, 2010; Martínez et al., 2011) no hay extremos distales de isquiones conservados que comprueben la presencia del mismo rasgo. Por otro lado, en *Eoraptor* y *Guaibasaurus* existe una pequeña expansión distal aunque no está desarrollada al grado de los sauropodomorfos basales (Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013). En los Sauropodomorpha basales (e.g. *Panphagia*, *Saturnalia*, *Plateosaurus*; Langer, 2003;

Yates, 2003; Martínez & Alcober, 2009; Langer et al., 2011) y en los terópodos (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Cryolophosaurus*, *Dilophosaurus*, *Allosaurus*; Raath, 1969; Madsen, 1976; Welles, 1984; Colbert, 1989; Smith et al., 2007) los isquiones muestran una pequeña expansión simétrica anteroposteriormente, muy similar a lo observado en *Chilesaurus*.

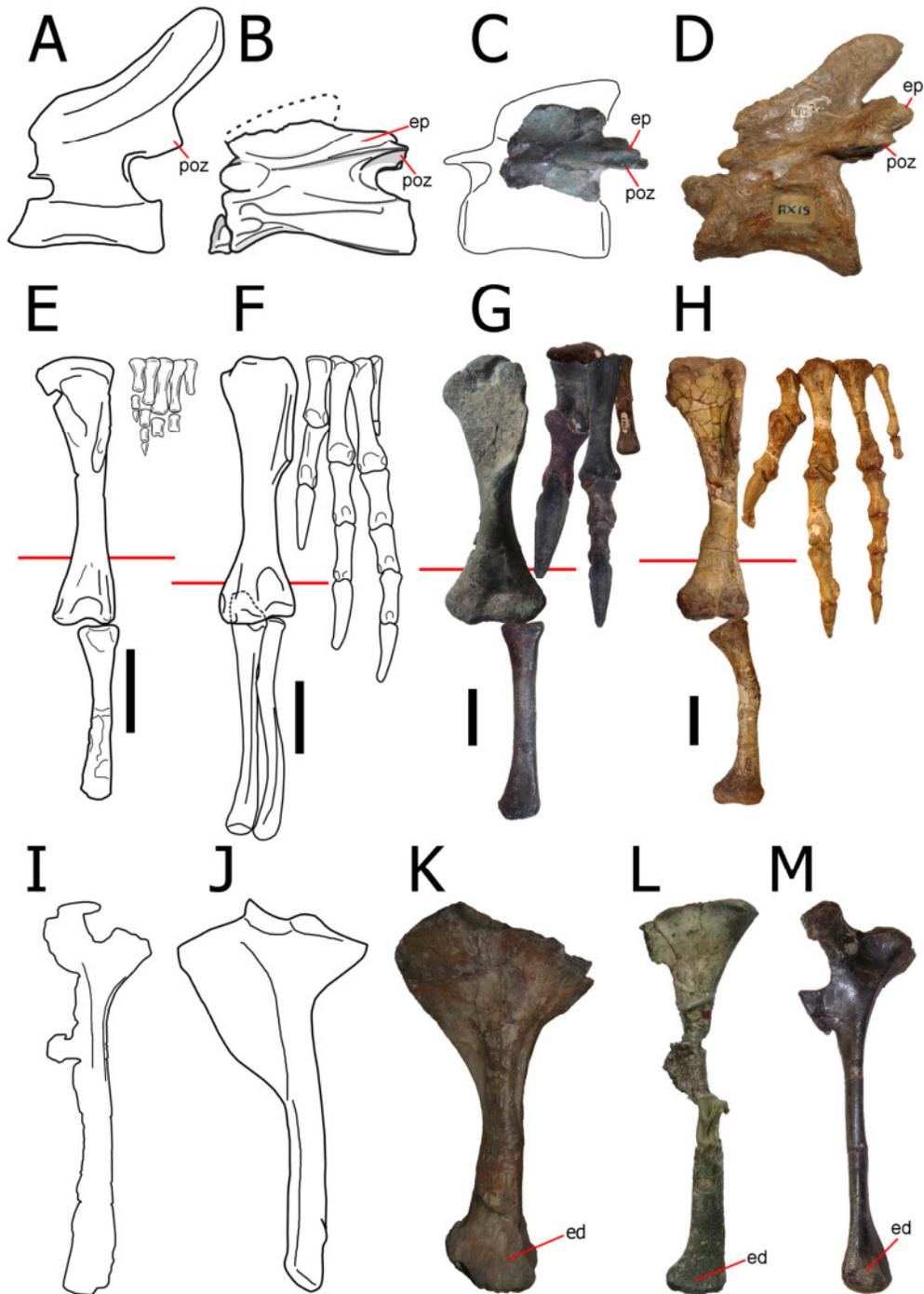


Figura 112. Caracteres diagnósticos de Saurischia (A-H) y Eusaurischia (I-M) presentes en *Chilesaurus*. **A-D**, axis en vista lateral izquierda de *Lesothosaurus* (**A**, modificado de Baron et al, 2017a), *Adeopapposaurus* (**B**, modificado de Martínez, 2009), *Chilesaurus* (**C**, SNGM-1935), *Piatnitzkysaurus* (**D**, PVL 4073). **E-H**, extremidades anteriores izquierdas de *Lesothosaurus* (**E**, modificado de Baron et al, 2017a), *Herrerasaurus* (**F**, modificado de Rauhut et al., 2011, y Sereno, 1993),

Chilesaurus (G, reconstrucción basada en varios ejemplares), *Dilophosaurus* (H, UCMP 37302). I-M, isquiones izquierdos en vista lateral de *Stormbergia* (I, modificado de Butler, 2005), *Herrerasaurus* (J, modificado de Novas, 1993), *Plateosaurus* (K, SMNS 13200), *Chilesaurus* (L, SNGM-1936), *Allosaurus* (M, YPM 14554).

Referencias: ed, expansión distal; ep, epifósis; poz, postzigapofisis. Las líneas rojas en E-H marcan el 45% de la longitud del húmero más el radio. Escalas en E y G: 2 cm; en F y H: 5 cm. Notar la presencia de epifósis en el axis de *Adeopapposaurus*, *Chilesaurus* y *Piatnitzkysaurus*, manos mayores al 45% de la longitud del húmero más el radio en *Herrerasaurus*, *Chilesaurus* y *Dilophosaurus*, y la presencia de expansión distal en el isquion de *Plateosaurus*, *Chilesaurus* y *Allosaurus*.

➤ En todos los análisis *Chilesaurus* se anidó dentro de los Theropoda. Algunos de los caracteres que soportan la posición teropodiana de *Chilesaurus* incluyen:

1. ***Extremos proximales de los metacarpianos contiguos unos a los otros sin solapamiento en vista proximal*** (carácter 173 de Nesbitt et al., 2009). La presencia de solapamiento entre los extremos proximales de los metacarpianos ha sido reconocida como una característica ancestral de Sauria (Gauthier, 1986), y reconocida en varios grupos de arcosaurios (Clark et al., 2000). En los Dinosauria la condición ancestral se mantiene en algunos Ornithischia basales (e.g. *Lesothosaurus*; Sereno, 1991; Baron et al., 2017a), Saurischia basales (e.g. *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Novas, 1993; Sereno et al., 2013) y Sauropodomorpha (e.g. *Massospondylus*, *Mussaurus*; Cooper, 1981; Otero & Pol, 2013), por lo cual este rasgo es considerado una plesiomorfía de Dinosauria. En ciertos ornitisquios (e.g. *Heterodontosaurus*, *Hypsilophodon*; Galton, 1974; Santa Luca, 1980; Forster, 1990) y los terópodos basales (e.g. *Limusaurus*, *Ceratopsaurus*, *Dilophosaurus*; Gilmore, 1920; Welles, 1984; Xu et al., 2009) los extremos proximales de los metacarpianos no se solapan, por lo cual este rasgo podría considerarse diagnóstico de Theropoda y adquirido independientemente en algunos Ornithischia. En este aspecto, *Chilesaurus* posee la condición apomórfica de Theropoda. Por otro lado, algunos autores mencionan que el carácter diagnóstico de Theropoda es el no solapamiento de los extremos proximales de los metacarpianos I y II, existiendo un contacto oblicuo entre los extremos proximales del metacarpiano II y III, indicando un solapamiento leve. Esto se ha documentado por ejemplo en el ceratosaurio basal *Limusaurus* (Xu et al., 2009), y es la condición que muestra *Chilesaurus*.

2. ***Faceta fibular del astrágalo emplazada verticalmente y ausente en forma horizontal*** (Serenó, 1999; Carácter 317 de Yates, 2007). Un rasgo plesiomórfico de Dinosauria es la presencia de una faceta fibular en el astrágalo bien desarrollada y de posición horizontal, como lo muestran algunos dinosauriformes (e.g. *Marasuchus*, *Pseudolagosuchus*; Novas, 1989; 1996). Este rasgo se observa en varios Ornithischia basales (e.g. *Scutellosaurus*; Novas, 1996), Saurischia basales (e.g. *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Herrerasaurus*, *Eodromaeus*; Novas, 1989; 1996; Martínez et al., 2011; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013) y Sauropodomorpha basales (e.g. *Panphagia*, *Saturnalia*; Langer, 2003; Martínez & Alcober, 2009). Algunos saurisquios basales (e.g. *Eoraptor*; Sereno et al., 2013), comparten con los Coelophysoidea (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*; Colbert, 1989; Tykoski, 2005) una pequeña faceta horizontal para la fíbula, pero la mayor parte de la superficie articular es vertical. En la mayoría de los terópodos el extremo distal de la fíbula articula casi enteramente con el calcáneo y la faceta fibular del astrágalo es más vertical, ya que se restringe a la superficie lateral del proceso ascendente (Welles & Long, 1974). En este aspecto, *Chilesaurus* muestra el estado apomórfico de Theropoda.

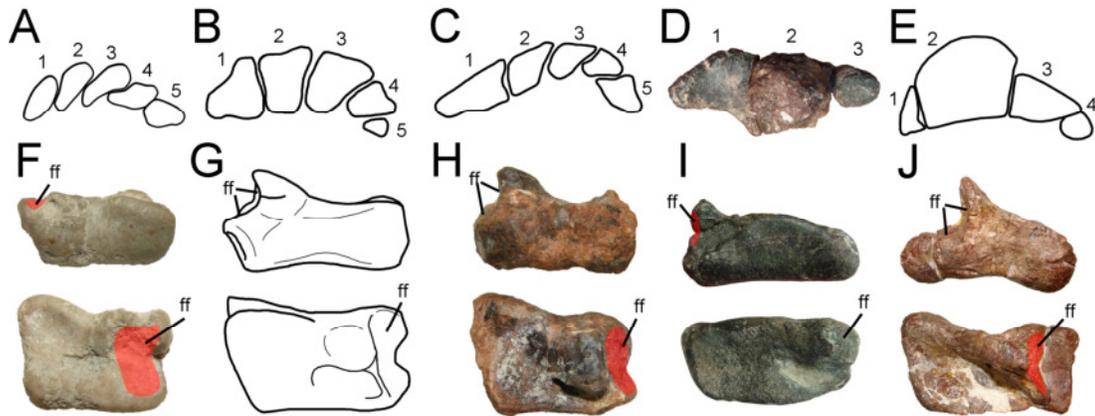


Figura 113. Caracteres diagnósticos de Theropoda presentes en *Chilesaurus*. **A-E**, extremos proximales de los metacarpianos en vista proximal de *Lesothosaurus* (**A**, modificado de Baron et al., 2017a), *Herrerasaurus* (**B**, modificado de Sereno, 1993), *Massospondylus* (**C**, modificado de Cooper, 1981), *Chilesaurus* (**D**, SNGM-1935), *Limusaurus* (**E**, modificado de Xu et al., 2009). **F-J**, astrágalos derechos en vista anterior (arriba) y proximal (abajo) de *Scutellosaurus* (**F**, UCMP 130580), *Herrerasaurus* (**G**, modificado de Novas, 1989), *Saturnalia* (**H**, MCP 3844-PV); **I**, *Chilesaurus* (**I**, SNGM-1936), *Dilophosaurus* (**J**, UCMP 37302, revertido).

Referencias: ff, faceta fibular (rojo). Notar los extremos proximales de los metacarpianos, particularmente de los metacarpianos II, III y IV, bien solapados entre sí en *Lesothosaurus* y poco solapado en *Massospondylus*, contra las superficies de contacto rectas, sin solapamiento que se observan en *Herrerasaurus*, *Chilesaurus* y *Limusaurus*. En los astrágalos se puede observar la faceta fibular vertical en *Chilesaurus* y *Dilophosaurus*.

➤ En los análisis efectuados con la matriz de Nesbitt et al. (2009) y con la matriz modificada de Smith et al. (2008), *Chilesaurus* se anidó dentro de los Neotheropoda. Adicionalmente, este último grupo formó un clado con el género *Tawa*, en concordancia con varios autores previos (Nesbitt et al., 2009; 2010; Nesbitt, 2011; Martínez et al., 2011; Cabreira et al., 2011; Langer et al., 2011; Ezcurra & Brusate, 2011; Sues et al., 2011; You et al., 2014). El clado *Tawa* + Neotheropoda posee las siguientes sinapomorfias presentes en *Chilesaurus*:

1. *Pleurocelos en las vértebras cervicales* (Carácter 147 de Smith et al., 2008). La presencia de pleurocelos en las vértebras cervicales es tomada por varios autores como una sinapomorfia de Neotheropoda (e.g. Nesbitt et al., 2009). Sin embargo, este carácter ha sido identificado también en *Tawa* (Nesbitt et al., 2009) y *Eodromaeus* (Martínez et al., 2011), por lo que podría ser una sinapomorfia de Theropoda o de Saurischia. Sin embargo, en otros saurisquios basales (e.g. *Panphagia*, *Eoraptor*, *Chindesaurus*, *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*; Galton, 1977; Sereno & Novas, 1993; Long & Murry, 1995; Martínez & Alcober, 2009; Sereno et al., 2013) no hay evidencia de pleurocelos en las cervicales. De esta forma, la presencia de pleurocelos en las cervicales de *Tawa* y *Eodromaeus* podría estar indicando que éstos adquirieron estas estructuras convergentemente, o bien, que podrían ser neoterópodos, teniendo en cuenta que los análisis filogenéticos donde han sido incluidos los ubican muy cercanamente a este grupo (Nesbitt et al., 2009; Novas et al., 2011; Martínez et al., 2011). En este aspecto, *Chilesaurus* posee dos pares de pleurocelos grandes en cada cervical, invaginándose dentro de los cuerpos vertebrales donde se desarrollan verdaderas cavidades, como se ha reportado para muchos neoterópodos (e.g. *Dilophosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Berberosaurus*; Welles, 1984; Allain et al., 2007; Rauhut & Carrano, 2016).

2. *Largo del ala postacetabular del ilion mayor al largo del acetábulo* (Carácter 261 de Smith et al., 2008). Este carácter fue primeramente utilizado por Forster (1999) como una apomorfia de Theropoda. Sin embargo, en los sauropodomorfos basales (e.g. *Saturnalia*, *Guaibasaurus*, *Panphagia*; *Chromogisaurus*, *Pampadromaeus*, *Plateosaurus*, *Adeopapposaurus*; Galton, 1984; Langer, 2003; Martínez & Alcober, 2009; Martínez, 2009; Ezcurra, 2010; Langer et al., 2011; Cabreira et al., 2011), el ala postacetabular es levemente mayor al largo del acetábulo. Por otro lado, en los Herrerasauridae (e.g. *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, *Chindesaurus*; Novas, 1993; Long & Murry, 1995; Bittencourt & Kellner, 2009) el ala postacetabular es más corta que el acetábulo, y en los Ornithischia basales (e.g. *Eocursor*, *Heterodontosaurus*,

Lesothosaurus, *Abrictosaurus*, *Stormbergia*, *Manidens*, *Hexinlusaurus*, *Agilisaurus*, *Dryosaurus*; Santa Luca, 1980; Galton, 1981; Barrett et al., 2005b; Butler, 2005; 2010; Pol et al., 2011b; Sereno, 2012; Baron et al., 2017a), el ala postacetabular es menor o casi del mismo largo que el acetábulo. En este contexto, es posible que este carácter sea una apomorfía de Eusaurischia, donde los sauropodomorfos derivados redujeron el ala postacetabular; o bien (considerando a los dinosauriformes y los ornitiscios) que el ala postacetabular más corta o igual en largo que el acetábulo sea un rasgo plesiomórfico retenido hasta los saurisquios basales y sauropodomorfos, donde los neotheropoda y algunos grupos de sauropodomorfos basales adquirieron independientemente alas postacetabulares largas.

Chilesaurus posee un ala postacetabular mucha más extendida anteroposteriormente que el acetábulo, comparable a la que se observa en los neoterópodos (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Elaphrosaurus*, *Ceratosaurus*, *Allosaurus*; Gilmore, 1920; Raath, 1969; Madsen, 1976a; Colbert, 1989; Rauhut & Carrano, 2016).

3. ***Trocánter 4to simétrico, con márgenes proximal y distal formando ángulos bajos respecto al vástago*** (carácter 238 de Nesbitt et al., 2009). En los Ornithischia (e.g. *Eocursor*, *Lesothosaurus*, *Abrictosaurus*, *Scutellosaurus*, *Jeholosaurus*; Sereno, 1991; 2012; Butler, 2010; Han et al., 2012; Baron et al., 2017a) el trocánter 4to es asimétrico, y tiene una forma de gancho característica, donde el vértice apunta distalmente. En los saurischia basales y sauropodomorfos basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Chromogisaurus*, *Pampadromaeus*, *Saturnalia*, *Guaibasaurus*, *Thecodontosaurus*, *Pantydraco*; Novas, 1993; Langer, 2003; Ezcurra, 2010; Galton & Kermarck, 2010; Benton et al., 2000; Langer, 2011; Sereno et al., 2013; Müller, 2015), el trocánter 4to no tiene forma de gancho, pero es marcadamente asimétrico, mostrando el margen proximal o distal con ángulos pronunciados respecto al vástago. Por otro lado, *Tawa* (Nesbitt et al., 2009) y los neoterópodos (e.g. *Coelophysis*; *Syntarsus*; *Cryolophosaurus*, *Allosaurus*; Raath, 1969; Madsen, 1976a; Colbert, 1989; Smith et al., 2007) poseen un trocánter 4º poco prominente, y simétrico, mostrando extremos con ángulos bajos en relación a el vástago. *Chilesaurus* posee el carácter apomórfico para *Tawa* y los Neotheropoda.

4. ***Tuberosidad ventromedial del calcáneo que encaja en una muesca en el margen ventrolateral del astrágalo, ausente*** (Novas, 1989; Caracter 385 de Smith et al., 2008). En los saurisquios basales y sauropodomorfos basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Riojasaurus*; Novas, 1989), el calcáneo posee un tubérculo ventral que se proyecta

medialmente para encajar en una depresión o concavidad lateral del astrágalo. Esta estructura ha sido considerada una plesiomorfía de Dinosauria, presente en dinosauriformes (e.g. *Pseudolagosuchus*, *Marasuchus*; Novas, 1989; Sereno & Arcucci, 1994) y Ornithischia basales (e.g. *Scutellosaurus*, Colbert, 1981) y retenida hasta los Saurischia basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, Novas, 1996; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013). En *Chilesaurus* está el carácter derivado, presente en *Tawa* (Nesbitt et al., 2009) y los neoterópodos (e.g. *Dilophosaurus*, *Sinraptor*; Welles, 1984; Currie & Zhao, 1993), el cual corresponde a la ausencia del tubérculo ventromedial, donde la superficie de contacto distal entre el calcáneo y el astrágalo es recta o levemente ondulada.

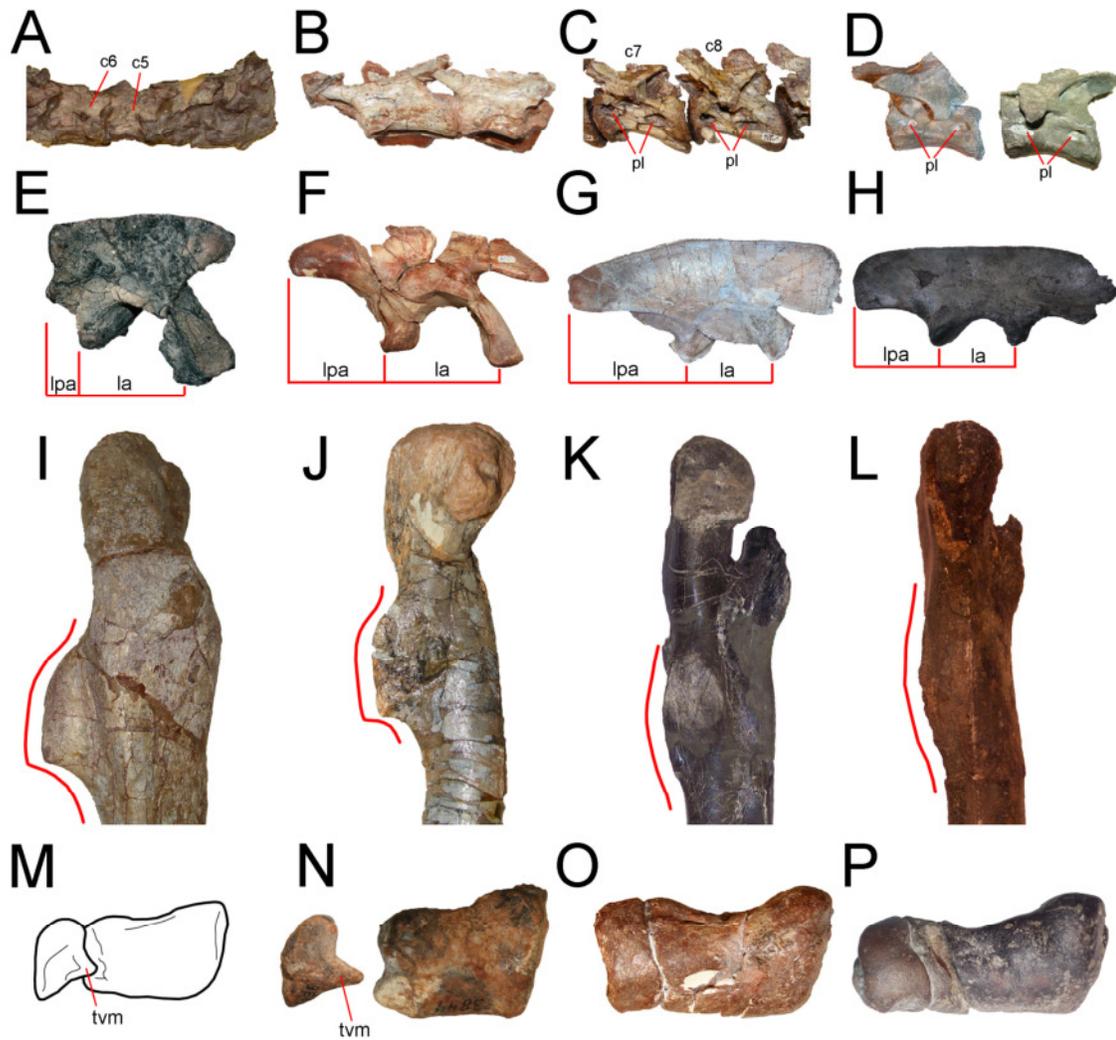


Figura 114. Caracteres diagnósticos de clado formado por Tawa+Neotheropoda presentes en *Chilesaurus*. **A-D**, cervicales en vista lateral izquierda de *Eoraptor* (**A**, PVSJ 512), *Saturnalia* (**B**, MCP 3845-PV), *Dilophosaurus* (**C**, UCMP 77270), *Chilesaurus* (**D**, SNGM-1935). **E-H**, iliones derechos en vista lateral de *Staurikosaurus* (**E**, MCZ 1669, revertido), *Adeopapposaurus* (**F**, PVSJ 610), *Dilophosaurus* (**G**, TMM 43646, revertido), *Chilesaurus* (SNGM-1936). **I-L**, mitades proximales de fémures de *Herrerasaurus* (**I**, PVL 2054), *Saturnalia* (**J**, MCP 3844-PV), *Allosaurus* (**K**, YPM 4944), *Chilesaurus* (**L**, SNGM-1935). **M-P**, astrágalos y calcáneos en vista distal de *Eoraptor* (**M**, modificado de Sereno et al., 2013), *Saturnalia* (**N**, MCP 3844-PV), *Dilophosaurus* (**O**, UCMP 37302), *Chilesaurus* (**P**, SNGM-1888, revertido).

Referencias: **c5**, **c6**, **c7**, **c8**, cervicales; **la**, largo del acetábulo; **lpa**, largo del ala postacetabular; **pl**, pleurocelo; **tvm**, tubérculo ventromedial. Las líneas roja en I-L marcan el contorno del trocánter 4°. Notar la presencia de pleurocelos en las cervicales,

la gran extensión del ala postacebular del ilion, y la ausencia de tubérculo ventromedial en el calcáneo de *Dilophosaurus* y *Chilesaurus*, y el contorno simétrico del trocánter 4° en *Allosaurus* y *Chilesaurus*.

➤ En los análisis efectuados con la matriz de Nesbitt et al. (2009), Carrano et al. (2012) y la matriz modificada de Smith et al. (2008), *Chilesaurus* se anidó dentro de los Neotheropoda, gracias a la presencia de los siguientes caracteres:

1. Más de tres vértebras sacras (carácter 182 de Smith et al., 2008). Este carácter ha sido utilizado por numerosos autores para separar a los dinosaurios basales, saurisquios basales y terópodos basales de los Neotheropoda (ver carácter 577 de Ezcurra, 2012 y la recopilación de literatura allí citada). La presencia de dos vértebras sacras es la condición plesiomórfica para Dinosauria, presente en muchos arcosaurios no dinosaurianos (e.g. *Lagerpeton*, *Marasuchus*; *Asilisaurus*; Arcucci, 1986; Sereno & Arcucci, 1994; Nesbitt et al., 2010), y donde la adquisición de otra sacra, conformando un sacro de tres elementos vertebrales, se considera una sinapomorfía de Dinosauria (Gauthier, 1986; Novas, 1996). En algunos arcosaurios cercanos a los Dinosauria se han identificado más de dos sacras (e.g. *Scleromochlus*, *Silesaurus*; Benton, 1999; Dzik, 2003), aunque se reconoce que elementos adicionales (dorsales y/o caudales) se adicionaron al contacto con el ilion, por lo cual los verdaderos primordios de vértebras sacras son dos (Langer & Benton, 2006). En los Ornithischia basales (e.g. *Lesothosaurus*, *Heterodontosaurus*, *Manidens*, *Scelidosaurus*, *Stormbergia*, *Agilisaurus*, *Hexinlusaurus*; Colbert, 1981; Gauthier, 1986; Sereno, 1991; 2012; Butler, 2005; Butler et al., 2005; Pol et al., 2011b) hay 4 o más vértebras sacras. Por otro lado, en los sauropodomorfos basales (e.g. *Anchisaurus*, *Riojasaurus*, *Adeopapposaurus*; Bonaparte, 1972; Galton & Cluver, 1976; Martínez, 2009), saurisquios basales (e.g. *Eoraptor*, *Sanjuansaurus*; Alcober & Martínez, 2010; Sereno et al., 2013) y terópodos basales (e.g. *Eodromaeus*; Martínez et al., 2011) se conserva el número de tres sacras. En *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus* la cantidad de vértebras sacras es controvertida, ya que algunos autores describieron la presencia de dos sacras (Sereno & Novas, 1992; Novas, 1993; Galton, 2000), mientras que otros autores asignaron tres vértebras sacras (Colbert, 1970; Sereno, 2007; Bittencourt & Kellner, 2009). Sin embargo, ciertos taxones considerados como sauropodomorfos basales o terópodos basales (e.g. *Saturnalia*, *Guaibasaurus*, *Tawa*; Novas, 1993; Langer, 2003; Bittencourt & Kellner, 2009; Langer et al., 2011) presentan el estado plesiomórfico para Dinosauria, con dos

vértebras sacras. Por lo tanto, existen dos posibilidades para estos últimos: una posibilidad es que los saurisquios basales hayan retenido el número de dos sacras y luego los distintos grupos adquirieron tres sacras de forma independiente, o, la otra posibilidad, es que estos taxones hayan perdido una sacra, adquiriendo de forma independiente el carácter plesiomórfico de Dinosauria. Para los neoterópodos (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Dilophosaurus*, *Berberosaurus*, *Ceratosaurus*, *Allosaurus*; Gilmore, 1920; Madsen, 1976a; Welles, 1984; Colbert, 1989; Tykoski, 2005; Allain et al., 2007) el carácter apomórfico es la presencia de más de tres vértebras sacras, condición presente en *Chilesaurus*.

2. Tercer dígito de la mano, más corto que el segundo dígito (carácter 242 de Smith et al., 2008). Este rasgo fue primeramente utilizado por Gauthier (1986), quien sugirió que los saurisquios poseen manos asimétricas, con el dedo II más largo que los demás. Sin embargo, en saurisquios basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Eoraptor*; Sereno, 1993; Sereno et al., 2013), sauropodomorfos basales (e.g. *Plateosaurus*, *Anchisaurus*, *Massospondylus*, *Adeopapposaurus*; Galton & Cluver, 1976; Cooper, 1981; Martínez, 2009) y terópodos basales (e.g. *Eodromaeus*, *Tawa*; Nesbitt et al., 2009; Martínez et al., 2011) el dígito III es el de mayor extensión respecto a los demás dedos, o tiene casi la misma extensión que el dígito II. Esto también se presenta en los Ornithischia basales (e.g. *Heterodontosaurus*, *Tianyulong*; Santa Luca, 1980; Sereno, 2012). En los Neotheropoda (e.g. *Syntarsus*, *Dilophosaurus*, *Limusaurus*, *Allosaurus*; Raath, 1969; Galton, 1971; Madsen, 1976a; Welles, 1984; Xu et al., 2009) el dedo II sobrepasa en extensión al dedo III, siendo una apomorfía de este grupo. *Chilesaurus* presenta el estado apomórfico para este carácter, con un dígito II más largo que el dígito III.

3. Ala preacetabular del ilion larga y extendida anteriormente respecto al acetábulo (carácter 192 de Nesbitt et al., 2009). Un ilion con ala preacetabular corta, sin extenderse anteriormente más allá del borde anterior del acetábulo, es un carácter diagnóstico de sauriquios basales (e.g. *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Panphagia*, *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*; Novas, 1993; 1996; Sereno et al., 1993; 2013; Bittencourt & Kellner, 2009; Martínez & Alcober, 2010; Langer et al., 2011), sauropodomorfos basales (e.g. *Saturnalia*, *Riojasaurus*, *Massospondylus*, *Plateosaurus*, *Adeopapposaurus*; Bonaparte, 1972; Cooper, 1981; Galton, 1986; Langer, 2003; Martínez, 2009) y terópodos basales (e.g. *Eodromaeus*, *Tawa*; Nesbitt et al., 2009; Martínez et al., 2011) utilizado por varios autores para separar a estos grupos de los Neotheropoda (Langer, 2004; Langer & Benton, 2006; Nesbitt et al., 2009). El ala

preacetabular corta, sin extenderse por delante del nivel del acetábulo, es evidentemente una plesiomorfía de Dinosauria, ya que en los dinosauriformes y arcosaurios se encuentra el mismo estado (e.g. *Lagerpeton*, *Marasuchus*, *Silesaurus*; Arcucci, 1986; Sereno & Arcucci, 1994; Dzik, 2003). Este estado plesiomórfico de Dinosauria se conserva hasta algunos taxones considerados terópodos basales (e.g. *Eodromaesus*, *Tawa*; Nesbitt et al., 2009; Martínez et al., 2011). *Chilesaurus* posee la condición apomórfica de Neotheropoda (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Syntarsus*, *Elaphrosaurus*, *Allosaurus*; Raath, 1969; Madsen, 1976a; Welles, 1984; Colbert, 1989; Rauhut & Carrano, 2016), presentando un ala preacetabular muy extendida anteriormente, sobrepasando el límite anterior del pedicelo púbico.

4. ***Fosa en el ilion para la inserción del músculo caudofemoralis brevis presente como una fosa en la superficie ventral del ala postacetabular*** (carácter 196 de Nesbitt et al., 2009). La presencia de una superficie en el ala postacetabular del ilion para la inserción del músculo *caudofemoralis brevis* ha sido definido como un rasgo diagnóstico de Dinosauria (Gauthier & Padian, 1985; Novas, 1996) y Saurischia (Gauthier, 1986). Sin embargo, en varios Dinosauriformes (e.g. *Silesaurus*, *Dromomeron*; Dzik, 2003; Irmis et al., 2007) se ha descrito una fosa brevis en el ilion, por lo cual es posible que este rasgo sea una plesiomorfía de Dinosauria. Sin embargo, en los Ornithischia basales (e.g. *Scelidosaurus*, *Lesothosaurus*, *Agilisaurus*; Baron et al., 2017a, *contra* Langer & Benton, 2006) se ha descrito una fosa brevis ventrolateralmente ubicada. De la misma manera, en varios Saurischia basales y Theropoda basales (e.g. *Panphagia*, *Chindesaurus*, *Guaibasaurus*, *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, *Tawa*; Novas, 1993; Long & Murry, 1995; Nesbitt et al., 2009; Bittencourt & Kellner, 2009; Martínez & Alcober, 2009; Ezcurra, 2010; Langer et al., 2011), la superficie para el músculo *caudofemoralis brevis* no forma una fosa, sino que está presente como una plataforma en el lado lateral del extremo posteroventral del ala postacetabular o está ausente. De esta manera, es posible que la ubicación ventrolateral de la fosa brevis sea una sinapomorfía de Dinosauria, retenida en los Ornithischia, Sauropodomorfos y Theropoda basales, y revertida en los Neotheropoda. En *Chilesaurus* se presenta la condición diagnóstica de Neotheropoda (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Dilophosaurus*, *Elaphrosaurus*; Welles, 1984; Colbert, 1989; Rauhut & Carrano, 2016), donde la superficie para el músculo *caudofemoralis brevis* forma una fosa bien definida, alargada anteroposteriormente y ubicada ventralmente en el extremo posterior del ala postacetabular.

5. **Altura de la hoja ilíaca mayor que la altura entre el margen dorsal de la cresta supraacetabular y el contacto pubis-isquion** (carácter 201 de Nesbitt et al., 2009). En los Dinosauriformes (e.g. *Marasuchus*, *Pseudolagosuchus*, *Silesaurus*; Arcucci, 1989; Sereno & Arcucci, 1994; Dzik, 2003) la altura de la hoja ilíaca es menor o casi igual a la altura entre el borde dorsal del acetábulo y el contacto púbico-isquiónico. En los Ornithischia basales (e.g. *Eocursor*, *Lesothosaurus*, *Scelidosaurus*, *Stormbergia*, *Heterodontosaurus*; Santa Luca, 1980; Butler, 2005; 2010; Baron et al., 2017a) la hoja ilíaca es muy baja, siendo mucho menor a la altura entre la cresta supraacetabular y el contacto púbico-isquiónico. Esto también ocurre en los Saurischia basales y sauropodomorfos basales (e.g. *Adeopapposaurus*; Martínez, 2009), incluyendo los Herrerasauridae (e.g. *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*; Novas, 1993; Bittencourt & Kellner, 2009), y terópodos basales (e.g. *Tawa*; Nesbitt et al., 2009). En los neoterópodos (e.g. *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Limusaurus*, *Dilophosaurus*, *Allosaurus*; Madsen, 1976a; Welles, 1984; Colbert, 1989; Xu et al., 2009) la hoja ilíaca se hace mucho más alta, extendiendo dorsoventralmente mucho más que la altura desde el borde dorsal del acetábulo hasta el contacto púbico-isquiónico. Esta última característica es la que muestra *Chilesaurus*.

6. **Ala preacetabular del ilion alta** (carácter 275 de Carrano et al., 2012; carácter 248 de Yates, 2007). En los Ornithischia (e.g. *Lesothosaurus*, *Manidens*, *Abriectosaurus*, *Heterodontosaurus*; Santa Luca, 1980; Sereno, 1991; 2012; Pol et al., 2011b; Baron et al., 2017a), donde el ala preacetabular está bien desarrollada anteriormente, ésta no es alta, y se reduce aproximadamente a la mitad de la altura de la hoja ilíaca sobre el acetábulo. En los saurisquios basales, sauropodomorfos basales y terópodos basales el ala preacetabular está muy pobremente desarrollada, y su altura es baja, reduciéndose a menos de la mitad de la altura de la hoja ilíaca sobre el acetábulo. Por otro lado, los Neotheropoda poseen un ala preacetabular muy alta, tanto o más que la altura de la hoja ilíaca por encima del acetábulo. Este estado apomórfico de los neoterópodos está presente en *Chilesaurus*.

7. **Ilion sin tuberosidad que contacte el ala preacetabular con la cresta supraacetabular** (carácter 250 de Yates, 2007). La presencia de una tuberosidad conectando la parte posterior del ala preacetabular con la cresta supraacetabular es un carácter que ha sido poco mencionado en la literatura (Gauthier, 1986; Yates, 2007; Ezcurra, 2010). Examinando la cara lateral del ilion de los saurisquios basales (e.g. *Chindesaurus*, *Guaibasaurus*; Long & Murry, 1995; Langer et al., 2011),

sauropodomorfos basales (e.g. *Saturnalia*, *Chromogisaurus*; Langer, 2003; Ezcurra, 2010; Martínez et al., 2013) y terópodos basales (e.g. *Tawa*; Nesbitt et al., 2009: Fig. 2C) puede verse una tuberosidad, también llamada cresta ilíaca preacetabular, conectando el ala preacetabular con la parte dorsal de la cresta supraacetabular. La carencia de esta tuberosidad, con una superficie lisa entre el ala preacetabular y la cresta supraacetabular es el estado apomorfo que se observa en los neoterópodos (e.g. *Coelophys*, *Syntarsus*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Allosaurus*; Gilmore, 1920; Raath, 1969; Madsen, 1976a; Welles, 1984; Colbert, 1989; Tykoski, 2005) y que está presente en *Chilesaurus*.

8. Trocánter dorsolateral en el extremo proximal del fémur, reducido o ausente (carácter 300 de Smith et al., 2008). Un trocánter dorsolateral en el extremo proximal del fémur ha sido documentado en Ornithischia basales (e.g. *Eocursor*, *Lesothosaurus*, Butler, 2010; Baron et al., 2017a), saurisquios basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Pampadromaeus*, *Staurikosaurus*, *Herrerasaurus*; Novas, 1993; Langer, 2004; Langer et al., 2011; Müller et al., 2015) y sauropodomorfos basales (e.g. *Saturnalia*, *Efraasia*, *Coloradisaurus*; Langer, 2003; Langer & Benton, 2006; Apaldetti et al., 2013). Si bien, en varios de estos grupos esta estructura está reducida a una cresta anterolateral (e.g. *Staurikosaurus*; Bittencourt & Kellner, 2009), o también llamada cresta obturadora, la cual marcaría la inserción del músculo *iliotrochantericus*, en los neoterópodos (e.g. *Syntarsus*, *Liliensternus*, *Dilophosaurus*; Welles, 1984; Tykoski, 2005; Langer & Benton, 2006) está mucho más reducida o, en la mayoría (e.g. *Berberosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Allosaurus*; Madsen, 1976a; Allain et al., 2007; Rauhut & Carrano, 2016), ausente. En *Chilesaurus* no hay evidencia de una cresta o trocánter en el lado dorsolateral del extremo proximal del fémur, por lo cual presenta el estado apomórfico para Neotheropoda.

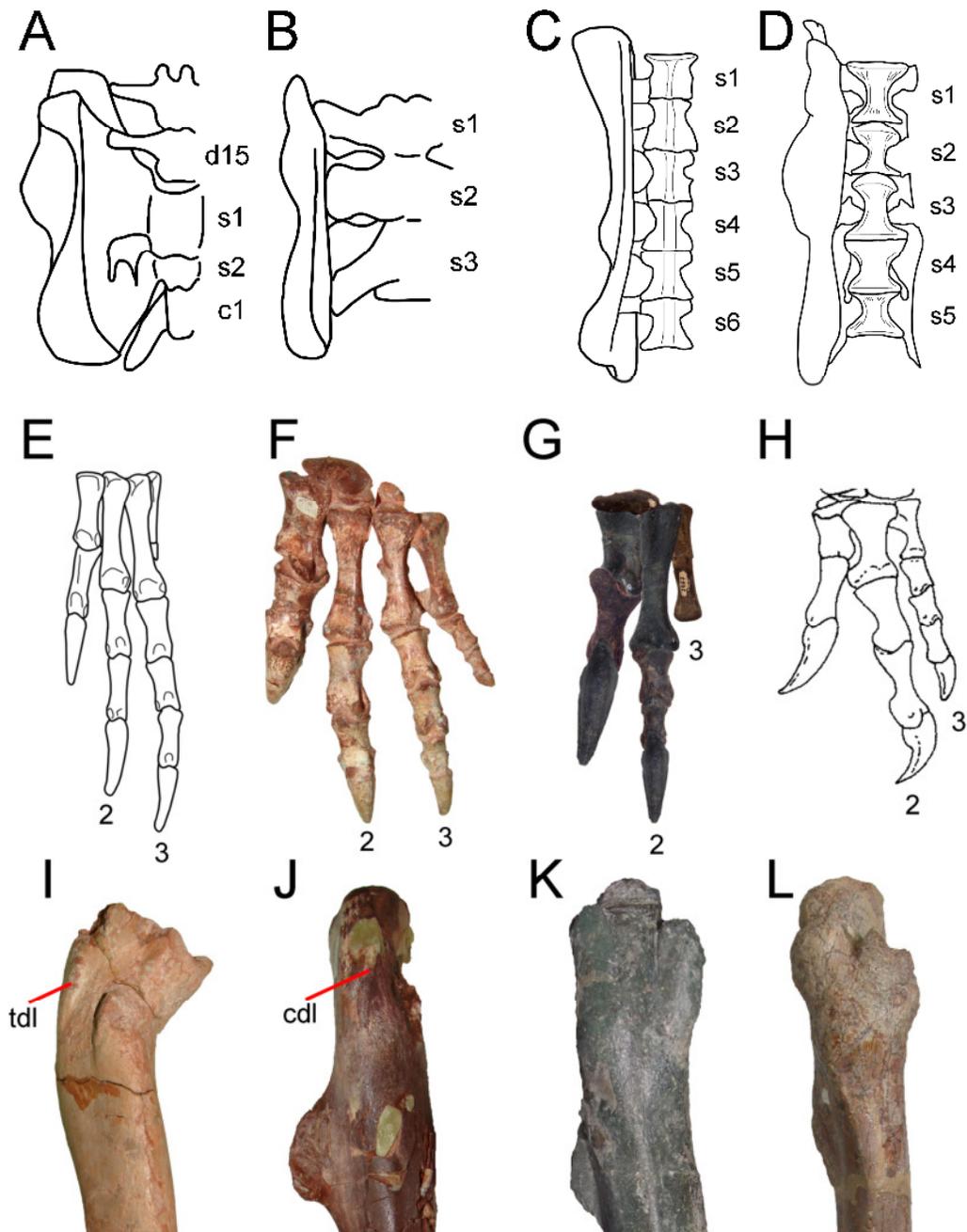


Figura 115. Caracteres diagnósticos de Neotheropoda presentes en *Chilesaurus*. **A-D**, vértebras sacras en vista dorsal de *Herrerasaurus* (**A**, modificado de Novas, 1993), *Riojasaurus* (**B**, modificado de Novas, 1996), *Chilesaurus* (**C**, reconstrucción basada en el ejemplar SNGM-1935), *Allosaurus* (**D**, modificado de Madsen, 1976). **E-H**, manos izquierdas en vista dorsal de *Herrerasaurus* (**E**, modificado de Sereno, 1993), *Adeopapposaurus* (**F**, PVSJ 610), *Chilesaurus* (**G**, reconstrucción basada en varios ejemplares), *Acrocanthosaurus* (**H**, modificado de Currie y Carpenter, 2000). **I-L**, extremos proximales de fémures derechos en vista lateral de *Guaibasaurus* (**I**, MCN

PV2355), *Adeopapposaurus* (J, PVSJ559), *Chilesaurus* (K, SNGM-1936), *Elaphrosaurus* (L, MB R 4960). **Referencias:** **cdl**, cresta dorsolateral; **tdl**, trocánter dorsolateral. Notar la presencia de más de tres sacras en *Chilesaurus* y *Allosaurus*, la longitud del dedo 3 más corta que el dedo 2 en *Chilesaurus* y *Acrocanthosaurus*, y la ausencia de trocánter o cresta dorsolateral en *Chilesaurus* y *Elaphrosaurus*.

➤ En los análisis efectuados con la matriz de Nesbitt et al. (2009), Carrano et al. (2012) y la matriz modificada de Smith et al. (2008), *Chilesaurus* se anidó dentro de los Averostra. Uno de los rasgos sinapomórficos de este grupo, presente en *Chilesaurus*, es el siguiente:

1. **Costillas sacras compartidas entre dos vértebras sacras** (carácter 146 de Nesbitt et al., 2009). En saurisquios basales (e.g. *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*; Galton, 1977; Novas, 1993; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013) y sauropodomorfos basales (e.g. *Saturnalia*, *Riojasaurus*, *Thecodontosaurus*, *Adeopapposaurus*; Novas, 1993; Benton et al., 2000; Langer, 2003; Martínez, 2009) las costillas sacras están conectadas al cuerpo vertebral de una sólo sacra. El estado presente en los sauríquios basales constituiría en los Theropoda una plesiomorfía, presente en taxones basales (e.g. *Coelophysis*; Colbert, 1989). En los Ceratosauria (e.g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*; Gilmore, 1920; Carrano et al., 2002) y Tetanurae (e.g. *Allosaurus*, *Megalosaurus*; Madsen, 1976a; Benson, 2010), las costillas sacras están compartidas entre dos cuerpos vertebrales de las sacras, constituyendo el estado apomórfico para este rasgo. Este estado del carácter es el que presenta *Chilesaurus*.

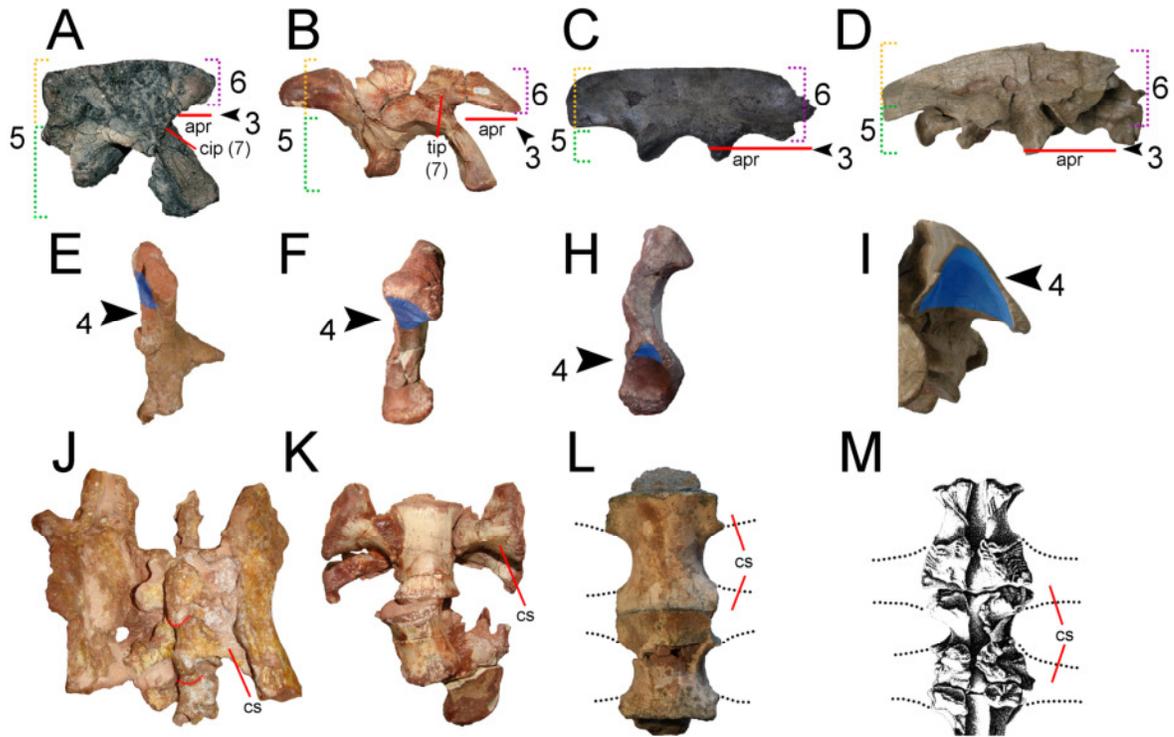


Figura 116. Caracteres diagnósticos de Neotheropoda (A-I) y Averostrans (J-M) presentes en *Chilesaurus*. **A-D**, iliones derechos de *Staurikosaurus* (A, MCZ 1669, revertido), *Adeopapposaurus* (B, PVSJ 610), *Chilesaurus* (C, SNGM-1936), *Elaphrosaurus* (D, MB R 4960). **E-I**, iliones derechos en vista posterior de *Guaibasaurus* (E, MCN PV2355), *Adeopapposaurus* (F, PVSJ 610), *Chilesaurus* (H, SNGM-1889), *Elaphrosaurus* (I, MB R 4960). **J-M**, sacros en vista ventral de *Guaibasaurus* (J, UFRGS PV0725T), *Adeopapposaurus* (K, PVSJ 610), *Chilesaurus* (L, SNGM-1936), *Allosaurus* (M, modificado de Madsen, 1976). **Referencias:** **apr**, ala preacetabular; **cip**, cresta ilíaca preacetabular; **cs**, costilla sacra; **tip**, tubérculo ilíaco preacetabular. Los números hacen referencia a los caracteres discutidos más arriba: 3, extensión del ala preacetabular del ilion; 4, ubicación de la fosa brevis; 5, altura de la hoja ilíaca; 6, altura del ala preacetabular del ilion; 7, tuberosidad que contacta el ala preacetabular con la cresta supraacetabular. Notar que las costillas sacras de *Chilesaurus* y *Allosaurus* están compartidas entre dos sacras, mientras que en *Guaibasaurus* y *Adeopapposaurus* cada costilla sacra sale de una vértebra sacra.

➤ Finalmente, *Chilesaurus* se anidó dentro de los Tetanurae en los análisis efectuados con la matriz de Carrano et al. (2012) y con la matriz modificada de Smith et al. (2008), gracias a la presencia de los siguientes caracteres:

1. Cresta deltopectoral del húmero prominente proximodistalmente (carácter 234 de Carrano et al., 2012). Numerosos autores han utilizado la extensión proximodistal de la cresta deltopectoral para separar a diferentes grupos de terópodos (Bakker & Galton, 1974; Gauthier, 1986; Novas, 1996; Benton et al., 2000; Rauhut, 2003). Sin embargo, recientemente Ezcurra (2012) no encuentra grupos naturales que compartan estos estados, y por el contrario, encuentra una gran variación entre los géneros de saurisquios y terópodos basales. A pesar de esto, en los saurisquios basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Eoraptor*; Ezcurra, 2012; Sereno et al., 2013), sauropodomorfos basales (e.g. *Saturnalia*, *Adeopapposaurus*, *Pantyraco*, *Mussaurus*; Langer et al., 2007; Martínez, 2009; Galton & Kermarck, 2010; Otero & Pol, 2013) y terópodos basales (e.g. *Eodromaeus*, *Tawa*, *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Segisaurus*; Raath, 1977; Nesbitt et al., 2009; Martínez et al., 2011; Ezcurra, 2012; Rauhut & Carrano, 2016) la cresta deltopectoral no excede el 45% de la longitud total del húmero. *Chilesaurus* presenta una cresta deltopectoral que abarca más del 48% de la longitud del húmero, un porcentaje muy cercano al que muestran los Tetanurae basales (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Torvosaurus*; *Baryonyx*, *Megalosaurus*; Galton & Jensen, 1979; Charig & Milner, 1997; Benson, 2010; Ezcurra, 2012) y algunos sauropodomorfos (e.g. *Plateosaurus*, *Massospondylus*, *Unaysaurus*; Cooper, 1981; Leal et al., 2004). De esta manera, *Chilesaurus* posee el estado apomórfico presente en tetanuros basales, y que podría haberse obtenido convergentemente en algunos sauropodomorfos basales.

2. Metacarpiano I con el ángulo entre la superficie proximal y la faceta para el metacarpiano II, obtuso (carácter 255 de Carrano et al., 2012). En saurisquios basales (e.g. *Eoraptor*, *Guaibasaurus*, *Herrerasaurus*; Sereno, 1993; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013), sauropodomorfos basales (e.g. *Thecodontosaurus*, *Massospondylus*, *Plateosaurus*, *Riojasaurus*, *Adeopapposaurus*; Cooper, 1981; Galton, 1984; 1990; Benton et al., 2000; Martínez, 2009) y terópodos basales (*Eodromaeus*, *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Dilophosaurus*; Galton, 1971; Welles, 1984; Colbert, 1989; Martínez et al., 2011) el metacarpiano I posee una superficie proximal relacionada a la faceta para el metacarpiano II en ángulo recto o levemente agudo. En los Tetanurae (e.g. *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*; Madsen, 1976a; Currie & Carpenter, 2000) la superficie

proximal del metacarpiano I está en ángulo obtuso respecto a la superficie de articulación con el metacarpiano II. Esta misma condición posee *Chilesaurus*.

3. **Metacarpiano IV ausente** (caracter 241 de Smith et al., 2008). En saurisquios basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Sereno, 1993; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013), sauropodomorfos basales (e.g. *Thecodontosaurus*, *Massospondylus*, *Adeopapposaurus*; Cooper, 1981; Benton et al., 2000; Martínez, 2009) y algunos terópodos basales (*Eodromaesus*; Martínez et al., 2011), las manos presentan 5 metacarpianos, mientras que en la mayoría de los terópodos basales, como en Coelophysoidea y Ceratosauria (e.g. *Tawa*, *Coelophysis*, *Syntarsus*, *Dilophosaurus*, *Limusaurus*, *Eoabelisaurus*; Galton, 1971; Welles, 1984; Colbert, 1989; Nesbitt et al., 2009; Xu et al., 2009; Pol & Rauhut, 2012), las manos carecen de dígito 5, y el dígito 4 está reducido, aunque con el metacarpiano IV presente. La ausencia de metacarpiano IV es el estado apomórfico de Tetanurae (Rauhut, 2003), ya que éstos carecen del mismo (e.g. *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Baryonyx*; Madsen, 1976a; Charig & Milner, 1997; Currie & Carpenter, 2000; Chure, 2001), y es el estado que presenta *Chilesaurus*.

4. **Fosa brevis angosta, con márgenes sub-paralelos** (carácter 309 de Smith et al., 2008). En los terópodos basales, Coelophysoidea y Ceratosauria (e.g. *Dilophosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Limusaurus*, *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*; Gilmore, 1920; Welles, 1984; Xu et al., 2009; Carrano et al., 2011; Rauhut & Carrano, 2016) la fosa brevis está representada como una profunda fosa en el extremo posteroventral del ala postacetabular del ilion, de bordes divergentes y muy ancha posteriormente. En los Tetanurae (e.g. *Megalosaurus*, *Sinraptor*, *Afrovenator*, *Allosaurus*; Madsen, 1976a; Currie & Zhao, 1993; Sereno et al., 1994; Benson, 2010a) la fosa brevis posee bordes subparalelos y no se abre posteriormente, por lo cual se desarrolla como una larga fosa. Este último estado es el que presenta *Chilesaurus*.

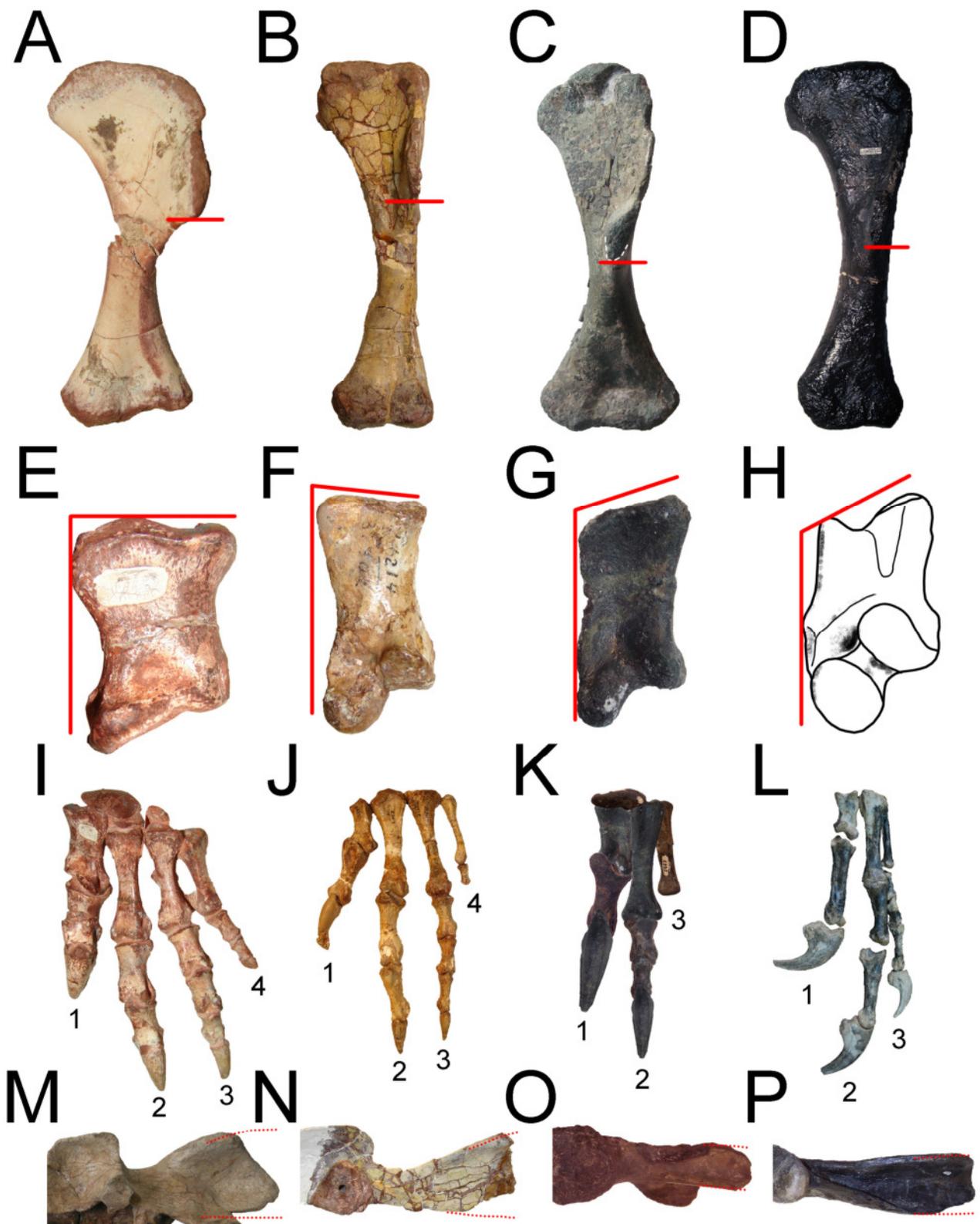


Figura 117. Caracteres diagnósticos de Tetanurae presentes en *Chilesaurus*. A-D, húmeros izquierdos en vista anterior de *Adeopapposaurus* (A, PVSJ610), *Dilophosaurus* (B, UCMP 37302), *Chilesaurus* (C, SNGM-1935), *Eustreptospondylus*

(D, OUMNH J.13558). E-H, metacarpianos 1 en vista dorsal de *Adeopapposaurus* (E, PVSJ610), *Dilophosaurus* (F, UCMP 37302), *Chilesaurus* (G, SNGM-1935), *Allosaurus* (H, modificado de Madsen, 1976). I-L, manos izquierdas en vista dorsal de *Adeopapposaurus* (I, PVSJ610), *Dilophosaurus* (J, UCMP 37302), *Chilesaurus* (K, reconstrucción basada en varios ejemplares), *Guanlong* (L, IVPP V14531). M-P, fosa brevis en vista ventral de *Elaphrosaurus* (M, MB R 4960), *Dilophosaurus* (N, UCMP 37302), *Chilesaurus* (O, SNGM-1889), *Allosaurus* (P, YPM 4944). Las líneas rojas en A-D indican el nivel proximodistal que alcanza la cresta deltopectoral; la línea blanca punteada en C marca el borde distal del tubérculo terminal en la cresta deltopectoral; las líneas rojas en E-H indican la relación entre la superficie proximal del metatarsiano 1 y la faceta para la articulación con el metatarsiano II; las líneas punteadas rojas en M-P indican los bordes de la fosa brevis.

Rasgos conflictivos de *Chilesaurus*

La posición basal de *Chilesaurus* dentro de Tetanurae (ver Figuras 107 y 108) es conflictiva con la presencia de varios rasgos altamente derivados de Coelurosauria, como por ejemplo:

- ***Pubis rotado posteroventralmente y relacionado al isquion, condición opistopúbica.*** Esta característica constituye uno de los tópicos más estudiados sobre la anatomía de los dinosaurios, ya que la morfología de la cintura pélvica ha sido tomada para separar los grandes grupos de Ornithischia y Saurischia (Seeley, 1888). Dentro de los Theropoda, la mayor parte de los clados conserva el estado plesiomórfico de este carácter, reteniendo una condición propúbica, es decir, con el pubis dirigido anteriormente. La presencia de un pubis retrovertido, en posición posteroventral y más relacionado al isquion, ha sido un rasgo utilizado por numerosos autores (Barsbold, 1979; Barsbold & Perle, 1980; Xu et al., 2002) para definir varios clados de Coelurosauria derivados, particularmente maniraptoriformes (e.g. Therizinosauria) y varios grupos muy cercanos a las aves (Dromaeosauridae, Troodontidae, Alvarezsauridae, etc.). En los Coelurosauria, los grupos (e.g. Tyrannosauroidae, Compsognathidae, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria) mantienen un pubis dirigido anteriormente, es decir, el estado plesiomórfico del carácter. En los grupos donde el pubis está retrovertido, existen diferencias entre sí y con respecto a *Chilesaurus*. En los Therizinosauria, los géneros más basales (*Falcarius*, *Jianchangosaurus*; Kirkland et al., 2005; Pu et al., 2013) no poseen condición opistopúbica, manteniendo el estado

plesiomórfico, mientras que los demás géneros conocidos poseen condición opistopúbica (e.g. *Segnosaurus*, *Enigmosaurus*, *Nothronychus*, *Nanshiungosaurus*; Barsbold & Perle, 1980; Clark et al., 2004; Zanno et al., 2009; Zanno, 2010a). Sin embargo, en estos últimos el pubis no llega a estar casi en contacto con el isquion, como ocurre en *Chilesaurus*. En estos terizinosaurios el vástago del pubis está dirigido posteroventralmente pero no se contacta con el isquion debido al desarrollo de un proceso obturador en la mitad distal del vástago. En los Troodontidae pocos taxones han conservado los elementos completos de la cintura pélvica. Sin embargo, en los géneros donde el pubis e isquion están presentes, son pocos los que poseen el pubis retrovertido (e.g. *Sinovenator*, *Latenivenatrix*, *Jianianhualong*, *Liaoningvenator*; Xu et al., 2002, 2017; Reest & Currie, 2017; Shen et al., 2017), mientras que la mayoría poseen un pubis propúbico o dirigido ventralmente (e.g. *Saurornithoides*, *Sinornithoides*, *Sinusoanasus*, *Mei*, *Talos*, *Gobivenator*; Xu & Wang, 2004; Norell et al., 2009; Zanno et al., 2011; Gao et al., 2012; Tsuihiji et al., 2014). *Chilesaurus* comparte con los troodontidos con pubis retrovertido, la presencia de un largo y grácil vástago, pero se diferencia en que estos últimos presentan pie púbico bien desarrollado y no está íntimamente relacionado al isquión, como se observa en *Chilesaurus*. Similarmente en los Dromaeosauridae y Avialae basales, el pubis es retrovertido y de vástago alargado y grácil en la mayoría de los taxones (e.g. *Bambiraptor*, *Balaur*, *Hesperonychus*, *Adasaurus*, *Velociraptor*, *Unenlagia*, *Xiaotingia*; Novas & Puerta, 1997; Norell & Makovicky, 1997; Burnham et al., 2000; Longrich & Currie, 2009; Csiki et al., 2010; Xu et al., 2011; Turner et al., 2012; Cau et al., 2015), como sucede en *Chilesaurus*, pero difieren en la presencia de un gran pie púbico proyectado posteriormente y en que el pubis no está íntimamente relacionado al isquion. Finalmente, en los Alvarezsauridae (e.g. *Mononykus*, *Parvicursor*, *Xixianykus*, *Bonapartenykus*; Perle et al., 1993; Karhu & Rautian, 1996; Hutchinson & Chiappe, 1998; Xu et al., 2010; Agnolin et al., 2012) la morfología del pubis retrovertido es más similar a la de *Chilesaurus* comparado con los grupos anteriores, con un vástago largo y grácil, casi en contacto con el isquion y sin pie púbico bien desarrollado, aunque en algunos taxones (e.g. *Patagonykus*; Novas, 1996) aparece un pie púbico más similar al de los Troodontidae.

- ***Amplio proceso supratrocantérico del ilion.*** El proceso supratrocantérico (= “antitrocanter posterior” de Turner et al., 2011) es una estructura rugosa, de contorno subtriangular en vista dorsal, que sobresale del borde dorsal en la parte posterior de la hoja ilíaca. Esta estructura ha sido definida en Neornithes (Hutchinson, 2001a) y se la

identificado en varios Dromaeosauridae (e.g. *Unenlagia*, *Saurornitholestes*, *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Mahakala*; Hutchinson, 2001; Novas, 2004; Turner et al., 2011; 2012). En *Chilesaurus* hay un gran proceso supratrocánterico en el borde dorsal del ala postacetabular.

- ***Cresta supraacetabular reducida.*** En la gran mayoría de los terópodos existe una gran cresta supraacetabular que cubre la cabeza del fémur (e.g. *Segisaurus*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Falcarius*, *Archaeornithomimus*, *Mononykus*; Gilmore, 1920; Madsen, 1976; Welles, 1984; Bonaparte, 1986; Chiappe et al., 1996; Smith & Galton, 1990; Brochu, 2003; Carrano et al., 2005; Zanno, 2010b; Rauhut & Carrano, 2016). Sin embargo, en algunos maniraptoriformes basales (e.g. *Microvenator*, *Nomingia*, *Nankangia*, *Jianchangosaurus*; Makovicky & Sues, 1998; Barsbold, 2000; Lü et al., 2013; Pu et al., 2013) y en varios maniraptores (e.g. *Velociraptor*, *Deinonychus*, *Mahakala*, *Liaoningvenator*; Ostrom, 1969; Norell & Makovicky, 1997; Turner et al., 2011; Shen et al., 2017) la cresta supraacetabular está ausente o muy pobremente desarrollada. En *Chilesaurus* la cresta supraacetabular es similar a la condición de estos últimos grupos, careciendo de cresta o reborde sobresaliente del techo del acetábulo.

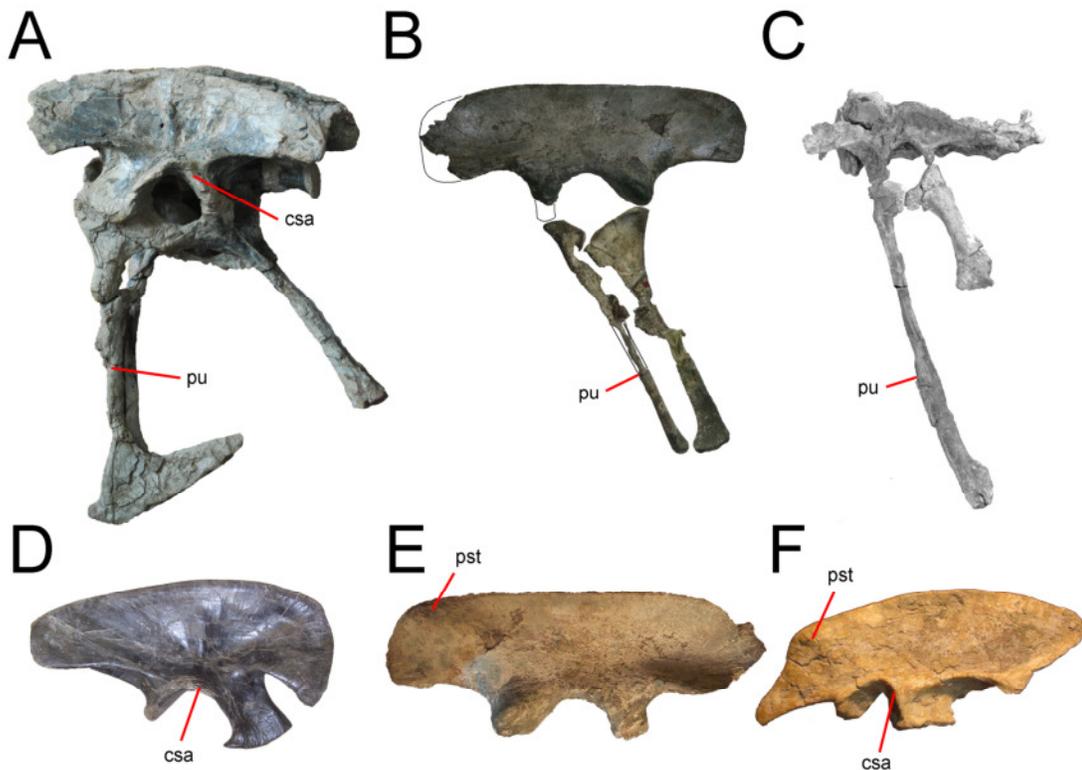


Figura 118. Rasgos de celurosauria derivados presentes en *Chilesaurus*. **A-C**, pelvis izquierda de *Guanlong* (**A**, IVPP V14531, revertido), *Chilesaurus* (**B**, SNGM-1936) y *Sinovenator* (**C**, modificado de Xu et al., 2002, revertido). **D-F**, iliones derechos en vista lateral de *Allosaurus* (**D**, YPM 4944, revertido), *Chilesaurus* (**E**, SNGM-1936) y *Unenlagia* (**F**, MCF PVPH 78). **Referencias:** **csa**, cresta supracetabular; **pst**, proceso supratrocanterico; **pu**, pubis.

Estos rasgos derivados están combinados con una serie de caracteres plesiomórficos presentes en saurisquios basales, sauropodomorfos y/o terópodos basales, a saber:

- **Lámina prezigodiapofisial y la fosa anterior triangular asociada (fosa prezigapofisial centrodiapofisial) en las vertebrae dorsales, presente sólo en las dorsales anteriores** (carácter 158 de Yates, 2007). Una fosa triangular anterior (también llamada fosa prezigapofisial centrodiapofisial o cavidad infraprezigapofisial; Makovicky, 1997; Bonaparte, 1999; Yates et al., 2012), delimitada por la lámina prezigodiapofisial, la lámina centrodiapofisial anterior y la lámina centroprezigapofisial, está presente en las vértebras dorsales de los Sauropodomorpha (Bonaparte, 1999). Sin embargo, en los sauropodomorfos basales (e.g. *Plateosaurus*, *Antetonitrus*, *Mussaurus*; Bonaparte, 1999; Yates & Kitching, 2003; Yates et al., 2012; Otero & Pol, 2013) esta estructura está presente solo en las dorsales anteriores, reduciéndose en las dorsales medias (hasta las dorsales 6 y 7 generalmente) y perdiéndose en las dorsales posteriores donde se reducen las láminas antedichas sin delimitar una fosa. En *Eoraptor* se observa la condición de los sauropodomorfos basales, con la fosa prezigapofisial centrodiapofisial en las dorsales anteriores y careciendo de la misma en las dorsales posteriores debido a la reducción de las láminas que la delimitan (Sereno et al., 2013). En los Herrerasauridae la fosa prezigapofisial centrodiapofisial se mantiene hasta las dorsales posteriores (e.g. *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, *Sanjuansaurus*; Novas, 1993; Bittencourt & Kellner, 2009; Alcober & Martínez, 2010). Esta condición ha sido separada en muchas matrices, a través del estado 2 de este carácter. En los neoterópodos la fosa prezigapofisial centrodiapofisial está en las dorsales anteriores y posteriores, compartiendo el estado de los Herrerasauridae, aunque en las dorsales posteriores la fosa triangular anterior está más reducida debido a la migración dorsal de las parapófisis (e.g. *Cryolophosaurus*; Smith et al., 2007). En *Chilesaurus* está la condición

plesiomórfica de Saurischia, mostrando una fosa triangular anterior sólo en las dorsales anteriores.

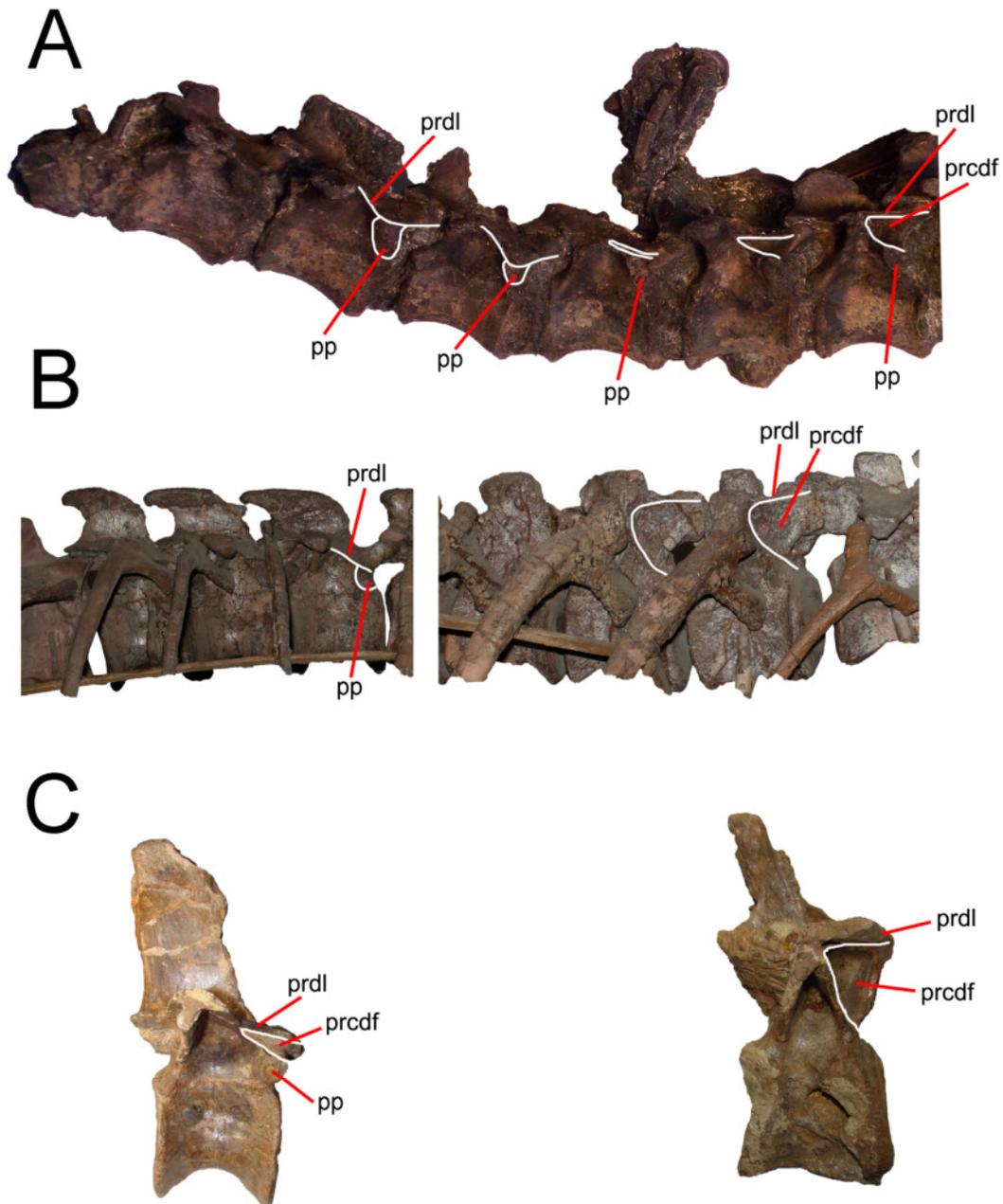


Figura 119. Vertebrae dorsales de *Chilesaurus* (A, SNGM-1935), *Plateosaurus* (B, ejemplar GPIT montado b) y *Piatnitzkysaurus* (C, PVL 4073). Las vértebras de *Piatnitzkysaurus* corresponden a la dorsal 13 (derecha) y 17 (izquierda). **Referencias:** **pp**, parapófisis; **prcdf**, cavidad prezigapofisial centrodiapofisial; **prdl**, lámina prezigodiapofisial. Notar en *Chilesaurus* y *Plateosaurus* la ausencia de cavidad prezigapofisial centrodiapofisial en las dorsales posteriores.

- ***Surco del ligamento oblicuo en la superficie posterior de la cabeza femoral poco marcado y con una tuberosidad medial levemente desarrollada.*** La presencia de un surco oblicuo posteromedial asociado a un tubérculo, en el extremo proximal del fémur ha sido reconocido en varios saurisquios basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Pampadromaeus*; Novas, 1996; Müller, 2015) y sauropodomorfos basales (e.g. *Saturnalia*, *Anchisaurus*, *Adeopapposaurus*; Galton & Cluver, 1976; Langer, 2003; Martínez, 2009). En varios ornitisquios (e.g. *Scutellosaurus*, *Lesothosaurus*, *Hypsilophodon*, *Orodromeus*; Galton, 1974; Colbert, 1981; Scheetz, 1999; Baron et al., 2017a) aparece un surco poco profundo o una zona estriada del lado posteromedial del extremo proximal del fémur, pero en unos pocos taxones (e.g. *Jeholosaurus*, *Changchunsaurus*; Butler et al., 2011; Han et al., 2012), se ha documentado la presencia de una prominencia o tubérculo delimitándolo medialmente. Por otro lado, los neoterópodos (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Allosaurus*; Madsen, 1976; Welles, 1984; Padian, 1986) se caracterizan por poseer un surco oblicuo mucho más profundo que los grupos anteriores y con un tubérculo posteromedial bien marcado. Teniendo en cuenta su presencia en algunos Ornithischia, este rasgo podría ser una apomorfía de Dinosauria, perdida en otros ornitisquios basales. Sin embargo, también podría ser una plesiomorfía de Dinosauria, dado que se ha documentado una tuberosidad posteromedial en el extremo proximal del fémur en algunos Dinosaurimorpha (e.g. *Dromomeron*; Irmis et al., 2007), aunque no está presente en los Silesauridae y otros taxones cercanos a los dinosaurios (e.g. *Lagerpeton*, *Marasuchus*, *Eocoelophysis*, *Silesaurus*, *Sacisaurus*, *Diodorus*; Novas, 1996; Dzik, 2003; Ezcurra, 2006; Ferigolo & Langer, 2006; Kammerer et al., 2011), el grupo actualmente considerado más cercano a los Dinosauria. Esto podría evidenciar que esta estructura aparece convergentemente en algunos Dinosaurimorpha basales y en los Dinosauria. Por lo tanto, la presencia de un surco oblicuo posteromedial poco marcado asociado a un tubérculo levemente desarrollado, en el extremo proximal del fémur es un rasgo plesiomórfico de *Chilesaurus*.

- ***Ausencia de una fosa aductora y una cresta mediodistal en el extremo distal del fémur.*** En la gran mayoría de los terópodos, el extremo distal del fémur presenta una cresta medial marcada que forma parte de los bordes de una fosa aductora. Esta cresta está particularmente hipertrofiada en los Ceratosauria (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Rahiolisaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Genusaurus*, *Masiakasaurus*; Gilmore,

1920; Martínez et al., 1986; Carrano et al., 2002; Novas et al., 2010; Pol & Rauhut, 2012), mientras que en otros grupos aparece menos desarrollada, como en los Coelophysoidea (e.g. *Syntarsus*, *Dilophosaurus*, *Cryolophosaurus*; Raath, 1969; Welles, 1984; Smith et al., 2007), en varios tetanuros basales (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Magnosaurus*, *Condorraptor*, *Allosaurus*; Madsen, 1976a; Bonaparte, 1986; Rauhut, 2005; Benson, 2009; 2010b). Sin embargo, la presencia de este rasgo en los Tetanurae basales es variable, ya que varios géneros (e.g. *Megalosaurus*, *Eustreptospondylus*, *Baryonyx*; Charig & Milner, 1997; Benson & Xu, 2008; Benson, 2010a; Sadleir et al., 2008) carecen de esta cresta, mostrando una condición similar a *Chilesaurus*. Los Coelurosauria basales (e.g. *Chilantaisaurus*, *Fukuiraptor*, *Bicentenaria*, *Zuolong*, *Stokesosaurus*, *Alioramus*, *Tarbosaurus*; Azuma & Currie, 2000; Benson, 2008; Choiniere et al., 2010; Novas et al., 2012; Brusatte et al., 2012) también presentan esta cresta, de similar desarrollo a la de los Tetanurae no celurosaurianos. Es posible que este rasgo sea una apomorfia de los Neotheropoda, ya que los saurisquios basales (e.g. *Eoraptor*, *Herrerasaurus*; Novas, 1993; Sereno et al., 2013) y terópodos basales no presentan esta estructura (e.g. *Tawa*; Nesbitt et al., 2009). De esta manera, la ausencia de esta cresta en *Chilesaurus* y algunos Tetanurae basales constituye una plesiomorfia retenida en los mismos.

- ***Astrágalo con proceso ascendente bajo y robusto.*** En los terópodos el proceso ascendente del astrágalo tiende a ser cada vez más alto y aplanado anteroposteriormente desde los terópodos basales (e.g. *Zupaysaurus*, *Liliensternus*, *Dilophosaurus*; Welles, 1984; Ezcurra & Novas, 2007), con proceso ascendente relativamente bajo y ancho anteroposteriormente, hasta los maniraptores relacionados a las aves (e.g. *Mononykus*, *Patagonykus*, *Velociraptor*, *Deinonychus*, *Sinornithosaurus*; Ostrom, 1969; Novas, 1996; Norell & Makovicky, 1999; Xu et al., 1999), con proceso ascendente muy alto y aplanado. En *Chilesaurus* el proceso ascendente es bajo y relativamente ancho anteroposteriormente, comparable al de algunos saurisquios basales (e.g. *Guaibasaurus*, *Eoraptor*; Langer et al., 2011; Sereno et al., 2013), sauropodomorfos basales (e.g. *Riojasaurus*, *Massospondylus*, *Adeopapposaurus*; Bonaparte, 1972; Cooper, 1981; Martínez, 2009) y terópodos basales (e.g. *Chindesaurus*, *Tawa*, *Coelophysus*; Long & Murry, 1995; Nesbitt et al., 2009; Nesbitt & Ezcurra, 2015). Adicionalmente, comparte con varios de estos taxones la presencia de una marcada depresión elíptica posterior al proceso ascendente (Novas, 1989). Sin embargo, se diferencia de estos taxones en la ubicación anteroposterior del proceso ascendente, ya que en *Chilesaurus* el mismo está

sobre el borde anterior, mientras que en los taxones antes nombrados, el proceso ascendente está separado del borde anterior por una repisa o más posteriormente, ubicándose casi en la mitad de la longitud anteroposterior del astrágalo.

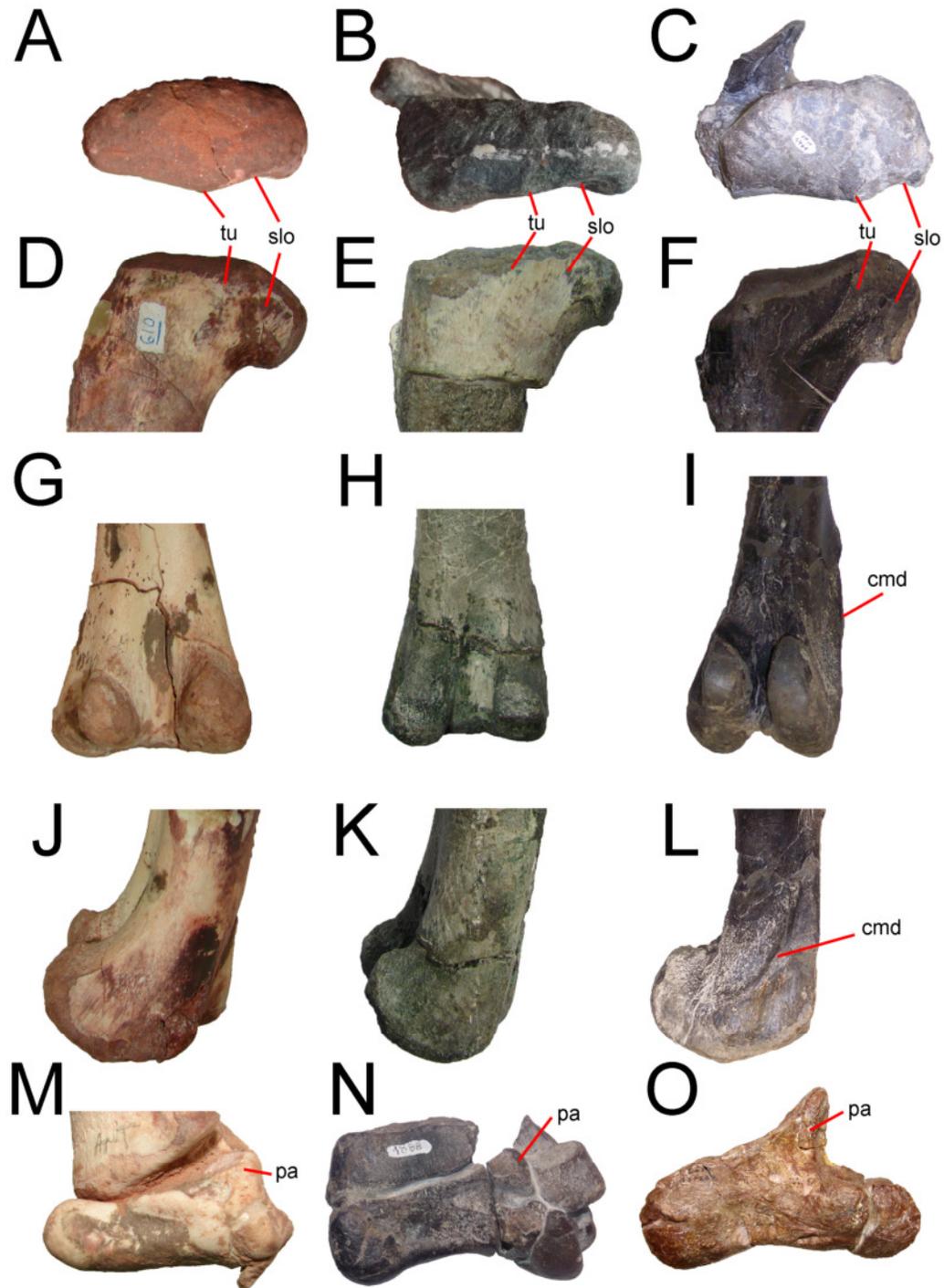


Figura 117. Características plesiomórficas de Saurischia retenidas en *Chilesaurus*. Extremos proximales de fémures izquierdos en vista proximal (A-C) y posterior (D-F) y extremos distales de fémures izquierdos en vista posterior (G-I) y

medial (J-L) de *Adeopapposaurus* (A,D,G,J, PVSJ569), *Chilesaurus* (B,E,H,K, SNGM-1936) y *Allosaurus* (C,F,I,L, YPM 4944). M-O, astrágalos izquierdos en vista anterior de *Adeopapposaurus* (M, PVSJ568), *Chilesaurus* (N, SNGM-1888) y *Dilophosaurus* (O, UCMP 37302). **Referencias:** **cmd**, cresta mediodistal; **pa**, proceso ascendente; **slo**, surco del ligamento oblicuo; **tu**, tubérculo. Notar el escaso desarrollo del tubérculo y el surco del ligamento oblicuo (B,E), la ausencia de cresta mediodistal (H,K) y el proceso ascende astragalar bajo (N) que presenta *Chilesaurus*.

Esta combinación de rasgos de Coelurosauria y de Sauropodomorpha recuerda a los dinosaurios herbívoros laurásicos del grupo Therizinosauria (Rauhut, 2003; Zanno, 2010a). Esto podría suponer la posición de *Chilesaurus* como un miembro de estos peculiares maniraptores, además de que ambos presentan dientes que denotan hábitos herbívoros.

Estas similitudes entre *Chilesaurus* y los Therizinosauria ameritan una comparación más detallada, que se hace a continuación.

Chilesaurus comparte con los Therizinosauria los siguientes caracteres:

1. **Presencia de dientes con forma de hoja.** *Chilesaurus* tiene dientes maxilares y dentarios con forma lateromedialmente comprimidos, en forma de hoja o espatulados, con la superficie apical proyectada medialmente y con una constricción entre la raíz y la corona. Esta morfología es similar a la que presentan algunos terizinosaurios basales, como *Falcarius*, *Jianchangosaurus* y *Beipianosaurus* (Xu et al., 1999; Kirkland et al., 2005; Pu et al., 2013). Las diferencias dentarias entre *Chilesaurus* y los Therizinosauria se dan en la morfología del ápice de la corona. En los Therizinosauria las coronas tienen forma triangular, con un vértice apical y bordes anterior y posterior al mismo con presencia de denticulos. En *Chilesaurus* no hay un vértice apical ya que la corona tiene forma subcuadrangular, con un margen dorsal recto anteroposteriormente, y sin denticulos. Además, los dientes de *Chilesaurus* se distinguen de los de los Therizinosauria porque en éstos el vértice apical está orientado posteriormente (Zanno et al., 2016).
2. **Amplio proceso supratrocánterico en el ilion.** En *Chilesaurus* el ilion presenta un proceso supratrocánterico en el extremo posterodorsal del ala postacetabular. Este rasgo, sumado a la presencia de alas pre y postacetabular bien desarrolladas dorsoventralmente, pedicelo púbico de igual o menor tamaño que el pedicelo isquiónico y carencia o reducción del proceso ventral en el extremo anterior del ala preacetabular,

cresta supracetabular ausente, y fosa brevis reducida son características que comparte *Chilesaurus* con *Jianchiangosaurus* (Pu et al., 2013), considerado un Therizinosauria basal. Sin embargo, en los demás therizinosaurios no están presentes estas características, diferenciándose claramente de *Chilesaurus*.

3. ***Pelvis opistopúbica.*** una pelvis opistopúbica ha sido reconocida para la gran mayoría de los Therizinosauria, desde los taxones basales (e.g. *Jianchiangosaurus*; Pu et al., 2013), aunque otros taxones basales poseen la condición plesiomórfica para Theropoda, con el pubis orientado anteriormente, como en *Falcarius* (Kirkland et al., 2005; Zanno, 2010b). Además, la morfología del pubis de *Chilesaurus* es similar a la de *Jianchiangosaurus* y *Falcarius*, en presentar el extremo proximal poco desarrollado y vástagos gráciles y largos, pero difiriendo en que éstos presentan un pie púbico bien desarrollado.

4. ***Pie tetradáctilo.*** *Chilesaurus* posee un pie constituido por cuatro metatarsos bien conspicuos, de los cuales tres (metatarsos II, III y IV) son robustos y anchos lateromedialmente, y uno es más reducido con el extremo proximal comprimido lateromedialmente (metatarso I). Esta morfología está presente en *Falcarius*, reconocido como uno de los Therizinosauria más basales. Sin embargo, en este último taxón el metatarso I no posee extremo proximal, sólo extremo distal y los extremos proximales de los metatarsos II, III y IV no poseen forma subcuadrangular como se observa en *Chilesaurus* (en vista proximal).

A pesar de que *Chilesaurus* comparte estos rasgos con los Therizinosauria basales, los mismos contrastan con los 18 caracteres derivados ausentes en *Chilesaurus* que son reconocidos usualmente para anidar a los therizinosaurios como coelurosaurios derivados, incluyendo: cervicales anteriores con la parte distal de las prezigapófisis ventralmente flexionada; centros vertebrales de las caudales anteriores de forma subrectacular y en forma de caja; fosa brevis en forma de plataforma; una articulación iliaca-isquiádica cóncavo-convexa; un isquion con proceso obturador desplazado proximalmente por una muesca y de extremo distal estrecho; tibia sin superficie de apoyo para el proceso ascendente del astrágalo; y un metatarsiano III en forma de reloj de arena en vista proximal (Clark et al., 2004; Zanno et al., 2009; Zanno, 2010a; 2010b). Además, *Chilesaurus* muestra diferencias importantes con los therizinosaurios en la morfología plesiomórfica de su astrágalo y calcáneo, el isquion alargado y en forma de vara, las extensas láminas mediales púbicas, y la estructura carpal simple, que

difiere de la inusual forma de los carpales distales típicos de los therizinosaurios (Xu et al., 1999a; Rauhut et al., 2003; Clark et al., 2004). Por otra parte, según las topologías subóptimas, 11 pasos adicionales son necesarios para forzar una posición de *Chilesaurus* como un Therizinosauria. Este conjunto de diferencias anatómicas implica una posición filogenética para *Chilesaurus* fuera de Therizinosauria, Maniraptora y Coelurosauria.

Aparte de los caracteres típicamente saurisquios y teropodios, *Chilesaurus* también muestra varias apomorfias de ornitisquios o subclados dentro de estos. Adicionalmente, nuevos análisis publicados recientemente (Baron et al., 2017b; 2017c; Baron & Barrett, 2017; 2018, Parry et al., 2017) han cambiado la concepción tradicional de las relaciones entre los grandes grupos de dinosaurios, Ornithischia y Saurischia, desmembrando esta separación y concibiendo nuevamente a los Saurischia, como el grupo formado por los Herrerasauridae y los Sauropodomorpha, y los Ornithoscelida, como el grupo formado por los Ornithischia y los Theropoda. En este contexto es pertinente en esta sección comparar y discutir los rasgos de *Chilesaurus* que se asemejan a las apomorfias propias de Ornithischia.

Entre los rasgos propios de Ornithischia, *Chilesaurus* posee varias características compartidas con éstos en la cintura pélvica, como un ala preacetabular extendida anteriormente más allá del nivel anterior del proceso púbico, el pedicelo púbico elongado, un pedicelo isquiónico bulboso, un prominente proceso supratrocantérico, un pubis retrovertido, orientado posteroventralmente y casi en contacto con el isquion.

Un ala preacetabular bien extendida anteriormente por delante del nivel anterior del pedicelo púbico es un rasgo presente en los ornitisquios desde los taxones basales (e.g. *Lesothosaurus*, *Scutellosaurus*, *Stormbergia*, *Heterodontosaurus*, *Manidens*; Colbert, 1981; Butler, 2005; Pol et al., 2011b; Sereno, 2012; Baron et al., 2017a). En este aspecto los ornitisquios comparten este rasgo con los neoterópodos. Sin embargo, el ala preacetabular de ambos grupos presenta numerosos rasgos no compartidos que hacen suponer una adquisición convergente de este rasgo. En los ornitisquios el ala preacetabular se extiende anteriormente en forma curva, con un borde dorsal convexo y el borde ventral cóncavo, es mucho más baja dorsoventralmente en comparación con la hoja ilíaca al nivel dorsal del acetábulo. Por otro lado, en los terópodos el ala preacetabular se extiende anteriormente en forma recta, con el borde dorsal recto siguiendo la misma línea que el borde dorsal del ala postacetabular, y el borde ventral

paralelo o subparalelo al borde dorsal. Además, en los terópodos el ala preacetabular es muy alta, igual o mayor a la altura ilíaca al nivel dorsal del acetábulo o en comparación con el ala postacetabular. *Chilesaurus* posee un ala preacetabular con la morfología observada en los terópodos.

Un rasgo particular de *Chilesaurus* es la morfología de los pedicelos púbicos e isquiónicos del ilion. En los Ornithischia basales (e.g. *Lesothosaurus*, *Scutellosaurus*, *Stormbergia*, *Abriostosaurus*, *Heterodontosaurus*, *Jeholosaurus*; Colbert, 1981; Butler, 2005; Sereno, 2012; Han et al., 2012; Baron et al., 2017a) el pedicelo púbico es elongado, se proyecta anteroventralmente y es corto anteroposteriormente, mientras que el pedicelo isquiónico es bulboso, alargado anteroposteriormente y poco proyectado ventralmente, como se observa en *Chilesaurus*. En los terópodos en general (e.g. *Zupaysaurus*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*; Gilmore, 1920; Madsen, 1976a; Welles, 1984; Brochu, 2003; Ezcurra & Novas, 2007; Rauhut & Carrano, 2016), el pedicelo púbico es más largo anteroposteriormente, se proyecta poco ventralmente, y es mucho más robusto que el pedicelo isquiónico, el cual es menos robusto y poco proyectado ventralmente. En este aspecto, *Chilesaurus* se asemeja a los ornitisquios, pero se diferencia en que, en éstos últimos, el pedicelo púbico se proyecta anteroventralmente, mientras que en *Chilesaurus* se proyecta ventralmente. En algunos terópodos maniraptoriformes (e.j. *Jianchangosaurus*, *Gobivenator*; Pu et al., 2013; Tsuihiji et al., 2014) se presenta una condición muy similar a la de *Chilesaurus*, con un pedicelo púbico alargado y proyectado ventralmente y menos robusto que el pedicelo isquiónico. En síntesis, la morfología de los pedicelos púbicos e isquiónicos de *Chilesaurus* es compartida con los ornitisquios y con algunos terópodos maniraptoriformes.

Chilesaurus comparte con varios Ornithischia basales (e.g. *Lesothosaurus*, *Stormbergia*, *Scelidosaurus*, *Heterodontosaurus*; Santa Luca, 1980; Butler, 2005; Baron et al., 2017a) un amplio proceso supratrocanterico en el extremo posterodorsal del ala postacetabular ilíaca. Sin embargo, este rasgo también está presente en varios Dromaeosauridae (ver más arriba). Es posible que esta estructura sea de distinto origen en ambos grupos, ya que presenta distinta morfología. En los Dromaeosauridae el proceso supratrocanterico es una leve prominencia, de superficie rugosa, en el borde dorsal del ala postacetabular, poco antes del extremo posterodorsal. En los ornitisquios esta estructura está en el extremo posterodorsal del borde dorsal del ala postacetabular,

y presenta una forma subcuadrangular de bordes rectos y superficie rugosa. *Chilesaurus* se asemeja a la condición observada en los Dromaeosauridae.

Una condición opistopúbica, con pubis retrovertido, orientado posteroventralmente y casi en contacto con el isquión ha sido reconocida en varios clados de celurosaurios derivados. Sin embargo, con excepción de los Alvarezsauridae, los demás grupos de celurosaurios con condición opistopúbica presentan varias diferencias con *Chilesaurus* (ver más arriba). *Chilesaurus* comparte con los Ornithischia basales la posición retrovertida del pubis, un vástago alargado y sin pie púbico, el pubis casi en contacto con el isquion, este último con un vástago alargado y casi de la misma extensión que el pubis. En síntesis, *Chilesaurus* comparte varios rasgos del pubis e isquion con los ornitisquios. Sin embargo, *Chilesaurus* se diferencia de los ornitisquios en que carece de proceso prepúbico, el cual está presente en los ornitisquios basales (e.g. *Eocursor*, *Lesothosaurus*, *Heterodontosaurus*, *Hexinlusaurus*, *Stormbergia*, *Agilisaurus*, *Scutellosaurus*; Santa Luca, 1980; Colbert, 1981; Barrett et al., 2005b; Butler, 2005; 2010; Baron et al., 2017a).

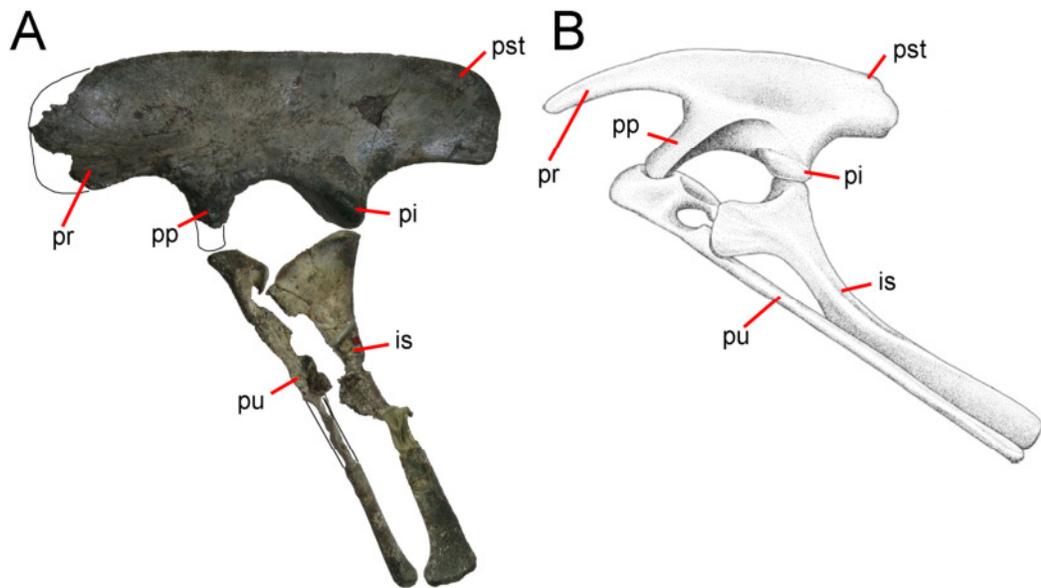


Figura 120. Comparación de la pelvis de *Chilesaurus* (A, SNGM-1936) y *Lesothosaurus* (B, modificado de Sereno, 1991). Notar las similitudes en la presencia de un ilion con pedicelo púbico poco robusto y pedicelo isquiónico bulboso, un proceso supratrocantérico, un pubis retrovertido, un pubis y un isquion con vástagos largos y delgados. Por otro lado, se observan las diferencias entre los mismos, donde *Chilesaurus* presenta un ala preacetabular alta dorsoventralmente, un ilion con el borde dorsal recto, un acetábulo totalmente abierto y un isquión con pie isquiónico.

Sin embargo, muy pocos ornitisquios basales son conocidos por buenos materiales. En la matriz de datos de Nesbitt et al. (2009) se incluyen *Scutellosaurus*, *Lesothosaurus*, *Eocursor*, *Heterodontosaurus* y *Pisanosaurus*, proporcionando una buena muestra de taxones bien conocidos. El análisis de esta matriz descarta la posibilidad de que *Chilesaurus* sea un Ornithischia. La mayoría de los ornitisquios que podrían adherirse al análisis están muy fragmentados o son muy derivados, por lo tanto es poco probable que alteraran el resultado. De acuerdo al análisis y discusión de caracteres efectuada más arriba, los caracteres presentes en *Chilesaurus* compartidos con Ornithischia y Coelurosaria maniraptores serían convergencias adquiridas independientemente.

Teniendo en cuenta toda esta información comparativa, es posible efectuar una nueva diagnosis de *Chilesaurus diegosuarezi* Novas et al. (2015).

Diagnosis extendida

En negrita se marcan los rasgos agregados respecto a la diagnosis de Novas et al. (2015) y con asterisco se marcan las autapomorfías.

Chilesaurus se distingue de los demás dinosaurios saurisquios por presentar la siguiente combinación de caracteres: premaxilar corto y alto, con un prominente proceso nasal posterior aplanado y **dirigido posterodorsalmente; frontales alargados anteroposteriormente; postorbitales triangulares y de superficie lisa, sin ornamentación; escamoso con cresta lateral y cresta medial en el proceso postorbitario, y un proceso opistótico dirigido ventralmente; basioccipital con tuberosidades basales poco proyectadas ventralmente y poco lateralizadas; lámina basituberal del basioccipital con muesca en forma de V; dentario más alto anteriormente que posteriormente, de borde ventral cóncavo y marcadamente curvo en vista dorsal; dientes en forma de hoja***, con los dientes en erupción finamente denticulados en el ápice de la corona*; cervicales con pleurocelos septados; **epipófisis muy reducidas en las cervicales posaxiales sólo a la presencia de una leve lámina epipofisial prezigapofisial; lámina prezigodiapofisial y fosa prezigapofisial centrodiapofisial presente en las dorsales anteriores; seis vértebras sacras***; **costillas sacras compartidas entre dos vértebras sacras**; coracoides subcuadrangular en vista lateral y de márgenes transversalmente gruesos*; **húmero con cresta deltopectoral muy extendida proximodistalmente; manos grandes, sobrepasando el 45% de la longitud del húmero más el radio; metacarpiano I con la superficie proximal y la faceta para el metacarpiano II formando un ángulo obtuso; dígito II de la mano con falanges preungueales proximodistalmente cortas; falange 1-II más larga que la falange 2-II***; dígito III de la mano atrofiado*; ilion con pedicelo isquiónico más robusto que el pedicelo púbico*; **proceso supratrocantérico en el extremo posterodorsal del ala postacetabular***; cresta supracetabular ausente; pubis fuertemente retrovertido; lámina medial del pubis transversalmente estrecha; vástago del pubis en forma de fina varilla y sin expansión distal; isquiones conectados a través de una lámina medial proximodistalmente extendida*; **vástago del isquion casi de la misma longitud que el vástago del pubis; pie isquiónico presente; trocánter mayor del fémur anteroposteriormente expandido; surco del ligamento oblicuo en la cara posterior de la cabeza femoral y tubérculo medial asociado muy poco desarrollados**; cresta mediodistal del fémur ausente*; **extremo distal de la fibula con un leve contacto vertical con la superficie lateral del proceso ascendente del**

astrágalo; proceso ascendente del astrágalo más bajo que el cuerpo astragalar; **fosa elíptica presente en la superficie proximal del astrágalo**; **proceso lateral en el lado laterodistal del astrágalo para la articulación con el calcáneo**; **calcáneo con un gran tubérculo calcaneal***; pies con dígito I grande; metatarsiano I robusto, elongado y comprimido transversalmente en su extremo proximal*; metatarsiano II transversalmente más ancho que los demás metatarsianos, alargado y robusto.

CAPÍTULO 7

ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS

El hallazgo de numerosos esqueletos de *Chilesaurus* yaciendo con el vientre hacia abajo y los brazos en diferentes posturas a los lados y por debajo del cuerpo invita a reflexionar acerca de la postura y del grado de movimientos de las extremidades en vida del animal.

Por otro lado, la estructura dentaria denota una alimentación herbívora. Este aspecto merece una comparación más detallada, sumando otros rasgos corporales, y teniendo en cuenta la ubicación filogenética obtenida en el presente trabajo.

Además, se cuenta con ejemplares del tamaño de un pavo hasta un avestruz, lo que habilita a investigar cuestiones relativas a la masa y tamaño corporal que habría tenido *Chilesaurus*.

En síntesis, en el presente capítulo se pretenden analizar los aspectos vinculados a: 1) la posición de las extremidades anteriores de los ejemplares descritos; 2) los rasgos morfológicos vinculados a los hábitos herbívoros; y 3) el cálculo de la masa corporal y la comparación de los tamaños en los distintos ejemplares de *Chilesaurus*.

La postura de las extremidades anteriores en *Chilesaurus diegosuarezi* y sus implicancias filogenéticas y de comportamiento.

Muchos esqueletos de dinosaurios muestran indicios sobre ciertos aspectos de la vida de los mismos, como sus comportamientos reproductivos, cuidados parentales, hábitos alimenticios o formas de depredación (e.g. Dong & Currie, 1995; Norell et al., 1995; Varricchio et al., 1997; Carpenter, 1998; Clark et al, 1999; Zhou & Zhang, 2002; Grellet-Tinner et al, 2006; Erickson et al, 2007; O'Connor et al., 2011). Sin embargo, muchos aspectos del comportamiento de los dinosaurios permanecen aún inciertos o pobremente conocidos. La posición de descanso de los miembros anteriores característica de las aves vivientes, en la que los brazos (alas) se pliegan a los lados del cuerpo (Wing, 1956) ha sido uno de los aspectos más estudiados para varios terópodos no avianos e incluso sauropodomorfos basales (Xu & Norell, 2004; Nesbitt et al., 2011; Agnolin & Martinelli, 2012).

Particularmente, la posición y rango de movimiento de las extremidades anteriores (referida a la posición en actividad pasiva) de los terópodos, ha sido estudiado y relacionado con los movimientos y la adquisición del vuelo en los maniraptores derivados (Ostrom, 1969; Sereno & Chenggang, 1992; Carpenter, 2002; Senter & Robins, 2005; Senter, 2006a; 2006b; Fowler et al, 2011; White et al., 2015). En la mayoría de estos trabajos se ha relacionado la postura y tipo de movimientos con la presencia de plumas, el grado de desarrollo de las alas y otras estructuras de tejido blando (Garner et al., 1999; Xu, 2006; Xu et al., 2014; 2015).

Chilesaurus diegosuarezi está representado por un espécimen holotipo (SNGM-1935), un esqueleto casi completo y articulado, y por otros tres especímenes más fragmentarios (SNGM-1936, SNGM-1937, SNGM-1938) pero que antes de su preparación poseían las extremidades anteriores articuladas.

En esta sección describiré y analizaré la posición de los especímenes articulados y las relaciones entre los distintos elementos óseos entre sí. Es importante remarcar que los especímenes se analizan teniendo en cuenta la posición que presentaban en el campo. Es importante remarcar que los ángulos mencionados representan estimaciones respecto al rango real que podría haber tenido el animal con vida, ya que la ausencia de tejidos blandos (muscular, tendinoso, ligamentario, etc.) podría interferir en estos cálculos, provocando sobredimensionamiento de los mismos.

SNGM-1935. En este esqueleto una leve compresión y desplazamiento post-mortem de los elementos se observa del lado izquierdo, particularmente en el brazo izquierdo. A pesar de esto, el esqueleto está intacto con la mayoría de los elementos bien preservados y en buena articulación. Los pocos elementos craneanos están desarticulados, pero asociados entre sí. El cuello está casi completo, con varias cervicales articuladas y orientadas hacia el lado izquierdo. Las extremidades anteriores están flexionadas. El coracoides y escápula están orientados posteriormente. Sin embargo, del lado derecho el coracoides y la hoja escapular están ubicados sobre el plano frontal y levemente inclinados lateroventralmente, ubicándose la superficie glenoidea en posición lateroventral. Por otro lado, el coracoides y hoja escapular izquierdos están ubicados sobre el plano sagital, ubicándose la superficie glenoidea en posición ventral. Ambas superficies glenoideas están desarticuladas con respecto a los húmeros. El húmero, el radio y la ulna derechos están en el mismo plano. El antebrazo

describe un ángulo de flexión con el húmero cercano a los 80°. El húmero derecho está extendido posterolateralmente, el radio y la ulna están orientados anterolateralmente y la mano está flexionada por debajo del antebrazo, de modo que los dedos apuntan medioventralmente. El ángulo de flexión de la mano con respecto al antebrazo es bien agudo, cercano a los 20° (ver Figura 122). El húmero, radio y ulna izquierdos presentan una relación muy similar a los del lado derecho. Las extremidades posteriores están dirigidas posteriormente y presentan las rodillas levemente flexionadas, con los fémures y las tibia-fibulas localizadas subparalelas a los iliones y la columna vertebral. Las vértebras dorsales y caudales están casi todas y se encuentran posicionadas en forma de S lateralmente y dorsoventralmente.

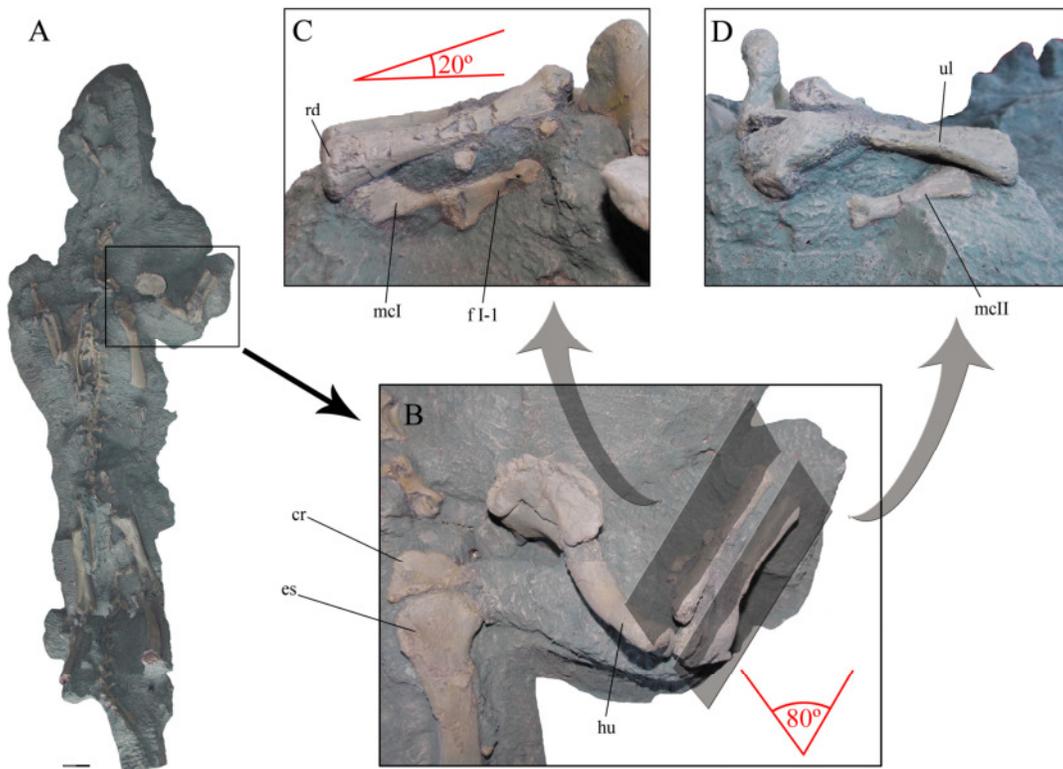


Figura 122. Especimen SNGM-1935 (holotipo) de *Chilesaurus diegosuarezi*. **A**, esqueleto en la posición en que fue hallado en vista dorsal; **B**, detalle del brazo derecho en vista dorsal; **C**, detalle del radio y mano derechos en vista anterior; **D**, detalle de la ulna y mano derechos en vista lateral. **Referencias:** cr, coracoides; es, escápula; f I-I, falange primera del dígito I; hu, húmero; mclI, metacarpiano I; mclII, metacarpiano II; rd, radio; ul, ulna. En rojo se indican los ángulos entre el húmero y el radio y ulna (B), y entre estos últimos y la mano (C). Escala: 20 mm.

SNGM-1936. Este ejemplar presenta las extremidades anteriores articuladas. Los elementos del miembro anterior izquierdo están fragmentados pero guardan las relaciones articulares. Además, están asociados en el mismo bloque con restos de cuatro vértebras dorsales (ver Figura 123). Sólo se preservó el extremo distal del húmero izquierdo y parte del molde del resto del hueso. El extremo distal está articulado con el radio y la ulna. En vista dorsal se observa que el húmero está orientado posterolateralmente. El codo está más flexionado que en el holotipo, mostrando un ángulo de alrededor de 70° entre el húmero y los huesos del antebrazo. Estos últimos están muy pobremente preservados, pero se conservó el molde con fragmentos de astillas, lo que permitió reconstruir su ubicación. El radio y la ulna están anteroventralmente orientados. Debido a esto, el ángulo entre los mismos y el húmero se puede observar en vista lateral y no dorsal como en el holotipo. En vista lateroventral se observa la relación entre el radio y la ulna con la mano, representada por un ángulo de aproximadamente 45°. La mano está casi completa y posteriormente orientada, mostrando la superficie palmar hacia el lado dorsal.

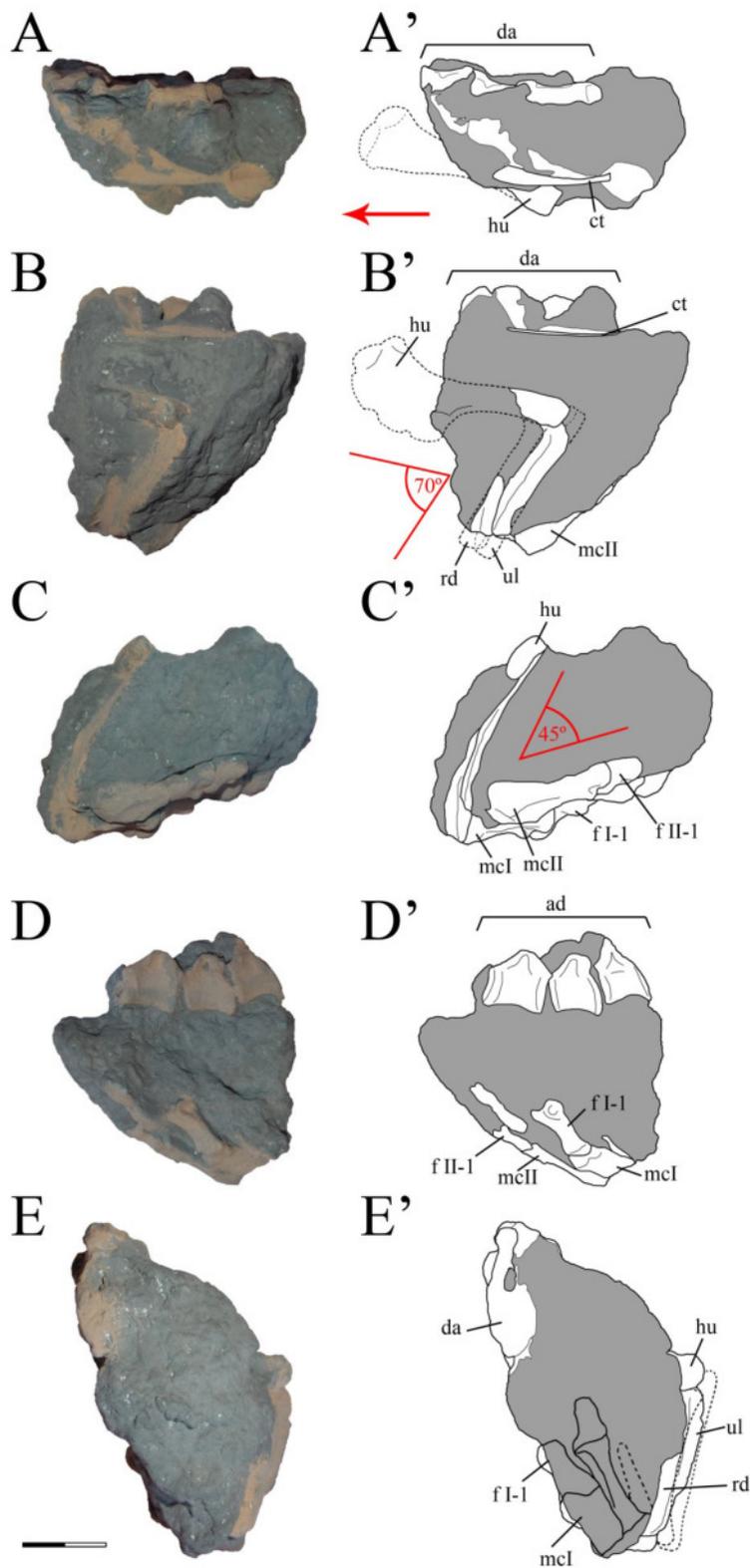


Figura 123. Ejemplar SNGM-1936 (A-E) y esquemas (A'-E') en vistas dorsal (A-A'), lateral izquierda (B-B'), lateroventral (C-C'), lateral derecha (D-D') y anterior (E-E'). **Referencias:** ct, costilla; da, dorsales anteriores; f I-1, falange primera del dígito I; f II-1, falange primera del dígito II; hu, húmero; mcl, metacarpiano I; mclII, metacarpiano II; rd, radio; ul, ulna. En rojo se indican los ángulos entre el húmero y el radio y la ulna (B') y entre estos últimos y la mano (C'). La flecha indica la dirección anterior. Escala: 20 mm.

SNGM-1937. Este espécimen está representado sólo por ambos coracoides ubicados en proximidad con los respectivos miembros anteriores. El coracoides y húmero derechos están rotados entre sí, por lo cual la posición del primero no representa la posición anatómica original. El coracoides izquierdo presenta una faceta escapular orientada posteriormente. El húmero izquierdo está articulado con el coracoides y está orientado en sentido posterior y lateroventral. En vista anterodorsal el húmero, el radio y ulna están en el mismo plano, mostrando un ángulo agudo de aproximadamente 40° . Esto denota que el codo muestra una gran flexión, mucho mayor que la del holotipo y del ejemplar SNGM-1936. El radio y la ulna están anterior y medioventralmente orientados. La mano se ubica orientada ventralmente. En esta posición la muñeca no está tan flexionada como en los ejemplares anteriores, mostrando un ángulo cercano a los 60° (ver Figura 124). La superficie palmar está dirigida posteriormente.

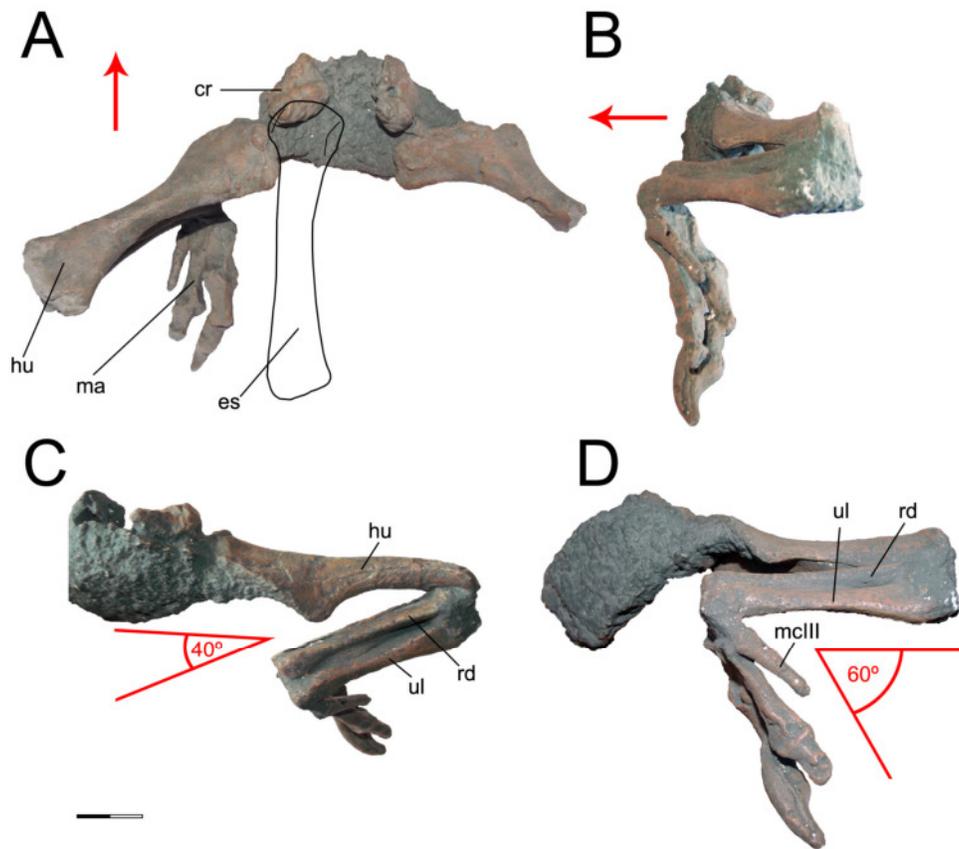


Figura 124. Ejemplar SNGM-1937 en vistas dorsal (A), lateral (B), anterodorsal (C) y lateroventral (D). **Referencias:** cr, coracoides; es, escápula (reconstruida); hu, húmero; ma, mano; mcIII, metacarpiano III; rd, radio; ul, ulna. En rojo se indican los

ángulos entre el húmero y el radio y la ulna (C) y entre estos últimos y la mano (D). Las flechas indican la dirección anterior. Escala: 20 mm.

SNGM-1938. Este espécimen presenta parte de las vértebras dorsales anteriores, algunas costillas, elementos de la cintura pectoral y los miembros anteriores. El tórax está colapsado, de modo que las costillas están caídas hacia delante de su lugar anatómico original. Sin embargo, los coracoides y escápulas se mantienen a los lados de la serie dorsal, aunque se ignora la inclinación que las hojas escapulares tuvieron originalmente respecto a la columna vertebral (en vista lateral). Todos los elementos muestran algo de erosión, transporte y deformación post-mortem, y existe una leve torsión de las dorsales más posteriores (ver Figura 125). El húmero izquierdo está posterolateralmente orientado y el radio y ulna guardan una relación de aproximadamente 75° respecto al húmero. Así, el codo forma un ángulo similar al presente en el brazo derecho del holotipo. Las manos derecha e izquierda están representadas solo por algunos huesos, habiéndose preservado ambos metacarpianos III y una falange ungueal (posiblemente correspondiente al dígito II). El metacarpiano III izquierdo está posicionado paralelo a la ulna, ubicándose del lado lateral y algo ventral a la misma, es una posición muy similar a la presente en el ejemplar holotipo (ver Figura 122). Del lado derecho no se conservó la ulna, pero el metacarpiano III está exactamente en el mismo lugar y orientado de la misma manera que el del lado izquierdo.

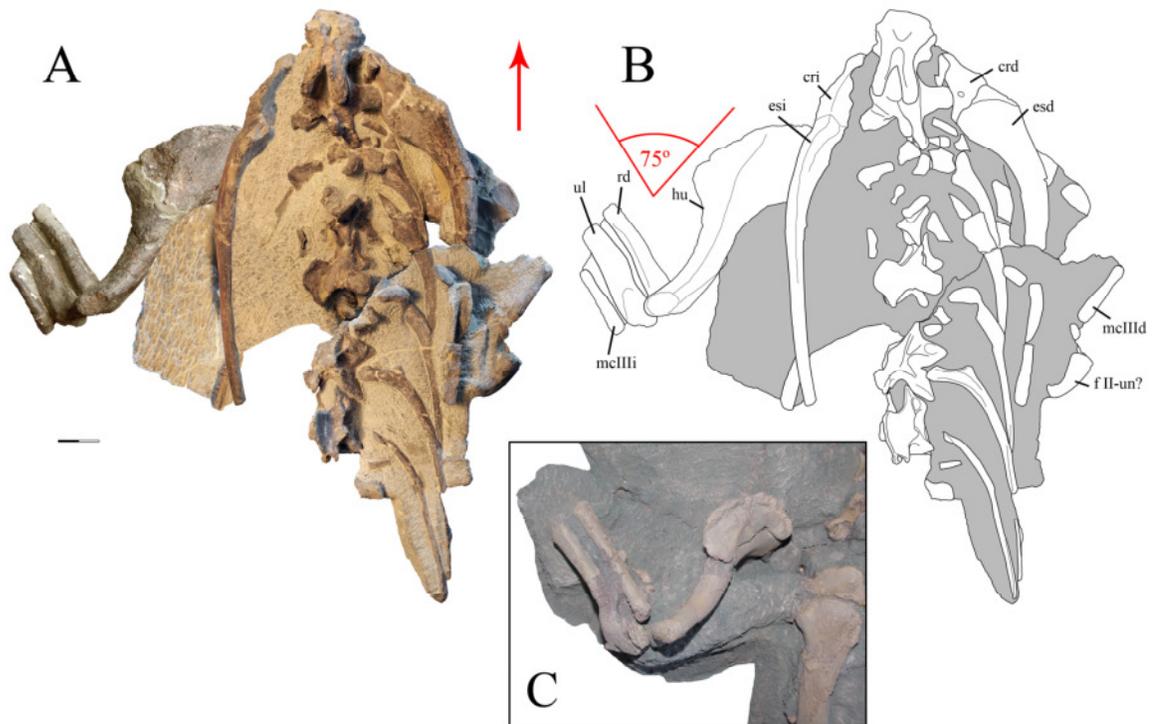


Figura 125. Ejemplar SNGM 1938 en vista dorsal (A) y esquema (B).

Referencias: **crd**, coracoides derecho; **cri**, coracoides izquierdo; **esd**, escápula derecha; **esi**, escápula izquierda; **hu**, húmero; **f II-un?**, posible falange ungueal del dígito II; **mcIII d**, metacarpiano III derecho; **mcIII i**, metacarpiano III izquierdo; **rd**, radio; **ul**, ulna. En rojo se indican el ángulo entre el húmero y el radio y la ulna (B). En el recuadro C se muestra la posición del miembro anterior derecho revertido del holotipo para notar la similitud con el ejemplar SNGM-1938. Las flechas indican la dirección anterior. Escala: 20 mm.

Resultados y discusión acerca de la posición de las extremidades

Los cuatro especímenes disponibles de *Chilesaurus* que conservan al menos parte de las cinturas pectorales, muestran relaciones y posiciones muy similares entre los huesos de los miembros anteriores los cuales están bien flexionados. La posición que muestran los miembros anteriores es concordante con la descrita previamente para la posición de descanso en algunos dinosaurios, principalmente celurosaurios, como *Mei long*, *Sinornithoides youngi* y *Albinykus baatar* (Xu & Norell, 2004; Nesbitt et al., 2011). La posición de descanso ha sido descrita en los dinosaurios derivados, como una expresión del animal durmiendo, con las extremidades posteriores simetricamente dobladas, los miembros anteriores verticalmente flexionados y lateralmente extendidas

con los codos levemente desplazados lateralmente, y el cuello curvado posterolateralmente hacia el lado izquierdo del cuerpo (Xu & Norell, 2004). Esta postura se ha reportado por primera vez en dinosaurios no celurosaurios por Agnolin & Martinelli (2012) para *Guaibasaurus candelariensis*, los cuales también describen posturas similares en taxones no dinosaurianos, como *Saltopus* (Benton & Walker, 2011) y *Scleromochlus* (Benton, 1999).

En concordancia con la postura de descanso, los cuatro ejemplares descritos de *Chilesaurus* tienen los miembros anteriores flexionados y con las manos orientadas hacia atrás, similar al patrón de descanso de las Aves (Wing, 1956) y los taxones anteriormente mencionados (Xu & Norell, 2004; Nesbitt et al., 2011; Agnolin & Martinelli, 2012). Sin embargo, la posición de los miembros posteriores de *Chilesaurus* no es consistente con el patrón mencionado, debido a que los miembros están extendidos posteriormente y no ventralmente flexionados. A pesar de ello, la posición que muestran las extremidades anteriores de *Chilesaurus* (concordante con la postura de descanso) no necesariamente implica que los individuos se encontraban durmiendo en el momento de la muerte. Más aun, esta postura podría indicar que los individuos se encontraban en actividad pasiva de acuerdo a la postura de descanso estandar que ha sido descrita en los miembros anteriores de los terópodos (Senter & Robins, 2005; Milner et al., 2009). En este aspecto, los ángulos agudos entre el húmero y el radio y la ulna, y entre estos últimos y las manos podrían indicar la presencia de una fuerte limitación a la extensión anterior de los miembros anteriores, como ocurre en otros terópodos (Senter & Robins, 2005). El ejemplar SNGM-1937 muestra una relación angular en la muñeca similar a la posición probable descrita para *Deinonychus* (Gishlick, 2001; Carpenter, 2002). En efecto, *Chilesaurus* posee una postura similar de descanso en los miembros anteriores que varios celurosaurios, con el húmero y el radio y la ulna en relación perpendicular entre sí o el codo bien flexionado en ángulo agudo, la mano debajo del radio y la ulna, y la superficie palmar orientada posterodorsal y dorsomedialmente (e.g. *Balaur*, *Hexing*, *Sinornithosaurus*, *Sinosauroptryx*, *Anchiornis*, *Microraptor*, *Xiaotingia*; Xu et al., 1999b; 2000; 2011; Liyong et al., 2012; Brusatte et al., 2013).

Otro rasgo particular de *Chilesaurus* es la disposición de la superficie palmar en dirección posterodorsal y dorsomedial. Las manos de los terópodos se han reconstruido habitualmente con las palmas orientadas ventralmente, posiblemente en adherencia al estado tetrapodo plesiomórfico retenido en los arcosaurios crurotarsales (Meers, 2003;

Hutson & Hutson, 2013). En contraste, muchos celurosaurios no avianos muestran una superficie palmar en dirección posterodorsal y dorsomedial (Vázquez, 1992; 1994). El codo con capacidad de flexión restringida ha sido descrito como una característica de los terópodos basales (Coelophysoidea, *Tyrannosaurus*, *Allosaurus*, etc.), donde las relaciones entre el húmero y antebrazo forman un ángulo obtuso incluso cuando el antebrazo estaba completamente flexionado (Bonaparte, 1986; Sereno, 1993; Carpenter, 2002; Senter, 2006a).

La posición flexionada vs. extendida de los miembros anteriores es un tema en el que se han focalizado varios autores en los últimos tiempos (Ostrom, 1969; Carpenter, 2002; Hopp & Orsen 2004). Varios autores relacionaron la presencia de muchos rasgos avianos en los huesos del miembro anterior con estructuras de tejido blando, como músculos y patagios, que incluso se han hallado fosilizados en varios maniraptores (Sereno & Chenggang, 1992; Xu et al., 2014). Hopp & Orsen (2004) sugieren que el miembro anterior plegado en terópodos avanzados podría ser una consecuencia de la necesidad de desarrollar plumas de protección para el cuidado de los huevos. Chatterjee & Templin (2004) relacionaron el giro de la muñeca con el habilidad de trepar. Maniraptores y otros tetanuros poseen un ángulo relativamente grande de flexión de la muñeca (White et al., 2015), similarmente a lo que ocurre se observa en *Chilesaurus*.

La conexión entre la flexión de la muñeca y el codo en aves vivientes fue estudiada anatómicamente por Vazquez (1992, 1994). Este autor concluyó que la flexión es principalmente producida por la acción de un gran número de tendones localizados en estrecha relación al propatagio. La existencia de un propatagio fue considerado un rasgo único de las aves modernas (Vazquez, 1994), pero recientemente, algunos autores (Agnolin & Novas, 2013; Feduccia & Czerkas, 2015), encontraron que esta estructura está más extendida entre los Coelurosauria. En este aspecto, Feduccia & Czerkas (2015) consideraron que, como la presencia de un propatagio está vinculada exclusivamente con adaptaciones aerodinámicas, la presencia de esta estructura en *Caudipteryx* implicaría necesariamente una adquisición secundaria. Si la flexión de la muñeca y el codo están condicionados por el control del propatagio, las extremidades anteriores fuertemente flexionadas en *Chilesaurus*, podría dar indicios indirectos de la presencia de esbozos de propatagio. Esto además, podría ser indicativo de que la presencia de propatagio no sólo estaba más generalizada de lo que se pensaba, sino que no sólo estaba restringida a las capacidades del vuelo. Incluso, propatagio y otras

estructuras blandas se han descrito también en Pterosauria (Wang et al., 2002; Frey et al., 2003; Wilkinson, 2007; Bennet, 2008; Kellner et al., 2010). En suma, la presencia de estas estructuras blandas estaría más ampliamente distribuida dentro de los Archosauria que lo esperado (ver Figura 126).

Senter & Robins (2005) sugieren que la reducción del rango de flexión manual es una sinapomorfía de los Coelurosaria. Xu et al. (2014) mapean a la presencia de **manos tridigitadas** y una **inicial lateralización y plegado del miembro anterior** como una sinapomorfía de Tetanurae, mientras que la presencia de miembros anteriores extendidos es considerado una condición plesiomofica dentro de Theropoda (ver Sereno, 1993; Xu et al. 2014). Esta propuesta estaría en concordancia con la posición filogenética de *Chilesaurus*, el cual es considerado un Tetanurae basal (Novas et al., 2015). Sin embargo, la postura diferente que muestran los miembros anteriores de otros Tetanurae y Coelurosarios basales (e.g. Allosauroidea, Tyrannosauoidea, Carcharodontosauoidea, etc.), podría estar indicando que *Chilesaurus* es más derivado de lo que se pensaba y tal vez nos estaría mostrando la condición dada como sinapomorfía de Maniraptora, donde se presenta una **mano tridigitada** y una **parcial lateralización y plegado del miembro anterior**.

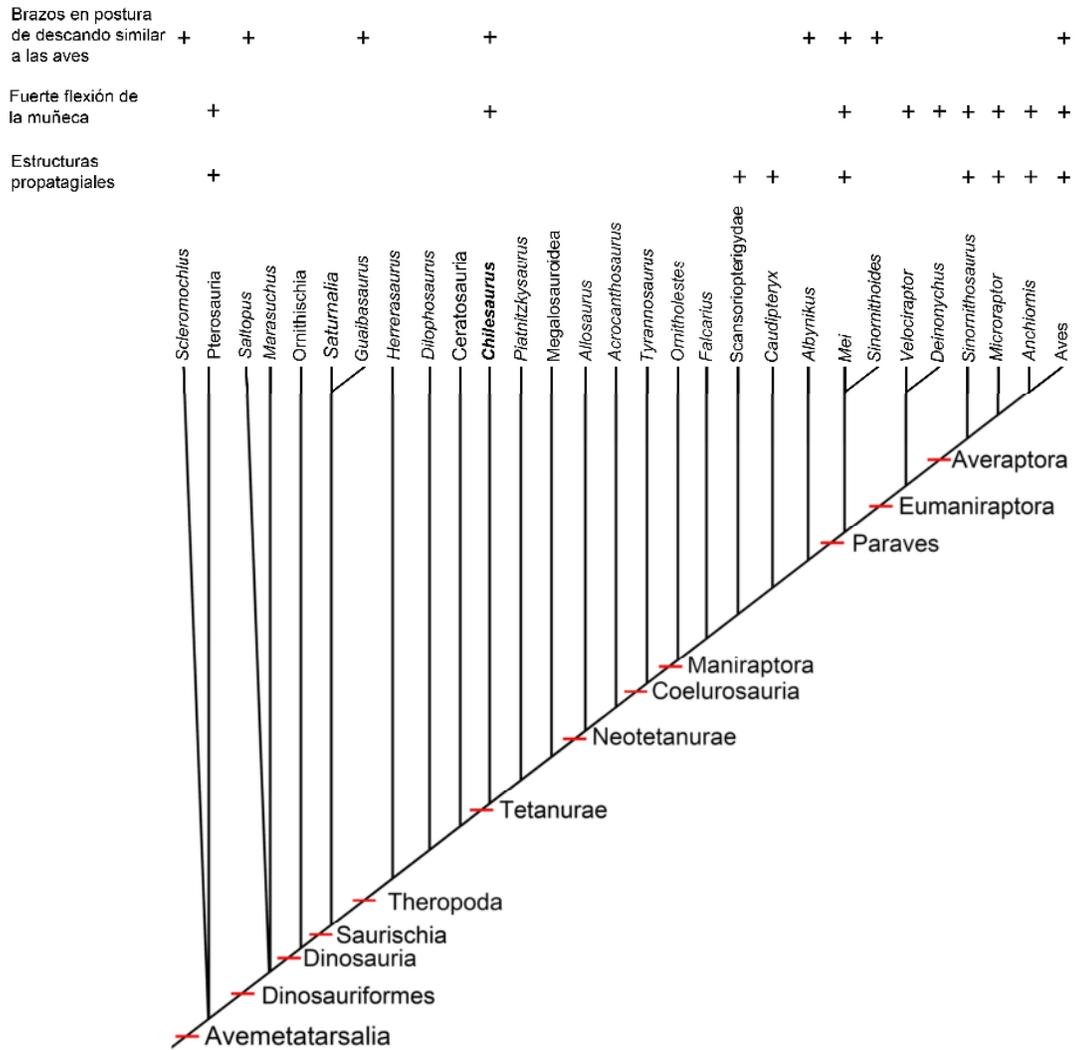


Figura 126. Relaciones filogenéticas de *Chilesaurus* en el contexto de los Avemetatarsalia (árbol modificado de Martínez et al., 2011; Porfiri et al., 2014; Agnolin & Novas, 2013 y este trabajo), mapeando la ocurrencia de las extremidades anteriores en posición de descanso similar a la de las aves, la fuerte flexión de la muñeca y la presencia de estructuras propatagiales.

Hábitos herbívoros

La herbivoría es el hábito alimenticio especializado de los dinosaurios Ornithischia y Sauropodomorpha. Al contrario, los saurisquios basales (e.g. *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*) y los Theropoda estuvieron especializados en la alimentación carnívora. A pesar de ello, varios grupos de terópodos derivados adquirieron convergentemente hábitos herbívoros, como por ejemplo los celurosaurios Ornithomimosauria, Therizinosauria y Oviraptorosauria (Nicholls & Russell, 1985; Kobayashi et al., 1999; Xu et al., 2009; Zanno et al., 2009; Lautenschlager, 2014). Entre los Sauropodomorpha, los grupos basales se reconocen como herbívoros (Galton, 1984a; 1985c; 1986a), aunque los hábitos de muchos taxones de este grupo aun son discutidos (ver Barrett, 2000).

La dentición de *Chilesaurus* es muy similar a la de varios representantes de sauropodomorfos basales (e.g. *Plateosaurus*, *Adeopapposaurus*; ver Figura 127) y también a la de algunos celurosaurios Therizinosauria. Los dientes de *Chilesaurus* se caracterizan por carecer de un vértice apical puntiagudo, son comprimidos labiolingualmente, no están recurvados hacia atrás y no presentan denticulos. Además, presentan surcos bien diferenciados en el borde posterior de cada diente como se ha descrito para todos los grupos de terópodos carnívoros (Barrett, 2000; Sander et al., 2010).

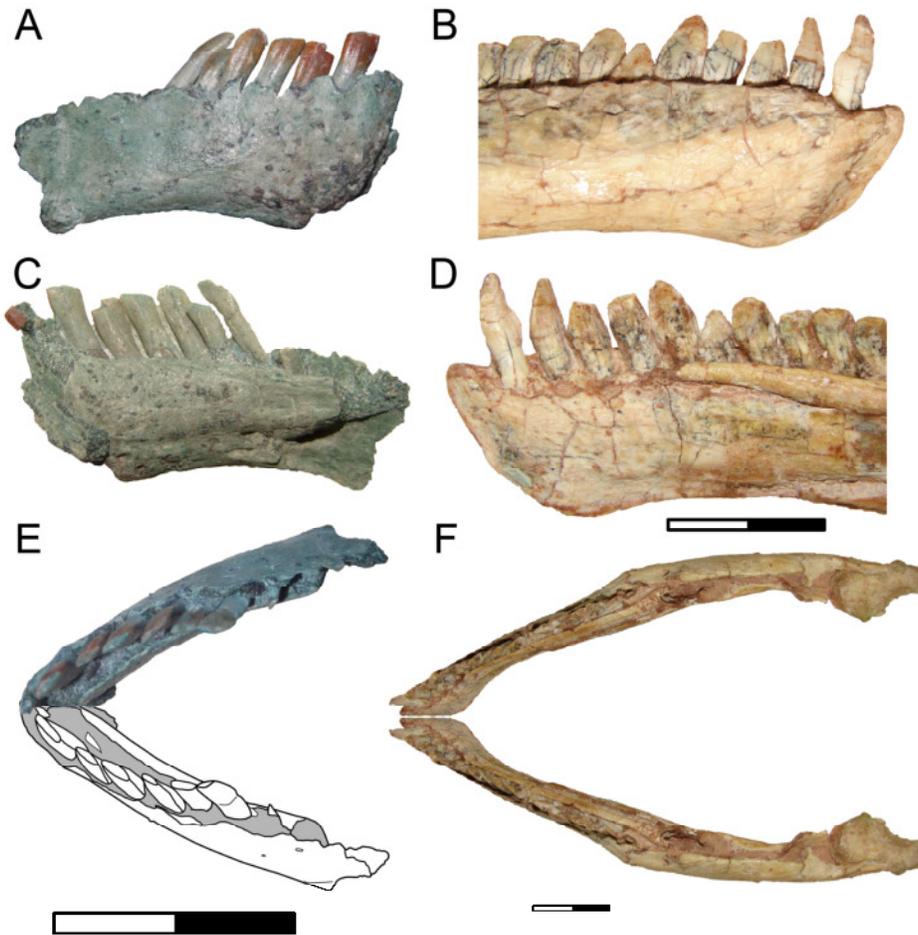


Figura 127. Comparación del dentario derecho de *Chilesaurus* (A,C,E) y *Adeopapposaurus* (B,D,F; PVSJ 610 revertido) en vistas labial (A-B), lingual (C-D) y oclusal (E-F). Notar en la figura E y F que al posicionar la sínfisis de *Chilesaurus* en sentido anteroposterior, ambos dentarios constituirían una forma de U. Escalas: 20mm.

Chilesaurus presenta varios rasgos que han sido descritos en los terópodos herbívoros *Limusaurus*, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria, y Therizinosauria, a saber: la posible presencia de una ranfoteca cubriendo el premaxilar (Kobayashi et al., 1999; Norell et al., 2001; Kobayashi & Lü, 2003; Barrett, 2005; Xu et al., 2009), forma espatulada y simétrica de los dientes maxilares y dentarios (e.g. *Falcarius*, *Erlicosaurus*, *Jianchangosaurus*; Barsbold & Perle, 1980; Clark et al., 1994; Kirkland et al., 2005; Pu et al., 2013), y presencia de constricción entre la raíz y la corona dentaria (Zanno et al., 2009). Sin embargo, *Chilesaurus* se diferencia de aquellos taxones en varios rasgos. *Limusaurus*, los Ornithomimosauria y los Oviraptorosauria presentan quijadas edéntulas, con excepción de algunos taxones considerados basales

(e.g. *Pelecanimimus*, *Incisivosaurus*; Pérez-Moreno et al., 1994; Xu et al., 2002). En los Ornithomimosauria con dientes, los mismos son muy pequeños y numerosos, muy distintos de lo observado en *Chilesaurus*. Varios Therizinosauria presentan dientes y dentarios similares a los de *Chilesaurus*, pero en general los dientes son más pequeños y tienden a carecer de ellos en el premaxilar, mientras que *Chilesaurus* presenta cuatro dientes premaxilares, que es el número observado en la mayoría de los terópodos. En síntesis, la morfología dentaria y estructuras asociadas de *Chilesaurus* no parecen asociarlo filogenéticamente con los demás terópodos herbívoros, mostrando una morfología única entre los Theropoda. Otros rasgos que han sido identificados en *Chilesaurus*, y que han sido tratados por Zanno & Makovicky (2011) como posibles rasgos indicadores de herbivoría en terópodos Coelurosauria, son: sínfisis dentaria en forma de U, sínfisis dentaria proyectada rostralmente y con una deflexión ventral, dentario con borde ventral cóncavo, un cuello elongado y angosto, pelvis opistopúbica, isquion elongado, pies funcionalmente tetradáctilos.

Estos rasgos presentes en *Chilesaurus* denotan los hábitos herbívoros que habría presentado este dinosaurio. Sin embargo, las diferencias morfológicas con los grupos de herbívoros previamente reconocidos (Ornithischia, Sauropomorpha, *Limusaurus*, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria y Therizinosauria) y el análisis filogenético presentado en la publicación original (Novas et al., 2015) y que ha sido ampliado en esta tesis, evidencian que *Chilesaurus* corresponde a un nuevo linaje de Tetanurae no celurosauriano que adquirió hábitos herbívoros independientemente de otros grupos de terópodos (ver Figura 128).

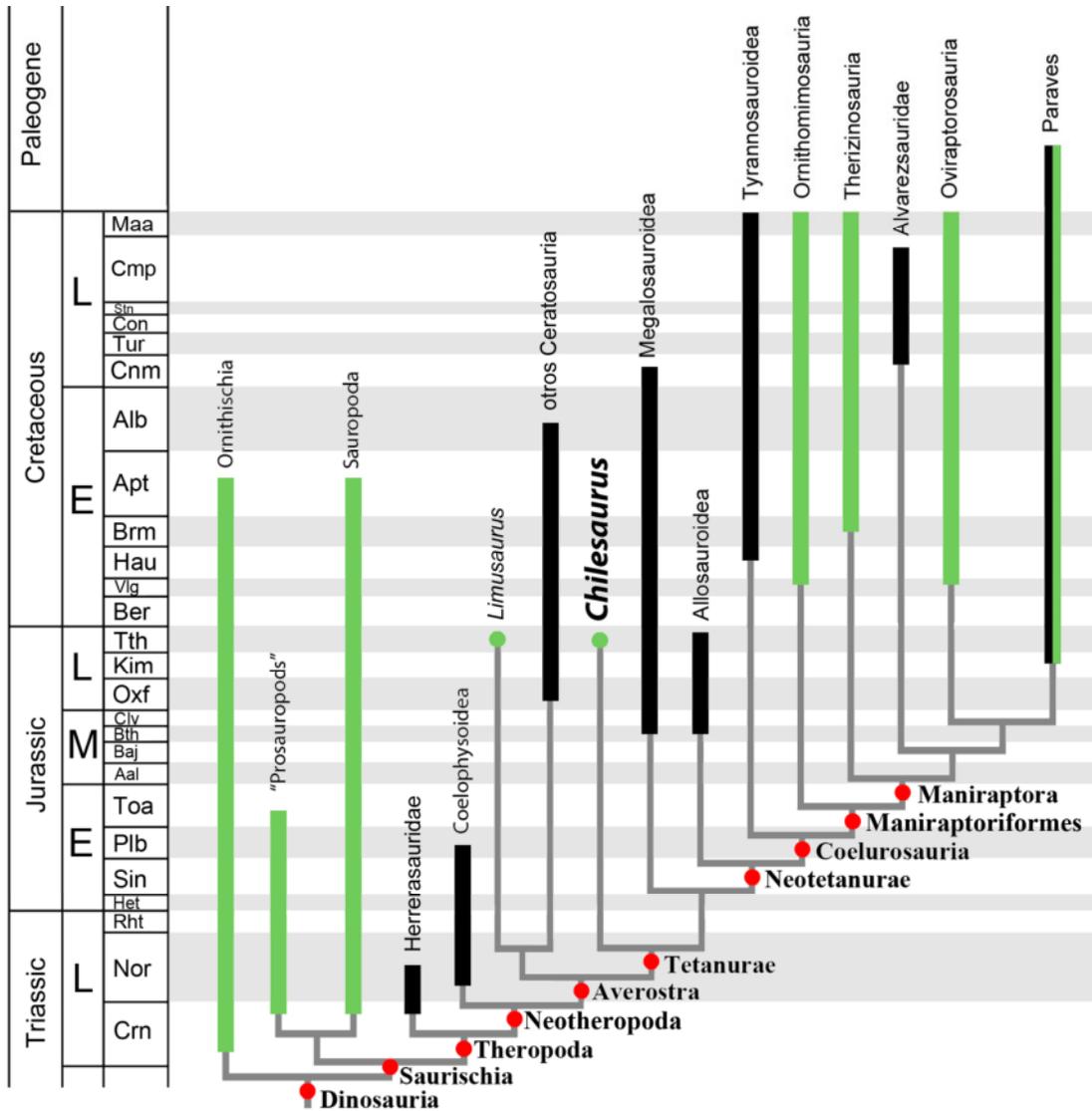


Figura 128. Relaciones filogenéticas de *Chilesaurus* según los análisis filogenéticos obtenidos en este trabajo y el marco temporal. Las líneas verdes indican los linajes que habrían tenido hábitos herbívoros.

Estimación de la masa corporal

Conocer la masa corporal de una especie fósil es de suma importancia para poder inferir otros aspectos de su paleobiología. Numerosas variables biológicas (fisiológicas y ecológicas) están relacionadas con la masa corporal, como por ejemplo la fecundidad (Brown et al., 1993), la densidad poblacional (Damuth, 1981), diversidad (McClain & Boyer, 2009), y la tasa metabólica (Kleiber, 1947; Peters, 1983; Gillooly et al., 2001; 2002). Particularmente, en los tetrápodos herbívoros existen numerosos trabajos que muestran la importancia de la masa corporal (Paladino et al., 2010; Campione & Evans, 2012; Osi et al., 2012; Clauss et al., 2013; Zanno & Makovicky, 2013a). Sin embargo, la mayoría de los estudios en los que se calculan las masas corporales están basados en animales cuadrúpedos, ya que los mismos han sido iniciados con extrapolaciones de mamíferos herbívoros actuales hacia los dinosaurios herbívoros extintos (ver la compilación de Campione & Evans, 2012). En los casos de tetrápodos de locomoción cuadrúpeda, como estos autores demuestran, conviene utilizar las ecuaciones que calculan la masa a través de la medida de la circunferencia del estilopodio (húmero + fémur), las cuales son conocidas como el método de Anderson, de acuerdo a los pioneros trabajos de este autor (Anderson et al., 1985). Para los dinosaurios bípedos, el trabajo de Christiansen & Fariña (2004) ha proporcionado herramientas valiosas para calcular la masa corporal de los Theropoda, utilizando ecuaciones de regresión bivariada y multivariada. Es así, que este método ha tenido gran aceptación y se han calculado las masas de numerosos terópodos basándose en las mismas (Mazzetta et al., 2004; Makovicky et al., 2010; Zanno & Makovicky, 2013a). De este modo, utilicé para el presente análisis de la masa corporal de *Chilesaurus* las ecuaciones propuestas por Christiansen & Fariña (2004). Utilicé los ejemplares en los cuales se pudieron tomar las medidas absolutas requeridas, es decir, en los que los huesos presentaban vástagos o extremos completos y así poder determinar la medida con precisión.

De las ecuaciones propuestas por Christiansen & Fariña (2004) se seleccionaron las las ecuaciones siguientes, teniendo en cuenta los huesos preservados, con el fin de aplicarlas a los ejemplares de *Chilesaurus*:

Ecuaciones bivariadas:

$$1- \log_{10}y = -6,288 \pm 0,500 + 3,222 \pm 0,181 \times \log_{10}LPDF$$

$$2- \log_{10}y = -2,028 \pm 0,462 + 2,641 \pm 0,263 \times \log_{10}LAPvF$$

$$3- \log_{10}y = -2,284 \pm 0,654 + 2,377 \pm 0,317 \times \log_{10}LLMedF$$

$$4- \log_{10}y = -2,099 \pm 0,540 + 2,337 \pm 0,267 \times \log_{10}LLMedT$$

$$5- \log_{10}y = -2,905 \pm 0,575 + 2,787 \pm 0,286 \times \log_{10}LAPepFib$$

Ecuaciones multivariadas:

$$6- \log_{10}y = -5,656 \pm 0,718 + 2,714 \pm 0,498 \times \log_{10}LPDF + 0,431 \pm 0,413 \times \log_{10}LLMvF$$

$$7- \log_{10}y = -5,509 \pm 0,859 + 2,593 \pm 0,637 \times \log_{10}LPDF + 0,466 \pm 0,470 \times \log_{10}LLMedF$$

$$8- \log_{10}y = -5,512 \pm 0,891 + 2,674 \pm 0,580 \times \log_{10}LPDF + 0,447 \pm 0,467 \times \log_{10}LAPvT$$

$$9- \log_{10}y = -5,622 \pm 0,827 + 2,740 \pm 0,540 \times \log_{10}LPDF + 0,380 \pm 0,419 \times \log_{10}LLMvT$$

$$10- \log_{10}y = -5,051 \pm 0,560 + 2,254 \pm 0,400 \times \log_{10}LPDF + 0,714 \pm 0,290 \times \log_{10}LLMedT$$

$$11- \log_{10}y = -2,210 \pm 0,209 + 1,526 \pm 0,306 \times \log_{10}LAPvF + 1,040 \pm 0,276 \times \log_{10}LLMedF$$

$$12- \log_{10}y = -1,931 \pm 0,323 + 1,683 \pm 0,527 \times \log_{10}LAPvF + 0,962 \pm 0,517 \times \log_{10}LAPvT$$

$$13- \log_{10}y = -2,075 \pm 0,350 + 1,427 \pm 0,699 \times \log_{10}LAPvF + 1,081 \pm 0,619 \times \log_{10}LLMedT$$

$$14- \log_{10}y = -2,116 \pm 0,428 + 1,395 \pm 0,507 \times \log_{10}LLMedF + 1,064 \pm 0,534 \times \log_{10}LLMvT$$

$$15- \log_{10}y = -1,251 \pm 0,387 + 1,753 \pm 0,308 \times \log_{10}LLMvT + 0,732 \pm 0,309 \times \log_{10}LLMvFib$$

$$16- \log_{10}y = -2,487 \pm 1,021 + 1,780 \pm 0,381 \times \log_{10}LLMedT + 0,564 \pm 0,612 \times \log_{10}LPDFib$$

Donde y corresponde a la masa corporal (en kgs). Abreviaturas de las ecuaciones: LPD, longitud proximodistal; LAP, longitud anteroposterior; LLM, longitud lateromedial; ed, extremo distal; ep, extremo proximal; v, vástago; F, Fémur; Fib, fibula; T, tibia.

Resultados. Como se observa en la Tabla 19, el ejemplar holotipo (SNGM-1935) habría tenido una masa corporal de poco más de 13 kilogramos. Por otro lado, el ejemplar SNGM-1936, 40% menor que el ejemplar tipo, resultó en un promedio de 8,15 kgs. Por su parte, el ejemplar SNGM-1937, el cual presenta medidas cercanas al ejemplar holotipo pero menores, muestra una masa promedio mayor a éste. Sin embargo, los valores promedios de los ejemplares SNGM-1935 y SNGM-1937 podrían estar levemente sesgados, ya que varias de las ecuaciones (ver más arriba ecuaciones 3,

4, 10, 13 y 16) están basadas en medidas aproximadas debido a lo fragmentario del material. En síntesis, estos dos ejemplares presentarían masas corporales similares entre sí, las cuales rondarían entre 13 y 15 kilogramos.

Tabla 19. Estimaciones de la masa corporal (MC) de los distintos ejemplares de *Chilesaurus*. \bar{x} : promedio.

	SNGM-1935		Izquierda		SNGM-1936		Izquierda		SNGM-1937		Izquierda	
	Log ₁₀ y	MC	Log ₁₀ y	MC	Log ₁₀ y	MC	Log ₁₀ y	MC	Log ₁₀ y	MC	Log ₁₀ y	MC
1	0,634300	4,308248	0,671100	4,478168	0,346570	2,221113						
2	1,304251	20,14890	1,314252	20,618278	1,032031	10,765434						
3	1,380037	23,990382	1,387428	24,402193	1,118733	13,144193	1,191051	15,525713				
4	1,318624	20,826875			1,310189	20,426295	1,258055	18,115711				
5	0,780025	6,025945			0,589403	3,885108	-0,07402	0,843286				
6	0,712871	5,162631	0,715076	5,188910	0,460074	2,884526						
7	0,780244	6,028988	0,795213	6,240417	0,497457	3,143821						
8	0,758275	5,731590	0,795528	6,244948	0,443089	2,773894						
9	0,717712	5,220502	0,729863	5,368633	0,456882	2,863401						
10	0,835754	6,851014			0,631891	4,284419						
11	1,318525	20,822152	1,327538	21,258779	1,046906	11,140554						
12	1,323069	21,041143	1,379611	23,96687	0,985188	9,664705						
13	1,306353	20,500142			1,155364	14,300930						
14	1,302627	20,073686	1,300987	19,998027	1,104073	12,707892	1,208341	16,156270				
15							1,447037	27,992237				
16	1,333384	21,546904										
\bar{x}		13,885273		13,776522		8,157591		15,672643				

El tamaño de *Chilesaurus*

Las estimaciones de la masa corporal obtenidas más arriba son de suma importancia para conocer el tamaño de *Chilesaurus*, dado que este parámetro es crucial para definir el tamaño corporal de un organismo (Alexander, 1989; Damuth & McFadden, 1990). Las ecuaciones utilizadas más arriba pudieron ser efectivas sólo con tres de los ejemplares descritos aquí. Sin embargo, algunos de los ejemplares descritos de *Chilesaurus* son mucho más grandes que éstos (e.g., SNGM-1938, SNGM-1887 y SNGM-1888). Lamentablemente estos ejemplares no conservaron restos de fémur, tibia o fibula, por lo cual no se pueden hacer las ecuaciones en forma directa. Sin embargo, para tener una idea de las dimensiones de los ejemplares más grandes de *Chilesaurus*, se colocaron los restos preservados de éstos ejemplares fragmentarios junto a los mismos conservados de los demás ejemplares y se colocaron a escala para estimar el tamaño de los demás elementos a través de las comparaciones directa de proporciones (ver Figura 129). De las extremidades anteriores se utilizaron las medidas del metacarpiano II de las manos, los húmeros, y de las extremidades posteriores se utilizaron los fémures, tibias, fibulas, astrágalos y metatarsianos III. En total se pudieron comparar seis ejemplares de distintos tamaños, siendo el ejemplar SNGM-1936 el de menor tamaño (ver Figura 129A-FIII) y el ejemplar SNGM-1888 el de mayor tamaño (ver Figura 129A-FVII).

De esta forma se pudieron realizar distintas observaciones. En primer lugar, la tibia derecha completa del holotipo (SNGM-1935) habría tenido un largo proximodistal máximo de aproximadamente 160 mm (ver Figura 129DI).

En segundo lugar, el ejemplar SNGM-1937 presenta proporciones distintas a los demás ejemplares. Por ejemplo, en la relación LLMedT/LPDT (longitud lateromedial del extremo distal de la tibia / longitud proximodistal máxima de la tibia), los ejemplares SNGM-1935 y SNGM-1936 mostraron resultados muy similares (0,224 y 0,225, respectivamente), mientras que el ejemplar SNGM-1937 resultó en 0,189. Esto se evidencia al observar la Figura 129D, donde puede verse que este último espécimen tiene una tibia proporcionalmente más delgada y con un extremo distal menos ancho que los demás ejemplares. Además, al reconstruir el húmero izquierdo del ejemplar SNGM-1936, se observó que éste habría sido bastante menor que el del holotipo, rondando los 80 mm de longitud anteroposterior aproximadamente (ver Figura 129BIII). En este aspecto, el ejemplar SNGM-1937 presenta un húmero casi del mismo tamaño que el estimado en SNGM-1936. Esto denotaría que posiblemente el ejemplar

SNGM-1937 habría tenido las extremidades anteriores proporcionalmente más cortas que los demás ejemplares.

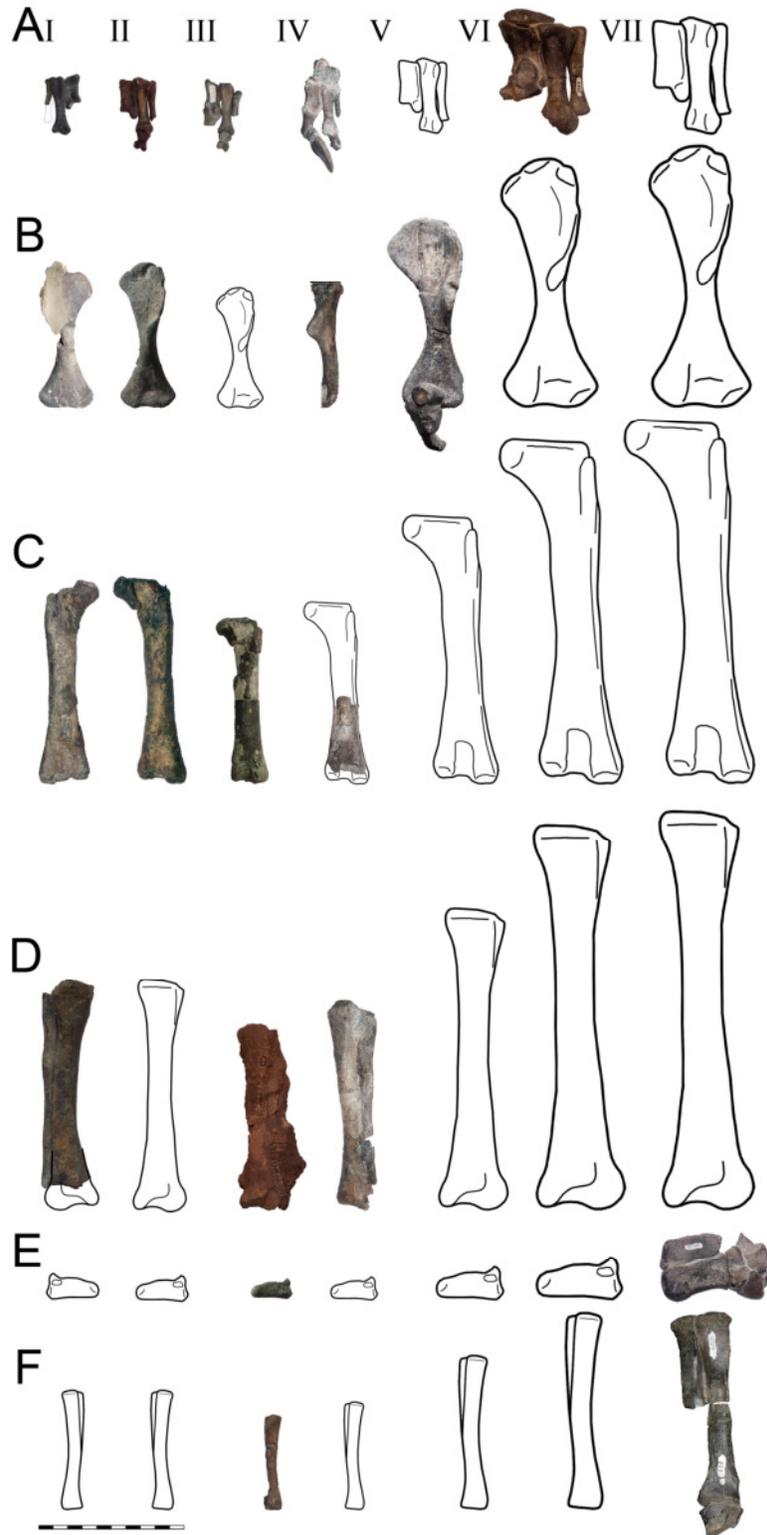


Figura 129. Huesos y esquemas del postcraneo de *Chilesaurus* comparados. **A**, manos; **B**, húmeros; **C**, fémures; **D**, tibias; **E**, astrágalos; **F**, metatarsianos III; **I**, lado derecho de SNGM-1935; **II**, lado izquierdo de SNGM-1935; **III**, SNGM-1936; **IV**, SNGM-1937; **V**, SNGM-1938; **VI**, SNGM-1887; **VII**, SNGM-1888. Escala: 100 mm.

Adicionalmente, a través de esta comparación puede observarse el tamaño aproximado que habrían tenido los huesos largos de los ejemplares SNGM-1938, SNGM-1887 y SNGM-1888, que corresponderían a los ejemplares de mayor tamaño. Esto, a su vez, permite calcular de forma aproximada la masa corporal de dichos ejemplares, aplicando la ecuación 1, que utiliza el largo máximo del fémur. El ejemplar SNGM-1938 habría tenido un fémur de 185 mm, lo que resulta una masa corporal de aproximadamente 10 kg. Por otro lado, SNGM-1887 tendría un fémur de unos 238 mm, de lo que se obtiene una masa corporal de más de 23 kg. El ejemplar más grande, SNGM-1888, poseería un fémur de aproximadamente 251 mm, de lo que se obtiene una masa aproximada de casi 28 kg. Sin embargo, teniendo en cuenta los valores promedios obtenidos en la Tabla 19, los cuales se obtuvieron con varias medidas de fémures, tibias y fibulas, podemos ver que estos valores están en el orden de tres veces el valor de la ecuación 1. Esto permite deducir que las masas corporales más probables de los tres ejemplares de mayor tamaño, habrían oscilado alrededor de 30 kg para el ejemplar SNGM-1938, casi 70 kg para el ejemplar SNGM-1887, y casi 85 kg para el ejemplar SNGM-1938. Esto denota que el ejemplar holotipo SNGM-1935 habría tenido un tamaño general mucho menor que los ejemplares adultos de esta especie.

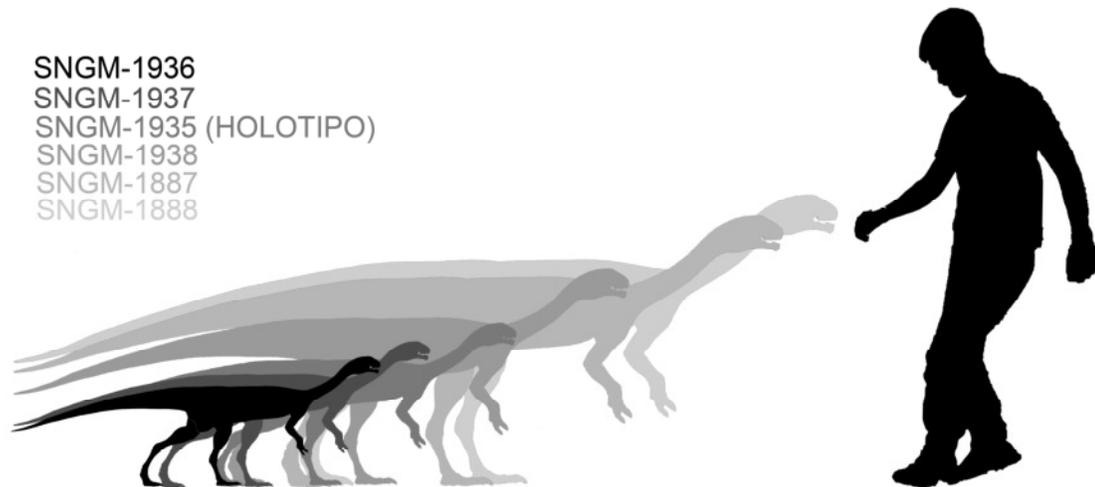


Figura 130. Comparación de siluetas de *Chilesaurus* respetando los distintos tamaños de los ejemplares comparados. Silueta humana: 180 cm.

Comparando con las masas calculadas para otros dinosaurios herbívoros de locomoción bípeda, los ejemplares adultos de *Chilesaurus* presentarían un tamaño comparado al de taxones basales de Ornithomimosauria (e.g. *Archaeonithomimus*, *Pelecanimimus*, *Sinornithomimus*), varios Oviraptorosauria (e.g. *Chiroteenotes*, *Ingenia*, *Oviraptor*, *Rinchenia*, etc.), y unos pocos Therizinosauria (e.g. *Beipiaosaurus*) (ver Zanno & Makovicky, 2013a; Benson et al., 2014). Sin embargo, para el Jurásico Superior no se han registrado ninguno de estos grupos de Coelurosauria (ver Zanno & Makovicky, 2013a). Por otro lado, durante el Jurásico Medio y Superior, varios Tetanurae basales y Coelurosauria basales muestran una masa corporal mucho mayor (e.g. *Piatnitzkysaurus*, 750 kgs; *Megalosaurus*, ~1400 kgs), mientras otros taxones de estos grupos presentarían una masa corporal notablemente más reducida (e.g. *Compsognathus*, 1,6 - 2,3 kgs), y ciertos celurosaurios presentaban masas cercanas a las de *Chilesaurus* (e.g. *Ornitholestes*, 14 kgs, *Zuolong*, 88 kgs), aunque todos estos habrían tenido hábitos carnívoros. Para los únicos taxones de los que se ha dudado de sus hábitos carnívoros (los taxones relacionados con las aves y las primeras aves), se estimaron masas corporales que habrían rondado el kilogramo de peso o incluso inferior (Benson et al., 2014). Por otro lado, unos pocos taxones bípedos de otros grupos no relacionados con *Chilesaurus*, registrados en el Jurásico Superior, habrían mostrado masas cercanas a éste, como el ceratosaurio basal *Limusaurus*, y el ornitópodo basal *Hypsilophdon*. Sin embargo, la gran mayoría de los ornitisquios bípedos del Jurásico

Superior superaban ampliamente los 100 kgs, incluso algunos superaron los 1000 kgs (e.g. *Camptosaurus*, ver Benson et al., 2014).

Implicancias paleoecológicas

Noto & Grossman (2010) recopilaron datos paleoecológicos de distintos yacimientos del Jurásico Superior del mundo, incluyendo los datos hasta ese entonces publicados de la Formación Toqui (i.e. Salgado et al., 2008). En su análisis, Noto & Grossman (2010) separaron a los dinosaurios según las categorías ecológicas de Reed (1998), las cuales están basadas en los ambientes y fauna actual africanos. De esta forma, cada taxón queda diferenciado a través de una categoría ecológica que describe su **Modo Trófico** (i.e. carnívoro, herbívoro), **Modo de Locomoción** (cuadrúpedo terrestre, bípedo terrestre, bípedo facultativo y bípedo terrestre/arbóreo) y un **Tamaño Corporal** (diminuto, <1 kg; muy pequeño, 1-10 kgs; pequeño, 10-100 kgs; medio, 100-1000 kgs; grande, 1000-10000 kgs; muy grande, > 10000 kgs). A su vez, los herbívoros fueron separados en *grandes ramoneadores* (por encima de los 5 metros), *ramoneadores intermedios* (hasta los 5 metros), *ramoneadores bajos* (hasta los 2 metros), y *grandes forrajeros* (hasta 1 metro). Entre las localidades de América del Sur, consideran a Cañadón Calcáreo y Toqui como una única unidad (S1) y encuentran 6 taxones publicados para ambas formaciones/localidades juntas. Estos datos eran correctos para el año de publicación ya que Salgado et al. (2008) habían identificado dos posibles taxones teropodios para Toqui, un Theropoda indeterminado y un Tetanurae indeterminado. Como se asume que los Theropoda son esencialmente carnívoros, Noto & Grossman (2010) consideraron que de los 6 taxones (100%) conocidos para el Jurásico Superior de América del Sur, dos (33%) eran carnívoros, de los cuales sólo uno (16,7%) era de pequeño tamaño. Basándose en las diferencias de los herbívoros, estimaron cómo sería el paso de un ambiente árido a un ambiente húmedo, pasando por un ambiente semiárido. En base a estos datos y los aportes de otros datos geológicos y paleontológicos, infieren un ambiente semiárido o estacional para las localidades de América del Sur.

Teniendo en cuenta que, actualmente, los restos publicados por Salgado et al. (2008) han sido reinterpretados (Novas et al., 2015) como pertenecientes a un mismo taxón, *Chilesaurus diegosuarezi*, y el cual es un terópodo herbívoro, esto implicaría que las interpretaciones a las que llegaron Noto & Grossman (2010) serían incorrectas. Hoy sabemos que habrían habido muchos más sauropódos de tamaños muy grandes (Salgado

et al., 2015), y que hasta ahora no se han hallado ornitisquios medianos o pequeños, ni terópodos carnívoros. Es posible que la presencia conjunta de saurópodos grandes (muy grande, > 10000 kgs), junto con terópodos herbívoros pequeños (<100 kgs) se deba a que el ambiente de Toqui en el Jurásico Superior se correspondía con un bosque más húmedo de lo que infirieron los autores antes mencionados. Esto concuerda con los análisis geológicos y paleontológicos recientes y es mencionado por las últimas contribuciones (Suarez et al., 2016). De acuerdo con la escala de paleoambientes mostrada por Noto & Grossman (2010: Figure 4), el ambiente de Toqui debería corresponder a un bosque húmedo (y frío teniendo en cuenta la latitud de la localidad en el Jurásico Superior), con la presencia de cierta densidad de vegetación alta (dada por la abundancia de los grandes ramoneadores sauropodios) pero también con vegetación baja (dada por la abundancia de ejemplares de *Chilesaurus*, seguramente un ramoneador de estratos bajos y de pequeño tamaño).

Teniendo en cuenta estas inferencias, es posible que la ausencia de ornitisquios bípedos de pequeño tamaño en Toqui no se deba a un sesgo de muestreo, sino tal vez a la ausencia de estos en esta localidad. El linaje de *Chilesaurus* podría haber evolucionado en un contexto de ausencia de herbívoros de pequeño tamaño, ocupando un nicho ecológico vacante y constituyendo el único linaje hasta ahora conocido de Tetanurae no celurosaurianos con hábitos herbívoros.

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES

Las conclusiones de la presente tesis se enumeran a continuación:

Conclusiones anatómicas:

1. Los rasgos descritos permiten establecer que la especie *Chilesaurus diegosuarezi*, presenta una única combinación de caracteres: premaxilar corto y alto, con un prominente proceso postnarial aplanado; dientes en forma de hoja, con los dientes en erupción finamente denticulados en el ápice de la corona; coracoides subcuadrangular en vista lateral y de márgenes transversalmente gruesos; dígito II de las manos con falanges preungueales bien cortas proximodistalmente; dígito III de las manos atrofiado; hoja iliaca con proceso posterodorsal; ilión con pedicelo isquiónico más robusto que el pedicelo púbico; cresta supracetabular ausente; pubis fuertemente retrovertido; vástago del pubis en forma de fina varilla y sin expansión distal; cresta mediodistal del fémur ausente; tibia sin cresta fibular, falange I-1 bien desarrollada, elongada y robusta.
2. *Chilesaurus diegosuarezi* (Novas et al., 2015) es descrito en forma completa basándose en el ejemplar holotipo (SNGM-1935). Además, los ejemplares SNGM-1936, SNGM-1937, SNGM-1938, SNGM-1887, SNGM-1888, SNGM-1889, SNGM-1890, SNGM-1892, SNGM-1913 y SNGM-1918 son descritos y asignados a esta especie.
3. Los ejemplares descritos de esta especie presentan información nueva sobre la anatomía del esqueleto, particularmente del cráneo, esqueleto postaxial y apendicular.
4. La descripción completa de todos los ejemplares permite agregar los siguientes caracteres a la diagnosis original de Novas et al. (2015): premaxilar con un proceso nasal dirigido posterodorsalmente; frontales alargados anteroposteriormente; postorbitales triangulares y de superficie lisa, sin ornamentación; escamoso con cresta lateral y cresta medial en el proceso postorbitario, y un proceso opistótico dirigido ventralmente; basioccipital con tubercidades basales poco proyectadas ventralmente y poco lateralizadas; lámina basituberal del basioccipital con muesca en forma de V; dentario de borde ventral cóncavo y marcadamente curvo en vista dorsal; lámina prezigodiapofisial y cavidad prezigapofisial centrodiapofisial presente en las dorsales

anteriores; seis vértebras sacras; costillas sacras compartidas entre dos vértebras sacras; húmero con cresta deltopectoral muy extendida proximodistalmente; manos grandes, sobrepasando el 45% de la longitud del húmero más el radio; metacarpo I con la superficie proximal y la faceta para el metacarpo II formando un ángulo obtuso; ilion con proceso supratrocantérico en el extremo posterodorsal del ala postacetabular; vástago del isquion casi de la misma longitud que el vástago del pubis; pie isquiónico presente; surco del ligamento oblicuo en la cara posterior de la cabeza femoral y tubérculo medial asociado muy poco desarrollados; extremo distal de la fibula con un leve contacto vertical con la superficie lateral del proceso ascendente del astrágalo; fosa elíptica presente en la superficie proximal del astrágalo; proceso lateral en el lado laterodistal del astrágalo para la articulación con el calcáneo; calcáneo con un gran tubérculo calcaneal.

5. Las características descritas fueron comparadas con otros dinosaurios y la nueva información obtenida ayuda a comprender mejor la distribución de muchos rasgos en el contexto de los dinosaurios y particularmente de los saurisquios.

6. La mayor parte de los caracteres anatómicos descritos en todos los huesos coinciden con los presentes en muchos Tetanurae, como por ejemplo: 1) dos pleurocelos septados en cada cervical, 2) más de tres vértebras sacras 3) carpal distal 1+2 (semilunar) presente, 4) ulna con un conspicuo proceso olecraneano, 5) metacarpiano I con toda su superficie lateral apoyada en el metacarpiano II y ángulo obtuso respecto a la superficie proximal, 6) dedo III de la mano reducido, 7) ilion con ala preacetabular larga y muy extendida por delante del acetábulo; 8) fémur con trocánter 4° reducido en forma de cresta, simétrico y ubicado en la superficie posterior, 9) extremo distal de la tibia con el maléolo lateral más proyectado distalmente que el maléolo medial, 10) tibia con el extremo distal expandido lateromedialmente y aplanado anteroposteriormente, 11) fibula con la inserción del músculo *iliofemoralis* bien marcada, 12) fibula una fosa media profunda y bien marcada en la mitad proximal, extendiéndose hasta la mitad distal de la fibula, 13) faceta fibular en el astrágalo reducida y ubicada verticalmente en el lado lateral del proceso astragalar; 14) calcáneo sin proceso ventromedial; 15) metatarsal II y IV aproximadamente del mismo tamaño y proporciones.

7. Otros caracteres presentes en *Chilesaurus*, parecen ser plesiomorfias retenidas, ya que son rasgos presentes en terópodos basales, sauropodomorfos o saurisquios basales: 1) ausencia de pleurocelos en las vértebras postcervicales; 2) una falange 1-I de la mano algo mayor que el metacarpiano I, 3) falange 1-II mayor proximodistalmente

que la falange 2-II, 4) cresta mediodistal del fémur ausente, 5) cresta fibular de la tibia ausente, 6) astrágalo con proceso ascendente bajo y con una conspicua fosa ovoidal en su superficie anterior, 7) astrágalo con una depresión elíptica presente en la superficie proximal, 8) calcáneo con un gran tubérculo calcaneal.

8. Por otro lado, varios rasgos coinciden con lo observado en distintos grupos de Coelurosauria derivados, por ejemplo: 1) pelvis opistopúbica, 2) ilion con proceso supretrocantérico, 3) cresta supracetabular ausente, 4) extremo proximal de la tibia de forma subtriangular, con el cóndilo fibular distanciado del cóndilo interno y un surco tendinoso amplio, 5) fibula con un vástago que se adelgaza abruptamente después del tubérculo para la inserción del músculo iliofemoralis, y un extremo distal reducido.

Conclusiones filogenéticas:

9. De acuerdo a la particular anatomía descrita y sus variadas afinidades dentro de los taxones comparados, *Chilesaurus* fue incluido en cuatro matrices previamente conocidas: una basada en un amplio muestreo de dinosauriformes y dinosaurios basales (Nesbitt et al., 2009), otra en sauropodomorpha basales y saurisquios basales, (Otero & Pol, 2013), otra en Tetanurae basales (Carrano et al., 2012) y finalmente una matrix con un amplio muestreo de Theropoda (Smith et al., 2008). En todos los análisis filogenéticos, *Chilesaurus* resultó bien incluido dentro los Theropoda.

10. En el análisis basado en la matriz de Smith et al. (2008), *Chilesaurus* fue incluido entre los Theropoda Tetanurae no Coelurosauria, resultando como el Tetanurae más basal.

11. Adicionalmente, *Chilesaurus* se incluyó en dos versiones de la matriz de Baron et al. (2017), resultando en ambas incluido dentro de Theropoda.

Conclusiones paleobiológicas:

12. La descripción morfológica de la posición de los esqueletos preservados articulados de *Chilesaurus*, particularmente de las extremidades anteriores, permitieron dar cuenta que las mismas están lateralizadas y muy flexionadas, como ocurre en los dinosaurios Coelurosauria derivados (e.g. Troodontidae, Dromaeosauridae, Averaptora). Esta posición de las extremidades podría evidenciar la presencia de las primeras estructuras blandas que ayudaron a la obtención del vuelo (e.g. estructuras propatagiales) y de una postura de descanso o postura pasiva de los miembros anteriores como se ha observado en distintos ejemplares de los grupos mencionados.

13. La anatomía dentaria y de las quijadas de *Chilesaurus* es similar a la de algunos sauropodomorfos basales (e.g. *Adeopapposaurus*). Estos rasgos y muchos otros presentes en *Chilesaurus*, también han sido reconocidos en varios grupos de terópodos que habrían tenido hábitos herbívoros, como *Limusaurus*, los Ornithomimosauria, Oviraptorosauria y Therizinosauria (Zanno & Makovicky, 2011). Esto indicaría que *Chilesaurus* estaba especializado en una dieta herbívora. Adicionalmente, *Chilesaurus* muestra varios rasgos reconocidos en estos terópodos celurosaurios, que han sido mencionados como rasgos indicadores de herbivoría: cuello elongado y angosto, pelvis opistópica, isquion elongado, pies funcionalmente tetradáctilos.

14. *Chilesaurus* habría sido un dinosaurio de pequeño tamaño, con masas corporales inferiores a los 100 kgs. De acuerdo a las ecuaciones efectuadas, el ejemplar holotipo (SNGM-1935) de *Chilesaurus*, habría tenido una masa corporal que rondaría los 13 kgs, cercana a la del ejemplar SNGM-1937 (aproximadamente 15 kgs) y mayor a la del ejemplar SNGM-1936 (aproximadamente 15 kgs), que sería el espécimen más pequeño.

15. Las comparaciones en tamaño con los ejemplares más fragmentarios SNGM-1938, SNGM-1887 y SNGM-1888 permitieron realizar cálculos sobre la masa corporal de los mismos, obteniendo valores que superan los 80 kgs. Esto denotaría que el ejemplar holotipo es un espécimen pequeño (juvenil) y los ejemplares adultos habrían sido mayores a éste.

16. El linaje de *Chilesaurus* habría derivado hacia la herbivoría producto del nicho vacante que habría existido en el Jurásico Superior de América del Sur, dada la ausencia de herbívoros bípedos pequeños (e.g. ornitisquios).

Conclusiones generales:

17. En primer lugar, *Chilesaurus* es el primer Tetanurae no-celurosaurio de hábitos herbívoros.

18. La anatomía de este taxón, denota que muchos rasgos plesiomórficos de Saurischia pueden haber perdurado dentro de los terópodos por lo menos hasta los Tetanurae. Por otro lado, rasgos considerados derivados de Theropoda, pueden haber aparecido antes de lo reportado hasta el momento dentro de la línea evolutiva de este grupo.

19. La presencia de un Tetanurae no celurosauriano de hábitos herbívoros en el Jurásico Superior de Chile, podría significar que el linaje de *Chilesaurus* ocupó un rol ecológico vacante para esta etapa en América del Sur.

BIBLIOGRAFÍA

- Agnolin FL & Martinelli AG. 2012. *Guaibasaurus candelariensis* (Dinosauria, Saurischia) and the early origin of avian-like resting posture. *Alcheringa* 36: 263–267.
- Agnolin FL & Novas FE. 2011. Unenlagiid theropods: are they members of the Dromaeosauridae (Theropoda, Maniraptora)? *An Acad Brasileira Cienc* 83: 117-162.
- Agnolin FL & Novas FE. 2013. *Avian ancestors: a review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptoria, Anchiornis and Scansoriopterygidae*. Springer Briefs in Earth Systems Sciences, Springer, Dordrecht, Heidelberg, Springer SBM, 96 pp.
- Agnolin FL & Rozadilla S. 2017. Phylogenetic reassessment of *Pisanosaurus mertii* Casamiquela, 1967, a basal dinosauriform from the Late Triassic of Argentina. *J Syst Paleontol*, <https://doi.org/10.1080/14772019.2017.1352623>
- Aguirre-Urreta MB & Ramos VA. 1981. Estratigrafía y paleontología de la Alta Cuenca del Río Roble, provincia de Santa Cruz. *8° Congr Geol Argentino Actas* 3: 101–132.
- Alcober OA & Martínez RN. 2010. A new herrerasaurid (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Triassic of Ischigualasto Formation of northwestern Argentina. *ZooKeys* 63: 55-81.
- Alexander RMcN. 1989. *Dynamics of dinosaurs and other extinct giants*. Columbia University Press 167 p.
- Alifanov VR & Barsbold R. 2009. *Ceratonykus oculatus* gen. et sp. nov., a New Dinosaur (?Theropoda, Alvarezsauria) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Paleontol J* 43: 94–106.
- Allain R. 2001. Redescription de *Streptospondylus altdorfensis*, le dinosaure théropode de Cuvier, du Jurassique de Normandie. *Geodiversitas* 23: 349–367.
- Allain R. 2002. Discovery of a megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of basal Tetanurae. *J Vert Paleontol* 22: 548–563.
- Allain R. 2005. The postcranial anatomy of the megalosaur *Dubreuillosaurus valesdunensis* (Dinosauria Theropoda) from the Middle Jurassic of Normandy, France. *J Vert Paleontol* 25: 850–858.

- Allain R, Aquesbi N, Dejax J, Meyer C, Monbaron M, Montenat C, Richir P, Rochdy M, Russell DA & Taquet P. 2004. A basal sauropod dinosaur from the Early Jurassic of Morocco. *Comptes Rendus Palevol* 3: 199-208.
- Allain R, Tykoski R, Aquesbi N, Jalil N, Monbaron M, Russell D & Taquet P. 2007. An Abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of the High Atlas Mountains, Morocco, and the radiation of Ceratosaurids. *J Vert Paleontol* 27: 610-624.
- Allain R, Vullo R, Le Loeuff J & Tournepiche J-F. 2014. European ornithomimosaur (Dinosauria, Theropoda): an undetected record. *Geologica Acta* 12: 127-135.
- Allain R. & Chure DJ. 2002. *Poekilopleuron bucklandii*, the theropod dinosaur from the Middle Jurassic (Bathonian) of Normandy. *Palaeontology* 45: 1107–1121.
- Ameghino F. 1899. Nota preliminar sobre el *Loncosaurus argentinus*, un representante de la familia de los Megalosauridae en la República Argentina. *Anal Soc Cient Argentina* 47: 61-62.
- Anderson JF, Hall-Martin A & Russell DA. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *J Zool London* 207: 53–61.
- Antunes MT & Mateus O. 2003. Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol* 2: 77–95.
- Apaldetti C, Martínez RN, Alcober OA & Pol D. 2011. A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), northwestern Argentina. *PLoS One* 6: e26964.
- Apaldetti C, Martínez RN, Pol D & Souter T. 2014. Redescription of the skull of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Late Triassic Los Colorados Formation of the Ischigualasto-Villa Unión Basin, northwestern Argentina. *J Vert Paleontol* 34: 1113–1132.
- Apaldetti C, Pol D & Yates A. 2013. The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications. *Palaeontology* 56: 277–301.
- Apesteguía S, Smith ND, JuárezValieri R & Makovicky PJ. 2016. An Unusual New Theropod with a Didactyl Manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *PLoS ONE* 11(7): e0157793.
- Arcucci A. 1986. Nuevos materiales y reinterpretación de *Lagerpeton chanarensis* Romer (Thecodontia, Lagerpetonidae nov.) del Triásico Medio de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 23(3-4): 233-242.

- Arcucci A. 1989. Locomotor structures in the Middle Triassic archosaurs from Los Chañares (La Rioja, Argentina). *Hist Biol* 3: 85-95.
- Arcucci A & Coria RA. 2003. A new Triassic dinosaur. *Ameghiniana* 40: 217–228.
- Averianov AO. 2007. Theropod dinosaurs from Late Cretaceous deposits in the northeastern Aral Sea region, Kazakhstan. *Cretac Res* 28: 532–544.
- Averianov AO & Sues H-D. 2007. A new troodontid (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Uzbekistan, with a review of troodontid records from the territories of the former Soviet Union. *J Vert Paleontol* 27: 87-98.
- Averianov AO, Krasnolutskii SA & Ivantsov SV. 2010. A new basal coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Middle Jurassic of Siberia. *Proc Zool Inst RAS* 314: 42-57.
- Azuma Y & Currie PJ. 2000. A new carnosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Japan. *Can J Earth Sci* 37: 1735–1753.
- Azuma Y, Xu X, Shibata M, Kawabe S, Miyata K & Imai T. 2016. A bizarre theropod from the Early Cretaceous of Japan highlighting mosaic evolution among coelurosaurians. *Scientific Reports* 6: 20478. DOI: 10.1038/srep20478.
- Bádenas B & Aurell M. 2010. Facies models of a shallow-water carbonate ramp based on distribution of non-skeletal grains (Kimmeridgian, Spain). *Facies* 56: 89-110.
- Bakker RT & Galton PM. 1974. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature* 248: 168–172.
- Bakker RT, Galton P, Siegwarth J & Filla J. 1990. A new latest Jurassic vertebrate fauna, from the highest levels of the Morrison Formation at Como Bluff, Wyoming, Part IV the dinosaurs: a new *Othnieia*-like hypsilophodontoid. *Hunteria* 2: 8-19.
- Bakker RT, Williams M & Currie PJ. 1988. *Nanotyrannus*, a new genus of pygmy tyrannosaur, from the latest Cretaceous of Montana. *Hunteria* 1: 1–30.
- Balanoff AM & Norell MA. 2012. Osteology of *Khaan mckennai* (Oviraptoria: Theropoda). *Bull Am Mus Nat Hist* 372: 1–77.
- Balanoff AM, Xu X, Kobayashi Y, Matsufune Y & Norell MA. 2009. Cranial osteology of the theropod dinosaur *Incisivosaurus gauthieri* (Theropoda: Oviraptorosauria). *Am Mus Novit* 3651: 1–35.
- Baron MG. 2018. *Pisanosaurus mertii* and the Triassic ornithischian crisis: could phylogeny offer a solution? *Hist Biol* doi:10.1080/08912963.2017.1410705.

- Baron MG, Barrett PM. 2017. A dinosaur missing-link? *Chilesaurus* and the early evolution of ornithischian dinosaurs. *Biol Lett* 13: 20170220.
- Baron MG, Barrett PM. 2018. Support for the placement of *Chilesaurus* within Ornithischia: a reply to Müller et al. *Biol Lett* 14: 20180002.
- Baron MG, Norman DB & Barrett PM. 2017a. Postcranial anatomy of *Lesothosaurus diagnosticus* (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Jurassic of southern Africa: implications for basal ornithischian taxonomy and systematics. *Zool J Linn Soc* 179: 125-168.
- Baron MG, Norman DB & Barrett PM. 2017b. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature* 543: 501-506.
- Baron MG, Norman DB & Barrett PM. 2017c. Baron et al. reply. *Nature* 551: E4-E5.
- Barrett PM. 2000. Prosauropods and iguanas: speculations on the diets of extinct reptiles. In: Sues H-D (ed). *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 42–78.
- Barrett PM. 2005. The diet of ostrich dinosaurs (Theropoda: Ornithomimosauria). *Palaeontology* 48: 347-358.
- Barrett PM. 2009. A new basal sauropodomorph dinosaur from the upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of South Africa. *J Vert Paleontol* 29: 1032–1045.
- Barrett PM, Upchurch P & Wang X-L. 2005a. Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China. *J Vert Paleontol* 25: 806– 822.
- Barrett PM, Butler RJ, Knoll F. 2005b. Small-bodied ornithischian dinosaurs from the Middle Jurassic of Sichuan, China. *J Vert Paleontol* 25: 823–834.
- Barrett PM, Upchurch P, Zhou X-D & Wang X-L. 2007. The skull of *Yunnanosaurus huangi* Young, 1942 (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China. *Zool J Linn Soc* 150: 319–341.
- Barsbold R. 1974. Saurornithoididae, a new family of carnivorous dinosaurs from Central Asia and North America. *Palaeontol Polonica* 30: 5–22.
- Barsbold R & Osmólska H. 1999. The skull of *Velociraptor* (Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontol Pol* 44: 189-219.
- Barsbold R & Perle A. 1980. Segnosauria. A new infraorder of carnivorous dinosaurs. *Acta Palaeontol Pol* 25: 185–195.

- Barsbold R, Maryanska TH & Osmólska H. 1990. Oviraptorosauria. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds.). *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, pp. 249–258.
- Barsbold R, Osmólska H & Kurzanov SM. 1987. On a new troodontid (Dinosauria, Theropoda) from the Early Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontol Pol* 32: 121–132.
- Barsbold R, Osmólska H, Watabe M, Currie PJ & Tsogtbaatar Kh. 2000. A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with a pygostyle. *Acta Palaeontol Pol* 45: 97–106.
- Barthel KW. 1970. On the deposition of the Solnhofen lithographic limestone (Lower Tithonian, Bavaria, Germany). *N Jb Geol Paläont Abh* 135: 1–18.
- Barthel KW, Swinburne NHM & Conway Morris S. 1990. *Solnhofen: A Study in Mesozoic Palaeontology*. Cambridge University Press, Cambridge. 236 pp.
- Baumel JJ & Witmer LM. 1993. Osteologia. In: Baumel JJ, King AS, Brazile JE, Evans HE & Vanden Berge JC (eds.). *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. 2nd ed. Nuttall Ornithological Society, Cambridge, pp. 45–132.
- Bell CM & Suárez M. 1997. The lower cretaceous Apeleg formation of the Aisén basin, southern Chile. Tidal sandbar deposits of an epicontinental sea. *Rev Geol Chile* 24: 203–226.
- Bennet SC. 2008. Morphological evolution of the wing of pterosaurs: myology and function. *Zitteliana, series B*, 28: 127–141.
- Benson RBJ. 2008. New information on *Stokesosaurus*, a tyrannosauroid (Dinosauria: Theropoda) from North America and the United Kingdom. *J Vert Paleontol* 28: 732–750.
- Benson RBJ. 2009. An assessment of variability in dinosaur remains from the Bathonian (Middle Jurassic) of Stonesfield and New Park Quarry, UK and taxonomic implications for *Megalosaurus bucklandii* and *Iliosuchus incognitus*. *Palaeontology* 54: 857–877.
- Benson RBJ. 2010a. A description of *Megalosaurus bucklandii* (Dinosauria: Theropoda) from the Bathonian of the UK and the relationships of Middle Jurassic theropods. *Zool J Linn Soc* 158: 882–935.

- Benson RBJ. 2010b. The osteology of *Magnosaurus nethercombensis* (Dinosauria, Theropoda) from the Bajocian (Middle Jurassic) of the United Kingdom and a re-examination of the oldest records of tetanurans. *J Syst Palaeontol* 8: 131–146.
- Benson RBJ & Xu X. 2008. The anatomy and systematic position of the theropod dinosaur *Chilantaisaurus tashuikouensis* Hu, 1964 from the Early Cretaceous of Alanshan, People's Republic of China. *Geol Mag* 145: 778–789.
- Benson RBJ, Campione NE, Carrano MT, Mannion PD, Sullivan C, Upchurch P & Evans DC. 2014. Rates of Dinosaur Body Mass Evolution Indicate 170 Million Years of Sustained Ecological Innovation on the Avian Stem Lineage. *PLoS Biol* 12(5): e1001853.
- Benson RBJ, Carrano MT & Brusatte SL. 2010. A new clade of archaic large bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroidea) that survived to the latest Mesozoic. *Naturwissenschaften* 97: 71-78.
- Benton MJ, 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Trans Royal Soc London B* 354, 1423–1446.
- Benton MJ & Walker AD. 2011. *Saltopus*, a dinosauriform from the Upper Triassic of Scotland. *Earth Environm Sc Trans Royal Soc Edinburgh* 101: 285–299.
- Benton MJ, Juul L, Storrs GW & Galton PM. 2000. Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the Upper Triassic of southwest England. *J Vert Paleontol* 20: 77–108.
- Bever GS, Brusatte SL, Carr TD, Xu X, Balanoff AM & Norell MA. 2013. The braincase anatomy of the Late Cretaceous dinosaur *Alioramus* (Theropoda: Tyrannosauroidae). *Bull Am Mus Nat Hist* 376: 1–72.
- Bittencourt JS & Kellner AWA. 2009. The anatomy and phylogenetic position of the Triassic dinosaur *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970. *Zootaxa* 2079: 1–56.
- Bonaparte JF. 1969. Dos nuevas faunas de reptiles triásicos de Argentina. *Gondwana Stratigraphy, I.U.G.S., Coloquio Mar del Plata*, 1967: 283–302.
- Bonaparte JF. 1972. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). *Opera Lilloana* 22: 1–183.
- Bonaparte JF. 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia. *J Vert Paleontol* 50: 808-820.

- Bonaparte JF. 1978. *Coloradia brevis* n. g. et sp. (Saurischia Prosaurópoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 15: 327-332.
- Bonaparte JF. 1979. Dinosaurs: a Jurassic assemblage from Patagonia. *Science* 205: 1377–1379.
- Bonaparte JF. 1986. Les Dinosaurés (Carnosaures, Allosauridés, Sauropodes, Cétiosauridés) du Jurassique moyen de Cerro Cándor (Chubut, Argentine). *Ann Paléontol* 72: 247–289.
- Bonaparte JF. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana* 36: 115–187.
- Bonaparte JF & Mateus O. 1999. A new diplodocid, *Dinheirosaurus lourinhanensis* gen. et sp. nov., from the Late Jurassic beds of Portugal. *Rev Mus Argentino Cienc Nat* 5: 13-29.
- Bonaparte JF, Brea G, Schultz CL & Martinelli AG. 2007. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Hist Biol* 19: 73–82.
- Bonaparte JF, Ferigolo J & Ribeiro AM. 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. *Proceedings of the second Gondwanan Dinosaurs symposium. Natl Sci Mus Monogr* 15: 89–109.
- Bonaparte JF, Novas FE & Coria RA. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. *Contrib Sci* 416: 1-42.
- Bonaparte JF. & Novas FE. 1985. *Abelisaurus comahuensis*, n. g. et n.sp., Carnosauria del Cretácico Tardío de Patagonia. *Ameghiniana* 21: 259–265.
- Bonaparte JF. & Powell JE. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Mém Soc Géol France, ns*, 139: 19–28.
- Bonaparte JF. & Pumares JA. 1995. Notas sobre el primer cráneo de *Riojasaurus incertus* (Dinosauria, Prosauropoda, Melanorosauridae) del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 32: 341-349.
- Botelho JF, Ossa-Fuentes L, Soto-Acuña S, Smith-Paredes D, Nuñez-León D, Salinas-Saavedra M, Ruiz-Flores M & Vargas A. 2014. New Developmental Evidence

- Clarifies the Evolution of Wrist Bones in the Dinosaur–Bird Transition. *PLoS Biol* 12(9): e1001957.
- Brisson Egli F, Agnolin FL & Novas FE. 2016. A new specimen of *Velocisaurus unicus* (Theropoda, Abelisauroida) from the Paso Cordoba locality (Santonian), Río Negro, Argentina. *J Vert Paleontol* 36(4): e1119156.
- Britt BB. 1991. Theropods of Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Late Jurassic), Colorado, with emphasis on the osteology of *Torvosaurus tanneri*. *Brigham Young Geol Stud* 37: 1–72.
- Brochu CA. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus rex*: Insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull. *Mem Soc Vert Paleontol* 7: 1–138.
- Brown JH, Marquet PA & Taper ML. 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *Am Nat* 142: 573–584.
- Brusatte S, Chure DJ, Benson RBJ & Xu X. 2010. The osteology of *Shaochilong maortuensis*, a carcharodontosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Asia. *Zootaxa* 2334: 1–46.
- Brusatte SL & Sereno PC. 2007. A new species of *Carcharodontosaurus* (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Niger and a revision of the genus. *J Vert Paleontol* 27: 902–916.
- Brusatte SL & Sereno PC. 2008. Phylogeny of Allosauroida (Dinosauria: Theropoda): comparative analysis and resolution. *J Syst Palaeontol* 6: 155–182.
- Brusatte SL, Carr TD & Norell MA. 2012. The osteology of *Alioramus*, a gracile and long-snouted tyrannosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Bull Am Mus Nat Hist* 366: 1–197.
- Brusatte SL, Vremir M, Csiki-Sava Z, Turner AH, Watanabe A, Erickson GM & Norell MA. 2013. The Osteology of *Balaur bondoc*, an island-dwelling dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Romania. *Bull Am Mus Nat Hist* 374: 1–100.
- Burch SH & Carrano MT. 2012. An articulated pectoral girdle and forelimb of the abelisaurid theropod *Majungasaurus crenatissimus* from the Late Cretaceous of Madagascar. *J Vert Paleontol* 32: 1–16.
- Burnham DA. 2004. New information on *Bambiraptor feinbergi* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of Montana. In: Currie PJ, Koppelhus

- EB, Shugar MA & Wright JL (eds). *Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds*. Bloomington: Indiana University Press, pp. 67–111.
- Burnham DA, Derstler KL, Currie PJ, Bakker RT, Zhou Z & Ostrom JH. 2000. Remarkable new birdlike dinosaur (Theropoda: Maniraptora) from the Upper Cretaceous of Montana. *Univ Kansas Paleontol Contrib* 13: 1–14.
- Bussert R, Heinrich W-D & Aberhan M. 2009. The Tendaguru Formation (Upper Jurassic to Lower Cretaceous, southern Tanzania): Definition, palaeoenvironments, and sequence stratigraphy. *Fossil Record* 12: 141–174.
- Butler RJ. 2005. The 'fabrosaurid' ornithischian dinosaurs of the Upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of South Africa and Lesotho. *Zool J Linn Soc* 145: 175–218.
- Butler RJ. 2010. The anatomy of the basal ornithischian dinosaur *Eocursor parvus* from the lower Elliot Formation (Late Triassic) of South Africa. *Zool J Linnean Soc* 160: 648–684.
- Butler RJ, Galton PM, Porro LB, Chiappe LM, Henderson DM & Erickson GM. 2010. Lower limits of ornithischian dinosaur body size inferred from a new Upper Jurassic heterodontosaurid from North America. *Proc R Soc B* 277: 375–381.
- Butler RJ, Smith RMH & Norman DB. 2007. A primitive ornithischian dinosaur from the Late Triassic of South Africa, and the early evolution and diversification of Ornithischia. *Proc R Soc B* 274: 2041–2046.
- Butler RJ, Upchurch P & Norman DB. 2008. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. *J Syst Palaeontol* 6: 1–40.
- Cabaleri NG, Benavente CA, Monferran MD, Narváez PL, Volkheimer W, Gallego OF & Do Campo MD. 2013. Sedimentology and palaeontology of the Upper Jurassic Puesto Almada Member (Cañadón Asfalto Formation, Fossati sub-basin), Patagonia Argentina: Palaeoenvironmental and climatic significance. *Sediment Geol* 296: 103–121.
- Cabaleri NG, Volkheimer W, Armella C, Gallego OF, Silva Nieto DG, Cagnoni MC, Ramos AM & Panarello HO. 2010. Estratigrafía, análisis de facies y paleoambientes de la Formación Cañadón Asfalto: Jurásico, depocentro de Cerro Cóndor, río Chubut medio, Patagonia, República Argentina. *RAGA* 66: 349–367.
- Cabreira SF, Schultz CL, Bittencourt JS, Soares MB, Fortier DC, Silva LR & Langer MC. 2011. New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil. *Naturwissenschaften* 98: 1035–1040.

- Cabrera A. 1947. Un saurópodo nuevo del Jurásico de Patagonia. *Notas Mus La Plata* 12: 1-17.
- Calvo JO, Porfiri JD, Veralli C, Novas FE & Poblete F. 2004. Phylogenetic status of *Megaraptor namunhuaiquii* Novas based on a new specimen from Neuquén, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41: 565–575.
- Campione NE & Evans DC. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biol* 10: 1–21.
- Canale JI, Novas FE & Pol D. 2015. Osteology and phylogenetic relationships of *Tyrannotitan chubutensis* Novas, de Valais, Vickers-Rich and Rich, 2005 (Theropoda: Carcharodontosauridae) from the Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Hist Biol* 27: 1-32.
- Canale JI, Scanferla CA, Agnolin FL & Novas FE. 2009. New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of abelisaurid theropods. *Naturwissenschaften* 96: 409–414.
- Carballido JL, Rauhut OWM, Pol D & Salgado L. 2011. Osteology and phylogenetic relationships of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. *Zool J Linn Soc* 163: 605–662.
- Carpenter K. 1998. Evidence of predatory behavior by carnivorous dinosaur. *GAI*A 15: 135-144.
- Carpenter K. 2002. Forelimb biomechanics of nonavian theropod dinosaurs in predation. *Senckenbergiana Lethaea* 82: 59-76.
- Carpenter K, Chure D & Kirkland JI (eds.). 1998. *The Morrison Formation: An Interdisciplinary Study*. Modern Geology, 23.
- Carpenter K, Miles C & Cloward K. 2005a. New small theropod from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming. In: Carpenter K (Ed.). *The Carnivorous Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, pp. 23–48.
- Carpenter K, Miles CA, Ostrom JH & Cloward KC 2005b. Redescription of the small maniraptoran theropods *Ornitholestes* and *Coelurus* from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming. In: Carpenter K (Ed.). *The Carnivorous Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, pp. 49–71.

- Carr TD & Williamson TE. 2010. *Bistahieversor sealeyi*, gen. et sp. nov., a new tyrannosauroid from New Mexico and the origin of deep snouts in Tyrannosauroidea. *J Vert Paleontol* 30: 1–16.
- Carr TD, Williamson TE & Schwimmer DR. 2005. A new genus and species of tyrannosauroid from the Late Cretaceous (Middle Campanian) Demopolis Formation of Alabama. *J Vert Paleontol* 25: 119–143.
- Carrano MT. 2007. The Appendicular Skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *J Vert Paleontol* 27(2), Memoir 8: 163–179.
- Carrano M, Mark AL & Sertich JJW. 2011. New materials of *Masiakasaurus knopfleri* Sampson, Carrano, and Forster, 2001, and implications for the morphology of the Noasauridae (Theropoda: Ceratosauria). *Smith Contrib Paleobiol* 95: 1–64.
- Carrano MT & Hutchinson JR. 2002. Pelvic and Hindlimb Musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *J Morphol* 253: 207–228.
- Carrano MT, Benson RBJ & Sampson SD. 2012. The phylogeny of Tetanurae. *J Syst Palaeontol* 10: 211–300.
- Carrano MT, Hutchinson JR & Sampson SD. 2005. New information on *Segisaurus halli*, a small theropod dinosaur from the Early Jurassic of Arizona. *J Vert Paleontol* 25: 835–849.
- Carrano MT, Sampson SD & Forster CA. 2002. The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. *J Vert Paleontol* 22: 510–534.
- Casamiquela RM. 1963. Consideraciones acerca de *Amygdalodon* Cabrera (Sauropoda, Cetiosauridae) del Jurásico medio de la Patagonia. *Ameghiniana* 3: 79-95.
- Casamiquela RM. 1967. Un nuevo dinosaurio ornitisquio Triásico (*Pisanosaurus mertii*, Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana* 5: 47-64.
- Cau A, Brougham T & Naish D. 2015. The phylogenetic affinities of the bizarre Late Cretaceous Romanian theropod *Balaur bondoc* (Dinosauria, Maniraptora): dromaeosaurid or flightless bird? *PeerJ* 3: e1032.
- Charig AJ & Milner AC. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bull Nat Hist Mus London (Geol)* 53: 11–70.
- Chatterjee S. 1978. *Indosuchus* and *Indosaurus*, Cretaceous carnosaurs from India. *J Paleontol* 52: 570–580.

- Chatterjee S & Templin RJ. 2004. Feathered coelurosaurs from China: new light on the arboreal origin of avian flight. In: Currie PJ, Koppelhus EB, Shugar MA, Wright JL (eds.). *Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds*. Indiana Univ Press, Bloomington, pp. 251–281.
- Chiappe LM & Göhlich UB. 2011. Anatomy of *Juravenator starki* (Theropoda: Coelurosauria) from the Late Jurassic of Germany. *N Jb Geol Paläont Abh* 258: 257–296.
- Chiappe LM, Norell MA & Clark JM. 1996. Phylogenetic position of *Mononykus* (Aves: Alvarezsauridae) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert. *Mem Queensland Mus* 39: 557–582.
- Choiniere JN, Forster CA & De Klerk WJ. 2012. New information on *Nqwebasaurus thwazi*, a coelurosaurian theropod from the Early Cretaceous (Hauterivian?) Kirkwood Formation in South Africa. *J Afr Earth Sc* 71-72: 1-17.
- Choiniere JN, Xu X, Clark JM, Forster CA, Guo Y & Han F. 2010a. A basal alvarezsauroid theropod from the early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science* 327: 571–574.
- Choiniere JH, Clark JM, Forster CA & Xu X. 2010b. A basal coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic (Oxfordian) of the Shishugou Formation in Wucuiwan, People’s Republic of China. *J Vert Paleontol* 30: 1773–1796.
- Choiniere JH, Clark JM, Forster CA, Norell MA, Eberth DA, Erickson GM, Chu H & Xu X. 2014. A juvenile specimen of a new coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Middle–Late Jurassic Shishugou Formation of Xinjiang, People’s Republic of China. *J Syst Palaeontol* 12: 177-215.
- Christiansen P & Fariña RA. 2004. Mass Prediction in Theropod Dinosaurs. *Hist Biol* 16: 85-92.
- Chure DJ. 2001. The wrist of *Allosaurus* (Saurischia: Theropoda), with observations on the carpus in theropods. In: Gauthier J & Gall LF (eds.). *New Perspectives on the Origin and Evolution of Birds*. Yale University Press, New Haven, pp. 283–300.
- Chure DJ & Madsen JH. 1998. An unusual braincase (?*Stokesosaurus clevelandi*) from the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry, Utah (Morrison Formation: Late Jurassic). *J Vert Paleontol* 18: 115–125.

- Clark JM, Altangerel P & Norell M. 1994. The Skull of *Erlicosaurus andrewsi*, a Late Cretaceous "Segnosaur" (Theropoda: Therizinosauridae) from Mongolia. *Am Mus Novit* 3115: 1-39.
- Clark JM, Maryánska T & Barsbold R. 2004. Therizinosaurioidea. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds). *The Dinosauria*. 2nd edition. Berkeley: University of California Press, pp. 151–164.
- Clark J, Norell MA & Rowe T. 2002. Cranial Anatomy of *Citipati osmolskae* (Theropoda, Oviraptorosauria), and a Reinterpretation of the Holotype of *Oviraptor philoceratops*. *Amer Mus Nov* 3364: 24 pp.
- Clark JM, Norell MA & Chiappe LM. 1999. An oviraptorid skeleton from the Late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avian-like brooding position over an oviraptorid nest. *Am Mus Novit* 3265: 1–36.
- Coddington JA & Scharff N. 1994. Problems with Zero–Length Branches. *Cladistics* 10: 415–423.
- Colbert EH. 1964. Relationships of the saurischian dinosaurs. *Am Mus Novit* 2181: 1–24.
- Colbert EH. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *Am Mus Novit* 2405: 1-39.
- Colbert EH. 1981. A primitive ornithischian dinosaur from the Kayenta Formation of Arizona. *Bull Mus Northern Arizona* 53: 1–61.
- Colbert EH. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. *Bull Mus Northern Arizona* 57: 1–160.
- Cooper MR. 1981. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: Its biology, mode of life and phylogenetic significance. *Occas Pap Natl Mus Monuments Rhodesia* 6: 689– 840.
- Coria RA & Currie PJ. 2002. The braincase of *Giganotosaurus carolinii* (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *J Vert Paleontol* 22: 802–811.
- Coria RA & Currie PJ. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas* 28: 71–118.
- Coria RA & Currie PJ. 2016. A New Megaraptoran Dinosaur (Dinosauria, Theropoda, Megaraptoridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *PLoS ONE* 11(7): e0157973.

- Coria RA & Salgado L. 1998. A basal Abelisauria, Novas 1992 (Theropoda–Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Gaia* 15: 89–102
- Coria RA & Salgado L. 2000. Los dinosaurios de Ameghino. En: Vizcaíno S (Ed.). *Obra de los Hermanos Ameghino*. Universidad Nacional de Luján, Luján, Publicación Especial: 43-49.
- Coria RA, Chiappe LM & Dingus L. 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *J Vert Paleontol* 22: 460-465.
- Covacevich V, De La Cruz R & Suárez M. 1994. Primer Hallazgo de fauna del Berriasiano Inferior Neocomiano) en la Formación Ibañez, Región XI, Aisen. 7° *Congreso Geológico Chileno* 1: 425–429.
- Csiki Z, Vremir M, Brusatte SL & Norell MA. 2010. An aberrant island-dwelling theropod dinosaur from the Late Cretaceous of Romania. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 15357–15361.
- Cúneo R, Ramezani J, Scasso R, Pol D, Escapa I, Zavattieri AM & Bowring SA. 2013. High-precision U-Pb geochronology and a new chronostratigraphy for the Cañadón Asfalto Basin, Chubut, Central Patagonia: implications for terrestrial faunal and floral evolution in Jurassic. *Gondw Res* 24: 1267-1275.
- Cuny G & Galton PM. 1993. Revision of the Airel theropod dinosaur from the Triassic–Jurassic boundary (Normandy, France). *N Jb Geol Paläont Abh* 187: 261–288.
- Currie PJ. 1995. New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). *J Vert Paleontol* 15: 576–591.
- Currie PJ & Carpenter K. 2000. A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas* 22: 207–246.
- Currie PJ & Chen P-J. 2001. Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. *Can J Earth Sci* 38: 1705– 1727.
- Currie PJ & Dong ZM. 2001. New information on *Shanshanosaurus huoyanshanensis*, a juvenile tyrannosaurid (Theropoda, Dinosauria) from the Late Cretaceous of China. *Can J Earth Sci* 38: 1729–1737.
- Currie PJ & Peng JH. 1993. A juvenile specimen of *Saurornithoides mongoliensis* from the upper Cretaceous of northern China. *Can J Earth Sci* 30: 2224–2230.

- Currie PJ & Russell DA. 1988. Osteology and relationships of *Chirostenotes pergracilis* (Saurischia, Theropoda) from the Judith River (Oldman) Formation of Alberta, Canada. *Can J Earth Sci* 25: 972–986.
- Currie PJ & Zhao XJ. 1993. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang People's Republic of China. *Can J Earth Sci* 30: 2037–2247.
- Currie PJ, Funston GF & Osmólska H. 2016. New specimens of the crested theropod dinosaur *Elmisaurus rarus* from Mongolia. *Acta Palaeontol Pol* 61: 143–157.
- Damuth J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* 290: 699-700.
- Damuth J & McFadden BJ (eds.). 1990. *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, 412 p.
- De la Cruz R & Suárez M. 2006. *Geología del área Puerto Guadal-Puerto Sánchez, Región Aisén del General Carlos Ibáñez del campo*. Carta Geológica de Chile, Serie Geología Básica, 1:100.000, N° 95. Servicio Nacional de Geología y Minería, 58 p.
- De la Cruz R, Suárez M, Covacevich V & Quiroz D. 1996. Estratigrafía de la zona de Palena y Futaleufú (43°15'-43°45' Latitud S), X Región, Chile. *Actas del 13° Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, Actas 1: 417–424.
- Del Corro G. 1966. Un nuevo dinosaurio carnívoro del Chubut (Argentina). *Com Mus Argentino Cienc Nat* 1: 1-4.
- Del Corro G. 1974. Un nuevo megalosaurio (Carnosaurio) del Cretácico de Chubut (Argentina). *Com Mus Argentino Cienc Nat* 1: 37-44.
- Del Corro G. 1975. Un nuevo saurópodo del Cretácico Superior, *Chubutisaurus insignis* gen. et sp. nov. (Saurischia, Chubutisauridae, nov.) del Cretácico Superior (Chubutiano), Chubut, Argentina. *Actas del I° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 229-240.
- et sp. nov.) from Dashanpu, Zigong, Sichuan Province, China. *Vertebr Palasiatica* 23: 78– 83.
- Dong Z-M. & Currie, P.J. 1995 On the discovery of an oviraptorid skeleton on a nest of eggs at Bayan Mandahu, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Can J Earth Sci* 33: 631–636.
- Dzik J. 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the Early Late Triassic of Poland. *J Vert Paleontol* 23(3): 556-574.

- Erickson GM, Rogers KC, Varricchio DJ, Norell MA & Xu X. 2007. Growth patterns in brooding dinosaurs reveals the timing of sexual maturity in non-avian dinosaurs and genesis of the avian condition. *Biol Lett* 3: 558-561.
- Evans DC, Larson DW & Currie PJ. 2013. A new dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) with Asian affinities from the latest Cretaceous of North America. *Naturwissenschaften* 100: 1041–1049.
- Ezcurra MD. 2006. A review of the systematic position of the dinosauriform archosaur *Eucoelophysis baldwini* Sullivan & Lucas, 1999 from the Upper Triassic of New Mexico, USA. *Geodiversitas* 28: 649-684.
- Ezcurra MD. 2007. The cranial anatomy of the coelophysoid theropod *Zupaysaurus rougieri* (Upper Triassic, Argentina). *Hist Biol* 19: 185–202.
- Ezcurra MD. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *J Syst Palaeontol* 8: 371–425.
- Ezcurra MD. 2012. Sistemática, Biogeografía y Patrones Macroevolutivos de los dinosaurios terópodos del Triásico Tardío y Jurásico Temprano (Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires).
- Ezcurra MD & Brusatte SL. 2011. Taxonomic and phylogenetic reassessment of the early neotheropod dinosaur *Camposaurus arizonensis* from the Late Triassic of North America. *Palaeontology* 54: 763–772.
- Ezcurra MD & Cuny G. 2007. The coelophysoid *Lophostropheus airelensis*, gen. nov.: a review of the systematics of “*Liliensternus*” airelensis from the Triassic-Jurassic outcrops of Normandy (France). *J Vert Paleontol* 27: 73–86.
- Ezcurra MD & Novas FE. 2007. Phylogenetic relationships of the Triassic theropod *Zupaysaurus rougieri* from NW Argentina. *Hist Biol* 19: 35–72.
- Ezcurra MD & Novas FE. 2016. Theropod dinosaurs from Argentina. In: Agnolin FL, Lio GL, Brisson Egli F, Chimento NR & Novas FE. (eds). *Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur*. Contribuciones del MACN 6: 139-156.
- Fanti F, Currie PJ & Badamgarav D. 2012. New specimens of *Nemegtomaia* from the Baruungoyot and Nemegt Formations (Late Cretaceous) of Mongolia. *PLoS ONE* 7: e31330.

- Feduccia A & Czerkas SA. 2015. Testing the neoflightless hypothesis: propatagium reveals flying ancestry of oviraptorosaurs. *J Ornithol* 156: 1067-1074.
- Ferigolo J & Langer MC. 2006. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. *Hist Biol* 19: 23-33.
- Forster CA. 1999. Gondwanan dinosaur evolution and biogeographic analysis. *J Afr Earth Sci* 28: 169–185.
- Foster JR & Lucas SG (eds). 2006. Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation. *New Mexico Mus Nat Hist Sci Bull* 36.
- Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB & Kambic RE. 2011 The Predatory Ecology of *Deinonychus* and the Origin of Flapping in Birds. *PLoS ONE* 6: e28964.
- Fraas E. 1913. Die neuesten Dinosaurierfunde der schwäbischen Trias. *Naturwissenschaften* 45: 1097–1100.
- Frey E, Tischlinger H, Buchy MC & Martill DM. 2003. New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implications for pterosaurian anatomy and locomotion. In: Buffetaut E & Mazin J-M (eds.). *Evolution and palaeobiology of pterosaurs*. Geological Society, London, UK, p. 233–266.
- Galton PM. 1971. Manus movements of the coelurosaurian dinosaur *Syntarsus* and opposability of the theropod hallux. *Arnoldia* 15: 1–8.
- Galton PM. 1973. On the anatomy and relationships of *Efraasia diagnostica* (Huene) n. gen., a prosauropod dinosaur (Reptilia: Saurischia) from the Upper Triassic of Germany. *Paläontol Z* 47: 229-255.
- Galton PM. 1974. The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. *Bull British Mus (Nat Hist), Geol* 25: 1–152.
- Galton PM. 1977. On *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. *Paläontol Z* 51: 234–245.
- Galton PM. 1984a. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I. Two complete skulls from trossingen/Württ. with comments on the diet. *Geol Palaeontol* 18: 139-171.
- Galton PM. 1984b. An early prosauropod dinosaur from the upper Triassic of Nordwürttemberg, West Germany. *Stuttgarter Beitr Nat B* 106: 1–25.

- Galton PM. 1985. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Sellosaurus gracilis* from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg, West Germany. *Stuttgarter Beitr Nat B*, 118: 1-39.
- Galton PM. 1986. Prosauropod dinosaur *Plateosaurus* (= *Gressylosaurus*) (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Switzerland. *Geol Palaeontol* 20: 167–183.
- Galton PM. 1990. Basal Sauropodomorpha-Prosauropoda. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (Eds.). *The Dinosauria*. University of California Press, pp. 320-344.
- Galton PM. 2014. Notes on the postcranial anatomy of the heterodontosaurid dinosaur *Heterodontosaurus tucki*, a basal ornithischian from the Lower Jurassic of South Africa. *Rev Paleobiol* 33: 97–141.
- Galton PM & Bakker RT. 1985. The cranial anatomy of the prosauropod dinosaur “*Efraasia diagnostica*”, a juvenile individual of *Sellosaurus gracilis* from the Upper triassic of Nordwürttemberg, West Germany. *Stuttgarter Beitr Nat B*, 117: 1-15.
- Galton PM & Cluver MA. 1976. *Anchisaurus capensis* (Broom) and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia). *Ann S Afr Mus* 69: 121–159.
- Galton PM & Jensen JA. 1979. A new large theropod dinosaur from the Upper Jurassic of Colorado. *Brigham Young Univ Geol Stud* 26: 1–12.
- Galton PM & Kermack D. 2010. The anatomy of *Pantyraco caducus*, a very basal sauropodomorph dinosaur from the Rhaetian (Upper Triassic) of South Wales, UK. *Rev Paléobiol* 29: 341-404.
- Gao C, Morschhauser EM, Varricchio DJ, Liu J, Zhao B. 2012. A Second Soundly Sleeping Dragon: New Anatomical Details of the Chinese Troodontid *Mei long* with Implications for Phylogeny and Taphonomy. *PLoS ONE* 7(9): e45203.
- Garner JP, Taylor GK & Thomas ALR. 1999. On the origins of birds: the sequence of character acquisition in the evolution of avian flight. *Proc R Soc B* 266: 1259-1266.
- Gauthier J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. In: Padian K (ed.). *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. Memoirs of the California Academy of Sciences 8: 1–55
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM & Charnov EL. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.

- Gillooly JF, Charnov EL, West GB, Savage VM & Brown JH. 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417: 70-73.
- Gilmore CW. 1920. Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. *United States Natl Mus Bull* 110: 1-159.
- Gilmore CW. 1932. On a newly mounted skeleton of *Diplodocus* in the United States National Museum. *Proc United States Natl Mus* 81:1-21.
- Gishlick AD. 2001. The function of the manus and forelimb of *Deinonychus antirrhopus* and its importance for the origin of avian flight. In: Gauthier J & Gall LF (eds). *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. New Haven, CT, Yale Peabody Museum, pp. 301–318.
- Godefroit P, Cau A, Dong-Yu H, Escuillié F, Wenhao W & Dyke G. 2013b. A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. *Nature* 498: 359–362.
- Godefroit P, Dermuyneck H, Dyke G, Hu D, Escuillié F & Claeys P. 2013a. Reduced plumage and flight ability of a new Jurassic paravian theropod from China. *Nature Commun* 4:1394.
- Goloboff PA, Farris JS & Nixon K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- González Riga BJ & Ortiz David L. 2014. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous (Cerro Lisandro Formation) of Mendoza province, Argentina. *Ameghiniana* 51: 3-25.
- González Riga BJ, Calvo JO & Porfiri J. 2008. An articulated titanosaur from Patagonia (Argentina): new evidences of the pedal evolution. *Palaeoworld* 17: 33–40.
- Gow CE, Kitching JW & Raath MA. 1990. Skull of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen in the collections of the Bernard Price Institute for palaeontological research. *Palaeontol Africana* 27: 45-58.
- Grellet-Tinner G, Chiappe L, Norell M & Bottjer D. 2006. Dinosaur eggs and nesting behaviors: A paleobiological investigation. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 232: 294–321.
- Han F-L, Barrett PM, Butler RJ & Xu X. 2012. Postcranial anatomy of *Jeholosaurus shangyuanensis* (Dinosauria, Ornithischia) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of China. *J Vert Paleontol* 32(6): 1370-1395.

- Harris JD. 1998. A reanalysis of *Acrocanthosaurus atokensis*, its phylogenetic status and paleobiogeographic implications, based on a new specimen from Texas. *New Mexico Mus Nat Hist Sci Bull* 13: 1–75.
- Harris JD. 2006a. The significance of *Suuwassea emilieae* (Dinosauria: Sauropoda) for flagellicaudatan intrarelationships and evolution. *J Syst Palaeontol* 4: 185–198.
- Hennig E. 1915. *Kentrosaurus aethiopicus*, der stegosauridae des Tendaguru. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin* 1915: 219–47.
- Hocknull SA, White MA, Tischler TR, Cook AG, Calleja ND, Sloan T & Elliott, DA. 2009. New Mid-Cretaceous (Latest Albian) Dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *PLoS ONE* 4(7): e6190.
- Hoffstetter R, Gasc J-P. 1969. Biology of the Reptilia. In: Gans C, editor. *Vertebrae and ribs of modern reptiles*. London: Academic Press. p. 201–310.
- Holtz TRJr. 1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *J Paleontol* 68: 1100–1117.
- Holtz TRJr. 2000. A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. *Gaia* 15: 5–61.
- Holtz TRJr, Molnar RE & Currie PJ. 2004. Basal Tetanurae, In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (Eds.). *The Dinosauria*, Second edition. University of California Press, Berkeley, pp. 71–110.
- Hopp TP & Orsen MJ. 2004. Dinosaur brooding behavior and the origin of flight feathers. In: Currie EJ, Koppelhus EB, Shugar MA & Wright JL (eds.). *Feathered Dinosaurs: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds*. University Press, Bloomington, Indiana, pp. 234–250.
- Hudson JD & Hudson KN. 2013. Using the American alligator and a repeated-measures design to place constraints on in vivo shoulder joint range of motion in dinosaurs and other fossil archosaurs. *J Experim Biol* 216: 275-284.
- Huene Fvon. 1920. Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilian. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 24: 209–212.
- Huene Fvon. 1929. Los saurisquios y ornitisquios del Cretáceo Argentino. *Anal Mus La Plata* 3: 1-194.
- Huene Fvon. 1934. Ein neuer Coelurosaurier in der Thüringischen Trias. *Paläontol Z* 16: 145–170.

- Hunt AP, Lucas SG, Heckert AB, Sullivan RM & Lockley MG. 1998. Late Triassic dinosaurs from the Western United States. *Geobios* 31:511–531.
- Hutchinson JR. 2001a. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zool J Linn Soc* 131: 123–168.
- Hutchinson JR. 2001b. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zool J Linn Soc* 131: 169–197.
- Hutchinson JR. 2002. The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds. *Comp Biochem Physiol A* 133: 1051–1086.
- Hutchinson JR & Gatesy SM. 2001. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology* 26: 734–751.
- Hutchinson JR & Chiappe LM. 1998. The first known Akvaresaurid (Theropoda: Aves) from North America. *J Vert Paleontol* 18(3): 447–450
- Hwang SH, Norell MA, Qiang J & Keqin G. 2002. New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromaeosauridae) from northeastern China. *Am Mus Novit* 3381: 1–44.
- Hwang SH, Norell MA, Qiang J & Keqin G. 2004. A large compsognathid from the Early Cretaceous Yixian Formation of China. *J Syst Palaeontol* 2: 13–20.
- Irmis RB, Nesbitt SJ, Padian K, Smith ND, Turner AH, Woody D & Downs A. 2007. A Late Triassic dinosauromorph assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs. *Science* 317: 358–361.
- Janensch W. 1920. Über *Elaphrosaurus bambergi* und die Megalosaurier aus den Tendagaru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin* 1920: 225–235.
- Janensch W. 1925. Die Coelurosaurier und Theropoden der Tendagaru Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica* 7(1): 1–99.
- Janensch W. 1929. Die Wirbelsäule der Gattung *Dicraeosaurus*. *Palaeontographica* 7(2): 35–133.
- Janensch W. 1955. Der Ornithopode *Dysalotosaurus* der Tendaguruschichten. *Palaeontographica* 7(3): 105–176.
- Ji Q, Norell MA, Makovicky PJ, Gao K, Ji S & Yuan C. 2003. An early ostrich dinosaur and implication for ornithomimosaur phylogeny. *Am Mus Novit* 3420: 1–19.
- Karhu AA & Rautian AS. 1996. A new family of Maniraptora (Dinosauria: Saurischia) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Paleontol J* 30: 583–592.

- Kellner AWA, Wang X, Tischlinger H, Campos DA, Hone DWE & Meng X. 2010. The soft tissue of *Jeholopterus* (Pterosauria, Anurognathidae, Batrachognathinae) and the structure of the pterosaur wing membrane. *Proc R Soc B* 277: 321–329.
- Kirkland JI & Wolfe DG. 2001. First definitive therizinosaurid (Dinosauria; Theropoda) from North America. *J Vert Paleontol* 21: 410–414.
- Kirkland JI, Zanno LE, Sampson SD, Clark JM & DeBlieux DD. 2005. A primitive therizinosaurid dinosaur from the Early Cretaceous of Utah. *Nature* 7038: 84–87.
- Kleiber M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiol Rev* 27: 511–541.
- Knoll F. 2008. On the *Procompsognathus* postcranium (Late Triassic, Germany). *Geobios* 41: 779–786.
- Knoll F. 2010. A primitive sauropodomorph from the upper Elliot Formation of Lesotho. *Geol Mag* 147: 814–829.
- Kobayashi Y & Barsbold R. 2005. Anatomy of *Harpymimus okladnikovi* Barsbold and Perle, 1984 (Dinosauria; Theropoda) of Mongolia. In: Carpenter K (ed.). *Carnivorous Dinosaurs*, pp. 97–126.
- Kobayashi Y & Lü J-C. 2003. A new ornithomimid dinosaur with gregarious habits from the Late Cretaceous of China. *Acta Palaeontol Pol* 48: 235–259.
- Kobayashi Y, Lu J-C, Dong Z-M, Barsbold R, Azuma Y & Tomida Y. 1999. Herbivorous diet in an ornithomimid dinosaur. *Nature* 402: 480–482.
- Kundrát M & Janáček J. 2007. Cranial pneumatization and auditory perceptions of the oviraptorid dinosaur *Conchoraptor gracilis* (Theropoda, Maniraptora) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Naturwissenschaften* 94: 769–778.
- Kurzanov SM & Osmólska H. 1991. *Tochisaurus nemegtensis* gen. et sp. n., a new troodontid (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia. *Acta Palaeontol Pol* 36: 69–76.
- Kutty TS, Chatterjee S, Galton PM & Upchurch P. 2007. Basal sauropodomorphs (Dinosauria: Saurischia) from the Lower Jurassic of India: their anatomy and relationships. *J Paleontol* 81: 1552–1574.
- Lamanna MC, Martínez RD & Smith JB. 2002. A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the early Late Cretaceous of Patagonia. *J Vert Paleontol* 22: 58–69.
- Lamanna MC, Sues HD, Schachner ER & Lyson TR. 2014. A new large-bodied oviraptorosaurian theropod dinosaur from the Latest Cretaceous of Western North America. *PLoS ONE* 9: e92022.

- Lambe LM. 1917. The Cretaceous theropodous dinosaur *Gorgosaurus*. *Mem Geol Surv Canada* 100: 1–84.
- Langer MC. 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios* 23: 1–40.
- Langer MC. 2004. Basal Saurischia. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds). *The Dinosauria*, 2nd edition. University of California Press, Berkeley, pp. 25–46.
- Langer MC & Benton MJ. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. *J Syst Palaeontol* 4: 309–358.
- Langer MC, Abdala F, Richter M & Benton MJ. 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *C R Acad Sci Paris sér 2* 329: 511–517.
- Langer MC, Bittencourt JS & Schultz CL. 2011. A reassessment of the basal dinosaur *Guaibasaurus candelariensis*, from the Late Triassic Caturrita Formation of south Brazil. *Earth Environm Sci Trans R Soc Edinburgh* 101: 301–332.
- Langer MC, Ezcurra MD, Rauhut OWM, Benton MJ, Knoll F, McPhee BW, Novas FE, Pol D, Brusatte SL. 2017. Untangling the dinosaur family tree. *Nature* 551: E1–E3.
- Langer MC, Franca MAG & Gabriel S. 2007. The pectoral girdle and forelimb anatomy of the stemsauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *Spec Pap Palaeontol* 77: 113–137.
- Langer MC, Rincón AD, Ramezani J, Solórzano A & Rauhut OWM. 2014. New dinosaur (Theropoda, stem-Averostra) from the earliest Jurassic of the La Quinta formation, Venezuelan Andes. *Royal Society, open science* 1: 140184.
- Lautenschlager S. 2014. Morphological and functional diversity in therizinosaur claws and the implications for theropod claw evolution. *Proc R Soc B* 281: 20140497.
- Leal LA, Azevedo SAK, Kellner AWA & Da Rosa AAS. 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Parana Basin, Brazil. *Zootaxa* 690: 1–24.
- Lee Y-N, Barsbold R, Currie PJ, Kobayashi Y, Lee H-J, Godefroit P, Escuillié F & Chinzorig T. 2014. Resolving the long-standing enigmas of a giant ornithomimosaur *Deinocheirus mirificus*. *Nature* 515: 257–260.
- Li D, Norell MA, Gao K, Smith ND & Makovicky PJ. 2010. A longirostrine tyrannosauroid from the Early Cretaceous of China. *Proc R Soc B* 277: 183–190.

- Li D, Peng C, You H, Lamanna MC, Harris JD, Lacovara KJ & Zhang J. 2007. A large therizinosauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of northwestern China. *Acta Geol Sinica* 81: 539–549.
- Li D-Q, You H-L & Zhang P. 2008. A new specimen of *Suzhousaurus megatherioides* (Dinosauria: Therizinosauroida) from the Early Cretaceous of northwestern China. *Can J Earth Sci* 45: 769–779.
- Lio G, Novas F, Salgado L, Suárez M & De La Cruz R. 2011. First record of a non-marine Crocodylomorph (Archosauria) from the Upper Jurassic of Chile. *Ameghiniana* 48(4) Suplemento: R88.
- Liyong J, Jun C & Godefroit P. 2012. A New Basal Ornithomimosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous Yixian Formation, Northwest China. In: P. Godefroit (ed.). *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, chap. 26, pp. 485-506.
- Long RA & Murry PA. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. *New Mexico Mus Nat Hist Sci Bull* 4: 1–254.
- Longrich NR & Currie PJ. 2009. A microraptorine (Dinosauria–Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of North America. *PNAS* 106: 5002-5007.
- Lü J. 2002. A new oviraptorosaurid (Theropoda: Oviraptorosauria) from the late Cretaceous of Southern China. *J Vert Paleontol* 22: 871-875.
- Lü J, Currie PJ, Xu L, Zhang X, Pu H & Jia S. 2013. Chicken-sized oviraptorid dinosaurs from central China and their ontogenetic implications. *Naturwissenschaften* 100: 165–175.
- Lü J, Li T, Zhong S, Ji Q & Li S. 2008. A new mamenchisaurid dinosaur from the Middle Jurassic of Yuanmou, Yunnan Province, China. *Acta Geol Sinica* 82: 17–26.
- Lü J, Pu H, Kobayashi Y, Xu L, Chang H, Shang Y, Liu D, Lee Y-N, Kundrat M & Shen C. 2015. A New Oviraptorid Dinosaur (Dinosauria: Oviraptorosauria) from the Late Cretaceous of Southern China and Its Paleobiogeographical Implications. *Scientific Reports* 5:11490.
- Lydekker R. 1893. Contributions to the study of the fossil vertebrates of Argentina. I. The Dinosaurs of Patagonia. *Anal Mus La Plata* 2: 1-14.
- Mader BJ & Bradley RL. 1989. A redescription and revised diagnosis of the syntypes of the Mongolian tyrannosaur *Alectrosaurus olseni*. *J Vert Paleontol* 9: 41–55.

- Madsen JH. 1976a. *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Utah Geol Surv Bull* 109: 1–163.
- Madsen JH. 1976b. A second new theropod dinosaur from the Late Jurassic of east central Utah. *Utah Geol* 3: 51–60.
- Madsen JH & Welles SP. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda). A revised osteology. *Utah Geol Surv Miscellaneous Publ* 2: 1–80.
- Maidment SCR & Barrett PM. 2011. The locomotor musculature of basal ornithischian dinosaurs. *J Vert Paleontol* 31: 1265–1291.
- Makovicky PJ & Sues H–D. 1998. Anatomy and phylogenetic relationships of the theropod dinosaur *Microvenator celer* from the Lower Cretaceous of Montana. *Am Mus Novit* 3240: 1–27.
- Makovicky PJ, Kobayashi Y & Currie PJ. 2004. Ornithomimosauria. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds). *The Dinosauria*. Berkeley (CA): University of California Press, pp. 137-150.
- Makovicky PJ, Li D, Gao K-Q, Lewin M, Erickson GM & Norell MA. 2010. A giant ornithomimosaur from the Early Cretaceous of China. *Proc R Soc B* 277: 191-198.
- Makovicky PJ, Norell MA, Clark JM & Rowe T. 2003. Osteology and relationships of *Byronosaurus jaffei* (Theropoda: Troodontidae). *Am Mus Novit* 3402: 1–32.
- Martinelli AG, Candeiro CRA, Forasiepi AM, Vera EI & Carvalho AA. 2010. Dinosaurios argentinos y brasileros: lista de especies válidas. *Caminhos de Geografia* 11: 91-119.
- Martínez R, Giménez O, Rodríguez J & Bochaty G. 1986. *Xenotarsosaurus bonapartei* gen. et sp. nov. (Carnosauria, Abelisauridae), un nuevo Theropoda de la Formación Bajo Barreal, Chubut, Argentina. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas* 2: 23–31.
- Martínez RD & Novas FE. 2006. *Aniksosaurus darwini* gen. et sp. nov., a new coelurosaurian theropod from the Early Late Cretaceous of Central Patagonia, Argentina. *Rev Mus Argentino Cienc Nat, n s*, 8: 243-259.
- Martínez RN. 2009. *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *J Vert Paleontol* 29: 142–164.

- Martínez RN & Alcober OA. 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *Plos One* 4: 1-12.
- Martínez RN, Sereno PC, Alcober OA, Colombi CE, Renne PR, Montañez IP & Currie BS. 2011. A Basal Dinosaur from the Dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea. *Science* 331: 206-210.
- Maryńska T & Osmólska H. 1997. The quadrate of oviraptorid dinosaurs. *Acta Palaeontol Pol* 42: 361–371.
- Maryńska T, Osmólska H & Wolsan M. 2002. Avialan status for Oviraptorosauria. *Acta Palaeontol Polonica* 47: 97–116.
- Mas JR, Alonso A & Meléndez N. 1984. La formación Villar del Arzobispo: un ejemplo de llanuras de marea siliciclásticas asociadas a plataformas carbonatadas. Jurásico terminal (NW de Valencia y E de Cuenca). *Publ Geol, Univ Autónoma Barcelona*, 20: 175-188.
- Mateus O, Dinis J & Cunha PP. 2013. Upper Jurassic to Lowermost Cretaceous of the Lusitanian Basin, Portugal - landscapes where dinosaurs walked. *Ciências da Terra*, número especial VIII.
- Mazzetta GV, Christiansen P & Fariña RA. 2004. Giants and bizarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Hist Biol* 2004: 1–13.
- McClain CR & Boyer AG. 2009. Biodiversity and body size are linked across metazoans. *Proc R Soc Lond B* 276: 2209-2215.
- McPhee BW, Choiniere JH, Yates AM & Viglietti PA. 2015. A second species of *Eucnemesaurus* Van Hoepen, 1920 (Dinosauria, Sauropodomorpha): New information on the diversity and evolution of the sauropodomorph fauna of South Africa's Lower Elliot Formation (Latest Triassic). *J Vert Paleontol* 35: e980504.
- Meers MB. 2003. Crocodylian Forelimb Musculature and Its Relevance to Archosauria. *Anat Record A* 274: 891-916.
- Méndez AH, Novas FE & Iori FV. 2014. New record of abelisauroid theropods from the Bauru Group (Upper Cretaceous), São Paulo State, Brazil. *Rev Bras Paleontol* 17: 23-32.
- Méndez AH. 2014. The cervical vertebrae of the Late Cretaceous abelisaurid dinosaur *Carnotaurus sastrei*. *Acta Palaeontol Pol* 59: 569–579.

- Milner ARC, Harris JD, Lockley MG, Kirkland JI & Matthews NA. 2009. Bird-Like Anatomy, Posture, and Behavior Revealed by an Early Jurassic Theropod Dinosaur Resting Trace. *PLoS ONE* 4: e4591.
- Motta MJ, Aranciaga Rolando AM, Rozadilla S, Agnolin FL, Chimento NR, Brisson Egli F & Novas FE. 2016. New theropod fauna from the Upper Cretaceous (Huincul Formation) of Northwestern Patagonia, Argentina. *New Mexico Mus Nat Hist Sci Bull* 71: 231-253.
- Müller RT, Dias-da-Silva S. 2017. Taxon sample and character coding deeply impact unstable branches in phylogenetic trees of dinosaurs. *Hist Biol* <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1418341>
- Müller RT, Langer MC, Cabreira SF & Dias-da-Silva S. 2016. The femoral anatomy of *Pampadromaeus barberenai* based on a new specimen from the Upper Triassic of Brazil. *Hist Biol* 28: 656-665.
- Müller RT, Pretto, FA, Kerber, L, Silva-Neves, E, Dias-da-Silva, S. 2018. Comments to ‘A dinosaur missing-link? *Chilesaurus* and the early evolution of ornithischian dinosaurs’. *Biol Lett* 14: 20170581.
- Naish D, Martill DM & Frey E. 2004. Ecology, systematics and biogeographical relationships of dinosaurs, including a new theropod, from the Santana Formation (Albian, Early Cretaceous) of Brazil. *Hist Biol* 18: 1–14.
- Nesbitt SJ & Ezcurra MD. 2015. The early fossil record of dinosaurs in North America: A new neotheropod from the base of the Upper Triassic Dockum Group of Texas. *Acta Palaeontol Polonica* 60: 513–526.
- Nesbitt SJ, Clarke JA, Turner AH & Norell MA. 2011. A small alvarezsaurid from the eastern Gobi Desert offers insight into evolutionary patterns in the Alvarezsauridae. *J Vert Paleontol* 31: 144–153.
- Nesbitt SJ, Smith ND, Irmis RB, Turner AH, Downs A & Norell MA. 2009. A Complete Skeleton of a Late Triassic Saurischian and the Early Evolution of Dinosaurs. *Science* 326: 1530–1533.
- Nesbitt SJ, Sidor CA, Irmis RB, Angielczyk KD, Smith RMH & Tsuji LA. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithodira. *Nature* 464: 95-98.

- Nicholls EL & Russell AP. 1985. Structure and function of the pectoral girdle and forelimb of *Struthiomimus altus* (Theropoda: Ornithomimidae). *Palaeontology* 28: 638–677.
- Norell MA & Makovicky PJ. 1997. Important features of the dromaeosaur skeleton: Information from a new specimen. *Am Mus Novit* 3215: 1–28.
- Norell MA & Makovicky PJ. 1999. Important features of the dromaeosaur skeleton II: information from newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis*. *Am Mus Novit* 3282: 1–45.
- Norell MA, Clark JM, Chiappe LM & Dashzeveg D. 1995. A nesting dinosaur. *Nature* 378: 774–776.
- Norell MA, Clark JM, Turner AH, Makovicky PJ, Barsbold R & Rowe T. 2006. A new dromaeosaurid theropod from Ukhaa Tolgod (Ömnögovi, Mongolia). *Am Mus Novit* 3545: 1–51.
- Norell MA, Makovicky PJ & Clark JM. 2000. A New Troodontid Theropod from Ukhaa Tolgod, Mongolia. *J Vert Paleontol* 20: 7–11.
- Norell MA, Makovicky PJ & Currie PJ. 2001. The beaks of ostrich dinosaurs. *Nature* 412: 873–874.
- Norell MA, Makovicky PJ, Bever GS, Balanoff AM, Clark JM, Barsbold R & Rowe T. 2009. A review of the Mongolian Cretaceous Dinosaur *Saurornithoides* (Troodontidae: Theropoda). *Am Mus Novit* 3654: 1–63.
- Norman DB, Crompton AW, Butler RJ, Porro LB & Charig AJ. 2011. The Lower Jurassic ornithischian dinosaur *Heterodontosaurus tucki* Crompton & Charig, 1962: cranial anatomy, functional morphology, taxonomy, and relationships. *Zool J Linnean Soc* 163: 182–276.
- Norman DB, Witmer LM & Weishampel DB. 2004. Basal Ornithischia. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds). *The Dinosauria*, 2nd edn. University of California Press, Berkeley, pp. 325–334.
- Noto CR & Grossman A. 2010. Broad-Scale Patterns of Late Jurassic Dinosaur Paleogeography. *PLoS ONE* 5(9): e12553.
- Novas FE. 1989. The tibia and tarsus in Herrerasauridae (Dinosauria, incertae sedis) and the origin and evolution of the dinosaurian tarsus. *J Paleontol* 63: 677–690.
- Novas FE. 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaeontology* 35: 51–62.

- Novas FE. 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *J Vert Paleontol* 13: 400-423.
- Novas FE. 1996. Dinosaur monophyly. *J Vert Paleontol* 16: 723–741.
- Novas FE. 1997a. Anatomy of *Patagonykus puertai* (Theropoda, Avialae, Alvarezsauridae). *J Vert Paleontol* 17: 137–166.
- Novas FE. 1997b. Abelisauridae. In: Currie PJ & Padian K (eds.). *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, pp. 1–2.
- Novas FE. 2004. Avian traits in the ilium of *Unenlagia comahuensis* (Maniraptora, Avialae). In: Currie P, Koppelhus E, Shugar M & Wright JL (eds.). *Feathered Dragons: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds*. Indiana University Press, pp. 150-166.
- Novas FE. 2009. *The Age of Dinosaurs in South America*. Indiana University Press, Bloomington, 454 pp.
- Novas FE & Agnolin F. 2004. *Unquillosaurus ceibali* Powell, a giant maniraptoran (Dinosauria, Theropoda) from the Late Cretaceous of Argentina. *Rev Mus Argentino Cienc Nat, n s*, 6: 61-66.
- Novas FE & Puerta P. 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387: 390–392.
- Novas FE, Aranciaga Rolando AM & Agnolin FL. 2016. Phylogenetic relationships of the Cretaceous Gondwanan theropods *Megaraptor* and *Australovenator*: the evidence afforded by their manual anatomy. *Mem Mus Victoria* 74: 49–61.
- Novas FE, Chatterjee S, Rudra DK & Datta PM. 2010. *Rahiolisaurus gujaratensis*, n. gen. n. sp., a new abelisaurid theropod from the Late Cretaceous of India. In: Bandyopadhyay S (ed.). *New Aspects of Mesozoic Biodiversity*, Springer, Berlin, pp. 45–62.
- Novas FE, de Valais S, Vickers–Rich P & Rich T. 2005. A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften* 92: 226–230.
- Novas FE, Ezcurra MD & Lecuona A. 2008. *Orkoraptor burkei* nov.gen. et sp., a large theropod from the Maastrichtian Pari Aike Formation, Southern Patagonia, Argentina. *Cretac Res* 29: 468–480.

- Novas FE, Ezcurra MD, Agnolin FL, Pol D & Ortíz R. 2012. New Patagonian Cretaceous theropods shed light about the early radiation of Coelurosauria. *Rev Mus Argentino Cienc Nat, n s*, 14: 57-81.
- Novas FE, Ezcurra MD, Chatterjee S & Kutty TS. 2011. New dinosaur species from the Upper Triassic Upper Maleri and Lower Dharmaram formations of Central India. *Earth Environ Sci Trans R Soc Edinburgh* 101: 333-349.
- O'Connor PM. 2006. Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *J Morphol* 267: 1199–1226.
- O'Connor PM. 2007. The postcranial axial skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *J Vert Paleontol* 27(2), Memoir 8: 127-162.
- O'Connor J, Zhou Z & Xu X. 2011. Additional specimen of *Microraptor* provides unique evidence of dinosaurs preying on birds. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 19662-19665.
- O'Connor PM & Claessens LPAM. 2005. Basic avian pulmonary design and flowthrough ventilation in non-avian theropod dinosaurs. *Nature* 436: 253–256.
- Ortega F, Escaso F & Sanz JL. 2010. A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature* 467: 203-206.
- Osborn HF. 1906. *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur (second communication). *Bull Am Mus Nat Hist* 22: 281–296.
- Osmólska H. 1996. An unusual theropod dinosaur from the Late Cretaceous Nemegt Formation of Mongolia. *Acta Palaeontol Pol* 41: 1–38.
- Osmólska H & Barsbold R. 1990. Troodontidae. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds.). *The Dinosauria*. Berkeley, Univ. California Press, pp. 259-268.
- Osmólska H & Roniewicz E. 1970. Deinocheiridae, a new family of theropod dinosaurs. *Palaeontol Polonica* 21: 5–19.
- Osmólska H, Currie PJ & Barsbold R. 2004. Oviraptorosauria. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds). *The Dinosauria*. 2nd ed. Berkeley (CA): University of California Press, pp. 165–183.
- Osmólska H, Roniewicz E & Barsbold R. 1972. A new dinosaur, *Gallimimus bullatus* n. gen., n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontol Polonica* 27: 103–143.

- Ostrom JH. 1969a. Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. *Bull Peabody Mus Nat Hist* 30: 1–165.
- Ostrom JH. 1976. On a new specimen of the Lower Cretaceous theropod dinosaur *Deinonychus antirrhopus*. *Breviora* 439: 1-21.
- Ostrom JH. 1978. The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner. *Zitteliana* 4: 73–118.
- Ostrom JH & McIntosh JS. 1966. *Marsh's Dinosaurs. The Collections from Como Bluff*. Yale University Press, New Haven. 388 pp. Reprint, Yale University Press, New Haven, 1999.
- Otero A. 2010. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontol Pol* 55: 399–426.
- Otero A, Canale JI, Haluza A, Calvo JO. 2011. New titanosaur with unusual haemal arches from the Upper Cretaceous of Neuquen Province, Argentina. *Ameghiniana* 48(4): 655-661.
- Otero A, Gallina PA, Canale JI & Haluza A. 2012. Sauropod haemal arches: morphotypes, new classification and phylogenetic aspects. *Hist Biol* 24(3): 243-256.
- Otero A & Pol D. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *J Vertebr Paleont* 33: 1138–1168.
- Padian K, Hutchinson JR & Holtz TR Jr. 1999. Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda). *J Vert Paleontol* 19: 69–80.
- Paladino FV, O'Connor MPO & Spotila JR. 1990. Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaur. *Nature* 344: 858-860.
- Parry LA, Baron MG, Vinther J. 2017. Multiple optimality criteria support Ornithoscelida. *R Soc Open Sci* 4:170833.
- Pérez-Moreno BP, Sanz JL, Buscalioni AD, Moratalla JJ, Ortega FJ & Rasskin-Gutman D. 1994. A unique multitoothed ornithomimosaur dinosaur from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature* 370: 363–367.
- Perle A. 1982. On a new finding of the hindlimb of *Therizinosaurus* sp. from the Late Cretaceous of Mongolia. *Probl Geol Mong* 5: 94–98.

- Perle A, Chiappe LM, Barsbold R, Clark JM & Norell MA. 1994. Skeletal morphology of *Mononykus olecranus* (Theropoda: Avialae) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Am Mus Novit* 3105: 1–29.
- Perle A, Norell MA & Clark J. 1999. A new maniraptoran theropod—*Achillobator giganticus* (Dromaeosauridae)—from the Upper Cretaceous of Burkhan, Mongolia. *Contrib Dept Geol Natl Univ Mongolia* 101: 1–105.
- Peters RH. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. New York: Cambridge University Press.
- Peyer K. 2006. A reconsideration of *Compsognathus* from the Upper Tithonian of Canjuers, southeastern France. *J Vert Paleontol* 26: 879–896.
- Pol D & Powell JE. 2007. Skull anatomy of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Patagonia. *Hist Biol* 19: 125–144.
- Pol D & Rauhut OWM. 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proc R Soc B* 279: 3170–3175.
- Pol D, Garrido A & Cerda IA. 2011a. A New Sauropodomorph Dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the Origin and Evolution of the Sauropod-type Sacrum. *Plos One* 6(1): e14572.
- Pol D, Rauhut O & Becerra M. 2011b. A Middle Jurassic heterodontosaurid dinosaur from Patagonia and the evolution of heterodontosaurids. *Naturwissenschaften* 98: 369–379.
- Porfiri JD, Novas FE, Calvo JO, Agnolin FL, Ezcurra MD & Cerda IA. 2014. Juvenile specimen of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretac Res* 51: 35–55.
- Prieto-Márquez A & Norell MA. 2011. Redescription of a Nearly Complete Skull of *Plateosaurus* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Trossingen (Germany). *Am Mus Novit* 3727: 1–58.
- Prieto-Márquez A, Bolortsetseg M & Horner JR. 2012. A diminutive deinonychosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of Öösh (Övörkhangaï, Mongolia). *Alcheringa* 36: 117–136.
- Proserpio CA. 1987. Descripción geológica de la Hoja 44 e, Valle General Racedo, Pcia del Chubut. *Boletín de la Dirección Nacional de Minería y Geología* 201: 1–102.

- Pu H, Kobayashi Y, Lü J, Xu L, Wu Y, Chang H, Zhang J & Jia S. 2013. An unusual basal therizinosaur dinosaur with an ornithischian dental arrangement from northeastern China. *PLoS One* 8(5): e63423.
- Raath MA. 1969. A new coelurosaurian dinosaur from the Forest Sandstone of Rhodesia. *Arnoldia* 4: 1–25.
- Raath MA. 1977. *The anatomy of the Triassic theropod Syntarsus rhodesiensis (Saurischia: Podokesauridae) and a consideration of its biology*. Ph.D. Thesis. Salisbury: Rhodes University.
- Rauhut OWM. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Spec Pap Palaeontol* 69: 1–213.
- Rauhut OWM. 2004a. Braincase structure of the Middle Jurassic theropod dinosaur *Piatnitzkysaurus*. *Can J Earth Sci* 41: 1109–1122.
- Rauhut OWM. 2004b. Provenance and anatomy of *Genyodectes serus*, a large toothed ceratosaur (Dinosauria: Theropoda) from Patagonia. *J Vert Paleontol* 24: 894–902.
- Rauhut OWM. 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology* 48: 87–110.
- Rauhut OWM. 2006. A brachiosaurid sauropod from the Late Jurassic Cañadón Calcáreo Formation of Chubut, Argentina. *Fossil Record* 9: 226–237.
- Rauhut OWM. 2007. A fragmentary theropod skull from the Middle Jurassic of Patagonia. *Ameghiniana* 44: 479–483.
- Rauhut OWM. 2011. Theropod dinosaurs from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Spec Pap Palaeontol* 86: 195–239.
- Rauhut OWM & Carrano MT. 2016. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Zool J Linn Soc* 178: 546–610.
- Rauhut OWM & Hungerbühler A. 2000. A review of European Triassic Theropods. *Gaia* 15: 75–88.
- Rauhut OWM & Lopez-Arbarello A. 2008. Archosaur evolution during the Jurassic: a southern perspective. *RAGA* 63: 557–585.
- Rauhut OWM & Xu X. 2005. The small theropod dinosaurs *Tugulusaurus* and *Phaedrolosaurus* from the Early Cretaceous of Xinjiang, China. *J Vert Paleontol* 25: 107–118.

- Rauhut OWM, Foth C, Tischlinger H & Norell M. 2012. Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany. *PNAS* 109(29): 11746-11751.
- Rauhut OWM, Remes K, Fechner R, Cladera G & Puerta P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. *Nature* 435: 670–672.
- Reed KE. 1998. Using large mammal communities to examine ecological and taxonomic structure and predict vegetation in extant and extinct assemblages. *Paleobiology* 24: 384–408.
- Reig OA. 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los Estratos de Ischigualasto (Mesotriásico superior) de las Provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana* 3: 3-20.
- Remes K. 2006. Revision of the Tendaguru sauropod *Tornieria africana* (Fraas) and its relevance for sauropod paleobiogeography. *J Vert Paleontol* 26: 651–669.
- Rich TH, Vickers-Rich P, Gimenez O, Cúneo R, Puerta P & Vacca R. 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *Natl Sci Mus Monogr* 15: 61–84.
- Romer AS. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago.
- Romer AS. 1972. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIV. *Lewisuchus admixtus*, gen et sp. nov., a further thecodont from the Chanares beds. *Breviora*, 390, 1–13.
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Langet B, Liu L, SuchardMA, Huelsenbeck JP. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol* 61: 539–542.
- Rowe T. 1989. A new species of the theropod dinosaur *Syntarsus* from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. *J Vert Paleontol* 9: 125–136.
- Rowe T & Gauthier J. 1990. Ceratosauria. In: Weishampel DB, Dodson P & Osmólska H (eds.). *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, pp. 505–518.
- Ruiz J, Torices A, Serrano H, & López V. 2011. The hand structure of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda, Abelisauridae): implications for hand diversity and evolution in abelisaurids. *Palaeontology* 54: 1271-1277.

- Russell DA & Dong Z-M. 1993. The affinities of a new theropod from the Alxa Desert, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Can J Earth Sci* 30: 2107–2127.
- Sadleir R, Barrett PM & Powell HP. 2008. The anatomy and systematics of *Eustreptospondylus oxoniensis*, a theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Oxfordshire, England. *Monogr Palaeontogr Soc London* 160: 1–82.
- Salgado L, Coria RA, Calvo JO. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3–32.
- Salgado L, De La Cruz R, Suárez M, Fernández M, Gasparini ZB, Palma-Heldt S & Fanning M. 2008. First Late Jurassic dinosaur bones from Chile. *J Vert Paleontol* 28: 529–534.
- Salgado L, Novas FE, Suárez M, De La Cruz R, Isasi M, Rubilar Rogers D & Vargas A. 2015. Upper Jurassic sauropods in the Chilean Patagonia. *Ameghiniana* 52: 418–429.
- Sampson SD, Witmer LM, Forster CA, Krause DW, O'Connor PM, Dodson P & Ravoavy F. 1998. Predatory dinosaur remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. *Science* 280: 1048–1051.
- Sander PM, Gee, CT, Hummel, J & Clauss, M. 2010. Mesozoic plants and dinosaur herbivory. In: Gee CT (ed.). *Plants in Mesozoic time: Morphological innovations, phylogeny, ecosystems*. Bloomington, pp. 331–359.
- Santa Luca AP. 1980. The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. *Ann S Afr Mus* 79: 159–211.
- Senter PJ. 2006a. Forelimb function in *Ornitholestes hermanni* Osborn (Dinosauria, Theropoda). *Palaeontology* 49: 1029–1034.
- Senter PJ. 2006b. Comparison of forelimb function between *Deinonychus* and *Bambiraptor* (Theropoda: Dromaeosauridae). *J Vert Paleontol* 26: 897–906.
- Senter PJ & Robins JH. 2005. Range of motion in the forelimb of the theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*, and implications for predatory behaviour. *J Zool* 266: 307–318.
- Sereno PC. 1986. Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *Natl Geogr Res Explor* 2: 234–256.
- Sereno PC. 1991. *Lesothosaurus*, “fabrosaurids,” and the early evolution of Ornithischia. *J Vert Paleontol* 11: 168–197.

- Sereno PC. 1993. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *J Vert Paleontol* 13: 425–450.
- Sereno PC. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higherlevel taxonomy of Dinosauria. *N Jb Geol Paläont Abh* 210: 41-83.
- Sereno PC. 1999a. The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137–2147.
- Sereno PC. 2007. Basal Sauropodomorpha: Historical and recent phylogenetic hypotheses, with comments on *Ammosaurus major* (Marsh, 1889). In: Barrett PM & Batten DJ (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Early Sauropodomorph Dinosaurs. Spec Pap Palaeontol* 77: 261-289.
- Sereno PC. 2012. Taxonomy, morphology, masticatory function and phylogeny of heterodontosaurid dinosaurs. *Zookeys* 226: 1-225.
- Sereno PC & Arcucci AB. 1994. Dinosaurian praecursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. *J Vert Paleontol* 14(1): 53-73.
- Sereno PC & Brusatte SL. 2008. Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation of Niger. *Acta Palaeontol Pol* 53: 15-46.
- Sereno PC & Chenggang R. 1992. Early Evolution of Avian Flight and Perching: New Evidence from the Lower Cretaceous of China. *Science* 255: 845-848.
- Sereno PC & Novas FE. 1993. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *J Vert Paleontol* 13: 451–476.
- Sereno PC, Duthel DB, Iarochene M, Larsson HCE, Lyon GH, Magwene PM, Sidor CA, Varricchio DJ & Wilson JA. 1996. Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science* 272: 986–991.
- Sereno PC, Forster CA, Rogers RR & Monetta AM. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. *Nature* 361: 64–66.
- Sereno PC, Martínez RN & Alcober OA. 2013. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). Basal sauropodomorphs and the vertebrate fossil record of the Ischigualasto Formation (Late Triassic: Carnian–Norian) of Argentina. *J Vert Paleontol*, *Memoir* 12: 83–179.
- Sereno PC, Martínez RN, Wilson JA, Varricchio DJ & Alcober OA. 2008. Evidence for avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina. *PLoS ONE* 3: e3303.

- Sereno PC, Tan L, Brusatte SL, Kriegstein HJ, Zhao X & Cloward K. 2009. Tyrannosaurid skeletal design first evolved at small body size. *Science* 326: 418–422.
- Sereno PC, Wilson JA & Conrad JL. 2004. New dinosaurs link Southern landmasses in the Mid–Cretaceous. *Proc R Soc B* 271: 1325–1330.
- Sereno PC, Wilson JA, Larsson HCE, Dutheil DE & Sues H–D. 1994. Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science* 266: 451–476.
- Smith D & Galton PM. 1990. Osteology of *Archaeornithomimus asiaticus* (Upper Cretaceous, Iren Dabasu Formation, People's Republic of China). *J Vert Paleontol* 10: 255–265.
- Smith DK. 2014. The braincase of the North American therizinosaurian *Nothronychus mckinleyi* (Dinosauria, Theropoda). *J Vert Paleontol* 34: 635–646.
- Smith ND & Pol D. 2007. Anatomy of a basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic Hanson Formation of Antarctica. *Acta Palaeontol Pol* 52: 657–674.
- Smith ND, Makovicky PJ, Agnolin FL, Ezcurra MD, Pais DF & Salisbury SW. 2008. A *Megaraptor*-like theropod (Dinosauria: Tetanurae) in Australia; support for faunal exchange across eastern and western Gondwana in the Mid-Cretaceous. *Proc R Soc B* 275: 2085–2093.
- Smith ND, Makovicky PJ, Hammer WR & Currie PJ. 2007. Osteology of *Cryolophosaurus ellioti* (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Antarctica and implications for early theropod evolution. *Zool J Linn Soc* 151: 377–421.
- Snively E & Russell AP. 2007. Functional Variation of Neck Muscles and Their Relation to Feeding Style in Tyrannosauridae and Other Large Theropod Dinosaurs. *Anat Rec* 290: 934–957.
- Suarez M, De la Cruz R, Fanning M, Novas F & Salgado L. 2016. Tithonian age of dinosaur fossils in central Patagonian, Chile: U–Pb SHRIMP geochronology. *Int J Earth Sci* 105: 2273–2284.
- Sues HD. 1997. On *Chirostenotes*, a late Cretaceous oviraptorosaur (Dinosauria: Theropoda) from western North America. *J Vert Paleontol* 17: 698–716.
- Sues HD & Averianov A. 2016a. Ornithomimidae (Dinosauria: Theropoda) from the Bissekty Formation (Upper Cretaceous: Turonian) of Uzbekistan. *Cretac Res* 57: 90–110.

- Sues HD & Averianov A. 2016b. Therizinosauroida (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of Uzbekistan. *Cretac Res* 59: 155-178.
- Sues H-D, Nesbitt SJ, Berman DS & Henrici AC. 2011. A late-surviving basal theropod dinosaur from the latest Triassic of North America. *Proc R Soc B* 278: 3459–3464.
- Tahara R & Larsson HCE. 2011. Cranial pneumatic anatomy of *Ornithomimus edmontonicus* (Ornithomimidae: Theropoda). *J Vert Paleontol* 31: 127–143.
- Tapia A. 1918. Una mandíbula de dinosaurio procedente de Patagonia. *Physis* 4: 369-370.
- Taylor AM, Gowland S, Leary S, Keogh KJ & Martinius AW. 2014. Stratigraphical correlation of the Lourinhã Formation in the Consolação Sub-basin (Lusitanian Basin), Portugal. *Geol J* 49: 143–162.
- Taylor MP. 2009. Re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). *J Vert Paleontol* 29: 787–806.
- Tsuihiji T, Barsbold R, Watabe M, Tsogtbaatar K, Chinzorig T, Fujiyama Y & Suzuki S. 2014. An exquisitely preserved troodontid theropod with new information on the palatal structure from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Naturwissenschaften* 101: 131-142.
- Turner AH, Pol D & Norell MA. 2011. Anatomy of *Mahakala omnogovae* (Theropoda: Dromaeosauridae), Tögrögiiin Shiree, Mongolia. *Am Mus Novit* 3722: 1–66.
- Tykoski R. 1998. *The osteology of Syntarsus kayentakatae and its implications for ceratosaurid phylogeny*. MS Thesis. Austin, University of Texas at Austin.
- Tykoski R. 2005. *Osteology, ontogeny, and relationships of the coelophysoid theropods*. Ph D Thesis. Austin, University of Texas at Austin.
- Varricchio DJ, Jackson F, Borkowski J & Horner JR. 1997. Nest and eggs clutches of the dinosaur *Troodon formosus* and the evolution of avian reproductive traits. *Nature* 385: 247–250.
- Vazquez RJ. 1992. Functional osteology of the avian wrist and the evolution of flapping flight. *J Morphol* 211: 259–268.
- Vazquez RJ. 1994. The automating skeletal and muscular mechanisms of the avian wing (Aves). *Zoomorphology* 114: 59–71.
- Wagner GP & Gauthier JA. 1999. 1, 2, 3 = 2, 3, 4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. *Proc Natl Acad Sci USA* 96: 5111–5116.

- Wang X, Zhou Z, Zhang F & Xu X. 2002. A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and “hairs” from Inner Mongolia, northeast China. *Chin Sci Bull* 47: 226-230.
- Wei X, Pu X, Xu L, Liu D & Lü J. 2013. A new oviraptorid dinosaur (Theropoda: Oviraptorosauria) from the Late Cretaceous of Jiangxi Province, Southern China. *Acta Geol Sinica* 87: 899-904.
- Welles SP. 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda): osteology and comparisons. *Palaeontogr A*, 185: 85-180.
- Welles SP & Long RA. 1974. The tarsus of theropod dinosaurs. *Ann S Afr Mus* 64: 191–218.
- White MA, Bell PR, Cook AG, Barnes DG, Tischler TR, Bassam BJ & Elliott DA. 2015. Forearm Range of Motion in *Australovenator wintonensis* (Theropoda, Megaraptoridae). *PLoS ONE* 10: e0137709.
- White MA, Cook AG, Hocknull SA, Sloan S, Sinapus HKS & Elliott DA. 2012. New forearm elements discovered of holotype specimen *Australovenator wintonensis* from Winton, Queensland, Australia. *PLoS ONE* 7(6): e39364.
- White MA, Falkingham PL, Cook AG, Hocknull SA & Elliott DA. 2013. Morphological comparisons of metacarpal I for *Australovenator wintonensis* and *Raptor ornitholestoides*: implications for their taxonomic relationships. *Alcheringa* 37: 435–441.
- Wilkinson MT. 2007. Sailing the skies: the improbable aeronautical success of the pterosaurs. *J Experim Biol* 210: 1663-1671.
- Wilson JA. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *J Vert Paleontol* 19(4): 639-653.
- Wilson JA. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zool J Linn Soc* 136: 217–276.
- Wilson JA. 2006. Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms or ‘lingua franca’? *J Vert Paleontol* 26:511–518.
- Wilson JA. 2012. New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebrae laminae of sauropod dinosaurs. *Contrib Mus Paleontol, Univ Michigan* 32(7): 91-110.

- Wilson JA, Sereno PC, Srivastava S, Bhatt DA, Khosla A & Sahni A. 2003. A new abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Lameta Formation (Cretaceous, Maastrichtian) of India. *Contr Mus Paleontol, Univ Michigan* 31(1): 1-42.
- Wilson JA, D'Emic MD, Ikejiri T, Moacdieh EM, Whitlock JA. 2011. A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and other Saurischian Dinosaurs. *PLoS ONE* 6(2): e17114.
- Wilson MC & Currie PJ. 1985. *Stenonychosaurus inequalis* (Saurischia: Theropoda) from the Judith River (Oldman) Formation of Alberta: New findings on metatarsal structure. *Can J Earth Sci* 22: 1813–1817.
- Wilson JA & Sereno PC. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Soc Vert Paleotol Mem* 5:1–68.
- Wing LW. 1956. *Natural history of birds*. Ronald Press, New York.
- Witmer LM. 1990. The craniofacial air sac system of Mesozoic birds (Aves). *Zool J Linn Soc* 100: 327–378.
- Witmer LM. 1997. Craniofacial air sinus systems. In: Currie PJ & Padian K (eds). *Encyclopedia of dinosaurs*. New York: Academic Press, pp. 151–159.
- Woodward AS. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Meiolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. *Proc Zool Soc London* 1091: 169-184.
- Wu X-C, Currie PJ, Dong Z, Pan S & Wang T. 2009. A new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Lufeng, Yunnan, China. *Acta Geol Sinica* 83: 9–24.
- Xu H, Liu Y-Q, Kuang H-W, Jiang X-J & Peng N. 2012. U-Pb SHRIMP age for the Tuchengzi Formation, northern China, and its implications for biotic evolution during the Jurassic-Cretaceous transition. *Palaeoword* 21: 222-234.
- Xu X. 2006. Feathered dinosaurs from China and the evolution of major avian characters. *Integrative Zool* 1: 4-11.
- Xu X & Norell MA. 2004. A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture. *Nature* 431: 838–841.
- Xu X, Clark JM, Forster CA, Norell MA, Erickson GM, Eberth DA, Jia C & Zhao Q. 2006. A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. *Nature* 439: 715–718.
- Xu X, Tan Q, Wang J, Zhao X & Tan L. 2007. A gigantic bird-like dinosaur from the Late Cretaceous of China. *Nature* 447: 844-847.

- Xu X, Clark JM, Mo J, Choiniere J, Forster CA, Erickson GM, Hone DWE, Sullivan C, Eberth DA, Nesbitt S, Zhao Q, Hernandez R, Jia C-K, Han F-L & Guo Y. 2009. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature* 459: 940-944.
- Xu X, Wang K, Zhang K, Ma Q, Xing L, Sullivan C, Hu D, Cheng S & Wang S. 2012. A gigantic feathered dinosaur from the lower Cretaceous of China. *Nature* 484: 92–95.
- Xu X, Tang Z-L & Wang X-L. 1999a. A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China. *Nature* 399: 350–354.
- Xu X, Wang X-L & Wu X-C. 1999b. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature* 401: 262–266.
- Xu X, You H, Du K & Han F. 2011. An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature* 475: 465–470.
- Xu X, Zhang XH, Sereno P, Zhao XJ, Kuang XW, Han J & Tan L. 2002. A new therizinosauroid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous Iren Dabasu Formation of Nei Mongol. *Vertebr Palasiatica* 40: 228–240.
- Xu X, Zheng X, Sullivan C, Wang X, Xing L, Wang Y, Zhang X, O'Connor JK, Zhang F & Pan Y. 2015. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature* 521: 70-73.
- Xu X, Zhou Z, Dudley R, Mackem S, Chuong C-M, Erickson GM & Varricchio DJ. 2014. An integrative approach to understanding bird origins. *Science* 346(6215): 1253293-1–1253293-10.
- Xu X, Zhou Z, Wang X. 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature* 408: 705-708.
- Yates AM. 2003a. A new species of the primitive dinosaur, *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs. *J Syst Palaeontol* 1: 1–42.
- Yates AM. 2003b. The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. *Palaeontology* 46: 317-337.
- Yates AM. 2007. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Spec Pap Palaeontol* 77: 9–55.

- Yates AM. 2010. A revision of the problematic sauropodomorph dinosaurs from Manchester, Connecticut and the status of *Anchisaurus* Marsh. *Palaeontology* 53: 739–752.
- Yates AM, Bonnan MF & Neveling J. 2011. A new basal sauropomorph dinosaur from the Early Jurassic of South America. *J Vert Paleontol* 31: 610–625.
- Yates AM, Bonnan MF, Neveling J, Chinsamy A & Blackbeard MG. 2010. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *Proc R Soc B* 277: 787–794.
- Yates AM, Wedel MJ & Bonnan MF. 2012. The early evolution of postcranial skeletal pneumaticity in sauropodomorph dinosaurs. *Acta Palaeontol Pol* 57: 85–100.
- Zanno LE. 2006. The pectoral girdle and forelimb of the primitive therizinosauroid *Falcarius utahensis* (Theropoda, Maniraptora): analyzing evolutionary trends within Therizinosauroidea. *J Vert Paleontol* 26: 636–650.
- Zanno LE. 2010a. A taxonomic and phylogenetic reevaluation of Therizinosauria (Dinosauria: Maniraptora). *J Syst Palaeontol* 8: 503–543.
- Zanno LE. 2010b. Osteology of *Falcarius utahensis*: characterizing the anatomy of basal therizinosauroids. *Zool J Linn Soc* 158: 196–230.
- Zanno LE & Makovicky PJ. 2011. Herbivorous ecomorphology and specialization patterns in theropod dinosaur evolution. *PNAS* 108: 232–237.
- Zanno LE & Makovicky PJ. 2013a. No evidence for directional evolution of body mass in herbivorous theropod dinosaurs. *Proc R Soc B* 280: 20122526.
- Zanno LE & Makovicky PJ. 2013b. Neovenatorid theropods are apex predators in the Late Cretaceous of North America. *Nature Commun* 4: 2827.
- Zanno LE, Gillette DD, Albright LB & Titus AL. 2009. A new North American therizinosaurid and the role of herbivory in ‘predatory’ dinosaur evolution. *Proc R Soc B* 276: 3505–3511.
- Zanno LE, Varricchio DJ, O’Connor PM, Titus AL & Knell MJ. 2011. A New Troodontid Theropod, *Talos sampsoni* gen. et sp. nov., from the Upper Cretaceous Western Interior Basin of North America. *PLoS ONE* 6(9): e24487.
- Zhang FC, Zhou ZH, Xu X & Wang X. 2002. A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits. *Naturwissenschaften* 89: 394–398
- Zhang FC, Zhou ZH, Xu X, Wang X & Sullivan C. 2008a. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* 455: 1105–1108.

- Zhang H, Wang MX & Liu XM. 2008b. Constraints on the upper boundary age of the Tiaojishan Formation volcanic rocks in West Liaoning-North Hebei by LA-ICP-MS dating. *Chin Sci Bull* 53: 3574-3584.
- Zhao X-J & Currie PJ. 1994. A large crested theropod from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Can J Earth Sci* 30: 2027-2036.
- Zhao X-J, Benson RBJ, Brusatte SL & Currie PJ. 2010. The postcranial skeleton of *Monolophosaurus jiangi* (Dinosauria: Theropoda) from the Middle Jurassic of Xinjiang, China, and a review of Middle Jurassic Chinese theropods. *Geol Mag* 147: 13-27.
- Zhao X-J, Cheng Z-W & Xu X. 1999. The earliest ceratopsian from the Tuchengzi Formation of Liaoning, China. *J Vert Paleontol* 19: 681-691.
- Zhao X-J, Cheng Z-W, Xu X & Makovicky PJ. 2006. A new ceratopsian from the Upper Jurassic Houcheng Formation of Hebei, China. *Acta Geol Sinica* 80: 467-473.
- Zheng X-T, You H-L, Xu X & Dong Z-M. 2009. An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with integumentary structures. *Nature* 458: 333-336.
- Zhou Z & Zhang F. 2002. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature* 418: 405-409.
- Ziegler AM, Scotese CR & Barrett SF. 1983. Mesozoic and Cenozoic paleogeographic maps. In: Brosche P & Sindermann J (eds). *Tidal Friction and the Earth's Rotation II*. Springer, Berlin, pp. 240-252.
- Zinke J. 1998. Small theropod teeth from the Upper Jurassic coal mine of Guimarota (Portugal). *Paläontol Z* 72: 179-189.
- Zinke J & Rauhut R. 1994. Small theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Berl Geowiss Abhandl* 13: 163-177.

APÉNDICES

Apéndice 1

Sinapomorfias de los nodos del cladograma de consenso estricto resultado de la matriz modificada de Smith et al., (2008) con la inclusión de *Chilesaurus* (los estados de caracteres en negrita están presentes en *Chilesaurus*):

Dinosauria/Saurischia

39(1→0): series dentales maxilares y dentarias con sus coronas apicobasalmente más altas en la porción anterior (desconocido en *Chilesaurus*).

166(0→1): Epipófisis del axis presentes y pequeñas.

303(0→1/2): Pared acetabular iliaca parcialmente abierta o totalmente abierta.

314(1→0): Vástago del pubis subigual o anteroposteriormente más amplio que el del isquion en la mitad de su longitud (revertido en *Chilesaurus*).

325(0→1/2): Isquion y pubis con facetas ilíacas separadas entre sí.

326(0→1): Vástago del isquion alargado en forma de varilla.

342(0→1): Surco del ligamento oblicuo en la superficie posterior de la cabeza femoral profundo y bordeado medialmente por una prominencia posterior bien desarrollada.

406(2→0): Metatarsiano V con faceta distal redondeada (desconocido en *Chilesaurus*).

Theropoda

42(1→0): Dientes con constricción mesiodistal entre la corona y la raíz: ausente (revertido en *Chilesaurus*).

84(1→0): Postorbital con margen posterior convexo del proceso ventral (revertido en *Chilesaurus*).

320(0→1): expansión distal del pubis fuertemente desarrollada como un pie púbico (revertido en *Chilesaurus*).

392(2→1): Metatarso con una relación entre el diámetro transversal del extremo distal del metatarsiano I y el diámetro transversal del extremo distal del metatarsiano II de 0,53-0,61 (revertido en *Chilesaurus*).

Tawa + Neotheropoda

8(0→1): Cuerpo del premaxilar por delante de las fosas nasales más largo que el cuerpo por debajo de las mismas y en ángulo menor a 70° (desconocido en *Chilesaurus*).

11(0→1): Hilera de dientes premaxilares anterior a las fosas nasales (desconocido en *Chilesaurus*).

12(0→1/2) Proceso subnarial de la premaxila fuertemente reducido (desconocido en *Chilesaurus*).

48(0→1): Superficie lateral del extremo anterior del nasal hacia el margen posterior de las narinas externas con fosa cóncava.

56(0→1): Ausencia de una cresta lateral atravesando longitudinalmente el proceso rostral y caudal del yugal (desconocido en *Chilesaurus*).

125(0→1): Receso timpánico anterior en el basicráneo (desconocido en *Chilesaurus*).

169(0→1): Pleurocelos en las vértebras cervicales.

298(0→1): Longitud postacetabular ílfaca > longitud acetabular.

343(0→1): Trocánter anterior agudo o desarrollado como una repisa trocantérica (*Chilesaurus* posee la condición derivada aditiva).

364(0→1): Superficie articular distal de la tibia, subrectangular con un proceso lateral pequeño (*Chilesaurus* posee la condición derivada aditiva).

365(0→1): Ancho anteroposterior del margen medial del extremo distal de la tibia más amplio que el margen lateral.

385(0→1): Calcáneo con una tuberosidad ventromedial encajando en una muesca del margen ventrolateral del astrágalo, incipiente o ausente.

386(1→0): Fosa o surco de la superficie lateral del calcáneo ausente o poco profunda (revertido en *Chilesaurus*).

406(0→1): Metatarsiano V fuertemente reducido y sin faceta articular distal (desconocido en *Chilesaurus*).

Neotheropoda

16(0→1): Proceso nasal del premaxilar con un extremo posterior que se extiende más posteriormente que el extremo posterior del proceso posterolateral premaxilar (desconocido en *Chilesaurus*).

18(0→1): Sutura premaxilar-nasal o barra internarial en forma de W (desconocido en *Chilesaurus*).

27(0→1): Fosa antorbital maxilar poco profunda, con márgenes formados por crestas bajas, y un borde filoso puede existir en la parte frontal del foramen premaxilar (desconocido en *Chilesaurus*).

29(0→1): Profundidad de la fosa anteorbital ventral mucho mayor que la profundidad del maxilar por debajo del margen ventral de la fosa anteorbital (desconocido en *Chilesaurus*).

71(0→1): Proceso prefrontal ventral corto y subtriangular o ausente.

92(0→1): Cuerpo principal de la superficie lateral del escamoso separado del proceso ventral por una repisa sub-horizontal.

144(0→1): Dentario rostral y dorsalmente elevado por encima de la distancia de los primeros tres o cuatro alveolos (revertido en *Chilesaurus*).

149(0→1): Dientes en forma de colmillos agrandados en la parte anterior del dentario (revertido en *Chilesaurus*).

192(0→1): Pleurocelos presentes en las vértebras dorsales anteriores (“pectorales”) (revertido en *Chilesaurus*).

207(1→2): Más de tres vertebras sacras.

269(0→1): Extremo distal del metacarpiano I con cóndilos fuertemente asimétricos, con el cóndilo lateral extendido más distalmente que el cóndilo medial.

271(0→1): Vástago del metacarpiano III considerablemente más delgado que el metacarpiano II (menos del 70% de la anchura del metacarpiano II)(polimórfico en *Chilesaurus*).

275(0→1): Tercer dígito de la mano más corto que el segundo dígito.

302(1→0): Ilion sin tuberosidad que contacte el proceso preacetabular con la cresta supraacetabular.

307(0→1): Cresta supraacetabular iliaca en forma de campana y extensa, extendiéndose lateralmente y encorvada ventralmente, cubriendo la porción dorsal del acetábulo en vista lateral (cresta supraacetabular ausente en *Chilesaurus*).

309(1→2): Fosa brevis fuertemente expandida posteriormente (revertido en *Chilesaurus*).

346(0→1): Trocánter dorsolateral en el extremo proximal del fémur, reducido o ausente.

349(0→1): Fémur con cresta mediodistal en el extremo distal (revertido en *Chilesaurus*).

- 358(0→1): Cresta en el lado lateral de la tibia para el contacto con la fibula (revertido en *Chilesaurus*).
- 360(0→1): Maléolo lateral de la tibia tabular (revertido en *Chilesaurus*).
- 362(0→1): Extensión ventral del maléolo lateral de la tibia distintivamente ventral al margen ventral del maléolo medial y separado por una inflexión.**
- 366(0→1): Tibia con la superficie posterolateral cóncava del extremo distal (revertido en *Chilesaurus*).
- 369(0→1): Surco profundo sobre la superficie medial del extremo proximal de la fibula, presente, con una fosa bien delimitada (revertido en *Chilesaurus*).
- 381(1→0): Astrágalo sin cuenca posterior orientada proximalmente en la base del proceso ascendente (revertido en *Chilesaurus*).
- 393(0→1): Metatarsiano I sin contacto con el tobillo (desconocido en *Chilesaurus*).
- 394 (1→0): Vástago del metatarsiano I contactando con el metatarsiano II a lo largo de toda su extensión.**
- 395(0→1): Longitud del metatarsiano I < 50% de la longitud del metatarsiano II (desconocido en *Chilesaurus*).
- 404(0→1): Superficie articular distal del metatarsiano IV más alta dorsoventralmente que ancha mediolateralmente (revertido en *Chilesaurus*).

Zupaysaurus* + *Averostra

- 3(0→1): Extremo de la hilera dentaria anterior al borde de la órbita (desconocido en *Chilesaurus*).
- 58(0→1): Fenestra lagrimal presente (desconocido en *Chilesaurus*).
- 102(0→1): Cuadradoyugal fusionado al cuadrado en adultos (desconocido en *Chilesaurus*).
- 103(0→1): Sutura cuadradoyugal-cuadrado expuesta lateralmente y con un reborde lateral agudo anterodorsalmente en el cuadradoyugal (desconocido en *Chilesaurus*).
- 157(0→1): Pared anterior bien desarrollada de la cavidad glenoidea lateral en el surangular, resultando en una fosa glenoidea lateral que es levemente en forma de U en su aspecto lateral (desconocido en *Chilesaurus*).
- 160(0→1): Proceso retroarticular de la mandíbula amplio, tan ancho mediolateralmente como largo anteroposteriormente o más ancho, y con el surco posterior para la fijación del M. depressor mandibulae (desconocido en *Chilesaurus*).

375(0→1): Proceso ascendente del astrágalo más alto que el cuerpo astragalar, cubriendo típicamente sólo la mitad lateral de la superficie anterior del extremo distal de la tibia.

***Dilophosaurus wetherilli* + Averostra**

1(0→1): Órbita dorsoventralmente elongada (desconocido en *Chilesaurus*).

46(0→1): Fosa anteorbital extendida sobre el lado lateroventral de los nasales (desconocido en *Chilesaurus*).

51(0→1): Lagrimal contribuyendo al margen posterior de la cresta nasal (desconocido en *Chilesaurus*).

81(0→1): Faceta postorbital para la articulación con el laterosfenoides presente y diferenciada como un proceso medial distintivo (revertido en *Chilesaurus*).

153(0→1): Porción anterior del surangular más de la mitad del alto mandibular al nivel de la fenestra mandibular (desconocido en *Chilesaurus*).

387(0→1): Calcáneo con una pequeña faceta tibial en el extremo posteromedial.

***Cryolophosaurus* + Averostra**

9(1→0): Proceso ventral en el extremo posterior del premaxilar ausente (desconocido en *Chilesaurus*).

26(0→1): Proceso ascendente del maxilar desplazado sobre el borde anterior del cuerpo maxilar, con una proyección anterior del cuerpo maxilar más corta que alta (desconocido en *Chilesaurus*).

***“Dilophosaurus” sinensis* + Averostra**

45(0→1): Foramen neumático en los nasales (desconocido en *Chilesaurus*).

Averostra

23(1→0): Constricción entre la articulación premaxilar y maxilar, ausente (desconocido en *Chilesaurus*).

24(1→0): Premaxilar y maxilar en contacto en el margen alveolar (desconocido en *Chilesaurus*).

29(1→0): Profundidad de la fosa anteorbitaria ventral menor o subigual a la profundidad del maxilar por debajo del margen ventral de la fosa anteorbitaria (desconocido en *Chilesaurus*).

50(1→0): Cresta nasal como la línea media de la cresta sagital (desconocido en *Chilesaurus*).

Tetanurae

92(1→0): Cuerpo principal de la superficie lateral del escamoso continuo con el proceso ventral (revertido en *Chilesaurus*).

240(0→1): Escápula con la tuberosidad circular inmediatamente anterior a la fosa glenoidea (revertido en *Chilesaurus*).

268(0→1): Metacarpiano I muy apretado con la mitad proximal del metacarpiano II.

274(0→1): Metacarpiano IV ausente.

308(0→1): Antitrocánter posterior del acétabulo ausente o pobremente desarrollado (revertido en *Chilesaurus*).

309(2→1): Fosa brevis angosta y con márgenes subparalelos.

335(0→1): Fémur con relación entre el ancho transversal del extremo distal y la longitud total del hueso de 0,2-0,25.

340(0→1): Cabeza femoral horizontalmente dirigida.

351(0→1): Surco extensor bien desarrollado presente en el lado anterior del extremo distal del fémur.

356(0→1): Tibia con el cóndilo lateral del extremo distal anteriormente desplazado desde el margen posterior del cóndilo medial, pero bien en la mitad posterior del hueso en vista proximal.

357(0→1): Tibia con muesca profunda y amplia separando los cóndilos posteriores del extremo proximal.

358(1→2): Cresta en el lado lateral de la tibia para la conexión con la fibula presente y claramente separada de la superficie proximal articular.

***Chilesaurus* es excluido de los clados menos inclusivos de tetanuros por a las siguientes sinapomorfias:**

- 74(0→1): Longitud relativa de ambos frontales asociados tan ancha como larga, o más amplia.
- 83(0→1): Postorbital en vista lateral con los procesos frontales que se curvan anterodorsalmente y el borde dorsal de la barra temporal es dorsalmente cóncava (presente en Therizinosauria).
- 167(0→1): Espina neural del axis anteroposteriormente reducida y en forma de estilete.
- 180(0→1): Prezigapófisis en las vértebras cervicales postaxiales anteriores anteroposteriormente convexas, ventralmente flexionadas anteriormente (presentes en Therizinosauria).
- 182(1→2): Epipófisis en las cervicales postaxiales anteriores pronunciadas, postzigapófisis fuertemente sobresalientes y expandidas dorsalmente.
- 204(0→1): Parapófisis en las dorsales más posteriores distintivamente por debajo de los procesos transversos.
- 205(1→0): Parapófisis de las vértebras del tronco posterior al nivel de los arcos neurales.
- 215(0→1): Centros caudales anteriores subrectangulares y de sección subcuadrangular (presente en Therizinosauria).
- 253(0→1): Proceso olecraneano de la ulna fuertemente reducido o ausente.
- 270(0→1): Lado medial del metacarpiano II no expandido proximalmente.
- 297(0→1): Extremo posterior del ilion rectangular (presente en Therizinosauria).
- 301(1→2): Extremo posterior de la fosa cuppedicus (“fosa preacetabular” de Hutchinson, 2001) en el extremo anterior del pedúnculo púbico, anterior al acetábulo.
- 311(0→1): Fosa brevis en forma de repisa (presente en Therizinosauria).
- 313(0→1): Articulación iliaca-isquiádica en forma de convexidad (pedúnculo ilíaco) y concavidad (isquion) (presente en Therizinosauria).
- 315(0→1): Tubérculo púbico extendido cranialmente como una cresta o espina (=tubérculo preacetabular de Aves) (presente en Therizinosauria).
- 329(0→1): Proceso obturador en el isquion desplazado desde el pedúnculo púbico por una muesca distintiva (presente en Therizinosauria).
- 330(0→1): Proceso obturador ubicado distalmente, casi en el medio o el extremo del eje isquiádico (presente en Therizinosauria).

- 332(1→0): Isquion con lamina ventromedial extendida por más de la mitad de la longitud del hueso (presente en Therizinosauria).
- 333(0→2): Extremo distal del isquion aguzado (presente en Therizinosauria).
- 345(0→1): Inserción posterior del músculo *iliofemoralis* en el extremo proximal del fémur desarrollado como un surco lateral.
- 347(0→1): Cuarto trocánter en el fémur reducido a una pequeña cresta o ausente (presente en Therizinosauria).
- 351(1→0): Surco extensor presente en el lado anterior del extremo distal del fémur, ausente (presente en Therizinosauria).
- 353(0→1): Cóndilo fibular en el extremo proximal de la tibia fuertemente desplazado desde la cresta cnemial (presente en Therizinosauria).
- 361(0→1): Lado anterior del extremo distal de la tibia para cubrir el proceso ascendente astragalar, ausente (presente en Therizinosauria).
- 375(1→2): Alto del proceso ascendente del astrágalo más de dos veces la altura del cuerpo astragalar (presente en Therizinosauria).
- 386(1→0): Fosa profunda o surco en la superficie lateral del calcáneo ausente o poco profunda (presente en Therizinosauria).
- 398(0→1): Superficie articular proximal del metatarsiano III en forma de reloj de arena (presente en Therizinosauria).

Apéndice 2

Lista de caracteres y matriz de la versión modificada de la matriz de Smith et al. (2008).

Los caracteres nuevos o modificados fueron tomados de: Allain (2001; 2002), Bakker et al. (1988), Bakker & Galton (1974), Barsbold et al. (1990), Benton et al. (2000a), Bonaparte (1991), Britt (1991; 1993), Brusatte & Sereno (2008), Butler et al. (2007), Canale et al. (2009), Carpenter (1992), Carrano et al. (2002; 2005), Carrano & Sampson (2008), Chen et al. (1998), Chiappe et al. (1996), Coria & Currie (2002; 2006), Coria & Salgado (2000a), Currie (1995), Currie & Carpenter (2000), Currie and Russell (1988), Currie & Zhao (1993), Ezcurra (2012), Ezcurra & Novas (2007), Forster (1999), Gauthier (1986), Harris (1998), Holtz (1994; 2000), Hutchinson (2001), Irmis et al. (2007), Langer & Benton (2006), Mader & Bradley (1989), Makovicky (1995), Makovicky & Sues (1998), Molnar et al. (1990), Norell & Makovicky (1997), Novas (1989; 1992; 1996; 1997; 1998), Novas et al. (2005), Novas & Bandyopadhyay (2001), Novas & Puerta (1997), Ostrom (1969b), Paul (1984), Perez-Moreno et al. (1993; 1994), Rauhut (1995; 1997; 2003; 2005), Rowe (1989), Rowe & Gauthier (1990), Russel & Dong (1993), Sampson et al. (1998; 2001), Sereno (1984; 1986; 1999), Sereno et al. (1993; 1994; 1996; 1998; 1999; 2004), Sereno & Novas (1993), Smith et al. (2007), Smith & Galton (1990), Smith & Pol (2007), Sues (1997), Tykoski (1998; 2005), Tyroski & Rowe (2004), Welles & Long (1974), Wilson & Sereno (1998), Xu et al. (1999), Yates (2003; 2005; 2007).

Lista de caracteres:

1. Forma de la órbita: redondeada en vista lateral o dorsolateral (0); dorsoventralmente elongada (1) (Clark et al. 2002).
2. Relación entre la longitud del cráneo y la longitud del fémur: $>0,5$ (0); $\leq 0,5$ (1) (Benton et al. 2000a).
3. Hilera dentaria: extendida posteriormente hasta aproximadamente la mitad de la longitud de la órbita (0); finaliza en el extremo anterior del borde orbitario (1); completamente anteorbital, la hilera dentaria termina anterior al extremo vertical del lagrimal (2) (Gauthier 1986). Ordenado.
4. Largo anteroposterior máximo de las narinas externas versus el largo anteroposterior de la órbita en adultos: $<35\%$ (0); $\geq 35\%$ (1) (modificado de Wilson & Sereno 1998).

5. Fenestra Infratemporal: más pequeña o subigual en tamaño que la órbita (0); fuertemente agrandada, más que 1,5 veces en tamaño que la órbita (1) (Bonaparte 1991).
6. Craneo, placas interdentes: presentes (0); ausentes (1) (Carrano et al. 2002).
7. Premaxilar: proporción alto/largo bajo las narinas externas: <0,5 (0); 0,5-1,25 (1); >1,25 (2) (modificado de Carrano et al. 2002; Rauhut 2003). Ordenado.
8. Cuerpo del premaxilar por delante de las fosas nasales: más corto que el cuerpo debajo de las fosas nasales y formando un ángulo entre el margen anterior y el margen alveolar mayor a 75° (0); más largo que el cuerpo debajo de las fosas nasales y formando un ángulo menor a 70° (1) (Rauhut 2003).
9. Proceso ventral en el extremo posterior del premaxilar: ausente (0); presente (1) (Rauhut 2003).
10. Número de dientes premaxilares: sin dientes premaxilares (0); tres (1); cuatro (2); cinco (3); más de cinco (4) (Rauhut, 2003a). Aditivo.
11. Posición del diente premaxilar más anterior en relación al margen anterior de las narinas externas: ventral o posterior (0); anterior (1). (Serenio, 1999)
12. Proceso subnarial (= posterolateral) del premaxilar: ancho, con forma de plato, contactando ampliamente el nasal y excluyendo el maxilar del borde de las narinas externas (0); fuertemente reducido en ancho, pero aún contactando al nasal (1); fuertemente reducido, sin contactar el nasal, y el maxilar forma parte del borde posteroventral de la narina externa (2) (modificado de Gauthier 1986; Rauhut 2003). Ordenado.
13. Proceso medial/palatal del premaxilar: con forma de repisa grande (0); con forma triangular y redondeado (1) (Sampson et al. 1998).
14. Foramen en la cara medial del cuerpo del premaxilar, por debajo del margen narial: ausente (0); presente (1) (modificado de Serenio et al., 2004; Yates, 2005).
15. Foramen en forma de ranura en el lado lateral del premaxilar, ubicado en la base del proceso nasal: ausente (0); presente (1) (Yates 2005).
16. Proceso nasal del premaxilar: extremo posterior al menos al mismo nivel o anterior al extremo posterior del proceso posterolateral del premaxilar (0); extremo posterior extendiéndose posteriormente al extremo posterior del proceso posterolateral del premaxilar (1) (Yates 2005).
17. Contribución del proceso nasal del premaxilar a una cresta nasal con forma de hoja: no (0); si (1) (Smith et al. 2008).
18. Sutura premaxilar-nasal: en forma de V (0); en forma de W (1) (Serenio et al. 2004).
19. Dentículos en las coronas de los dientes premaxilares: presentes (0); ausentes (1) (Rauhut 2003a).
20. Sección de las coronas de los dientes premaxilares: elíptica (0); subcircular (1); con forma de D (2) (modificado de Carrano et al. 2002; Tykoski & Rowe 2004; Yates 2005).
21. Simetría labiolingual de los dientes premaxilares: simétricos (0); asimétricos (1) (Bakker et al. 1988).
22. Fosa narial en la esquina anteroventral de las narinas externas: ausente o poco profunda (0); expandida (1) (modificado de Serenio 1999; Langer & Benton 2006).
23. Constricción transversal entre los premaxilares y maxilares: ausente (0); presente (1) (Rauhut 2003).
24. Premaxilar y maxilar en contacto en el margen alveolar (0), o el margen alveolar fuera del contacto (1) (Tykoski 2005).

25. Orientación de los maxilares uno contra el otro en vista dorsal: disupestos en un ángulo agudo (0); subparalelos (1) (Harris 1998).
26. Proceso ascendente del maxilar: confluyente con el borde anterior del cuerpo maxilar y suavemente inclinado posterodorsalmente (0); desplazado desde el borde anterior del maxilar, con una proyección anterior del maxilar más corto que alto (1); desplazado desde el borde anterior del maxilar, con una proyección anterior del maxilar más alta que larga (2) (Serenó et al. 1996).
27. Fosa anteorbitaria maxilar: profunda y con bordes bien marcados (0); poco profunda, con bordes formados por crestas bajas, y un borde bien marcado que puede estar presente sólo anteriormente (1) (Sues, 1997).
28. Extensión anterior de la fosa anteorbitaria por delante de la fenestra anteorbitaria interna: 25% o menos de la longitud de la fenestra anteorbitaria externa (0); más de 40% de la longitud de la fenestra anteorbitaria externa (1) (Serenó et al., 1996).
29. Profundidad de la fosa anteorbitaria ventral: inferior o subigual a la profundidad del maxilar por debajo del margen ventral de la fosa anteorbitaria (0); o mucho mayor a la profundidad del maxilar por debajo del margen ventral de la fosa anteorbitaria (1) (Yates, 2005).
30. Cresta horizontal en el maxilar: ausente (0); presente (1) (Rowe & Gauthier, 1990).
31. Fenestra maxilar: ausente (0); presente (1) (Gauthier, 1986).
32. Posición de la fenestra maxilar: situada en el borde anterior de la fosa anteorbitaria (0); situada posteriormente al borde anterior de la fosa anteorbitaria (1).
33. Excavación/cavidad neumática en el maxilar anterior: ausente (0); presente (1) (Serenó et al., 1994).
34. Foramen premaxilar: ausente (0); presente (1) (Carpenter, 1992).
35. Proceso palatal del maxilar: en forma de repisa estriada (0); reducido (1); extenso, y en forma de placa (2) (modificado de Sereno et al., 1998; Carrano et al., 2002).
36. Paladar secundario: formado sólo por el premaxilar (0); formado por el premaxilar, maxilar y vómer (1).
37. Número de dientes maxilares: < 12 (0); 12-18 (1); ≥ 20 (2) (modificado de Carrano et al., 2002; Tykoski, 2005). Ordenado.
38. Dientes maxilares y dentarios: con denticulos (0); algunos o todos sin denticulos (1) (modificado de Chiappe et al., 1996; Rauhut, 2003a).
39. Posición de las coronas apicobasalmente más altas de los dientes maxilares y dentarios: en la porción anterior de la batería dentaria (0); en la porción central de la batería dentaria (1); son todos más o menos del mismo alto (2) (Serenó, 1986; Butler et al., 2007; Ezcurra, 2012).
40. Orientación de los denticulos maxilares y dentarios: dispuestos en ángulos de 90° con respecto al eje mayor de la corona (0); dispuestos en un ángulo de aproximadamente 45° con respecto al eje mayor de la corona (1) (Benton et al., 2000a).
41. Dientes, con surcos y crestas longitudinales en la superficie labial de la corona: ausente (0); presente (1) (Serenó et al., 1996; 1998).
42. Dientes, constricción mesiodistal entre la corona y la raíz: ausente (0); presente al menos en algunos dientes (0) (Serenó, 1984).
43. Superficie medial de las placas parodontales: lisa (0); con crestas (1) (Sampson et al., 1998).

44. Forma de la barra internarial: ancha (ancho transversal igual o excede el largo anteroposterior) (0); transversalmente comprimida (ancho transversal menor que el largo anteroposterior) (1) (Gauthier, 1986).
45. Foramen/es neumáticos en los nasales: ausente (0); presente (1) (Rauhut, 2003a).
46. Extensión dorsal de la fosa anteorbitaria: margen dorsal de la fosa anteorbitaria por debajo de la sutura nasal, o formada por esta sutura (0); fosa anteorbitaria extendiéndose sobre la superficie lateroventral de los nasales (1) (Serenio et al., 1994).
47. Nasales: no fusionados entre sí (0); totalmente fusionados entre sí (1) (Serenio, 1999).
48. Superficie lateral del extremo anterior del nasal a lo largo del margen de la narina externa: relativamente plano (0); con una fosa cóncava (1); con un abultamiento lateralmente convexo cubriendo la parte posterior de las narinas externas (2) (modificado de Tykoski, 1998; 2005; Carrano et al., 2002).
49. Nasales: planos o ligeramente convexos, sin crestas (0); expandidos formando crestas sagitales o parasagitales (1) (Rauhut, 2003a; Smith et al., 2007).
50. Crestas nasales (cuando presentes): cresta sagital media (0); crestas parasagitales (1) (Rauhut, 2003a).
51. Construcción de las crestas nasales: formada solamente por los nasales (0); el lacrimal contribuye al extremo posterior de las crestas (1) (Holtz, 2000; Smith et al., 2007).
52. Nasal con un proceso posterolateral que envuelve parte de la rama anterior del lagrimal: ausente (0); presente (1) (modificado de Yates, 2003; Langer & Benton, 2006).
53. Parte sublagrimal (proceso anterior) del yugal: agudizado (0); trirradiado anteriormente (1); fuertemente expandido anteriormente con una proyección dirigida dorsalmente bien desarrollada y solapando en gran medida al lagrimal (2) (Rauhut, 2003a).
54. Neumatización del yugal: ausente (0); yugal neumatizado por un foramen en el margen posterior de la fosa anteorbitaria del yugal (1) (Serenio et al., 1996).
55. Foramen yugal medial presente sobre la superficie medial y ubicado ventralmente al proceso ascendente del yugal: ausente (0); presente (1).
56. Cresta longitudinal lateral atravesando los procesos anterior y posterior del yugal: ausente (0); presente (1) (modificado de Serenio & Novas, 1993; Tykoski, 1998).
57. Contribución del proceso anterior del yugal a la fenestra anteorbitaria interna: sí (0); no (1) (modificado de Holtz, 1994; Rauhut, 2003a).
58. Fenestra lagrimal: ausente (0); presente (1) (Molnar et al., 1990).
59. Cuerno lagrimal: ausente (0); cresta dorsal por encima de la órbita (1) (Russell & Dong, 1993).
60. Proceso posterodorsal del lacrimal: ausente (0); presente, dando al lacrimal una forma de T en vista lateral (1) (Currie, 1995).
61. Configuración del lagrimal y frontal: lagrimal separado del frontal por el prefrontal (0); lagrimal contactando con el frontal (1) (Rauhut, 2003a).
62. Contacto entre el lagrimal y el postorbitario: ausente (0); presente (1) (Sampson et al., 1998).
63. Forma del lacrimal: en forma de bloque o subtriangular en vista lateral (0); con una forma de L invertida bien definida (1) (Gauthier, 1986).
64. Proceso ventral del lacrimal versus la altura preorbital máxima del cráneo: < 45% (0); ≥ 45% (1) (modificado de Rauhut, 2003a). Excluyendo crestas si están presentes.

65. Largo del proceso anterior del lagrimal: > 65% de la longitud del proceso vertical (0); ≤ 65% de la longitud del proceso vertical (1); fuertemente reducido a casi inexistente (2) (Serenó et al., 1998). Ordenado.
66. Proceso suborbital del lagrimal: ausente (0); presente (1) (Sampson et al., 1998).
67. Lámina anterior del lagrimal sobresaliendo sobre la fenestra anteorbitaria: ausente (0); presente, solapando sólo una parte de la fosa anteorbitaria (1); presente, solapando el borde posterodorsal de la fenestra anteorbitaria (2) (modificado de Britt, 1991; Allain, 2002). Ordenado.
68. Proceso ventral del lacrimal: extremo distal cerca del doble de ancho anteroposterior que la base proximal del proceso ventral, ampliamente triangular y expandido gradualmente (0); en forma de barra o punta y del mismo ancho anteroposterior que la base proximal del proceso ventral (1) (Serenó, 1999).
69. Orientación del eje mayor del proceso ventral del lacrimal: fuertemente inclinado anterodorsalmente (0); sub-vertical (1); fuertemente orientado posterodorsalmente (2) (Yates, 2007).
70. Posición del prefrontal: ampliamente expuesto dorsalmente en el margen anterior de la órbita en vista lateral (0); excluido del margen anterior de la órbita en vista lateral, encontrándose desplazado posterior y/o medialmente, pero dorsalmente expuesto similar al lagrimal (1); excluido del margen anterior de la órbita en vista lateral, encontrándose desplazado posterior y/o medialmente, y muy reducido en tamaño (2); ausente (3) (modificado de Rauhut, 2003a). Ordenado.
71. Proceso ventral del prefrontal: alargado y delgado a lo largo del margen posteromedial del lagrimal (0); corto y subtriangular o ausente (1) (modificado de Rauhut, 2003a). Inaplicable si el taxón presenta el estado 61(2-3).
72. Proceso posterior del prefrontal: articulando lateralmente con el frontal (0); encajando en una muesca del frontal (1) (nuevo carácter).
73. Borde anterior del par de frontales: rectangular (0); triangular con forma de cuña (1); muesca triangular en la línea media (2) (modificado de Holtz, 1994).
74. Longitud relativa del par de frontales: más largos que anchos (0); tan anchos como largos o más anchos que largos (1) (Allain, 2002).
75. Contribución del frontal a la cresta nasal media: ausente (0); presente (1) (Smith et al., 2007).
76. Frontales y parietales en adultos: separados (0); fusionados (1) (Forster, 1999).
77. Fosa media dorsal en una depresión con forma de silla de montar solapando el contacto entre los frontales y parietales: ausente (0); presente (1) (Sampson et al., 1998).
78. Fosa supratemporal: extendida sobre la superficie posterodorsal del frontal (0); restringida por la saliente repisa frontoparietal (1) (Coria & Currie, 2002).
79. Fenestra supratemporal: abierta dorsalmente (0); abierta anterodorsalmente (1) (Coria & Currie, 2002).
80. Orientación del proceso anterior del postorbital: anterodorsal (0); subhorizontal (1) (Currie, 1995).
81. Faceta del postorbital para la articulación con el lateroesfenoides: ausente o no diferenciada como un proceso (0); presente y diferenciada como un proceso medial distintivo (1) (Ezcurra, 2012).
82. Conspicua proyección anterior en el proceso ventral (proceso yugal) del postorbital, indicando la delimitación ventral del globo ocular: no (0); si (1) (Rauhut, 2003a).

83. Postorbital en vista lateral con un proceso anterior (frontal) recto o curvado anteroventralmente (0); proceso frontal curvado anterodorsalmente y el borde dorsal de la barra temporal es cóncavo dorsalmente (1).
84. Margen posterior del proceso ventral del postorbital: convexo (0); ligeramente cóncavo o recto (1) (Canale et al., 2009).
85. Sección del proceso ventral del postorbital: triangular (0); con forma de “U” (1) (Serenio et al., 1994; 1996).
86. Extensión ventral del postorbital sustancialmente por encima del margen ventral de la órbita: sí (0); no (1); no y el proceso postorbital del yugal está reducido o ausente (2) (Allain, 2002).
87. Eje mayor del postorbital: dorsoventral (0); anteroventral-posterodorsal (1) (Novas, 1989).
88. Fosa anteroventral escalonada en el proceso ventral del postorbital: ausente (0); presente (1) (Sampson et al., 1998).
89. Fosas supratemporales: separadas por una extensa placa horizontal formada por los parietales (0); se contactan la una con la otra posteriormente, pero separadas anteriormente por una placa triangular formada por los parietales (1); confluyendo sobre los parietales, parietales formando una cresta sagital (2) (Molnar et al., 1990).
90. Cresta nucal y alas parietales: pequeñas (0); hipertrofiadas y elevadas (1) (Forster, 1999).
91. Proceso en forma de lengua de los parietales solapando la protuberancia del supraoccipital (supraoccipital knob): ausente (0); presente (1) (Coria & Currie, 2002).
92. Superficie lateral del cuerpo principal del escamoso: continua con el proceso ventral (0); separada del proceso ventral por una repisa subhorizontal (1) (nuevo carácter).
93. Contribución del escamoso a una cresta nucal ancha y arqueada: ausente (0); presente (1) (modificado de Novas, 1989; Sampson et al., 1998).
94. Orientación del proceso ventral del escamoso con respecto al eje anteroposterior de la porción post-orbital del cráneo: principalmente vertical (0); principalmente orientado anteroventralmente (1) (modificado de Rauhut, 2003a; Irmis et al., 2007; Ezcurra, 2012).
95. Fenestra supratemporal: lateral y posteriormente limitada por el escamoso (0); o extendida como una fosa en la superficie dorsal del escamoso (1).
96. Repisa posterolateral del escamoso sobreliendo sobre la cabeza del cuadrado: ausente (0); presente (1).
97. Proceso cuadradoyugal (proceso ventral) del escamoso: agudizado (0); ancho, y algo expandido (1) (Rauhut, 2003a).
98. Contacto escamoso-caudadoyugal: ausente (0); sólo en las puntas (1); amplio (2) (modificado de Carrano et al., 2002; 2005; Rauhut, 2003a). Ordenado.
99. Ancho anteroposteior del proceso dorsal del cuadradoyugal: angosto (0); ancho (1) (Smith et al., 2007).
100. Forma del cuadradoyugal: en forma de gancho, sin proceso posterior (0); con ancho y corto proceso posterior que rodea al borde lateroventral del cuadrado (1) (Rauhut, 2003a).
101. Ángulo de divergencia entre los procesos dorsal y anterior del cuadradoyugal: recto o agudo (0); obtuso (1) (modificado de Yates, 2007).
102. Cuadradoyugal fusionado al cuadrado en sub-adultos o adultos: no (0); sí (1) (Holtz, 1994; 2000).

103. Sutura cuadradoyugal-cuadrado, expuesta lateralmente y con un reborde lateral agudo corriendo anterodorsalmente en el cuadradoyugal: no (0); sí (1) (Carrano & Sampson, 2008).
104. Neumatización del cuadrado: ausente (0); presente (1) (Rauhut, 2003a).
105. Borde lateral del cuadrado: recto (0); o con una pestaña lateral que toca al escamoso y al cuadradoyugal por encima del gran foramen del cuadrado (1).
106. Foramen del cuadrado: desarrollado como una abertura bien diferenciada entre el cuadrado y el cuadradoyugal (0); casi enteramente rodeada por el cuadrado (1); ausente (2) (modificado de Carrano et al., 2002; Rauhut, 2003a; Tykoski, 2005).
107. Procesos paraoccipitales: dirigidos lateralmente, o levemente ventrolaterales (0); dirigidos fuertemente ventrolateralmente, con el extremo distal enteramente por debajo del nivel del foramen magnum (1) (modificado de Rauhut, 1997; 2003).
108. Borde ventral de la base de los procesos paraoccipitales: por encima o al mismo nivel que el borde dorsal del cóndilo occipital (0); situado a media altura del cóndilo occipital o más abajo (1) (Rauhut, 2003a).
109. Procesos paraoccipitales: delgados, con márgenes dorsales y ventrales casi paralelos (0); robustos, con un extremo distal fuertemente convexo (1).
110. Procesos paraoccipitales: con bordes dorsales rectos (0); o con bordes dorsales torcionado rostrolateralmente en el extremo distal (1) (Currie, 1995)
111. Receso timpánico caudal (posterior): ausente (0); presente como una apertura sobre la superficie anterior del proceso paraoccipital (1); presente, se extiende sobre el opistótico posterodorsalmente a la fenestra ovalis, siendo confluyente con esta fenestra (2) (Smith et al., 2007). Ordenado.
112. Profundidad de la cresta vertical media del supraoccipital respecto al cóndilo occipital: $<$ (0); \geq (1) (Carrano et al., 2002).
113. Participación del supraoccipital en el margen dorsal del foramen magnum: grande (0); reducida o ausente (1) (Allain, 2002).
114. Ancho de la expansión dorsal del supraoccipital (cuña nucal supraoccipital sensu Zhao y Currie, 1993): menor que dos veces el ancho (0); o mayor que dos veces el ancho (1) del foramen magnum (Coria & Currie, 2002).
115. Cuello del cóndilo occipital invadido ventrolateralmente por un par de cavidades neumáticas que se juntan medialmente: no (0); sí (1) (Coria & Currie, 2002).
116. Ángulo entre el cóndilo occipital y de las tuberosidades basales: recto o casi recto (0); agudo (1) (Coria & Currie, 2002).
117. Tuberosidades basales: formadas igualmente por el basioccipital y el basisfenoides y no subdividida (0); subdividida por un surco longitudinal lateral en una parte medial enteramente formada por el basioccipital, y una parte lateral formada enteramente por el basisfenoides (1) (Rauhut, 2003a).
118. Basioccipital participando en las tuberosidades basales: sí (0); no (1) (modificado de Currie & Carpenter, 2000; Allain, 2002).
119. Ancho de las tuberosidades basales: mayor o igual (0); o menor (1) que el ancho del cóndilo occipital (Holtz, 2000).
120. Escotadura media en el basioccipital separando las tuberosidades basales hasta el nivel del margen ventral del cóndilo occipital en vista posterior: ausente (0); presente (1) (Ezcurra, 2012).
121. Basisfenoides entre las tuberosidades basales y el proceso basipterigoideo: aproximadamente tan ancho como largo o más ancho (0); considerablemente alargado, al menos 1,5 veces más largo que ancho (1) (Rauhut, 2003a).

122. Receso del basisfenoides: ausente o pobremente desarrollado (0); bien desarrollado entre el basisfenoides y basioccipital (1); bien desarrollado pero enteramente dentro del basisfenoides (2) (modificado de Rauhut, 2003a).
123. Abertura posterior del receso basiesfenoideo: simple (0); dividida en dos pequeños y circulares forámenes por una fina barra ósea (1).
124. Aberturas neumáticas asociadas con los forámenes para las ramas cerebrales de la arteria carótida interna: ausente (0); presente (1) (modificado de Allain, 2002; Coria & Currie, 2006).
125. Receso timpánico anterior: ausente (0); presente (1) (Makovicky & Sues, 1998).
126. Foramen de salida del nervio trigémino (V): simple (0); muy dividido (1) (Currie & Zhao, 1993).
127. Salida del nervio trigémino (V): delante o por debajo del nivel de la cresta nugal (0); detrás del nivel de la cresta nugal (1) (Coria & Currie, 2002).
128. Foramen sobre el proótico para la salida del nervio facial (VII): redondeado o ligeramente alargado anteroposteriormente (0); dorsoventralmente alargado (1) (Smith et al., 2007).
129. Septo interorbital: no osificado (0); osificado (1) (modificado de Russell & Dong, 1993; Novas, 1997).
130. Región media del oído expuesta en vista occipital: ausente (0); presente (1) (Coria & Currie, 2002).
131. Cresta media separando la salida de los nervios craneales abducens (VI): presente (0); ausente (1) (Coria & Currie, 2002).
132. Forma del palatino en vista ventral: similar a una lámina y con forma trapezoidal o subrectangular (0); tetrarradiado (1); proceso yugal fuertemente reducido o ausente (2) (Harris, 1998).
133. Proceso yugal del palatino: agudizado (0); expandido (1) (Serenio et al., 1994).
134. Palatino y ectopterigoides: separados por el pterigoideo (0); contactando (1) (Currie, 1995).
135. Receso dorsal en el ectopterigoideo: ausente (0); presente (1).
136. Ectopterigoideo: delgado, sin una fosa ventral (0), expandido, con una profunda depresión ventral medialmente (1); como antes, pero con un surco profundo excavado dentro del cuerpo del ectopterigoides desde el lado medial (2); excavado por un foramen que se abre lateralmente desde el lado medial dentro del cuerpo del ectopterigoides (3) (Gauthier, 1986). Ordenado.
137. Forma del proceso lateral del ectopterigoides: en forma de gancho (0), en forma de L (1) (Yates, 2003).
138. Contacto entre el pterigoides y el palatino: continuo (0); discontinuo en la parte media, resultando en una fenestra palatal subsidiaria (1) (Ostrom, 1969b).
139. Dientes palatinos: presentes (0); ausentes (1) (Rauhut, 2003a).
140. Articulación surangular para el dentario: escotadura pequeña (0); cuenca de gran tamaño (1) (Carrano et al., 2002).
141. Extremo posterior del dentario: fuertemente bifurcado (0); recto o sólo ligeramente cóncavo (1) (Barsbold et al., 1990).
142. Proceso posteroventral del dentario: más posterior (0); ventral (1) al proceso posterodorsal (Serenio, 1999).
143. Extremo anterior de la fenestra mandíbular externa: posterior (0); ventral (1) al último diente dentario (Serenio, 1999).

144. Forma del extremo anterior del dentario: no expandido (0); dorsalmente elevado más de la distancia entre los primeros tres o cuatro alveolos (1); cuadrangular (2) (modificado de Sereno, 1999; Novas et al., 2005).
145. Pico anterior formado por el extremo anterior del dentario: ausente (0); presente (1) (Brussate & Sereno, 2008).
146. Dentario, dientes anteriores procumbentes: ausentes (0); presentes (1) (Yates, 2007).
147. Mandíbulas ocluyendo a través de toda su extensión (0); o divergen rostralmente debido a una torción y deflexión hacia abajo en el margen bucal del dentario (1) (modificado de Perez-Moreno et al., 1994).
148. Dientes dentarios: grandes y menos de 25 (0); número moderado de pequeños dientes (25-30) (1); dientes pequeños y numerosos (> 30) (2) (modificado de Russell & Dong, 1993; Carrano et al., 2002). Ordenado.
149. Dientes agrandados y en forma de colmillos en la parte anterior del dentario: ausentes (0); presentes (1) (Gauthier, 1986).
150. Esplénial: expuesto como un ancho triángulo entre el dentario y el angular en la superficie lateral de la mandíbula (0); o no tan expuesto en la superficie lateral de la mandíbula (1).
151. Foramen milohioideo en la parte ventral del esplénial: ausente (0); presente (1) (Rauhut, 2003a).
152. Extremo posterior del esplénial: recto o ligeramente curvado (0); distintivamente bifurcado (1) (Sereno et al., 1996).
153. Porción anterior del surangular: menor que la mitad del alto de la mandíbula al nivel de la fenestra mandibular (0); igual o mayor que la mitad del alto de la mandíbula al nivel de la fenestra mandibular (1) (Gauthier, 1986).
154. Repisa horizontal sobre la superficie lateral del surangular anteroventral a la fosa glenoides: ausente o sólo una cresta poco desarrollada (0); prominente y extendido lateralmente (1) (Holtz, 2000).
155. Reborde inclinado lateralmente a lo largo del borde dorsal del surangular para la articulación con el proceso lateral del cóndilo lateral del cuadrado: ausente (0); presente (1).
156. Surco lateral a lo largo del extremo posterior del surangular, justo dorsal a la articulación con el proceso posterior del angular: ausente (0); presente (1) (Smith et al., 2007).
157. Rebordes anterior y posterior de la fosa glenoides bien desarrollados sobre el surangular, resultando en una fosa glenoides que es al menos débilmente con forma de "U" en vista lateral: ausente (0); presente (1) (Smith et al., 2007).
158. Exposición del angular en el extremo posterior de la mandíbula en vista lateral: alcanza o casi alcanza al articular (0); excluido del extremo posterior del articular, la sutura se ubica ventralmente y forma parte del borde ventral de la mandíbula formando la parte rostral de la fosa glenoidea (1).
159. Proceso medial colgante en el articular: ausente (0); presente (1) (Sereno et al., 1994).
160. Proceso retroarticular de la mandíbula: angosto y en forma de varilla, muy largo anteroposteriormente, mucho mayor que su ancho transversal (0); corto y ancho, tan ancho transversalmente como su largo anteroposterior o más ancho, a veces con un surco posterior para la inserción del m. depressor mandibulae (1) (modificado de Sereno et al., 1996; Harris, 1998).

161. Inserción del M. depressor mandibulae sobre el proceso retroarticular de la mandíbula: orientada dorsalmente (0); orientada posterodorsalmente (1) (Serenio et al., 1996).
162. Articular con procesos dorsales erectos y con forma de lengüeta, uno inmediatamente posterior a la abertura del foramen de la corda timpánica y el otro sobre el margen anterolateral de la fosa posterodorsal del proceso retroarticular: ausente (0); presente (1) (Yates, 2005).
163. Pleurocelos en el axis: ausentes (0); presentes (1) (Rowe & Gauthier, 1990).
164. Parapofisis axiales: moderadas/prominentes (0); reducidas/ausentes (1) (Rowe, 1989).
165. Diapofisis axiales: moderadas (0); reducidas/ausentes (1) (Rowe, 1989).
166. Epipofisis del axis: ausentes (0); pequeñas y pequeñas (1); presentes y grandes (2) (Currie & Carpenter, 2000). Ordenado.
167. Espina neural del axis: en forma de hoja (0); anteroposteriormente reducida y en forma de varilla (1) (Molnar et al., 1990).
168. Surco grande expuesto sobre la base posterior del axis: presente (0); ausente (1) (Makovicky, 1995).
169. Pleurocelos en las vertebrae cervicales: ausentes (0); presentes (1) (Holtz, 1994).
170. Número de pleurocelos en las cervicales: dos (0); uno (1) (Gauthier, 1986).
171. Pleurocelos cervicales desarrollados como: profundas depresiones (0); forámenes (1) (Rauhut, 2003a).
172. Pleurocelos cervicales dispuestos en una posición anteroventral-posterodorsal: no (0); sí (1) (Smith et al., 2007).
173. Pleurocelos cervicales subdivididos por una lamina longitudinal: ausente (0); presente (1) (Smith et al., 2007).
174. Centros vertebrales cervicales: anficélicos o platicélicos (0); fuertemente opistocélicos (1) (Gauthier, 1986).
175. Espacios neumáticos interiores en las cervicales: ausentes (0); presentes, estructura camerata (1); presentes, estructura camellate (2) (Britt, 1993).
176. Longitud de los centros vertebrales cervicales: < (0); > (1) a tres veces el alto (Russell & Dong, 1993).
177. Faceta articular anterior de las vértebras cervicales anteriores: aproximadamente tan alta como ancha o más alta (0); considerablemente más ancha que alta (1) (Gauthier, 1986).
178. Centro de las vértebras cervicales anteriores: al nivel o más cortas que la extensión posterior del arco neural (0); se extiende más allá del límite posterior del arco neural (1) (Smith et al., 2007).
179. Prezigapofisis en las cervicales anteriores: distancia transversal entre las prezigapofisis menor que el ancho del canal neural (0); situadas lateralmente al canal neural (1) (Makovicky, 1995).
180. Prezigapofisis de las vértebras cervicales: rectas (0); anteroposteriormente convexas, flexionadas ventralmente anteriormente (1) (Gauthier, 1986).
181. Lámina epipofisial-prezigapofisial: ausente o poco desarrollada (0); bien definida (1) (Coria & Salgado, 2000a).
182. Epipofisis en la serie cervical postaxial: ausente o pobremente desarrolladas (0); bien desarrolladas, en forma de varillas y extendidas más posteriormente que las postzigapofisis (1); pronunciadas, sobresaliendo fuertemente a las postzigapofisis y expandidas dorsalmente (2) (Gauthier, 1986). Ordenada.
183. Púa anterior en las epipofisis cervicales: ausente (0); presente (1) (Novas, 1992).

184. Fosa espinoprezigapofisial en las cervicales: angosta (0); ancha (1) (Coria & Salgado, 2000a)
185. Lámina postzigodiapofisial: presente en todas las cervicales (0); presente en las cervicales anteriores pero ausente en las cervicales 4-8 (1) (Yates, 2003).
186. Lámina postzigodiapofisial en las cervicales posteriores: ausente (0); presente, desarrollada como una lámina fina (1); presente, pobremente desarrollada como un reborde redondeado (2) (modificado de Coria & Salgado, 2000a).
187. Ubicación de las espinas neurales cervicales a la mitad de su longitud anteroposterior: posterior o sobre (0); anterior a (1) la mitad de la longitud anteroposterior del centro (Carrano et al., 2002).
188. Largo de las espinas neurales cervicales: anteroposteriormente largas (0); anteroposteriormente cortas y centradas en el arco neural, dando al arco una forma de "X" en vista dorsal (1); extremadamente cortas anteroposteriormente, menor que 1/3 del largo del arco neural (2) (Novas, 1992). Ordenado.
189. Excavaciones neumáticas en los extremos proximales de las costillas cervicales: ausentes (0); presentes (1) (Harris, 1998).
190. Proceso posterior de las costillas cervicales anteriores: angosto (0); ancho y plano (1) (Coria & Salgado, 2000a).
191. Costillas cervicales: delgadas y más largas que la vertebra donde articulan (0); anchas y más cortas que las vértebras donde articulan (1).
192. Pleurocelos en las vértebras dorsales: ausentes (0); presentes en la vertebra anterior dorsal ("pectoral") (1); presentes en todas las dorsales (2) (Holtz, 1994). Ordenado.
193. Relación longitud/altura de los centros de las vértebras dorsales posteriores: < 1 (0); 1-2,5 (1); > 2,5 (2) (Carrano et al., 2005). Ordenado.
194. Quilla ventral en las dorsales anteriores: ausente o muy pobremente desarrollada (0); pronunciada (1) (Rauhut, 2003a).
195. Número de hipapófisis en las dorsales anteriores: menos de dos (0); dos (1) (Allain, 2001).
196. Fosa anterior de gran tamaño en la base de las prezigapófisis (no peduncle fossa), ubicada medial y anteriormente a la fosa infraprezigapofiseal en las dorsales anteriores: ausente (0); presente (1) (Smith et al., 2007).
197. Lámina accesoria dividiendo la fosa postzigapofisial centrodiapofiseal de la postzigapófisis en las vértebras dorsales: ausente (0); presente (1) (Serenio et al., 1998).
198. Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales: ausente (0); hiposfeno desarrollado como una única barra de hueso o lámina (1); hiposfeno ancho, formado por la curvatura ventral de las partes mediales de las postzigapófisis, conectadas por una lámina delgada de hueso horizontal, postzigapófisis ubicadas lateralmente al canal neural y separadas por un surco para los ligamentos interespinosos, hiposfenos separados (2) (modificado de Rauhut, 2003a).
199. Cresta distintiva con forma de escalón lateral al hiposfeno, corriendo posterodorsalmente desde el borde dorsal del canal neural hasta el borde posterior de las postzigapófisis en las vértebras dorsales: ausente (0); presente (1) (Rauhut, 2005a).
200. Altura de las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores: ampliamente rectangulares y aproximadamente tan altas como largas (0); altas y rectangulares, significativamente más altas que largas (1) (Rauhut, 2003a).
201. Forma de las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores: subiguales en largo a lo largo de su altura o agudizándose dorsalmente (0); al menos algunas

- significativamente expandidas anteroposteriormente en sus extremos dorsales y con forma de abanico (1) (Chen et al., 1998).
202. Ancho transverso de los extremos distales de las espinas neurales de las vértebras dorsales: extremos distales no expandidos transversalmente (0); extremos distales expandidos transversalmente para formar una tabla espinal (1).
203. Cicatrices para los ligamentos interespinosos en las vértebras dorsales: terminan en el ápice de la espina neural (0); terminan por debajo del ápice de la espina neural (1) (Smith et al., 2007).
204. Parapófisis en las vértebras dorsales más posteriores: al mismo nivel que los procesos transversos (0); distintivamente por debajo de los procesos transversos (1) (Makovicky, 1995).
205. Parapófisis de las vértebras dorsales medias y posteriores: al ras del arco neural (0); distintivamente proyectadas sobre un pedúnculo (1) (modificado de Carrano et al., 2002; 2005).
206. Lámina paradiapofiseal en las vértebras dorsales: ausentes o poco desarrolladas (0); pronunciadas, desarrolladas como una banda (1) (Carrano et al., 2002).
207. Número de vértebras sacras: dos (0); tres (1); más de tres (2); más de cinco (3) (Gauthier, 1986). Ordenado.
208. Dimensiones de los centros sacros medios: normal (0); fuertemente comprimidos transversalmente (1) (Serenó, 1999).
209. Baja y robusta cresta que corre a través de la base del proceso transversal, desde la esquina posterolateral de la prezigapófisis hacia la esquina anterolateral de la postzigapófisis de la vértebra sacra 1: ausente (0); presente (1) (Rauhut, 2005a).
210. Proceso transversal de la vértebra caudal 1 (= 5ta vértebra sacra) extendiéndose posteriormente pasando el nivel de la faceta articular posterior en vista lateral: sí (0); no (1) (Smith et al., 2007).
211. Espinas neurales sacras: separadas (0); fusionadas como una lámina conspicua (1) en adultos (Rowe, 1989).
212. Costillas sacras: delgadas y bien separadas entre sí (0); formando una lámina más o menos continua en vista ventral o dorsal (1); muy masivas y fuertemente expandidas (2) (Rowe & Gauthier, 1990).
213. Pleurocelos en las vértebras caudales: ausentes (0); presentes (1) (Serenó et al., 1996).
214. Número de vértebras caudales: 41 o más (0); menos de 36 (1) (modificado de Chiappe et al., 1996; Rauhut, 2003a).
215. Forma del centro de la vértebra caudal anterior: oval (0); subrectangular y en forma de caja (1) (Gauthier, 1986).
216. Número de vértebras caudales con procesos transversos: 18 o más (0), menos de 18 (1) (Gauthier, 1986).
217. Proceso transversal de las vértebras caudales: no expandidas (0); expandida (1) anteroposteriormente en los extremos (Coria & Salgado, 2000a).
218. Número de vértebras caudales con espinas neurales bien desarrolladas: 11 o más (0); menos de 11 (1) (Rauhut, 2003a).
219. Prezigapófisis de las vértebras caudales distales extremadamente elongadas (arriba de 10 segmentos vertebrales en algunos taxones): no (0); sí (1) (Gauthier, 1986).
220. Margen anterior de las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores y medias: recto (0); con un curvamiento marcado, parte dorsal del margen anterior más inclinada posteriormente que la parte ventral (1) (Rauhut, 2003a).

221. Espinas neurales caudales anteriores: largas (0); cortas (1) anteroposteriormente (Rauhut, 2003a).
222. Espinas neurales de las vértebras caudales medias: con forma de vara e inclinadas posteriormente (0); subrectangulares y con forma de lámina (1); con forma de vara y vertical (2) (Rauhut, 2003a).
223. Espuela anterior en frente de la espina neural en las vértebras caudales medias: ausente (0); presente (1) (Makovicky, 1995).
224. Proceso anterior en la base de los chevrones: ausente/pequeño (0); grande (1) (Molnar et al., 1990).
225. Extremo proximal de los chevrones de las vértebras caudales anteriores: corto anteroposteriormente y vástago cilíndrico (0); alargado anteroposteriormente y vástago aplanado y con forma de placa (1) (Smith et al., 2007).
226. Chevrones de las vértebras caudales medias: con forma de vara y sólo ligeramente expandidos ventralmente (0); con forma de "L" (1) (Serenio et al., 1996).
227. Chevrones distales: con forma de vara o con forma de "L" o rectos (0); skid-like (1) (Rauhut, 2003a).
228. Procesos uncinados osificados: ausentes (0); presentes (1) (TWiG).
229. Segmentos de las costillas ventrales (gastralias) osificados: ausentes (0); presentes (1) (TWiG).
230. Segmentos laterales de las gastralias: más cortos que los mediales en cada arco (0); segmentos distales más largos que los proximales (1) (TWiG).
231. Gastralia: presente (0); ausente (1) (Ezcurra, 2012).
232. Clavículas: presentes, separadas (0); ausentes (1); fusionadas formando una fúrcula (2) (Gauthier, 1986).
233. Placas esternales osificadas en adultos: separadas (0); fusionadas (1) (TWiG).
234. Proceso xifoideo lateral posteriormente al margen costal del esternón: ausente (0); presente (1) (TWiG).
235. Faceta articular para el coracoides sobre el esternón (la condición podría ser determinada por la faceta articular sobre el coracoides en los taxones sin esternón osificado): anterolateral o más lateral que anterior (0); casi anterior (1) (Xu et al., 1999).
236. Escápula: más larga que el húmero (0); o más corta que el húmero (TWiG).
237. Escápula: corta y ancha (relación longitud/altura mínima de la hoja escapular <9) (0); delgada y elongada (relación >10 (1) (Pérez-Moreno et al., 1993).
238. Expansión distal de la hoja escapular: fuertemente expandido (0); no expandida (1) en relación a la porción proximal (Gauthier, 1986).
239. Proceso acromial de la escápula: significativa y abruptamente expandido dorsalmente (0); pequeño borde dorsal de la escápula proximal levemente hacia abajo (1) (Molnar et al., 1990).
240. Tuberosidad redondeada directamente anterior a la fosa glenoides de la cintura escapular: ausente (0); presente (1) (Ezcurra, 2012).
241. Fosa glenoides en la escápula: orientada posterolateralmente (0); orientada posteroventralmente (1) (Novas & Puerta, 1997).
242. Escápula y coracoides formando un arco continuo en vistas posterior y anterior (0); coracoides inflexionado medialmente, escapulocoracoides en forma de L en vista lateral (1) (TWiG).
243. Parte ventral de la parte anterior del coracoides que contribuye a la faceta glenoidea: aproximadamente al nivel del borde de la faceta (0); con el proceso posteroventral agudizado (1) (Gauthier, 1986).

244. Largo anteroposterior del coracoides: menor que (0); mayor que (1) su alto dorsoventral (Rauhut, 2003a).
245. Forma del coracoides: semicircular (0); subrectangular (1); hoja ventral poco profunda con proceso posteroventral elongado (2) (Gauthier, 1986).
246. Húmero en vista lateral: sigmoideo (0); recto (1) (Holtz, 1994).
247. Forma de la faceta articular proximal del húmero: ampliamente oval (mas de dos veces de amplitud transversa que anteroposterior) (0); distintivamente redondeado (menos de dos veces de ancho transversal que anteroposterior) (1) (Rauhut, 2003a).
248. Forma de la tuberosidad interna del húmero: triangular y a veces redondeada (0); proximodistalmente expandida y de contorno rectangular (1); hipertrofiada, extendiéndose posteromedialmente como un reborde triangular de gran tamaño (2) (modificado de Sereno et al., 1998; Rauhut, 2003a).
249. Cresta deltopectoral: bien desarrollado, se extiende al menos un tercio de la longitud del húmero (0); fuertemente reducido, sólo desarrollado como una pequeña y triangular eminencia (1) (Gauthier, 1986).
250. Superficie anterior de la cresta deltopectoral: suave (0); o con una ranura o surco cerca del borde lateral a lo largo del extremo distal de la cresta (1) (TWiG).
251. Condilos distales del húmero: redondeados (0); aplanados (1) (Carrano et al., 2002).
252. Ancho distal del húmero en relación al largo total del húmero: $\leq 0,3$ (0); $> 0,3$ (1) (Langer & Benton, 2006).
253. Proceso olecraneano de la ulna: bien desarrollado (0); fuertemente reducido o ausente (1) (modificado de Novas, 1998; Rauhut, 2003a).
254. Superficie proximal de la ulna: como una sola faceta articular continua (0); dividida en dos fosas distintivas separadas por una cresta media (1) (TWiG).
255. Orientación del proceso olecraneano de la ulna: en el mismo plano que el proceso coronoideo (=proceso anterior o sigmoideo) (0); significativamente orientado medialmente, formando un ángulo con el proceso anterior cercano a los 120° en vista proximal (1) (Smith et al., 2008).
256. Compresión transversal del proceso olecraneano de la ulna: ausente o pobremente comprimido (0); pronunciada, olecraneano comprimido en una estructura en forma de hoja (1) (Smith et al., 2008).
257. Tuberosidad lateral de la ulna: ausente o como un pequeño proceso (1); hipertrofiada y robusta (2) (Smith et al., 2008).
258. Cresta longitudinal con forma de hoja extendiéndose distalmente desde la tuberosidad lateral de la ulna: ausente (0); presente (1) (Smith et al., 2008).
259. Ulna, cresta longitudinal radial: ausente (0); presente (1) (Smith et al., 2008).
260. Radio: más de la mitad que la longitud del húmero (0); menos de la mitad de la longitud del húmero (1) (Rauhut, 2003a).
261. Tuberosidad externa radial y tuberosidad interna ulnar: baja y redondeada (0); hipertrofiada (1) (Sereno et al., 1998).
262. Carpal proximal lateral: cuadrangular (0); o triangular en vista proximal (1) (TWiG).
263. Dos carpales distales en contacto con los metacarpianos, uno cubriendo la base del metacarpiano I (y con poco contacto metacarpiano II) y el otro cubriendo la base del metacarpiano II (0); un solo carpal distal tapando el metacarpiano I y II (1) (TWiG).
264. Carpal distal semilunar: bien desarrollado, cubriendo todo el extremo proximal de los metacarpianos I y II (0); pequeño, cubriendo sólo la mitad de la base de los metacarpianos I y II (TWiG).

265. Mano, relación entre la longitud máxima de la mano y la longitud del húmero+radio: $\leq 0,55$ (0); $> 0,55$ (1) (modificado de Gauthier, 1986); Ezcurra, 2012).
266. Largo del metacarpiano I: igual o mayor que el 50% del largo del metacarpiano II (0); menor que el 50% del largo del metacarpiano II (1) (Gauthier, 1986).
267. Metacarpiano I: significativamente más largo que ancho (0); muy robusto, aproximadamente tan ancho como largo (1) (Rauhut, 2003a).
268. Contacto entre los metacarpianos I y II: se contactan sólo en sus bases (0); se contactan íntimamente a lo largo de toda la mitad proximal del metacarpiano II (1) (Gauthier, 1986).
269. Extremo distal del metacarpiano I: cóndilos aproximadamente simétricos proximodistalmente o levemente asimétricos (0); cóndilos fuertemente asimétricos, el cóndilo lateral se extiende mucho más distalmente que el medial (1) (Langer & Benton, 2006).
270. Lado medial del metacarpiano II: expandido proximalmente (0); no expandido (1) (Rauhut, 2003a).
271. Vástago del metacarpiano III en comparación con el metacarpiano II: subigual en ancho (0); considerablemente más delgada (menor al 70% del ancho del metacarpiano II) (1) (Rauhut, 2003a).
272. Extremo articular proximal del metacarpiano III: expandido y similar en ancho transversal al metacarpiano II (0); no expandido y menor al ancho transversal del metacarpiano II (1) (Gauthier, 1986).
273. Extremo distal del metacarpiano III: con una superficie articular convexa (0); con una superficie articular plana (1) (Smith et al., 2008).
274. Metacarpiano IV: presente (0); ausente (1) (Gauthier, 1986).
275. Tercer dígito de la mano: más largo que el segundo dígito (0); más corto que el segundo dígito (1) (Gauthier, 1986).
276. Fosas extensoras sobre las superficies dorsales de los extremos distales de los metacarpianos: profundas, bien desarrolladas (0); ausentes o pobremente desarrolladas (1) (Serenio et al., 1993).
277. Contorno proximal del metacarpiano III: subrectangular (0); triangular, con una cúspide dorsal (1) (Rauhut, 2003a).
278. Vástago del metacarpiano III: recta (0); lateralmente curvada (1) (Gauthier, 1986).
279. Diámetro del vástago de la falange 1-I de la mano: menor (0); mayor (1) que el diámetro del vástago del radio (Smith et al., 2007).
280. Largo de la falange 1-I de la mano: menor que el largo del metacarpiano I (0); mayor que el largo del metacarpiano I, pero no es la falange no ungueal más larga de la mano (1); mayor que el largo del metacarpiano I y que el resto de las falanges no ungueales de la mano (2) (modificado de Rauhut, 2003a; Ezcurra, 2012). Ordenado.
281. Torcimiento ventrolateral del eje transversal del extremo distal de la falange 1-I de la mano en relación a su extremo proximal: ausente (0); $\geq 35^\circ$ (1) (modificado de Galton, 1971; Ezcurra, 2012).
282. Labio dorsal en la superficie articular proximal de la falange 1-I: ausente o incipiente (0); bien desarrollado (1) (modificado de Ezcurra, 2012).
283. Superficie ventral de la falange 1-I de la mano: relativamente plana o ligeramente cóncava (0); fuertemente cóncava con un profundo surco ventral (1) (Smith et al., 2008).
284. Penúltima falange del tercer dígito más larga que las dos falanges proximales en conjunto: no (0); sí (1) (Gauthier, 1986).

285. Ungueales de la mano: fuertemente recurvadas, con grandes tubérculos flexores (0); pobremente recurvadas con tubérculos flexores débiles (1) (Gauthier, 1986).
286. Ungueal del dígito I de la mano: menos de la mitad de la longitud del radio (0); más de dos tercios de la longitud del radio (1) (Sereno et al., 1998).
287. Labio dorsal en el extremo proximal articular de las falanges ungueales de la mano: ausente (0); presente (1) (Currie & Russell, 1988).
288. Tubérculo flexor en las falanges ungueales de la mano: menor que la mitad del alto de la faceta articular (0); mayor que la mitad del alto de la faceta articular (1) (Rauhut, 2003a).
289. Cintura pélvica: probúbrica (0), vertical o opistopúbica (1) (modificado de Rauhut, 2003a).
290. Gancho ventral pronunciado (= “gancho preacetabular ventral” de Carrano & Hutchinson, 2002) en la expansión anterior del ilion: ausente (0); presente (1) (Gauthier, 1986).
291. Parte preacetabular del ilion: significativamente más corto que la parte postacetabular (0); subigual en longitud que la parte postacetabular (1); significativamente más largo que la parte postacetabular, abarcando 2/3 o más de la longitud del ilion (2) (Currie & Russell, 1988). Ordenado.
292. Esquina anterodorsal del ilion: convexo o recto (0); distintivamente cóncavo dorsalmente (1) (Rauhut, 2003a).
293. Extremo anterior del proceso preacetabular del iliión: levemente redondeada o recta (0); fuertemente curvado (1); aguzado hacia la esquina anterodorsal (2) (TWiG).
294. Hoja ilíaca en vista dorsal: borde dorsal recto, paralelo a las espinas neurales sacras (0); borde dorsal fuertemente curvado medialmente, casi contactando con la otra hoja ilíaca o las espinas neurales sacras en la línea media (1); borde dorsal fuertemente curvado lateralmente, formando una superficie lateral de la hoja ilíaca fuertemente cóncava (2) (Holtz, 1994; Rauhut, 2003a).
295. Espacio entre los márgenes dorsales de las hojas ilíacas y las espinas neurales sacras: ancho (0); angosto (1).
296. Tuberosidad a lo largo del borde dorsal del ilion, dorsal o levemente posterior al acetábulo: ausente (0); presente (1) (TWiG).
297. Extremo posterior del proceso postacetabular del iliión: redondeado (0); rectangular (1); inclinándose ventralmente (2) (Gauthier, 1986).
298. Largo del proceso postacetabular del iliión en relación a la longitud del acetábulo: < (0); > (1) (Forster, 1999).
299. Margen posterior del ilion con una muesca en vista lateral: no (0); sí (1) (modificado de Tykoski, 1998; 2005; Sereno, 1999).
300. Fosa ilíaca para el origen del M. iliofemoralis en la superficie lateral: alcanza el borde posterior (0); no alcanza el margen posterior, resultando en una distintiva marca en la superficie lateral del proceso postacetabular (1) (Tykoski, 2005).
301. Fosa coppedicus (“fosa preacetabular” de Hutchinson, 2001) del iliión: ausente (0); formada como una repisa antilíaca anterior al acetábulo, extendiéndose posteriormente por encima del extremo anterior del acetábulo (1); extremo posterior de la fosa sobre el extremo anterior del pedicelo púbico, anterior al acetábulo (2) (modificado de Hutchinson, 2001; TWiG).
302. Tuberosidad conectando el proceso preacetabular y la cresta supraacetabular del iliión: ausente (0); presente (1) (Gauthier, 1986).

303. Pared acetabular: no perforada (0); incipientemente perforada, con el margen ventral abierto (1); moderadamente o totalmente perforada, con el margen dorsal abierto (2) (modificado de Bakker & Galton, 1974; Ezcurra, 2012). Ordenado.
304. Pedicelo púbico del ilión: transversalmente ancho y de contorno triangular (0); anteroposteriormente elongado y angosto (1) (Rauhut, 2003a).
305. Pedicelo púbico del ilión: sub-igual o menor que el pedicelo isquiónico (0); mucho mayor que el pedicelo isquiónico, el pedicelo isquiónico se estrecha ventralmente y sin definir una faceta articular clara (1) (Serenio et al., 1994).
306. Faceta articular distal del pedicelo púbico del ilión: distalmente plana, con una superficie ininterrumpida (0); con una pronunciada inflexión que separa una faceta anterior y una ventral (1) articulación “macho(ilion)-hembra(pubis)” (2) (modificado de Rauhut, 2003a; Carrano et al., 2002).
307. Cresta supraacetabular del ilión: presente como un reborde y corto, bien extendido lateralmente (0); en forma de gancho y extenso, extendiéndose lateralmente y también se curva ventralmente, cubriendo la parte dorsal del acetábulo en vista lateral (1); ausente (2) (Gauthier, 1986).
308. Antitrocánter posterior al acetábulo: prominente (0) ausente o pobremente desarrollado (1) (TWiG).
309. Forma de la fosa brevis: ausente (0); angosta, con márgenes sub-paralelos (1); fuertemente expandida posteriormente (2) (Molnar et al., 1990). Ordenado.
310. Pared lateral de la fosa brevis: más profunda (0); menos profunda (1) ventralmente que la pared medial (Carrano et al., 2002). Este carácter es inaplicable para los taxones con la fosa brevis ubicada lateroventralmente (e.g. *Silesaurus*).
311. Fosa brevis: profundamente cóncava con sobresalencia lateral (0); o en forma de reborde (1) (Norell & Makovicky, 1997).
312. Repisa lateral de la fosa brevis continua con la porción posterior de la cresta supraacetabular: no (0); sí (1) (Gauthier, 1986).
313. Articulación iliaca-isquiónica en forma de “macho-hembra”: no (0); sí (1) (TWiG).
314. Díafisis púbica: subigual o ancha anteroposteriormente (0); anteroposteriormente angosta (1) que la del isquion a la mitad de su longitud (Serenio, 1999).
315. Tubérculo púbico: rugocidad en la porción anterolateral del extremo cranial del vástago púbico (0); extendida cranialmente como una cresta o espina (tubérculo preacetabular of Aves) (1) (Hutchinson, 2001).
316. Foramen obturador del pubis en adultos: completamente cerrado (0); abierto ventralmente (1); ausente (2) (Holtz, 1994). Ordenado.
317. Fenestra púbica por debajo del foramen obturador: ausente (0); presente (1) (Gauthier, 1986).
318. Placa púbica y sínfisis: placa y sínfisis extendida a lo largo de la mayor parte del vástago (0); placa púbica extendida a lo largo de la mayor parte del vástago, pero la sínfisis restringida a aproximadamente la mitad distal del vástago o menor (1); placa púbica y sínfisis menos de un tercio de la longitud del vástago (2) (modificado de TWiG).
319. Placa púbica: completamente cerrada (0); con la abertura medial distalmente por encima del pie púbico (1) (Rauhut, 1995).
320. Pie púbico fuertemente expandido: ausente (0); presente (1) (Gauthier, 1986).
321. Pie púbico expandido posteriormente y la expansión posterior más de la mitad de la longitud del vástago púbico: no (0); sí (1) (Gauthier, 1986).

322. Expansión distal del pubis: continua o expandido lateralmente más allá del margen del vástago (0); insertado medialmente desde el borde lateral del vástago púbico (1) (Tyroski, 2005).
323. Isquion: recto (0); torcionado a la mitad del vástago y con una flexión del proceso obturador hacia la línea media de modo que el extremo distal es horizontal (1) (TWiG).
324. Longitud del isquion: menos de $\frac{3}{4}$ la longitud del pubis (0); dos tercios o menos de la longitud del pubis (1) (Gauthier, 1986).
325. Isquion, separación entre las facetas púbica e ilíaca: continua (0); separada por un hiato no articular, pero sin una muesca distintiva (1); separada por una profunda muesca (2) (Irmis et al., 2007). Ordenado.
326. Díafisis del isquion: en forma de lámina (0); en forma de vara (0) (Yates, 2007).
327. Tuberculo en el borde anterior del isquion: ausente (0); presente (1) (TWiG).
328. Proceso posterior sobre la parte proximal del isquion: ausente o pobremente desarrollado (0); cicatriz semicircular sobre la parte posterior del extremo proximal del isquion (1); bien desarrollado y triangular (2) (modificado de TWiG; Rauhut, 2003a). Ordenado.
329. Proceso obturador del isquion: confluyente con el pedicelo púbico (0); fueron del pedicelo púbico por una muesca distintiva (1) (Rauhut, 2003a).
330. Ubicación del proceso obturador del isquion: proximal (0); distal, cerca del medio o del extremo del vástago isquiónico (1) (Gauthier, 1986).
331. Muesca ventral entre el proceso obturador o lámina del isquion: ausente (0); presente (1) (Serenó et al., 1996).
332. Extensión de la lámina medioventral del isquion: a lo largo de más de la mitad del largo del hueso (0); restringida al tercio proximal del hueso (1) (Novas, 1992).
333. Extremo distal del isquion: levemente expandido (0); fuertemente expandido, longitud anteroposterior más de dos veces la longitud anteroposterior de los vástagos isquiónicos, formando un pie isquiónico (1); estrechándose (2) (Smith & Galton, 1990).
334. Extremos distales de los isquiones: forman una sínfisis (0); se acercan uno al otro pero no forman una sínfisis (1); ampliamente separados (2) (TWiG). Ordenado.
335. Fémur, relación entre el ancho máximo del extremo distal y la longitud total del hueso: 0,10-0,19 (0); 0,20-0,25 (1); 0,27-0,35 (2) (Nuevo Carácter). Ordenado.

Acrocanthosaurus: 0,23

Adeopapposaurus: 0,27

Allosaurus USNM 4734: 0,21

Carnotaurus: 0,18

Ceratosaurus USNM 4735: 0,22

Chilesaurus: 0,23

Coelophysis bauri Colbert, 1989: fig. 80: 0,20

Coelophysis rhodesiensis QG 1: 0,13

Coelophysis rhodesiensis QG 738: 0,15

Cryolophosaurus: 0,16

Deinonychus: 0,23

Dilophosaurus UCMP 37302: 0,21

Elaphrosaurus: 0,18

Eoraptor PVSJ 512: 0,16

Eustreptospondylus: 0,22

Falcarius: 0,21

Herrerasaurus PVL 2566: 0,22

Herrerasaurus PVSJ 373: 0,21
Herrerasaurus MACN-Pv 18060: 0,17
Liliensternus: 0,18
Mapusaurus: 0,14
Marasuchus: 0,16
Masiakasaurus: 0,17
Neovenator: 0,24-0,25
Piatnitzkysaurus: 0,23
Plateosaurus engelhardti AMNH 2106: 0,24
Saturnalia MCP 3844-PV: 0,22
Saturnalia MCP 3845-PV: 0,19
Silesaurus: 0,16
Sinornithomimus: 0,17
Sinosauropteryx: 0,18
Sinraptor: 0,22
Stormbergia: 0,24
“Syntarsus” kayentakatae MNA V2623: 0,17
Tawa: 0,15
Tugulusaurus: 0,17
Tyrannosaurus FMNH PR2081: 0,29
Tyrannotitan: 0,20
Velociraptor: 0,14
 Análisis de Cluster: 1) 0.13-0.19; 2) 0.20-0.25; 3) 0.27-0.29.

336. Tuberosidad posterior de la cabeza femoral: bien desarrollada (0); pobremente desarrollada (1); incipiente o ausente (2) (Novas, 1996). Ordenado.
337. Fémur, margen lateral del extremo proximal: en forma de cuña o estrechándose (0); cuadrangular, subigual o anteroposteriormente más amplio que la mitad medial del extremo proximal (1).
338. Cabeza femoral: confluyente con el trocanter mayor (0); separada del trocanter mayor por una hendidura distintiva (1) (Holtz, 1994).
339. Orientación de la cabeza femoral en relación con los cóndilos distales del fémur: dirigida anteriormente (0); dirigida medialmente (1) (Holtz, 1994).
340. Cabeza femoral dirigida: ventralmente (0), horizontalmente (1); dorsalmente (2) (Molnar et al., 1990). Ordenada.
341. Cabeza femoral: sin fovea capitalis (para la inserción del ligamento capital) (0); con fovea presente en el centro de la superficie medial de la cabeza (1) (TWiG).
342. Surco ligamentario oblicuo sobre la superficie posterior de la cabeza femoral: ausente o muy poco profundo (0); profundo, siendo delimitado medialmente por un labio posterior bien desarrollado (1) (Rauhut, 2003a).
343. Trocanter menor: ausente o pobremente desarrollado como un pequeño abultamiento (0); en forma de pua o desarrollado como una repisa trocantérica (1); amplio (en forma de ala) (2); separado del trocanter mayor por un pequeño surco (3); completamente fusionado (o ausente) al trocánter mayor formando la crista trocánteris (4) (modificado de Rauhut, 2003a; TWiG).
344. Ubicación del trocanter menor: en el extremo distal de la cabeza femoral o debajo del trocanter mayor (0); tan alto o más alto que el trocánter mayor (1) (Gauthier, 1986).

345. Inserción posterior del M. iliofemoralis en el extremo proximal del fémur: con forma de repisa (0); con forma de montículo (1); con una cresta lateral (2) (Hutchinson, 2001).
346. Trocánter dorsolateral sobre el extremo proximal del fémur: bien desarrollado como una cresta cuadrangular elevada y proximodistalmente alargada (0); reducido o ausente (1) (Tykoski, 1998; Smith et al., 2007).
347. Cuarto trocánter del fémur: bien desarrollado como una cresta alta y robusta (0); reducido como una cresta baja y debil, o ausente (1) (Gauthier, 1986).
348. Cuarto trocánter en vista lateral o medial: simétrico (0); asimétrico, con un margen ventral a 90° (1); asimétrico, colgante (2) (Gauthier, 1986). Inaplicable para taxones con el estado 301(1).
349. Cresta mediodistal en el extremo distal del fémur: ausente (0); presente, (1) (Holtz, 1994).
350. Surco amplio en el extremo distal del fémur, separando a los cóndilos fibular y tibial anteriormente: ausente o pobremente desarrollado (0); bien desarrollado y rodeado medialmente por una lamina medial expandida (1) (modificado de Forster, 1999; Rauhut, 2003a).
351. Surco extensor bien desarrollado presente en el lado anterior del extremo distal del fémur: no (0); sí (1) (Molnar et al., 1999).
352. Cresta infrapoplítea presente entre el cóndilo femoral distal fibular y la cresta tibiofibular: ausente (0); presente (1) (Tykoski, 1998; 2005).
353. Cóndilo fibular en el extremo proximal de la tibia: confluyente con la cresta cnemial en vista proximal, o ligeramente desplazado (0); fuertemente diferenciado de la cresta cnemial (1) (Rauhut, 2003a).
354. Extremo del proceso cnemial: redondeado (0); proximodistalmente expandido (1) (Forster, 1999).
355. Hendidura posterior entre la parte medial del extremo proximal de la tibia y el cóndilo fibular: ausente (0); presente (1) (Rauhut, 2003a).
356. Cóndilo lateral del extremo proximal de la tibia: extendido posteriormente al mismo nivel que el cóndilo medial (0); anteriormente desplazado desde el margen posterior del cóndilo medial pero bien en la parte media posterior del hueso en vista proximal (1) (Langer & Benton, 2006).
357. Profunda y amplia muesca separando los cóndilos posteriores del extremo proximal de la tibia: ausente o hay una ranura poco profunda (0); presente (1) (Rauhut, 2003a).
358. Cresta sobre la superficie lateral de la tibia para la articulación con la fibula: ausente (0); presente, extendida desde la superficie de articulación proximal distalmente (1); presente, claramente separada de la superficie articular proximal (2) (Gauthier, 1986).
359. Cresta fibular de la tibia: laminar (0); en forma de montículo (1) (nuevo carácter). Inaplicable para los taxones con el estado 358(0).
360. Maléolo lateral de la tibia: lobular (0); tabular (1) (Sereno, 1999).
361. Hendidura para el proceso ascendente del astrágalo en el lado anterior del extremo distal de la tibia, distintivo escalón corriendo oblicuamente desde la parte mediodistal a lateroproximal: presente (0); ausente (1) (Rauhut, 2003a).
362. Extensión ventral del maléolo lateral de la tibia: al mismo nivel que el margen ventral del maléolo medial (0); distintivamente ventral al nivel del margen ventral del maléolo medial y separado por una inflexión (1) (Novas, 1989).

363. Hendidura amplia y profunda entre la faceta para la recepción del proceso ascendente del astrágalo y el maléolo lateral de la tibia en vista distal: ausente (0); presente (1) (Novas, 1992; Ezcurra, 2012).
364. Superficie articular distal de la tibia: de forma subrectangular y ligeramente más ancho transversalmente que anteroposteriormente (0); subrectangular con un pequeño proceso lateral (1); angosto, de forma triangular a rectangular elongado y fuertemente expandido mediolateralmente (2) (Rauhut, 2003a). Ordenado.
365. Ancho anteroposterior del margen medial del extremo distal de la tibia: subigual al margen lateral (0); más amplio que el margen lateral (1) (Langer & Benton, 2006).
366. Superficie posterolateral del extremo distal de la tibia: convexa o plana (0); cóncava (1) (modificado de Ezcurra, 2006; 2012).
367. Escotadura posteromedial en el extremo distal de la tibia para la recepción de la parte caudal del proceso ascendente del astrágalo: ausente (0); presente (1) (Ezcurra & Novas, 2007).
368. Cresta sobre la superficie medial del extremo proximal de la fibula, que se extiende anterodistalmente desde el extremo posterproximal: ausente (0); presente (1) (Rowe & Gauthier, 1990).
369. Surco profundo sobre la superficie medial del extremo proximal de la fibula: ausente, superficie del extremo proximal de la fibula plano o ligeramente cóncavo (0); presente, superficie del extremo proximal de la fibula con una fosa bien delimitada (1) (Serenó et al., 1996).
370. Inserción del *M. iliofibularis* sobre el vástago fibular: no especialmente marcada (0); presente como un tubérculo anterolateral bien desarrollado (1) (modificado de Mader & Bradley, 1989; Holtz, 1994; Rauhut, 2003a).
371. Vástago fibular: estrechándose gradualmente desde el extremo proximal hasta la mitad del vástago (0); estrechándose abruptamente debajo de la inserción del *m. iliofibularis* (1) (Rauhut, 2003a).
372. Fíbula fusionada al proceso ascendente del astrágalo: ausente (0); presente (1) (Carrano et al., 2002).
373. Faceta fibular en el astrágalo: grande y ubicada parcialmente proximal (0); reducida y confinada a la mitad anterior del lado lateral del astrágalo (1); fuertemente reducida, ubicada lateralmente o ausente (2) (modificado de Holtz, 1994; Carrano et al., 2002; Rauhut, 2003a). Ordenado.
374. Ancho basal del proceso ascendente del astrágalo: elevándose de la parte lateral del cuerpo astragalar (0); elevándose a lo largo de toda la extensión transversal del cuerpo astragalar (1) (Welles & Long, 1974).
375. Altura del proceso astragalar: menor que la del cuerpo astragalar (0); mayor que la del cuerpo astragalar, típicamente cubriendo sólo la mitad lateral de la superficie anterior del extremo distal de la tibia (1); más de dos veces la altura del cuerpo astragalar (2) (Welles & Long, 1974). Ordenado.
376. Base anterior del proceso ascendente del astrágalo: confluyente o ligeramente diferenciado del cuerpo astragalar (0); diferenciado del cuerpo astragalar por un surco horizontal pronunciado (1) (Welles & Long, 1974).
377. Forma anteroposterior del proceso ascendente astragalar: en forma de bloque (0); en forma plana/laminar (1) (Serenó et al., 1994).
378. Cóndilos del cuerpo astragalar: casi enteramente por debajo de la tibia y orientados distalmente (0); significativamente expandidos proximalmente sobre el lado anterior de la tibia y orientados anterodistalmente (1) (Serenó et al., 1996).

379. Surco horizontal a lo largo de la superficie anterior de los cóndilos astrágales: ausente (0); presente (1) (Welles & Long, 1974).
380. Proceso posterior del astrágalo: extendido posteriormente en forma recta, o curva sólo levemente proximal, pero no cubre fuertemente el lado posterior de la tibia (0); extendido posterodorsalmente y tapando el lado posterior del extremo distal de la tibia (1) (Allain, 2001).
381. Cuenca posterior del astrágalo ubicada proximalmente respecto al proceso ascendente: ausente (0); presente (1) (Novas, 1989).
382. Margen proximal de la superficie medial del astrágalo en vista medial: reto o ligeramente cóncavo anteroposteriormente (0); profundamente cóncavo anteroposteriormente (1).
383. Astrágalo y calcáneo: separados (0); fusionados (1) (Welles & Long, 1974).
384. Desarrollo transversal del calcáneo: amplio (0); en forma de disco (1) (Novas et al., 2013).
385. Tuberosidad ventromedial del calcáneo que encaja en una muesca en el margen ventrolateral del astrágalo: presente (0); incipiente o ausente (1) (Novas, 1989).
386. Profunda fosa o surco en la superficie lateral del calcáneo: ausente o poco profunda (0); presente (1) (Yates, 2007).
387. Calcáneo: sin faceta para la tibia (0); con una pequeña faceta tibial en la esquina posteromedial (1); con una faceta tibial bien desarrollada cubriendo la superficie posterior (2) (modificado de Sereno et al., 1996); Tykoski, 2005). Ordenado.
388. Tarsales distales: separados, no fusionados a los metatarsianos (0); forman un capuchón metatarsiano con la prominencia intercondilar que se fusiona a los metatarsianos tempranamente en la ontogenia (1) (TWiG).
389. Proceso medial del tarsal distal 4: ausente o incipiente (0); presente, aproximadamente a la mitad anteroposterior del hueso (1) (Nesbitt et al., 2009).
390. Metatarsianos: no coosificados (0); coosificados proximalmente (1) (TWiG).
391. Extremos proximales de los metatarsianos solapándose cada uno en vistas proximal y anterior: ausente (0); presente (1) (Sereno, 1999).
392. Relación entre el ancho transversal del extremo distal del metatarsiano I y el ancho transversal del extremo distal del metatarsiano II: 0,30-0,46 (0); 0,53-0,61 (1); 0,66-0,78 (2); 0,96-1,00 (3). Ordenado.
- Adeopapposaurus*: 0,77
- Allosaurus* USNM 4734: 0,53
- Archaeopteryx*: 0,77
- Chilesaurus*: 0,74
- Coelophysis bauri* CM specimen in Melbourne: 0,57
- Coelophysis rhodesiensis* QG 1: 0,46
- Confuciusornis*: 0,78
- Deinonychus*: 0,69
- Dilophosaurus* UCMP 37302: 0,57
- Eoraptor* PVSJ 512: 0,66
- Falcarius*: 0,46
- Herrerasaurus* PVSJ 373: 0,61
- Heterodontosaurus*: 0,97
- Marasuchus*: 0,96
- Plateosaurus engelhardti* SMNS 13200: 0,67
- Saturnalia* MCP 3844-PV: 0,75
- Sinraptor*: 0,37

“*Syntarsus*” *kayentakatae* MNA V2623: 0,36

Velociraptor: 0,56

Análisis de Cluster: 1) 0.36-0.46; 2) 0.53-0.61; 3) 0.66-0.78; 4) 0.96-0.97.

393. Metatarsiano I contactando con la articulación del tobillo: sí (0); no (1) (Gauthier, 1986).
394. Vástago del metatarsiano I: contactando con el metatarsiano II a lo largo de toda su extensión (0); contactando con el metatarsiano II sólo en el extremo proximal (1) (Smith & Pol, 2007).
395. Longitud del metatarsiano I: \geq (0); $<$ (1) al 50% de la longitud del metatarsal II (Gauthier, 1986).
396. Ancho transversal del vástago de los metatarsianos a media altura: II=IV y ambos $<$ III (0); II $<$ que IV y III (1); II=III y ambos $<$ IV (2) (modificado de Carrano et al., 2002).
397. Extremo distal del metatarsiano II: suave, no ginglimoide (0); con ginglimoide desarrollado (1) (TWiG).
398. Forma de la superficie articular proximal del metatarsiano III: rectangular (0); en forma de reloj de arena (1) (Paul, 1984).
399. Extremo proximal del metatarsiano III con los márgenes ventrales ligeramente solapando o los metatarsianos II y IV, resultando en una forma de “T” en vista proximal (“antarctometarsus”): no (0); sí (1) (Carrano et al., 2002).
400. Extremo proximal del metatarsiano III: no alargado ventralmente (0); con un proceso ventral extendiéndose más allá del plano de los vástagos de los metatarsianos II y IV (1) (Tykoski, 2005).
401. Extremo distal del metatarsiano III: suave, no ginglimoide (0); con ginglimoide desarrollado (1) (TWiG).
402. Reborde posteromedial bien desarrollado sobre el extremo proximal del metatarsiano IV para la articulación con el metatarsiano III: ausente (0); presente (1) (Yates, 2007).
403. Vástago del metatarsiano IV: redondeado o más grueso dorsoventralmente y ancho en sección transversal (0); mediolateralmente ensanchado y plano en sección transversal (1) (TWiG).
404. Superficie articular distal del metatarsiano IV: tan amplio o más amplio mediolateralmente que dorsoplantarmente alto (0); dorsoplantarmente más alto que ancho mediolateralmente (1) (modificado de Sereno et al., 1999; Carrano et al., 2005; Langer & Benton, 2006).
405. Longitud del metatarsiano V: $>$ (0); $<$ (1) al 50% de la longitud de los metatarsianos II-IV (Gauthier, 1986).
406. Metatarsiano V: con una faceta articular distal redondeada (0); fuertemente reducida o careciendo de faceta articular distal (1); corto, careciendo de faceta articular distal y fuertemente comprimido anteroposteriormente (2) (Gauthier, 1986).
407. Surcos vasculares en las ungueales del pie: simples (0); dobles (1) (Sampson et al., 2001; Novas & Bandyopadhyay, 2001).
408. Largo de las falanges 1 y 2 sumadas, del dígito I del pie: $>$ (0); \leq (1) a la longitud de la falange I-III (Sereno et al., 1994).
409. Falange ungueal II del pie: simétrica (0); asimétrica (1) (Carrano et al., 2002).
410. Dígito II del pie: no especializado si se compara con otros dígitos (0); muy especializado, acortado, hiperextensible, falange 2-II con un talón ventral pronunciado

proximalmente, ungueal alargada, transversalmente aplanada y muy curvada (1)
(Ostrom, 1969).

411. Plumas de contorno: ausentes (0); presentes (1) (Rauhut, 2003a).

412. Plumas complejas en las extremidades anteriores: simétricas (0); asimétricas (1)
(TWiG).

Matriz modificada de Smith et al. (2008). 412 caracteres, 62 taxones.

Marasuchus

????1????????????????????????????????1[01]?1????????????????????????????
??0??00?00??-
???00?0????????????????????????????????000?????-
0??0?0?0?00?000???1????????????00??-
??0??0??????0??????????????0??????????????????0????????????????????????
?????????0?010??1[01]0000-
010??0??00?0000??0?000??00000000000000110??0?0?0?00????000000000?0000
00?001300000??0?000[12]??????

Silesaurus

?02??1000200-????????00000?0?0?0?00001111?0??00--
????0????0?????????0?0?????????1??????0?0?????????00?0000000000000110-
00000?00??????????000000??0?100?0?0?0010000---
00?0000000000100??0010?000-100?000?0--
000??0000?0??????????????100?00000[01]1001000100000000????????0?????????????
??????00000000000?010001001-00?10000-0-
0000000000?0?0200000010000000000010020001000000?1000000000000001100?00?
???000000000002??0??

Herrerasaurus

00000010?2000000000001001000000?00001000000100000--
02000000000000000000010000000?000?0000000000011000000010000?00000000000
00000?000000??01001000000000001000000000002000--
000?00?0001000100000000000101010000100-
02000000000000000??0?1??00100000000000000000010000010000100000000020
0?00000100?-
000000001[12]001001000000000010000210000010?[01]1000001000?010000000[01]0
0-0000000?001000000000010000100101101000000000000000??

Eoraptor

00010?10?200?00?000001010100010?00?0100[01]01?100000--
100?01000?01100000001?0000?00??01?000?0?10100?100000?01??00?0?0?????????
?????????0????00??0?00000??0?0?00??0??1??0--
?00?0?0?001001000?0001?0??1?0010?00100?0?0?0000?00??0000??01??000010000
00000000??000000??0000?1?0?0000?00011?000?0000??000000?012?000?1001?0?0
0?00-00021??00010?0100?0??0?0?100??0?100-
0?01?00?00?0????0??100001??1?020100?000??00?000???

Saturnalia

?1????????????????????????????????00101????????????????????????????????
?????????????????0?????????????????????0?00-
?????????????????????0?????????????????????????0---
00?000000100?100??010?0?1?00??00000--
000??0?0????0?0????????00001000?0000001000000100???????????????????????

?0????????????1100000100000100010000?1100101??000000?0??0?0000?000??
0?????????0010000000000000?0000000??0??1????0??01??0?00000?0?011
0002001102000000000000001210000?100010000?110010010000010010101011100?1
00000000000010100??01????0000100?1??0??0??

Zupaysaurus

0?1?0?????[12]????1?????0010110??1?0200000??000?110?20?101?000110000101
01000000000?0000000010100120001100100????0?????????????????????0?001010
0001??010?10?11????0????0??????????10?????????????????????????????????
????????????????1??1?????
??00??????10101111??0001000
0000101?0????????????????????????

Dilophosaurus sinensis

1?210010[01][12]0[12]????1??[01]?1111110100??1??1?0000?111?1111?20????10?01
100001?1?10000000?000?000001001001200011?0??00??1????0?????????????????
??????0000????????????????2???
??
??
??
??

Dracovenator

????00102?2?111110001??[12]1??1??????0?000????????????????????????????
??
??0??1111??
??
??
??
????????????????????????

Dilophosaurus wether

1011?001121[12]011111010111?010100?010010000001010?111?20?10?0?011?0?01
0101??000?11000000000?101?01?000?10010000001?000000010?100000?0?0????0?
00100001??01101101?1101110010100010100?0100010000?1100?010100001020?000
00000000000?000??0??000?100000000000000000100?010001010001000020100
0000000000?0010000200110200000?0001100?02100001100110000011011001100001
001010101110111000010000000?01010?011101000000001020?00??

Cryolophosaurus

10[12]?0????????????????????????????????0?000??010?111?20?1?110001?000010101
0000001?000000000100100121001100111000010000000????000?0??00?0????????
??????1101101101??????111000[01]0?0??0??0?100?00[01]1??01010??010??1?00??
??0?0?00000????????????????????00??0?0000001??????????????????????????
?0??01????2?0?1?0?00100??????0?1??0?100020000011001001100??00??101?[12
]1?0??0000100000?000??1????????????????????????

Elaphrosaurus

??
??
??????????10[01]000?110000000?200??0210101?010001030?-

?0???0?????????????1????110010?011?0?0110?????????????????1????????0????
?01?0?00??1?11010-
000?0?????????????1??101000101010120001121???100?01010001??[23]0??11?0?0?
00020?????????????????????11010????????????????????????????????????0?000??????
?????02002?????????000000101??21?????1??0100000120111-
110001100100?002110????01?01011000110102??01????100??0??1??1?10??

Noasaurus

????0?????????????????0?110010?011?0020000????????????????????????????????
?????????????????0??????0??2??
?????????????1[01]10????0??101210011211??1????????????????????????????????
??
??
0?????1?????????????????

Piatnitzkysaurus

????0?????[12]?????????????110000-
110010?0000?????????????????0??????????1000?0?????????????????????????010
00????00000001011000?0?????????????0100?0?????????????0112101[01]10001010100
2000100??1010?01110000102?1100??0?????????????????????010?00100000000000
000100?????????????????????????0?0?010?1?00200001100000000?11000021000
01100?1000101201100?1101011020101021100??0?????1?????????????01????0010001
01???????

Condorraptor

??000????????????????????????????????
??
??????????111000?0101002000100??1010?011??????[23]01??00?0?0?00?201?????
??0?????????002000??
?????00000???0?1?0?011?????????[1234]??0011?01001120?????????????????
?????????0??????????101?0?????

Dubreuillosaurus

1?2?0011020[12]0?0??001100?210000-
?10010?0000?????????210??00011001?11??100?00011000110000?100001200000??
[12]01000?0?00000001?1?000?0??020????0000000111?????????????????111?0?0?
??????????1?1?10????1????00[23]0?0000?0?0?0?01?0?0??0?????11?00?0[01]??
????0??????????????????????????????0?00????????????????????????????????
?????????0?0012?????[01]0?????1?????????01?????????????????????????????
???20?????

Afrovenator

1?2?00?????[12]?????????0?210000-
110010?0000?????????1?1?110?01?00[01]01?????????110001100??1000?1?????0
02??000210111001101?100
200?100??0[01]?10?01?????00?0?????0000?001?0?0????????????????????00000??
?????????????1110?????0??[12]0??00000?0??0?00100[01]02010011100?00??0110?0
02100101100?000110?201?000????0????00??2??0??01??111??00??2??01?1?10?
1??10?1201????

Torvosaurus

1????011010[12]0100?1000100?21?000?110010?0000????????2001?100??1?00101??
????????110001100????????????0?0?2????????????????????????????????00??
0????????????100??111001101?1002000?00???2010001?10001?020?????0?0000?000
?0????????????1??????1020000000010110????01110100?000?000?0100010?00?0
0100002010011100?00000110000210000100?????10???1?????01011020001021100
1100101011100100102??01??1?00100010????????

Eustreptospondylus

102?0011?2020?0??00110??210000-
110010?0000????????????100001?0?1?1?00?0??110001100??0?0001????0?0?2
01????0??000101?110000????????0?010?011????????????000200111001101?10
02000100??1101?01?10?000?0??0?000??000????????????1?0?0??1000000??
????????????????????????????????0??01?0100?020100?11?00?10??100?021??00
1??110011?120110001101010020001?211?0110?101011?00?0?2??1????0?100??1
??0??0??

Streptospondylus

??
??
????????????00??????????100??1?01????????????????????????????????
??
??1100????????????????????????????????10??????010211?????0101011100100102????
????????????????????

Megaraptor

??21?010020?0?010?021100?01?0010110?1000000100?10--
????????????????????010?00????????????????????????01??2000000000?101110
0?0????????????????????????????????????1?10110120101011000101?002000????100
0?00[123]0??01?0?????0?00?????0?????0100001001000000000111?0002?0011010
00?0100200100100????????????????0?????0?0[12]0011????????????????????
????????????????????????????????????01?????????101????????

Aerosteon

??[12]1????
????00?0?0????????????0?101????????????????????????????????????
?????????????101101201010110001011?02010001010001002?????1?0????????
??02????011000100????????????????????????????????????01010?001001021
10011000??0[12]001110????????????????????????????0??2001102110??1002121
11110101112????????????????????

Baryonyx

10???01104120?01?0?10?10?20000????21?100100?01??00?2??0?110001?0010201?-
0100????00?0?0?01?????????0?00001000?00000000?10?1001?0????????010010?0
2111111??????100210111011?01010?20001001?01110?11?100010?????????0?????
?????0??0??[01]0?0?001001020000001110111????????????????0??1?01000????
???10??2010??1?00?????0?00021000011??1001101?????1010????????????01
10?????????00102????????????????????

????????????????102????????????1?0????????????????????120120?0???1????????
??

Giganotosaurus

102??0??2??????00?00?110000?11?01010000?110?0--
?2????110011111??1110?10??11011000010001?????????0?0?011?000-
111?0?????01010111????[12]0?????210000????1????1110100?101011?1?0[01]?1012
00??00??20??01010??1??20?00100000?000100??????????10?00100????????????
?????????????????????????????????0100?01?01??1020100?10?000100110?021??101?
0??100120120111001??101??2000102??0110??1?????????????????????????????
?????

Mapusaurus

1????0??????????????00?110000-1100101000011??10--
?21?1011?011?1101111??????11?00?01????????????????100????????????????????
????????????????21?00?111?10010?1?????2101011120001012000100??20?001?10
00??0??????000001001??0???00??1?0?0??1?0?00?0?????0?????0?0????
??????0?0001000????10010201?01?0000?????????0?2100?011000?00120?201110?11
010??20001021100110010?0?11101??????01??110?1000101??0?????

Acrocanthosaurus

102000100211??00010011001010001011?0101000?111010--
?21110110011111011110?10000011100?00000110000121000000[01]1100?01000011
001?11[01]00000110020??01000100001??110010?1?110021010111200010?2000?00
1002010??1??0010?[123]0??0?1?0?0??100110?0??0??0110?001000000000000000
100002111110100110100100000??0?0????????????0?????????0[01]00?1000021001
011001100110?20??001110?01?????10211??????0??1??1?00??0?00?111?0000000
?1201?0??

Allosaurus

1021001003010100010011001210001011001000000111010--
12101111000111001110001000001100000000110000121000001110000100011100
101110000011002001010000000011110010111010011011100110001002000100100
10100010100010020010000000010011010?0102??0110?001000000000000001000
02111110100110100201000000100001001001020100110000010011000021001011
0011001101201100111010101200010211001100101011110100112010111010010001
01120100??

Neovenator

?0??010030201000??0?100?21000101?0010?00001?1010--
??
????????????00?00??????????????2??1??0?????????01????020?0?01?100010??
????0?0?0?010??10?0??0?????1?0????????????????????????????????
??010?0??1??102?1?0?00?0??[12]00?100??210?10?1001100110120110011?01011
1200?102?1?01100????????????????01????00?00?101120?0??

Tugulusaurus

??
??

?????1000-1??0??-??0?0110010??1-12-00?100010--??1-??000??11????1-
?0??0000???0??0??0?100??-?0?-??-?---?????????--??????1??--??01000011-
01????1??-?1?????-??-?????--????????-??-[01]1??-?10--?-?20??0?-0?00-
0??0?01?---0?-?-?-?---?-????-??-??????-?1??????1??0??????1000011001?-
1100102110102[01]0010[01]?00?10000210110-100??1?11-
12011001??-????????

Sinornithomimus

00?0??1000-10?000?-?1?010??0??0?10?-?----?100010--
?0??1?000??1110011?00?1000000?0?0020000000?1?02100001?0010??????????0?????
????0??????0??010?01-1-
?1????01?111??0?0?10111?0?0?01?11?1000002?01110?00??10?010?30????0??0??001
??011??01????1111?0010210010001?0000?00??100111100111100200?11000011001
???1?010211?1?2?0010?200?1000[01]21011011000[12]1111?120110-
?100101112001??2?0001?00212?1100?1011?20?01?-1?00?000?0?1[12]0?0??

Ornitholestes

0?200?100201??00?121100?011011111??101000?1?0010--????10100?01110?012--
??000?00?000000020?10000020100?0110111?0??????0?1????????????[23]??10?00?
1000011?1000[01]0?11??????111000?01?110100??01??111?02??00010020??0?0?
?000?0?01?1????????0????????00001001?0000?00????101111?11?00????10?001
11?0??11002021100?1000?0?200????-
??21001001[01]0?????1????111??0?0????????????01?00????????????0?01??1?00
10001?1????????

Jianchangosaurus

0021??1100-2??010?---1?0?0111010?0??202101??00010--
?0??1??000011100?1000?00????????????0??0??0??0??0??0??0??0??0??0??0??0??
????????????0000110??10000111101??1??1[01]10?0?0?0?1010?010110001?0?????
??0??2?0?100?1?00?00??0?0?0?02??011?00112??000000?0000?00??[12]1101111
101??00200??0000101????01000202?1021????101??0?100002100110?2?12?0110?31
111-01????111?0?0?0??0??1????????????????????????????????????0?00??

Falcarius

????0?0????????????????1?1??0??????0210101000?0--
1?????????1????????0000?000000000??????????00100????????????????????
??????????01?000?0000?0????????????111010201011010001[01]1??011000200
11010020??00?1?0?0001010?????2????????????????????????????????????
??????????01110??01100002110111010101100010001210011002?1210110131111-
010010111200110211001??001[12]1110001001020?0101011010000?0?000???

Therizinosauridae

0?21001100-20?0100---100100100????012021010100010--
00??1000000111001101000000000?001?000000001100211000000011010?00000000[
12]?1100000?201??0101000101201011000011110?????1?1????????????????1??
101????00?00300112011?000?0?????0?02??011?001????000000?00??00??00?
11110??1?0????00100112002011000?02?1?21??011110??10?001?02111?2?2??0120
?3111??01??101112001002????110?12?110??0?????010010-010001????000??

Deinonychus

0?200010020??00??1100??1?0011110?111000010[01]01??01010001??1?100112-
-
?????010110000??10101010100??0?0?1??????00?1??????1[01]113011??00
00000011?00?0-
?1??1??21111000201011?20??101?01201??020101111????1??1?01200101111??0
2??10?1??1111001010?11000010?111101111011110101010011111022?1110020
211020101001??0?0?11201011?021111????31211-
00??10100?0?00?11?001102121110001011020?00211101-001011110?01??

Velociraptor

002000100[12]010?000??01100101100111101111000-100010--
?010100011011100113--01000000?011000020010101[01]10100-
01001011010000010011?10000001?113111?100000000?1?00000?1?01??1?1110?0?
?101????01?1??110?00?201011?1?30011001110120010111110020110111?111110?
?010011?00010011111011110111?00101010011111022?11100202110201010011200
110011201011002101111113121?000001011120010021100011021211100?1011021?
00111101?001011110?01??

Archaeopteryx

002100?102[01]2??10?1?1?00?0?10?111??112-00?10??0--??10100011?11????13--
?10??0?0?0?1?20?2??0?100?[01]010??0?0?102?1????010????00??2??130??1?00
000001?01?0?00?11?????1?11100020?1?1??????0[01]?0?0??100??0?2?????111
?10??0?11100?02??11111?11111??100?01?????00111101?111011??10[12]01?1001
110201??1110020211021?010?11201?10?0120021100-2??1?11??312?1-
00????????????????????1??[01]2?110??011?21-10??1100??0??1??011

Confuciusornis

00-10-1100-2??010----?0000--000-????-----100?0--?01?1??011011??113--
01000??0?011?00?0?001000[01]0?-? ?????1????????????????????2?????000001-
0--1??1?0?00?1?????????0?0?0?1?0?0??01?01[12][01]?1??-
?100?11?30??10?1?1010?0?????11?021111111?11-1-
?01000011?????0011111011?11011??1010??10011102012?111002021102?--
?0?11201?0-0?12002--0121??1111?412?1-
00??????0??????01102120110??11??1-10211100??1????0??011

Chilesaurus

????01110120?10?????1?????????????0?101-
?????????????????0?????????02000??000010[01]00??101000?????????????????0?
000??????0??????1?????0110?0?????????????1001010101[01]00100000-
101?0?0?10?0[12]0??00??020?1?00?0?0?00?00?0??11--
0011000000000001000000100010100110[01]1111010[01]2110-
00001?1??0?1010000201?211000010100?0-
0001100001110121011012011000010001112100112100000102[01]100000100011100
002?0?-00000000??0000??

Apéndice 3

Modificaciones a la matriz de Baron & Barrett, 2017.

Carácter 8:

Premaxilla, posterodorsal process (maxillary process, posterolateral process, subnarial process), width: 0, wide, plate-like; 1, thin, bar like.

Codificado como 1 en Baron & Barrett (2017). Cambiado a 0, el premaxilar es claramente ancho y aplanado.

Carácter 9:

Premaxilla, posterodorsal process (maxillary process, posterolateral process, subnarial process): 0, extends posteriorly to form part of the posterior margin of the external naris; 1, restricted to the ventral border of the external naris.

Codificado como ? Cambiado a 0 ya que claramente no se encuentra sólo en el borde ventral de la fosa nasal sino que se extiende a lo largo del borde posterior.

Carácter 12:

Premaxillary foramen (anterior premaxillary foramen): 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 0 ya que claramente no está presente el foramen premaxilar.

Carácter 13:

Second anterior premaxillary foramen (often connected to the premaxillary foramen by a distinct anteroventrally oriented groove): 0, absent; 1, present. NEW

Codificado como ? Cambiado a 0 ya que claramente no está presente el foramen premaxilar. La superficie externa del premaxilar es lisa, sin orificios.

Carácter 18:

Premaxilla, narial fossa: 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 1. La fosa narial se encuentra presente en el borde ventral de la fosa nasal.

Carácter 19:

Narial fossa surrounding external nares on lateral surface of premaxilla, position of ventral margin of fossa relative to the ventral margin of the premaxilla: 0, closely

approaches the ventral margin of the premaxilla; 1, separated by a broad flat margin from the ventral margin of the premaxilla.

Codificado como ? Cambiado a 1. La fosa narial se encuentra bien separada del margen ventral del premaxilar por una superficie amplia dorsoventralmente.

Carácter 25:

Anterior premaxillary foramen, position: 0, positioned outside of the narial fossa; 1, positioned on the rim of, or inside, the narial fossa.

Codificado como ? Cambiado a -. Este carácter es inaplicable debido a que Chilesaurus no posee foramen premaxilar anterior.

Carácter 29:

External antorbital fenestra: 0, present; 1, absent.

Codificado como 0. Cambiado a ? debido a que no se puede conocer la presencia de esta fosa por la ausencia de los elementos que la componen.

Carácter 35:

Maxilla, lateral surface: 0, completely smooth; 1, sharp longitudinal ridge present; 2, rounded/bulbous longitudinal ridge present. ORDERED

Codificado como ? Cambiado a 1. En el fragmento de maxilla conservado se observa la presencia de una fina cresta longitudinal.

Carácter 75:

Quadrate shaft: 0, convex in lateral view; 1, reduced in anteroposterior width and straight in lateral view.

Codificado como ? Cambiado a 1. En el cuadrado descrito se observa un vastago recto en vista lateral.

Carácter 84:

Squamosal, ventral process: 0, wider than one-quarter of its length; 1, narrower than onequarter of its length.

Codificado como ? Cambiado a 1. El escamoso preserva gran parte del proceso ventral y puede observarse que éste es estrecho y alargado.

Carácter 106:

Basal tubera, shape: 0, knob-shaped; 1, plate-shaped.

Codificado como ? Cambiado a 0. Los tubérculos basales se conservaron en el basioccipital y son robustas, bajas y de forma subtriangular.

Carácter 151:

Premaxillary teeth, number: 0, six or more; 1, five; 2, four; 3, three; 4, two; 5, one or none.

Codificado como ? Cambiado a 2. El premaxilar de *Chilesaurus* contiene 4 alveolos, por lo cual claramente presenta esta cantidad de dientes premaxilares.

Carácter 187:

Axis, dorsal margin of the neural spine: 0, expanded posterodorsally; 1, arcs dorsally, where the anterior portion height is equivalent to the posterior height.

Codificado como ? Cambiado a 1. En la porción de axis preservado se observa el borde posterodorsal de la espina neural completo y hacia adelante la espina neural conserva la misma altura.

Carácter 188:

Cervical vertebrae, deep recesses on the anterior face of the neural arch, lateral to the neural canal (prechonos of Welles, 1984): 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 0. Los extremos anteriores de varias vértebras cervicales se han conservado y no observan profundos recesos a los lados del canal neural como describe Welles (1984).

Carácter 189:

Epipophyses on anterior (postaxial) cervicals: 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 1. Las cervicales posaxiales anteriores de *Chilesaurus* presentan epipófisis muy reducidas sólo a la presencia de una leve lámina por encima de las postzigapófisis.

Carácter 190:

Epipophyses: 0, absent in posterior cervical vertebrae (6–9); 1, present in posterior cervical vertebrae (6–9).

Codificado como ? Cambiado a 0. Las cervicales posaxiales posteriores de *Chilesaurus* no presentan epipófisis.

Carácter 191:

Epiphyses overhanging the rear margin of the postzygapophyses: 0, absent, epiphyses do not overhang the postzygapophyses in any postaxial cervical vertebrae; 1, present in at least some postaxial cervical vertebrae.

Codificado como ? Cambiado a -. La ausencia de epifósis en las cervicales posteriores hace inaplicable este carácter.

Carácter 195:

Anterior to middle cervical vertebrae, diapophysis and parapophysis: 0, well separated; 1, nearly touching.

Codificado como ? Cambiado a 0. En las cervicales anteriores a medias, las diapofisis y parapofisis se encuentran bien separadas entre sí.

Carácter 200:

Cervical vertebrae, distal end of neural spines: 0, laterally expanded in the middle of the anteroposterior length; 1, expansion absent.

Codificado como ? Cambiado a 1. No presentan una expansion lateral las espinas neurales de las cervicales.

Carácter 201:

Posterior cervical and/or dorsal vertebrae, hyposphene-hypantrum accessory intervertebral articulations: 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 0. Las vértebras de *Chilesaurus* carecen de complejo hipófeno-hipantro.

Carácter 202:

Hyposphene in the cervical and/or dorsal vertebrae, height: 0, less than the height of the neural canal; 1, equal to or greater than the height of the neural canal.

Codificado como ? Cambiado a -. La ausencia hipófeno en las cervicales y dorsales hace inaplicable este carácter.

Caracteres 203 y 204:

Prezygodiapophyseal lamina on the cervical vertebrae: 0, absent; 1, present.

Postzygodiapophyseal lamina on cervical neural arches 4 to 8: 0, absent; 1, present.

Codificado como 0. Cambiado a 1. Las cervicales presentan laminas pre y postzigodiapofisiales bien notorias.

Carácter 205:

Laminae of the cervical neural arches 4-8: 0, well developed, tall laminae; 1, weakly developed, low ridges.

Codificado como 0. Cambiado a 1. Las cervicales presentan laminas bien notorias, pero son, en general poco desarrolladas, no son fuertes y altas como se observa en muchos grupos de Theropoda y Sauropodomorpha.

Carácter 207:

Ventral keels on cranial cervical centra: 0, present, 1, absent.

Codificado como ? Cambiado a 1. Las cervicales anteriores no muestran una cresta o quilla ventral.

Carácter 208:

Ventral keels on the vertebrae at the cervicodorsal transition: 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 1. Las cervicales posteriores y la cervicodorsal presentan una cresta o quilla ventral.

Carácter 211:

Dorsal vertebrae (mid- to posterior dorsal), neural spine anteroposterior expansion of distal end: 0, absent; 1, present, distal end of neural spine is anteroposteriorly longer than base of neural spine.

Codificado como ? Cambiado a 0. Las espinas neurales de las dorsales no presentan expansiones anteroposteriores en el extremo distal.

Carácter 212:

Posterior dorsal vertebrae, neural spine inclination: 0, anteriorly inclined; 1, vertical or posteriorly inclined.

Codificado como ? Cambiado a 1. Las espinas neurales de las dorsales posteriores están inclinadas posteriormente.

Carácter 215:

Sacrals, number: 0, two; 1, three; 2. four/five; 3. six or more.

Codificado como ? Cambiado a 3. Se identificaron 6 vértebras sacras (ver Figuras 37 y 115).

Carácter 217:

Sacral centra: 0, separate; 1, at least partially co-ossified.

Codificado como ? Cambiado a 1. En al menos dos vértebras se observó fusión parcial (ver Figuras 39 y 40).

Carácter 223:

Sacral ribs: 0, almost entirely restricted to a single sacral vertebra; 1, shared between two sacral vertebrae.

Codificado como ? Cambiado a 1. Cada costilla sacra se encuentra compartida con dos sacras adyacentes (ver Figuras 38, 40 y 116).

Carácter 227:

Anterior caudal vertebrae, neural spines: 0, up to 50% taller than the centrum; 1, more than 50% taller than the centrum.

Codificado como ? Cambiado a 0. Las espinas neurales son menos altas al 50% del centro vertebral (ver Figura 42).

Carácter 228:

Length of base of the proximal caudal neural spines: 0, greater than half the length of the neural arch, 1, less than half the length of the neural arch.

Codificado como ? Cambiado a 1. Las bases de las espinas neurales en las caudales anteriores son menores a la mitad del arco neural (ver Figura 42).

Carácter 229:

Length of midcaudal centra: 0, greater than twice the height of their proximal faces; 1, less than twice the height of their proximal faces (Yates and Kitching, 2003; Pol et al., 2011b).

Codificado como ? Cambiado a 1. Los centros de las caudales medias son menores al doble de la longitud de las caras anteriores (ver Figura 42).

Carácter 259:

Humerus, distinct fossa on posterodorsal surface, just below the proximal edge: 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 0. La parte posterodorsal del húmero del ejemplar holotipo está bien conservada, y no se observa ninguna fosa (ver Figuras 48 y 49).

Carácter 267:

Radius, length: 0, longer than 80% of humerus length; 1, shorter than 80% of humerus length.

Codificado como 0. Cambiado a 1. El radio derecho abarca el 72% de la longitud del húmero derecho (ver Tablas 6 y 7).

Carácter 272:

Manual length (measured as the average length of digits I–III): 0, accounts for less than 0.3 of the total length of humerus plus radius; 1, more than 0.3 but less than 0.4 of the total length of humerus plus radius; 2, more than 0.4 of the total length of humerus plus radius. ORDERED

Codificado como ? Cambiado a 2. La mano izquierda del ejemplar SNGM-1937 se encuentra completa, y en base a la misma se pudieron deducir las proporciones de las manos de los demás ejemplares. Esto determinó que la mano de *Chilesaurus* es mayor al 50% de la longitud del humero más el radio (ver Figura 112).

Carácter 273:

Metacarpals, proximal ends: 0, overlap; 1, abut one another without overlapping.

Codificado como ? Cambiado a 1. Las 4 manos parciales conservadas, presentan los metacarpianos bien preservados, los cuales no tienen superposición de sus extremos proximales (ver Figura 112).

Carácter 278 y 279:

Metacarpal V: 0, present; 1, absent.

Manual digit V: 0, possesses one or more phalanges; 1, phalanges absent.

Codificado como ? Cambiado a 1. *Chilesaurus* no presenta metacarpiano V.

Carácter 280:

Extensor pits on the dorsal surface of the distal end of metacarpals and manual phalanges: 0, absent or poorly developed; 1, deep, well-developed.

Codificado como 1. Cambiado a 0. Las superficies extensoras de las superficies dorsales de los metacarpianos y falanges están presentes pero muy pobremente desarrolladas.

Carácter 283:

Digit I with metacarpal: 0, longer than the ungual; 1, subequal or shorter than the ungual.

Codificado como 0. Cambiado a 1. El metacarpiano I es menor que la falange ungual (ver Tabla 9).

Carácter 298:

Dorsal margin of preacetabular process and dorsal margin of ilium above acetabulum: 0, narrow, not transversely expanded; 1, dorsal margin is transversely expanded to form a narrow shelf.

Codificado como ? Cambiado a 0. En el ejemplar SNGM-1936 es en el único que se conserva el margen dorsal del ilion, el cual es estrecho.

Carácter 300:

In dorsal view preacetabular process of the ilium expands mediolaterally towards its distal end: 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 0. No se observa una expansión mediolateral en el ala preacetabular de ningún ejemplar.

Carácter 317:

Ilium, acetabular antitrochanter: 0, absent; 1, present.

Codificado como 0. Cambiado a 1. *Chilesaurus* posee un pronunciado antitrocánter en el borde posterior del acetábulo (ver Figuras 67 a 69).

Carácter 321:

Ischial shaft, cross-section: 0, compressed mediolaterally into thin sheet (rectangular); 1, subcircular/ovoid and bar-like (rod-like); 2, triangular or D-shaped (new).

Codificado como 0. Cambiado a 2. En los isquiones de los ejemplares SNGM-1935 y SNGM-1936 se observan los vástagos en sección transversal, donde muestran una forma triangular.

Carácter 325:

Ischium, proximal articular surfaces: 0, articular surfaces with the ilium and the pubis continuous; 1, articular surfaces with the ilium and the pubis continuous but separated by a fossa; 2, articular surfaces with the ilium and the pubis separated by a large, nonarticulating concave surface.

Codificado como 0. Cambiado a 1. En el ejemplar SNGM-1936 se observa claramente una fosa poco profunda, de superficie cóncava, separando la superficie articular con el ilion de la superficie articular con el pubis.

Carácter 327:

Groove on the dorsal margin of the ischium: 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 0. No hay un surco en el margen dorsal del isquion.

Carácter 330:

Ischium, cross section of the distal portion: 0, platelike; 1, rounded or semicircular; 2, subtriangular or D-shaped.

Codificado como 0. Cambiado a 2. La porción distal del isquion presenta la misma sección transversal que el vástago, es decir, es de sección subtriangular.

Carácter 336:

Pubic shaft, shape: 0, posteriorly bowed; 1, relatively straight; 2, anteriorly bowed.

Codificado como 0. Cambiado a 2. El vástago del pubis en *Chilesaurus* presenta el borde anterior cóncavo, mostrando un arqueamiento anterior hasta el extremo distal.

Carácter 346:

Extent of pubic symphysis: 0, elongate; 1, restricted to distal end of pubic blade, or absent.

Codificado como 1. Cambiado a 0. La sínfisis pubica es elongada y abarcaría desde la mitad del vástago hasta el extremo distal (ver Figura 76).

Carácter 351:

At least some fusion of the pelvic elements (ilium, ischium pubis fused at their points of contact): 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 0. En ninguno de los ejemplares de *Chilesaurus* se observó superficies fusionadas de alguno de los elementos pélvicos.

Carácter 352:

Tibia (or fibula)-femur length: 0, femur longer or about the same length as the tibia; 1, tibia longer.

Codificado como ? Cambiado a 1. En el ejemplar SNGM-1936 donde se conservaron completos el fémur y la tibia izquierdos, se observó que la tibia es más larga (128,22mm) que el fémur (114,59mm).

Carácter 253:

Femur, proximal portion, anteromedial tuber: 0, absent; 1, small and rounded; 2, offset medially (or posteriorly) relative to the posteromedial tuber.

Codificado como ? Cambiado a 2. Los fémures de *Chilesaurus* tienen un tubérculo ubicado del lado posteromedial en el extremo proximal (ver Figura 120).

Carácter 355:

Femur, proximal portion, anterolateral tuber: 0, present as an expansion; 1, absent, the anterolateral face is flat.

Codificado como ? Cambiado a 1. La cara anterolateral del extremo proximal del fémur es plana (ver Figura 117).

Carácter 359:

Femoral shape in medial/lateral view: 0, bowed anteriorly along length; 1, relatively straight.

Codificado como 0. Cambiado a 1. Los fémures de *Chilesaurus* son relativamente rectos en vista lateral o medial (ver Figura 77 y 78).

Carácter 360:

Medial bowing of the femur: 0, present, strong sigmoidal profile in anterior/posterior view; 1, present, small medial bowing forming gentle continuous curve; 2, absent, femur is straight in anterior/posterior view.

Codificado como ? Cambiado a 2. El fémur de *Chilesaurus* es claramente recto en vista anterior o posterior (ver Figura 77 y 78).

Carácter 363:

Femur, femoral head in medial and lateral views: 0, rounded; 1, hook shaped.

Codificado como 1. Cambiado a 0. En vista medial se observa claramente que la cabeza femoral es de contorno redondeado.

Carácter 364:

Femur, dorsolateral margin of the proximal portion: 0, smooth; 1, dorsolateral trochanter.

Codificado como 1. Cambiado a 0. La superficie dorsolateral del fémur es lisa (ver Figuras 77 y 78).

Debido a esto los caracteres 365 y 366 son inaplicables.

Carácter 368:

Femur, anterolateral side of the femoral head: 0, featureless; 1, ventral emargination present.

Codificado como ? Cambiado a 0. El lado anterolateral no muestra una emarginación notoria del lado ventral.

Carácter 369:

Femur, anterior trochanteric shelf proximal to the attachment site of the M. *caudifemoralis* (insertion site for the M. *iliofemoralis externus*): 0, present; 1, absent.

Codificado como 1. Cambiado a 0. Se observa una repisa trocanterica en el extremo proximal del fémur relacionada al sitio de inserción del músculo *iliofemoralis externus* (ver Figura 77).

Carácter 375:

Femur, proximal surface: 0, rounded and smooth; 1, transverse groove present.

Codificado como ? Cambiado a 0. La superficie proximal del fémur no presenta un surco transversal evidente.

Esto hace inaplicable el carácter 376.

Carácter 380:

Fourth trochanter: 0, symmetrical, with distal and proximal margins forming similar lowangle slopes to the shaft; 1, asymmetrical.

Codificado como 1. Cambiado a 0. En los distintos ejemplares de *Chilesaurus* se observa un trocánter 4 simétrico (ver Figura 114).

Carácter 382:

Transverse expansion of distal femur, ratio of the tranverse width of the distal femur to the anteroposterior depth of the medial condyle: 0, greater than 1.5; 1, less than 1.5.

Codificado como ? Cambiado a 1. La relación es menor a 1.5 (ver Tabla 13).

Carácter 385:

Femur, crista tibiofibularis (fibular condyle, tibiofibular crest): 0, smaller or equal in size to the medial condyle; 1, larger than the medial condyle.

Codificado como ? Cambiado a 0. La cresta tibiofibular es mas chica que el cóndilo medial (ver Figuras 77 y 78).

Carácter 386:

Lateral condyle of distal femur, position and size in ventral view: 0, positioned relatively laterally; 1, strongly inset medially.

Codificado como ? Cambiado a 0. El condilo lateral está ubicado lateralmente (ver Figuras 77 y 78).

Carácter 394:

Tibia, posterolateral margin of the distal end: 0, straight or convex; 1, concave.

Codificado como ? Cambiado a 1. El margen posterolateral del extremo distal de la tibia es cóncavo.

Carácter 395:

Mediocranial corner of distal tibia forms: 0, rounded, obtuse or near right angle, 1, sharp, acute angle.

Codificado como ? Cambiado a 0. El lado craneomedial del extremo distal de la tibia es redondeado.

Carácter 396:

Tibia, posterior side of the distal portion: 0, smooth and featureless; 1, dorsoventrally oriented groove or gap.

Codificado como ? Cambiado a 0. La cara posterior del extremo distal de la tibia es lisa.

Carácter 397:

Notch in distal tibia (with respective bump in the proximal astragalus): 0, absent, 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 1. En el extremo distal de la tibia hay una muesca para el proceso ascendente astragalar.

Carácter 398:

Lateral migration of the proximodistally oriented groove on the distal tibia: 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 0. No hay migración lateral del surco distal de la tibia.

Carácter 401:

Maximum expansion of distal tibia relative to proximal: 0, distal tibia is considerably less expanded than proximal tibia; 1, maximum expansion of distal tibia is roughly equal to that of proximal tibia, or greater

Codificado como 1. Cambiado a 0. El extremo proximal de la tibia es más grande que el extremo distal (ver Tabla 14).

Carácter 403:

Distal articular surface of tibia, forms an oblique angle with the long axis of the tibia in anterior and posterior views: 0, absent, inner and outer malleoli are roughly level with one another distally, forming a near right angle between the articular surface the

condyles form and the long axis; 1, present, outer malleolus extends further distally than the inner malleolus creating an oblique between the articular surface and the long axis; 2, present, inner malleolus extends further distally.

Codificado como ? Cambiado a 1. El maleolo lateral (o externo) es más distal que el maleolo medial (interno) (ver Figuras 80 y 81).

Carácter 406:

Fibula, anterior edge of the proximal portion: 0, rounded; 1, tapers to a point and arched anteromedially.

Codificado como ? Cambiado a 0. El extremo proximal de la fibula del lado anterior es redondeado.

Carácter 416:

Astragalus, anterior hollow: 0, shallow depression; 1, reduced to a foramen (extensor canal).

Codificado como ? Cambiado a 0. El proceso ascendente del astrágalo presenta una depresión (ver Figuras 84, 86 y 120).

Carácter 417:

Astragalus, proximal surface: 0, lacks a marked rimmed and elliptical fossa posterior to the anterior ascending process; 1, possesses a marked rimmed and elliptical fossa posterior to the anterior ascending process.

Codificado como 0. Cambiado a 1. El astrágalo presenta una marcada fosa elíptica posterior al proceso ascendente (ver Figuras 84 y 85).

Carácter 418:

Astragalus, posterior groove: 0, present; 1, absent.

Codificado como ? Cambiado a 1. No hay un surco posterior en el astrágalo.

Carácter 420:

Distal articular surface of astragalus: 0, relatively flat or weakly convex; 1, extremely convex and 'roller shaped'.

Codificado como ? Cambiado a 0. La superficie distal es recta a levemente cóncava (ver Figuras 84 a 86).

Carácter 421:

Astragalus-calcaneum, articulation: 0, free; 1, coossified.

Codificado como ? Cambiado a 0. Ambos elementos se encuentran libres.

Carácter 422:

Calcaneum, proximal surface: 0, facet for tibia absent; 1, well-developed facet for tibia present.

Codificado como ? Cambiado a 1. Existe una faceta tibial del lado posterior de la superficie proximal del calcáneo (ver Figura 87).

Carácter 423:

Calcaneum, calcaneal tuber: 0, present; 1, absent.

Codificado como 1. Cambiado a 0. El calcáneo posee un tubérculo calcaneal muy desarrollado (ver Figura 87).

Carácter 424:

Calcaneum, shape: 0, proximodistally compressed with a short posterior projection and medial process; 1, transversely compressed, with the reduction of these projections.

Codificado como ? Cambiado a 1. El calcáneo es transversalmente comprimido.

Carácter 425:

Calcaneum, fossa on the lateral surface: 0, absent; 1, present.

Codificado como ? Cambiado a 1. El lado lateral del calcáneo presenta una evidente fosa (ver Figura 87).

Carácter 426:

Distal tarsals: 0, ossified; 1, not ossified.

Codificado como ? Cambiado a 0. Al menos un tarsal distal se encuentra osificado (ver Figura 88).

Carácter 427:

Distal tarsal 4, posterior prong: 0, blunt; 1, pointed.

Codificado como ? Cambiado a 0. El tarsal distal 4 tiene el lado posterior redondeado (ver Figura 89).

Carácter 428:

Distal tarsal 4, medial side: 0, without a distinct medial process present in the anteroposterior middle of the element; 1, with a distinct medial process present in the anteroposterior middle of the element.

Codificado como ? Cambiado a 0. El tarsal distal 4 no tiene un proceso medial evidente (ver Figura 89).

Carácter 429:

Distal tarsal 4, proximal surface: 0, flat; 1, distinct, proximally raised region on the posterior portion (heel of Sereno and Arcucci, 1994).

Codificado como ? Cambiado a 0. La superficie proximal del tarsal distal 4 es lisa (ver Figura 89).

Carácter 432:

Metatarsal III: 0, roughly equal to or shorter than 50% of tibial length; 1, longer than 50% of tibial length.

Codificado como ? Cambiado a 0. El metatarsiano III es casi el %50 de la longitud de la tibia (ver Tabla 17).

Carácter 439:

Metatarsal IV, distal articulation surface: 0, broader than deep and nearly symmetrical; 1, deeper than broad (or as broad as it is deep) and asymmetrical.

Codificado como 0. Cambiado a 1. El extremo distal del matatarsiano IV es tan ancho como alto y asimétrico (ver Figuras 98 y 99).

