

UCH+FC  
Doc - EBE

R.896

C.1

**RELACIONES FILOGENÉTICAS Y  
BIOGEOGRÁFICAS DE LOS  
TITANOSAURIOS DE CHILE**

Tesis

Entregada a la  
Universidad de Chile  
En cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de

Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología  
Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por  
David Rubilar Rogers

2008

Director de Tesis: Alberto Veloso  
Co-Director: Alexander W. Kellner

**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACIÓN  
TESIS DE DOCTORADO**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato:

**DAVID RUBILAR ROGERS**

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación e la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día 17 de marzo de 2008.

**Director de Tesis:**

Dr. Alberto Veloso

**Co-director:**

Dr. Alexander Kellner

**Comisión de Evaluación de Tesis:**

Dr. Mauricio Canals

Dr. Marco Méndez

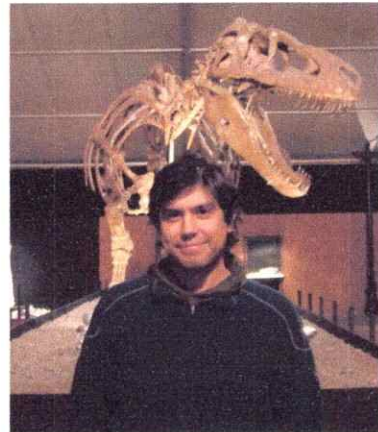
Dr. Felipe Hinojosa

*Esta tesis está dedicada a Carolina Simón.*

*El mayor regalo que la vida me ha dado.*

## Biografía

David Rubilar Rogers nació en Santiago en 1975. Su línea de investigación es el registro, biología y evolución de los dinosaurios. Ha publicado artículos en revistas como el *Journal of Vertebrate Paleontology*, *Ameghiniana* y la *Revista Geológica de Chile*. Ha participado de cursos y excavaciones paleontológicas en España, Argentina y la Antártica. Actualmente se desempeña como paleontólogo de vertebrados en la Sección Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural. Es parte de la Society of Vertebrate Paleontology.



## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al apoyo y confianza que me brindaron muchas personas e instituciones de las que estaré siempre agradecido y a las que también dedico este trabajo. A continuación intentaré recordar la mayor cantidad posible de nombres y trataré de expresar de la mejor manera mis más sinceros agradecimientos. En primer lugar agradezco al Dr. Alberto Veloso, director de tesis, por el constante apoyo y profunda confianza en mi trabajo con los huesos de dinosaurios, por guiarme y por su eterna paciencia. Marco Méndez fue sin duda un gran apoyo para mi desarrollo científico por su constante crítica y orientación en mi trabajo filogenético. También agradezco a la comisión evaluadora de tesis integrada además por Gloria Arratia, Ángel Spotorno, Felipe Hinojosa, y al presidente de la comisión Mauricio Canals por las importantes críticas y sugerencias a mi proyecto y avance de tesis.

Agradezco a Alexander Kellner por su apoyo en la investigación de los dinosaurios en Chile, su ofrecimiento para ser co-director de tesis y por el permitirme el acceso al espécimen DGM serie B en el Museo de Ciencias da Terra, Departamento Nacional de Produção Mineral en Rio de Janeiro.

Agradezco a Carolina Simon Gutstein, mi compañera, por su apoyo comprensión y constante ánimo para sacar adelante las tareas pendientes, así como por su espectacular disposición para discutir en torno de la paleontología. Sin su ánimo este trabajo aún estaría en preparación.

Esta es la instancia para agradecer a la familia, en especial a mis padres, por el apoyo siempre brindado en cualquier actividad de mi vida hasta las tareas más incomprensibles.

Agradezco a mis queridos amigos paleontólogos de vertebrados de Chile, Alexander Vargas y Mario Suárez por su amistad y siempre buena actitud para la discusión en evolución y por su gran apoyo en cualquier iniciativa paleontológica.

El Museo Paleontológico de Caldera fue un apoyo fundamental en la logística de los terrenos.

Agradezco a Ernesto Pérez D'Angelo por su amabilidad y buena disposición en las visitas al Laboratorio del Servicio Nacional de Geología y Minería. Al Dr. Mario Cozzuol, UFMG, por la asistencia en los programas de filogenia y excelente actitud para recibir mis dudas.

A Jorge Mpodozis y Michel Sallaberry por su amistad, amabilidad y notable deferencia en el estudio de los fósiles.

A mis amigos de promoción del doctorado por el apoyo y ayuda brindada. Marcela Vidal, Luis Flores, Maritza Sepúlveda y en especial agradezco a Eduardo Soto por su amabilidad y compañerismo.

A la familia Chiang-Grimberg, en especial a Fresia, por el apoyo brindado en los momentos difíciles y por el crecimiento en las interesantes conversaciones.

A Begno Tornini y Daniela Del Monte por su ayuda en los trabajos de terreno y siempre buena disposición para recorrer el desierto.

A Daniel Banchemo y Jocelyn Navarro por sus notables dibujos los que son importantes para graficar el trabajo paleontológico.

A Marisol Maira, secretaria de la Escuela de Postgrado, por su siempre buena disposición para ayudarme.

Agradezco a la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT) por otorgarme la beca de doctorado (2003-2007), por la beca de apoyo a la realización de tesis doctoral y la beca para asistencia a congresos y cursos cortos en el extranjero que me permitió presentar mis resultados en el 66<sup>th</sup> Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology la que se llevó a cabo en Ottawa, Canadá. También agradezco a The Jurassic Foundation Research Program por el financiamiento para la primera fase de los trabajos en terreno.

## INDICE

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	3
<b>Estructura de la Tesis</b> .....	5
<b>Capítulo I – Estado del Conocimiento en el Estudio de los titanosaurios (Dinosauria: Sauropoda)</b> .....	6
El registro de titanosaurios en Chile .....	16
Planteamiento de Hipótesis .....	19
<b>Capítulo II – 1° artículo sometido al Journal of Vertebrate Paleontology.</b>	
A new titanosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Cretaceous of the Atacama Region, Chile. ....	23
<b>Capítulo III – 2° artículo en preparación a ser enviado a Cretaceous Research.</b>	
A lithostrotian sauropod (Dinosauria: Titanosauria) from the Cretaceous of the Atacama Desert, Chile .....	62
<b>Capítulo IV – 3° artículo en preparación a ser enviado al libro “Vertebrados Fósiles de Chile”</b>	
Titanosaurios de Chile y su contexto filogenético y biogeográfico .....	84
<b>Capítulo V - Consideraciones finales: Análisis de Hipótesis Filogenéticas y Biogeográficas</b> .....	128
Conclusiones Generales.....	133
<b>Referencias bibliográficas</b> .....	135
<b>Apéndice: Breve referencia de los taxa utilizados en el análisis filogenético</b> .....	142

## RESUMEN

Los titanosaurios son los dinosaurios mejor documentados en capas cretácicas y además representan a los vertebrados más abundantes de todos los vertebrados terrestres mesozoicos de Chile. Sus huesos fósiles y pistas, de amplia luz de rastro, han sido hallados en varias localidades del norte del país en capas que datan del periodo Cretácico. En orden de establecer las relaciones filogenéticas de los ejemplares más completos conocidos en el país (SNGM-1; SGO.PV 961), se realizó un análisis cladístico de parsimonia utilizando los programas Paup y NONA/Winclada con las matrices más completas disponibles para Sauropoda y Titanosauria. Estos hallazgos aportan al entendimiento evolutivo de los titanosaurios, antes sintetizados en dos enfoques distintos: uno respaldado por una filogenia robusta con poco muestreo taxonómico (matriz diseñada para Sauropoda) y otro con poca resolución y consistencia, pero incluyendo a casi todos los titanosaurios conocidos hasta este momento (matriz diseñada para Titanosauria). Los resultados del estudio filogenético variaron dependiendo de la matriz empleada. En la topología obtenida de la matriz diseñada para Sauropoda, ambos especímenes fueron ubicados como Lithostrotia, clado que incluye al ancestro en común más reciente compartido entre *Saltasaurus* y *Malawisaurus*, más todos sus descendientes. En este análisis, Saltosauridae forma una familia derivada de titanosaurios, y los especímenes chilenos se ubicarían más cercanamente a este clado que a *Malawisaurus* (AMP: 3; LA: 434; IC: 0,66). Por otro lado, en la matriz diseñada para Titanosauria, ambos ejemplares chilenos se posicionan dentro del clado Saltosauridae. A diferencia de la configuración previa los especímenes chilenos se encuentran más afines a Saltosaurinae, subfamilia compuesta principalmente por especies gondwánicas, que a Opisthocoelicaudinae (AMP: 100; LA: 811; IC: 0,48). Además, este último clado incluye a *Malawisaurus* como un Saltosauridae, previamente considerado outgroup de este clado. Así, *Malawisaurus* es incorporado como taxón derivado de Saltosauridae, y el clado Lithostrotia, como un nodo contenido en esta familia. Si bien, en ambos análisis, los clados Saltosauridae, Saltosaurinae y Opisthocoelicaudinae corresponden a grupos monofiléticos, no es posible validar su condición de clados discretos ya que mostraron ser variables en cuanto a su composición taxonómica y por presentar una baja consistencia de soporte de sus nodos. En el caso de Lithostrotia (*sensu stricto*) este clado fue hallado parafilético en los análisis de la matriz de



Titanosauria, por no incluir a *Opisthocoelicaudiinae*. Sin embargo, el rápido colapso de los nodos que sustenta esta parafilia indica que tal condición puede ser variable. Desde un punto de vista taxonómico sistemático, el único consenso alcanzado entre todos los análisis (usando ambas matrices) es incluir a los especímenes chilenos como *Lithostrotia*, separándolos de formas como *Ampelosarus*, *Aeolosaurus*, *Paralititan* y *Argyrosaurus*. Por otra parte, desde el punto de vista biogeográfico, el cladograma de mayor muestreo taxonómico muestra que no es posible reconocer un árbol consistente con el modelo propuesto para la deriva continental. Así, la alternancia de taxa laurásicos y gondwánicos apunta en el sentido que esta distribución es el resultado de uno o varios eventos de dispersión. Los especímenes chilenos se encontrarían en un grupo que incluiría formas de América del Sur y Norte, India, Madagascar, África y Europa, por lo que genera tal complejidad que hace necesario nueva información para dilucidar las relaciones biogeográficas de los titanosaurios.

## ABSTRACT

Titanosaurs are the best documented dinosaurs of cretacic beds and moreover are the best known vertebrates of all the Mesozoic terrestrial vertebrates in Chile. Its fossil bones and trackways, of wide-gauge, have been found in many localities of northern Chile, in beds from the Cretaceous period. In order to establish the phylogenetic relationships of the most complete specimens in Chile (SNGM-1, SGO.PV 961), a parsimony cladistic analysis was carry out using the programs Paup and Nona with the most comprehensive matrix available for Sauropoda and Titanosauria. These findings contributes to the titanosaur evolutive knowledge, previously summarized in two different ways: one support by a robust phylogeny but with poor taxonomic sample (matrix designed for Sauropoda) and other with poor resolution and consistency, but including almost all known titanosaur taxa to this moment (matrix designed for Titanosauria). The results of the phylogenetic study were depending on the matrix used. In the resultant topology from the matrix designed to Sauropoda, both specimens are placed as Lithostrotia, a clade that includes the most recent common ancestor shared between *Saltasaurus* and *Malawisaurus* more all its descendents. In this analysis, Saltosauridae comprise a family of derived titanosaur, the Chilean taxa are more closely placed to this clade than to *Malawisaurus* (MPT: 3; TL: 434; CI: 0.66). By the other hand, in the matrix designed for Titanosauria, both Chilean specimens are placed inside the clade Saltosauridae. In contrast to the previous configuration, the Chilean specimens are closer to Saltosaurinae, subfamily composed principally by gondwanic species, than Opisthocoelicaudinae (AMP: 100; LA: 811; IC: 0.48). The latter clade also includes *Malawisaurus* as a Saltosauridae, previously considered outgroup of this clade. According that, *Malawisaurus* is incorporated as a derived taxon of Saltosauridae, and the clade Lithostrotia, as a node contained in this family. Although, in both analyses, the clades Saltosauridae, Saltosaurinae and Opisthocoelicaudiinae correspond to monophyletic groups, it is not possible to validate the condition of discreet clades, because they have shown to be variable in taxonomical composition and present nodes with low support. In the case of Lithostrotia (*sensu strict*), this clade was found paraphyletic in the analyses of the counterfoil of Titanosauria, for not including Opisthocoelicaudiinae. Nevertheless, the rapid collapse of the nodes that sustain this paraphyly indicates that such a condition can be a variable. From the systematic taxonomical point of view, the unique consensus of all analysis (using both matrixes) is to include the Chilean

specimens as *Lithostrotia*, separating them from forms like as *Ampelosarus*, *Aeolosaurus*, *Paralititan* and *Argyrosaurus*. By the other hand, from the biogeographic point of view, the cladogram of a more comprehensive taxonomical sample shows that is not possible to recognize a phylogeny consistent with the model propose for the continental drift. Thus, the alternance of laurasian and gondwanan taxa let us to argue that such a distribution is consistent with the dispersion model. The Chilean specimens are found in a group that includes forms from South and North America, India, Madagascar, Africa and Europe; which increases the complexity and makes necessary the incoming of new information to highlight the biogeographic relationships of the titanosaurs.

## **Estructura de la tesis**

La estructura de la presente tesis aborda el registro y descripción de nuevos especímenes fósiles, y la contextualización filogenética y paleogeográfica de este registro. Además de contribuir para el entendimiento de evolutivo y la distribución geográfica histórica del grupo de los titanosaurios en una perspectiva global.

Se presenta un capítulo introductorio a manera de establecer el marco teórico en que se desarrolla la tesis. En seguida son presentados dos artículos que dan cuenta de la descripción anatómica de los nuevos especímenes chilenos, su diagnose y posición sistemática filogenética. Un tercer artículo abarca los especímenes chilenos utilizandolos para testear dos hipótesis filogenéticas propuestas previamente, y a la luz de los resultados obtenidos, generar una nueva hipótesis de relacionamiento e historia biogeográfica más resolutive y robusta. Así la exposición de los trabajos realizados será distribuida como sigue.

**Capítulo I.** Estado del conocimiento en el estudio de los titanosaurios (Dinosauria: Sauropoda).

**Capítulo II.** A new titanosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Cretaceous of the Atacama Region, Chile.

**Capítulo III.** A lithostrotian sauropod (Dinosauria: Titanosauria) from the Cretaceous of the Atacama Desert, Chile.

**Capítulo IV.** Titanosaurios de Chile y su contexto filogenético y biogeográfico.

Revisión de las diferentes hipótesis filogenéticas de los Titanosauria y sus clados más exclusivos utilizando el registro fósil chileno en un sentido filogenético y biogeográfico.

**Capítulo V.** Consideraciones Finales: Análisis de hipótesis filogenéticas y biogeográficas.

Al final de la secuencia de manuscritos se encontrarán las consideraciones finales (análisis de hipótesis) y conclusiones generales de esta investigación.

**Apéndice:** breve descripción del material conocido para los ejemplares citados en el trabajo filogenético de manera de tener antecedentes de su anatomía, geografía y referencias.

## **CAPÍTULO I**

### **ESTADO DEL CONOCIMIENTO EN EL ESTUDIO DE LOS TITANOSAURIOS (DINOSAURIA: SAUROPODA)**

## ESTADO DEL CONOCIMIENTO EN EL ESTUDIO DE LOS TITANOSAURIOS

### (DINOSAURIA: SAUROPODA)

Los titanosaurios son un grupo de dinosaurios saurópodos, es decir, herbívoros de cuello y colas largas y extremidades dispuestas a manera de pilares. La evolución y biología de estos animales se ha transformado en un tema de alto perfil en la paleontología de vertebrados. En años recientes, diferentes aspectos de su biología han sido develados por el notable número de hallazgos, en diferentes partes del mundo, de ejemplares que incluyen casi la totalidad del esqueleto, como por ejemplo, *Rapetosaurus krauseni* Curry-Rogers y Forster 2001 (Fig. 1). Estos especímenes son virtualmente completos e incluyen, en algunos casos, el cráneo, que era prácticamente desconocido hasta hace un par de décadas (Fig. 2). Este hecho ha permitido entender la anatomía de otros ejemplares más fragmentarios, los que representan más de la mitad de las especies conocidas. Otros aspectos de su biología, tales como su conducta y desarrollo, han sido interpretados a partir de nuevos descubrimientos que han develado, como en el caso del sitio de anidamiento de Aucamahuida en la Patagonia Argentina, el descubrimiento de embriones fosilizados (Fig. 3); algunos de ellos, con impresiones de piel (Chiappe et al., 1998) (Fig. 4) y dientes de huevo (Garcia, 2007) (Fig. 5). Estos embriones han hecho posible conocer el desarrollo de los titanosaurios desde sus más tempranos estadios ontogenéticos, datos que han sido empleados para detectar posibles patrones evolutivos al ser contrastados con ontogenias de formas ancestrales (Chiappe et al., 2001; Salgado et al., 2005) (Fig. 6). Otros hallazgos incluyen algunos titanosaurios de más de 30 metros, siendo de los dinosaurios más grandes conocidos, tal es el caso de *Argentinosaurus huinculensis* Bonaparte y Coria 1993 y *Paralititan stromeri* Smith et al. 2001 (Fig. 7). Mientras que, en un sentido opuesto, se ha podido establecer una tendencia al enanismo en algunas especies basales, como el caso de *Europasaurus holgeri* Sander et al. 2006, y hasta en clados enteros como el caso de la subfamilia Saltosaurinae (Fig. 8). El resumen de toda esta información ha permitido identificar patrones evolutivos en diferentes ramas del linaje, convirtiendo a este grupo en uno de los clados dinosaurianos más ampliamente estudiados en el último tiempo.

Actualmente, los titanosaurios, representan cerca de un tercio del total de los dinosaurios saurópodos (34% de las 121 especies de saurópodos) y el 6 % de las 661 especies de dinosaurios conocidos (Wilson, 2006). Pese a haber sido descubiertos en la segunda mitad del siglo XIX

(Falconer, 1868; Lydekker, 1877; Lydekker, 1879; Seeley, 1869, 1876) y ser de los dinosaurios no avianos mejor representados, en cantidad en el registro fósil, la naturaleza fragmentaria de la mayoría de los especímenes descubiertos ha dejado, una estela de incertidumbre en aspectos tales como sus orígenes y las relaciones evolutivas de los grupos que componen los clados más exclusivos (e.g. Saltosauridae). Hasta el momento, las más de 30 especies conocidas (Fig. 9 y 10) provienen de todos los continentes con la excepción temporal de la Antártica, siendo los del hemisferio austral, en particular América del Sur, en donde se ha documentado la mayor parte de ellos (63%). No obstante, su amplia distribución, y dada la misma parcialidad de la mayoría de los fósiles recuperados, se hace difícil entender estos taxa en un contexto evolutivo y biogeográfico.

En años recientes nuevos análisis filogenéticos de los titanosaurios se han centrado en establecer las relaciones de los grupos más exclusivos de Titanosauria, donde se ha detectado la mayor incongruencia entre las diferentes hipótesis (Fig. 11). Wilson (2002) sustentó filogenéticamente al clado Saltosauridae (Fig. 11) a partir del hallazgo de una serie de sinapomorfías encontradas en ejemplares en titanosaurios de América del Norte, Sur y Asia. Así definió a este clado como aquel formado por todos los descendientes del ancestro en común más reciente compartido entre *Saltosaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980 y *Opisthocoelicaudia skarzynskii* Borsuk-Bialynicka 1977. A su vez, en el mismo análisis, se da soporte para las subfamilias Saltosaurinae (que incluyen al ancestro en común más recientemente compartido entre *Saltosaurus loricatus* y *Neuquensaurus australis* Powell 1992) y Opisthocoelicaudiinae (que incluyen al ancestro en común más recientemente compartido entre *Opisthocoelicaudia skarzynskii* y *Alamosaurus sanjuanensis* Gilmore 1922). Si bien esta hipótesis filogenética carece de la mayor parte de los taxa de titanosaurios (fueron considerados sólo los taxa más completos para obtener una mayor resolución cladística) apunta a distinguir dos clados discretos uno de Laurasia (Opisthocoelicaudiinae) y el otro de Gondwana (Saltosaurinae). Dada la robustez de la hipótesis planteada por Wilson (2002), esta topología y su respectiva matriz han sido ampliamente aceptados y utilizados en trabajos posteriores (e.g. Harris y Dodson, 2004).

Sin embargo, el más reciente y completo análisis llevado a cabo por Curry-Rogers (2005) plantea la necesidad de revisar y reevaluar los caracteres usados en la definición de Saltosauridae de Wilson (2002) ya que, al ampliar el muestreo taxonómico y el número de caracteres, la robustez de los cladogramas obtenidos decrece notablemente. Así, en este último análisis, el

clado Saltosauridae incluye formas de titanosaurios consideradas por Wilson (2002) como basales a Lithostrotia (grupo más inclusivo de titanosaurios que incluye como una rama a Saltosauridae).



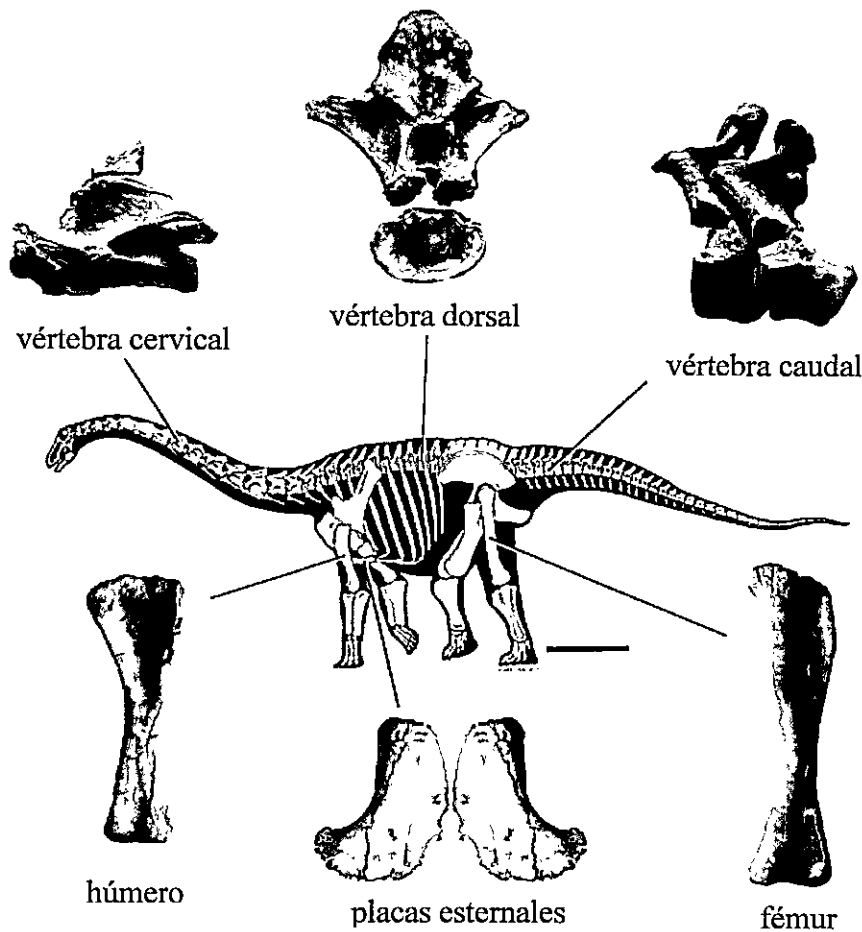


Fig. 1. *Rapetosaurus krauseni* uno de los ejemplares más completos de titanosaurios procedente del Cretácico Tardío de Madagascar. Las partes indicadas en blanco corresponden a los elementos no hallados. Tomado de Curry-Rogers y Forster (2001). Barra = 1m.

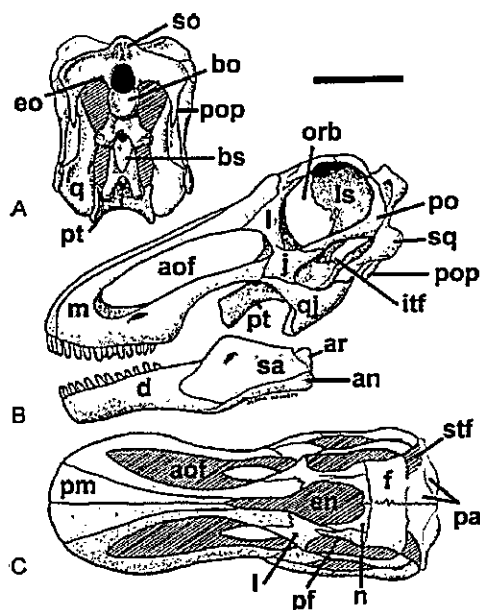


Fig. 2. Detalle del cráneo de *Rapetosaurus krauseni*. Hasta el descubrimiento de este ejemplar la naturaleza de su forma era prácticamente desconocida. Ahora se entiende, en términos generales esta condición como convergente a diplodocidos. Tomado de Curry-Rogers y Forster (2004). Barra = 10 cm.

Abreviaciones: an: angular; aof: fenestra antorbital; ar: articular; bo: basioccipital; bs: basisenoide; d: dentario; en: narina externa; eo: exoccipital; f: frontal; itf: fenestra infratemporal; j: jugal; l: lacrimal; ls: lateroesenoide/orbitoesenoide; m: maxilla; n: nasal; orb: órbita; pa: parietal; pf: prefrontal; pm: premaxilla; po: posorbital; pop: proceso paraoccipital; pt: pterigoide; qj: cuadrado-jugal; q: cuadrado; sa: surangular; so: supraoccipital; stf: fosa supratemporal.

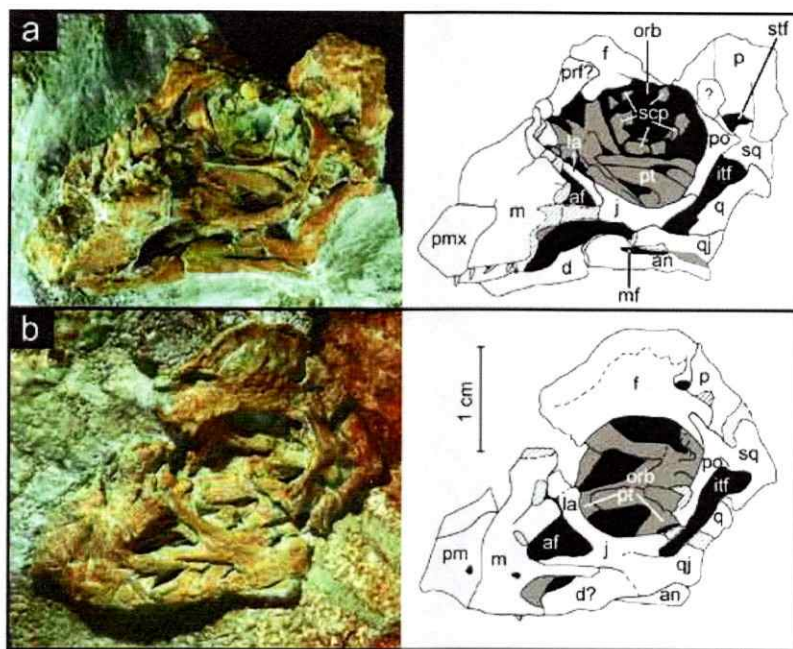


Fig. 3. Fotografías y dibujos de dos cráneos de embriones de titanosaurios. Tomado de Chiappe et al. (2001). Abreviaciones: **an**: angular; **af**: fenestra antorbital; **d**: dentario; **f**: frontal; **itf**: fenestra infratemporal; **j**: jugal; **la**: lacrimal; **m**: maxilla; **mf**: fosa mandibular; **orb**: órbita; **p**: parietal; **prf**: prefrontal; **pmx**: premaxilla; **po**: posorbital; **pt**: pterigoide; **qj**: cuadrado-jugal; **q**: cuadrado; **scp**: placa esclerótica; **sq**: escamoso; **stf**: fosa supratemporal.

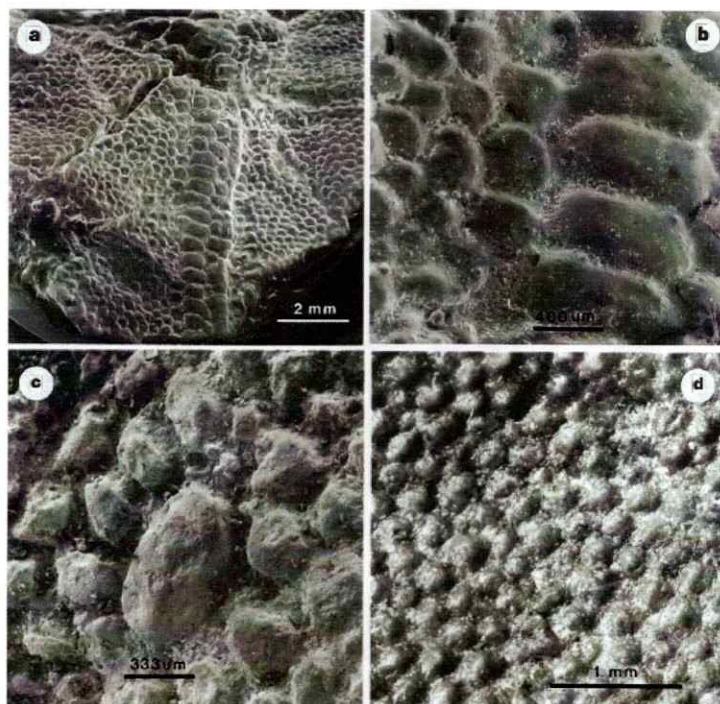


Fig. 4. Impresiones de piel de titanosaurio procedentes de la Patagonia Argentina. En estas imágenes se puede observar la textura de sus escudos dérmicos. Tomado de Chiappe et al. (1998).

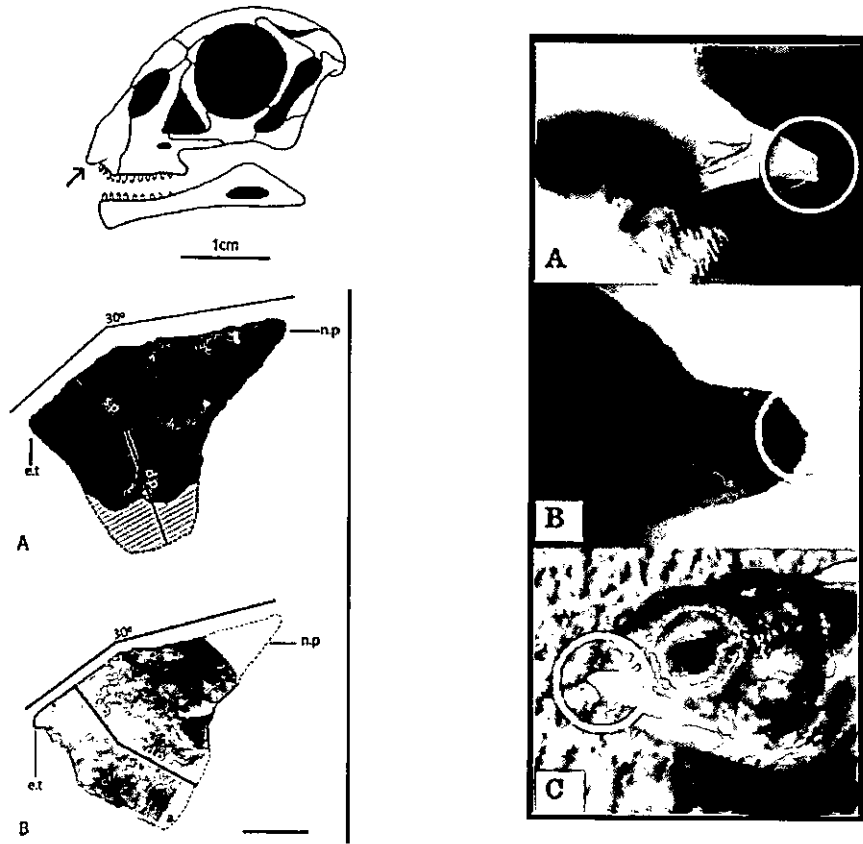


Fig. 5. Izquierda, dientes de huevo hallados en embriones de titanosaurios, incados por la flecha en el esquema y en los fósiles. Derecha, diferentes ejemplos en aves, cocodrilos y tortugas de este mismo elemento. Tomado de García (2007). Abreviaciones: np, proceso nasal; et, diente de huevo; sp, porción sinfiseal; dp, porción dentigeral.

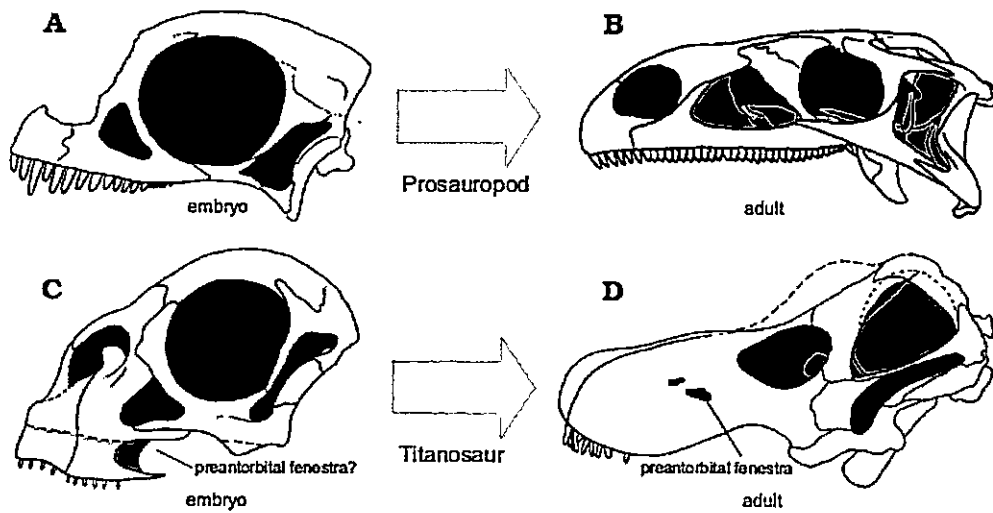


Fig. 6. Comparación entre cambios ontogenéticos de un prosaurópodo y de un titanosaurio. Tomado de Salgado et al. (2005). Traducción. Embryo: embrión; adult: adulto; preantorbital fenestra: fenestra preantorbital; prosauropod: prosaurópodo; titanosaur: titanosaurio.

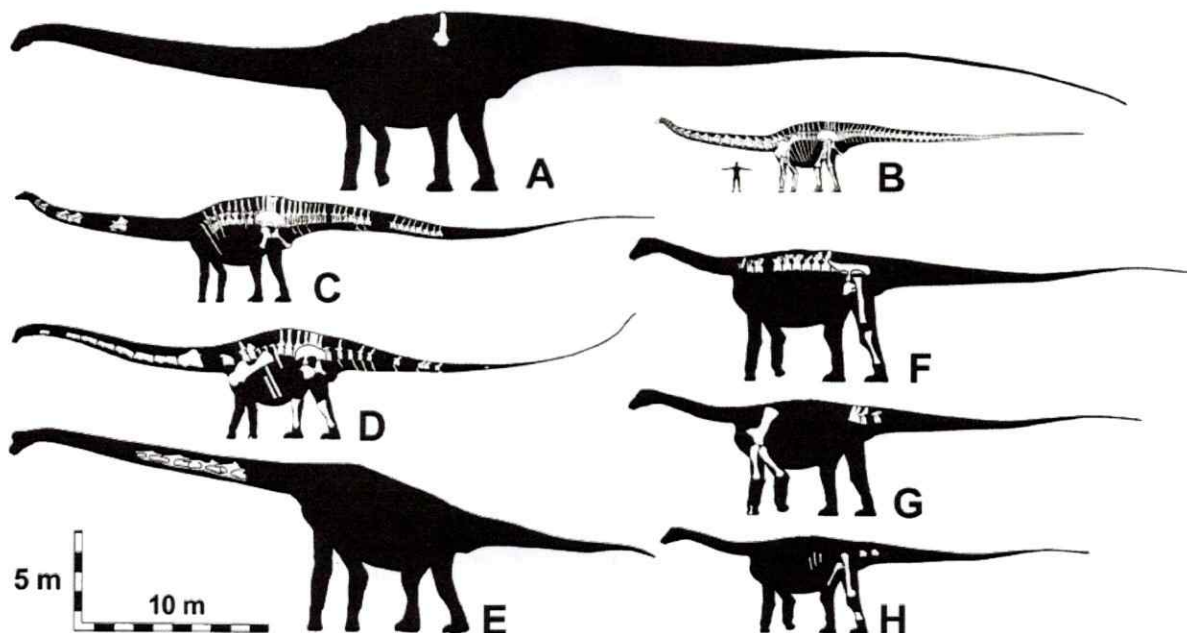


Fig. 7. Reconstrucción de las siluetas de los dinosaurios más grandes conocidos entre ellos los saurópodos titanosaurios *Argentinosauros* (F), *Paralititan* (G) y *Antarctosaurus* (H). Tomado de Carpenter (2006).

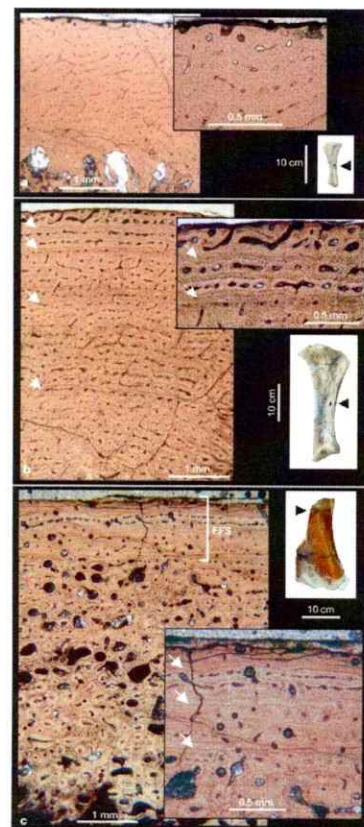
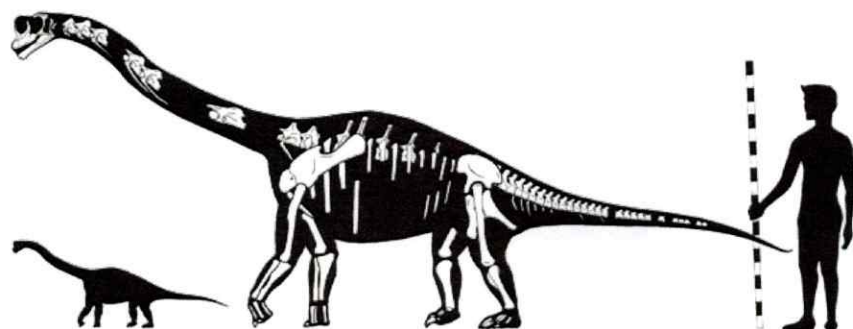


Fig. 8. Izquierda, reconstrucción de esqueleto y contorno de *Europasaurus holgeri*. © Octavio Mateus, Museo de Lourinha). Derecha, cortes de huesos de *Europasaurus* en diferentes estadios ontogenéticos. Tomado de Sander et al. (2006).

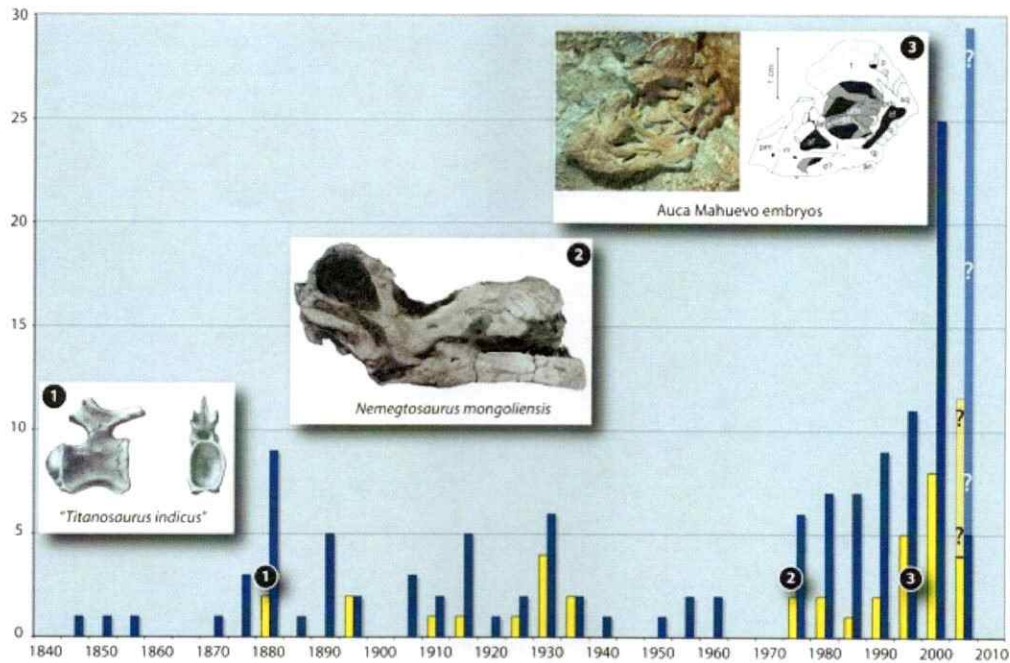


Fig. 9. Número de especies de saurópodos (en azul) contrastado con el de especies de titanosaurio en amarillo (estimadas desde el año 2005).

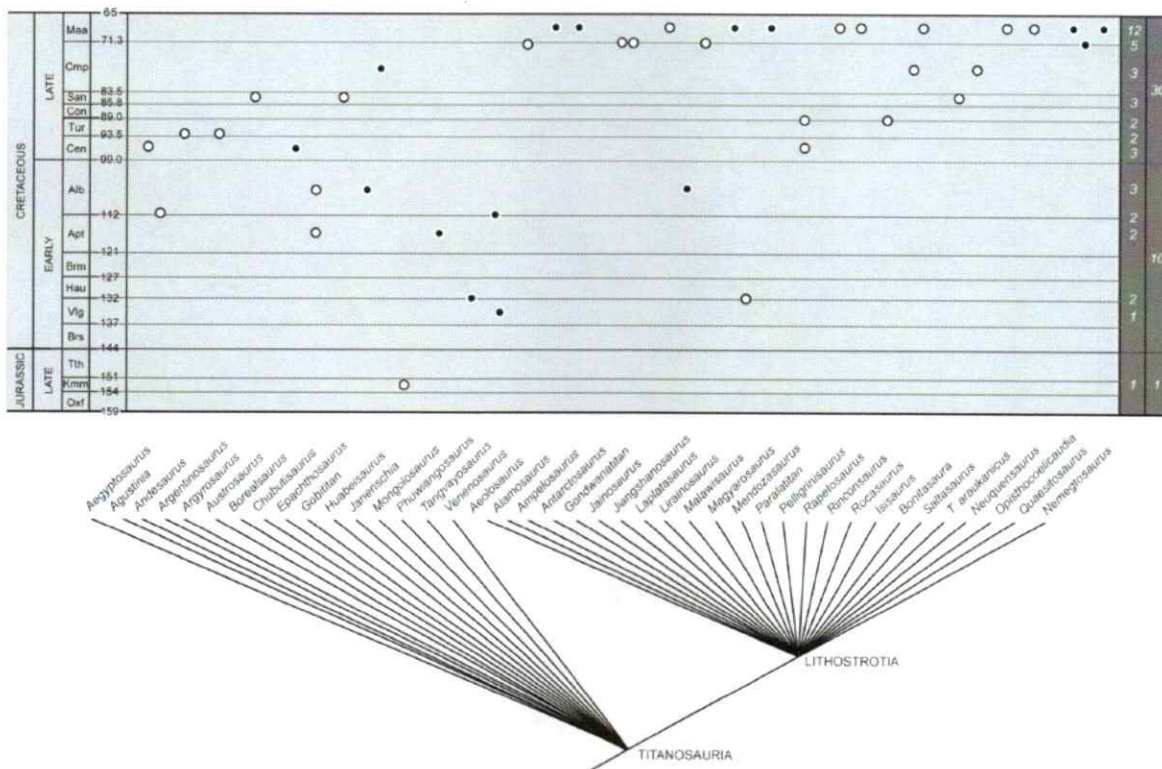


Fig. 10. Distribución geográfica y temporal de todos los géneros conocidos de titanosaurios. Los círculos rellenos corresponden a formas laurásicas mientras que los círculos en blanco a los especímenes gondwanicos. Tomado de Wilson (2006).

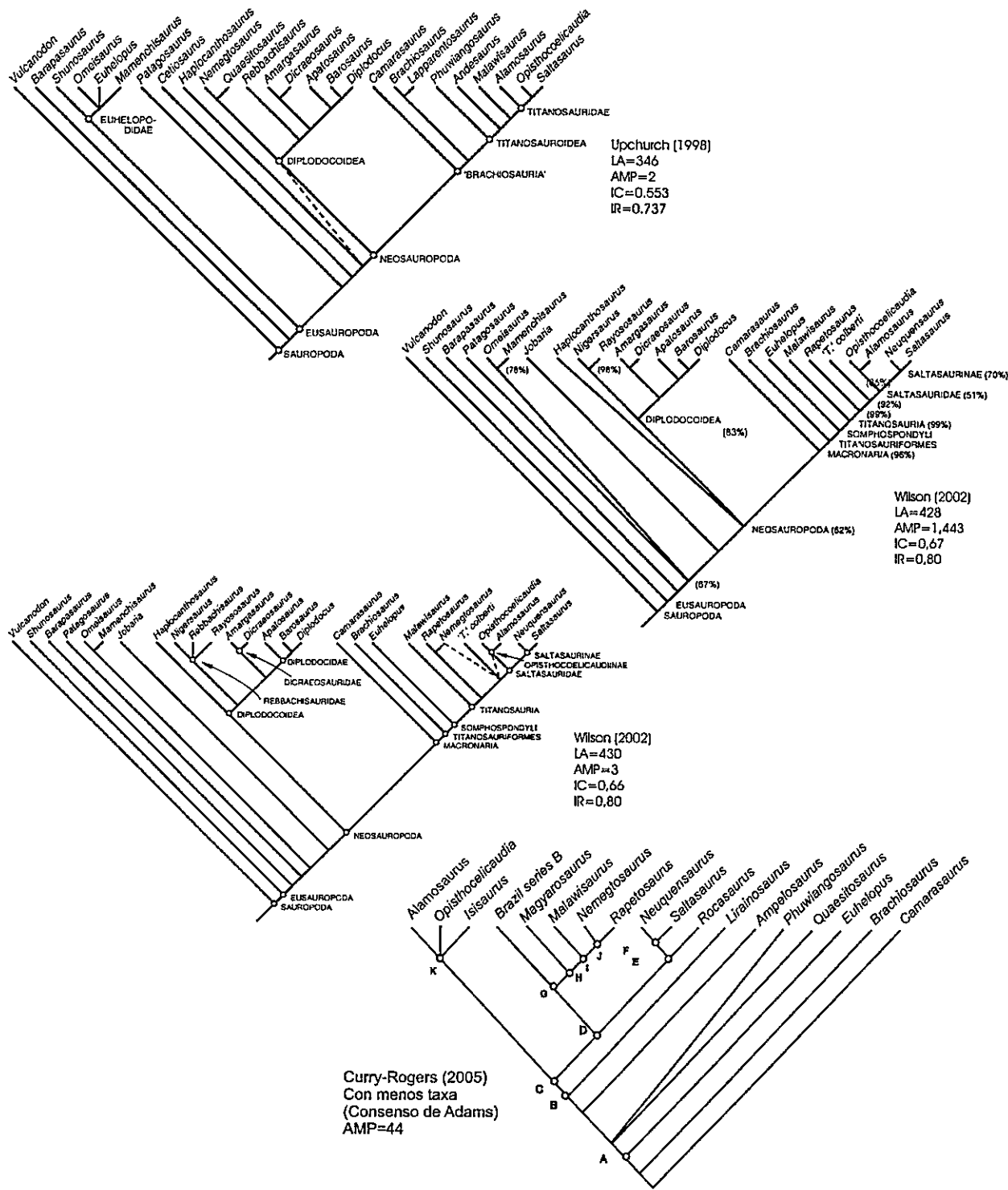


Fig. 11. Diversas hipótesis filogenéticas de las relaciones de los titanosauros. Cada una estos árboles indica la referencia.

## El registro de titanosaurios en Chile

En Chile, al igual que en otros países de América del sur, los titanosaurios son los dinosaurios mejor documentados en capas cretácicas, además de representar los vertebrados más abundantes de todos los vertebrados terrestres mesozoicos. Sus huesos fósiles y pistas, de amplia luz de rastro, han sido hallados en varias localidades del norte del país en capas que datan del periodo Cretácico (Rubilar-Rogers, 2003; Moreno et al., 2000; obs. pers.). Sin embargo, hasta hace algún tiempo, la investigación nacional daba cuenta de materiales fósiles fragmentarios descritos a fines de la década del 60. Estos ejemplares fueron referidos a una especie conocida de Argentina (*Antarctosaurus wichmannianus*) por Casamiquela et al. (1969) y a un Titanosauridae indeterminado. Dos décadas más tarde fueron reportados restos que fueron asignados, sólo por su tamaño y edad, a titanosaurios por Taquet (en Salinas et al., 1991). Desde esta fecha la búsqueda sistemática de vertebrados terrestres mesozoicos ha permitido incorporar nuevos registros fósiles y entender estos hallazgos en un sentido evolutivo y biogeográfico. Así en en el último par de décadas nuevos descubrimientos realizados en el norte del país están cambiando notablemente nuestro conocimiento sobre las faunas de dinosaurios. Estos hallazgos se contextualizaron a través de una hipótesis filogenética que diera cuenta de sus relaciones de parentesco con otros ejemplares de saurópodos titanosaurios. Además, y desprendido de los resultados filogenéticos, aspectos de la biogeografía de estos animales son deducidos para entender el contexto en el cual se originaron los diferentes linajes de titanosaurios.

El espécimen más completo conocido de dinosaurio corresponde al ejemplar SNGM-1 (depositado en el Laboratorio de Paleontología del Servicio Nacional de Geología y Minería – SERNAGEOMIN - en Santiago) que corresponde al espécimen más completo de titanosaurio descubierto, hasta el momento, en Chile y en el margen pacífico de América del Sur. Está compuesto por elementos apendiculares como el húmero, fémur, isquion; y elementos del esqueleto axial, tales como vértebras cervicales y dorsales. Seguido a este descubrimiento, se encuentra el espécimen SGO.PV 961 (depositado en la Sección de Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural) que lo sigue en completitud, representado por: húmero casi completo, fémur, fragmento de placa esternal?, costilla, vertebras dorsales y caudal.

Los lugares de muestreo, donde se localizaron y extrajeron estos ejemplares, corresponden a dos nuevos sitios paleontológicos. SNGM-1 fue hallado en un afloramiento de sedimentos cretácicos en Quebrada La Higuera, a unos 70 km al sur de la ciudad de Copiapó, Región de

Atacama (Fig. 12). Estos afloramientos pertenecen a la Formación Hornitos, secuencia estratigráfica que data del Cretácico Superior (Fig. 13). SGO.PV 961, proviene de otro sitio, ubicado a unos 80 km al norte de la ciudad de Calama (Región de Antofagasta) (Fig. 12), y fue descubierto en una secuencia de areniscas rojizas pertenecientes a la Formación Tolar (Cretácico Superior – Paleoceno) (Fig. 12 y 13).

Dado el aporte de los nuevos ejemplares chilenos, de los cuales fue reconocida una nueva especie de titanosaurio (SNGM-1, Rubilar et al., artículo n°1 de esta tesis) y en orden de establecer las relaciones filogenéticas de estos especímenes en el contexto mencionado arriba, se realizó un análisis cladístico de parsimonia utilizando los programas Paup y NONA/Winclada con las matrices más completas disponibles para filogenia de Sauropoda y Titanosauria. También se revisaron las definiciones en sistemática filogenética para los nodos más exclusivos de Titanosauria, en especial en orden de entender la monofilia de Saltosauridae y de las subfamilias Opisthocoelicaudiinae y Saltosaurinae.

A partir de los problemas observados en las propuestas filogenéticas y biogeográficas existentes, se hizo necesario replantear la base metodológica empleada en la construcción de las matrices conocidas para titanosaurios de manera de proponer una nueva hipótesis cladística que cumpla con los requisitos de poseer altos valores de consistencia y robustez en la o las topologías resultantes teniendo, a su vez, un gran muestreo taxonómico que incluya a la mayor cantidad posible de titanosaurios. En este sentido la inclusión de una nueva especie, que posee gran parte del esqueleto, y un nuevo espécimen, ambos colectados en el norte de Chile, es fundamental para establecer una nueva hipótesis evolutiva para este clado. Sobre la base de la hipótesis filogenética planteada en este trabajo, se postulan hipótesis biogeográficas que intentan explicar los posibles patrones que dan cuenta de la distribución cosmopolita de estos animales y, a su vez, que otorguen un contexto para explicar en particular su distribución en Chile. Durante el Mesozoico, el territorio nacional ocupaba el margen occidental del megacontinente de Gondwana, de lo cual no se tenía un buen registro hasta el momento. A partir de estos datos se dará un contexto evolutivo aportando con una primera aproximación al entendimiento de la dinámica de las faunas de vertebrados de ecosistemas terrestres mesozoicos de Chile.

Estos antecedentes además fueron contextualizados en hipótesis filogenéticas y sus hipótesis biogeográficas anidadas.





Fig. 12. Lugares donde fueron colectados fósiles de titanosaurios.

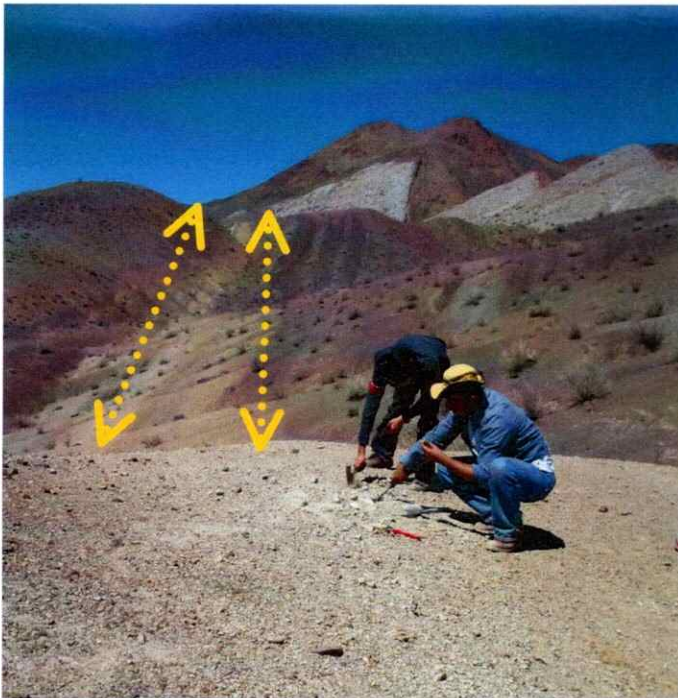


Fig. 13. Izquierda, afloramiento de la Formación Hornitos. Las flechas amarillas indican los niveles donde fueron colectados fósiles de titanosaurios. Derecha, trabajos de extracción de titanosaurios en el Desierto de Atacama en afloramientos de la Formación Tolar.

## **Planteamiento de Hipótesis**

### **Hipótesis de trabajo**

La familia Saltosauridae en América del Sur estaría compuesta por las subfamilias Saltosaurinae y Opithocoelicaudiinae, es decir, esta última subfamilia no estaría restringida a Laurasia. A partir de esta hipótesis se esperaba que:

A. Existieran mayores afinidades entre formas de Sudamérica, incluidos SNGM-1 y SGO.PV 961, con el género *Opithocoelicaudia* de Asia Central.

B. En las topologías resultantes de los análisis cladísticos, los taxa sudamericanos compartirían un ancestro común más reciente con *Opithocoelicaudia*, es decir, aparecerían anidados en Opithocoelicaudiinae.

### **Hipótesis anidada (dispersión)**

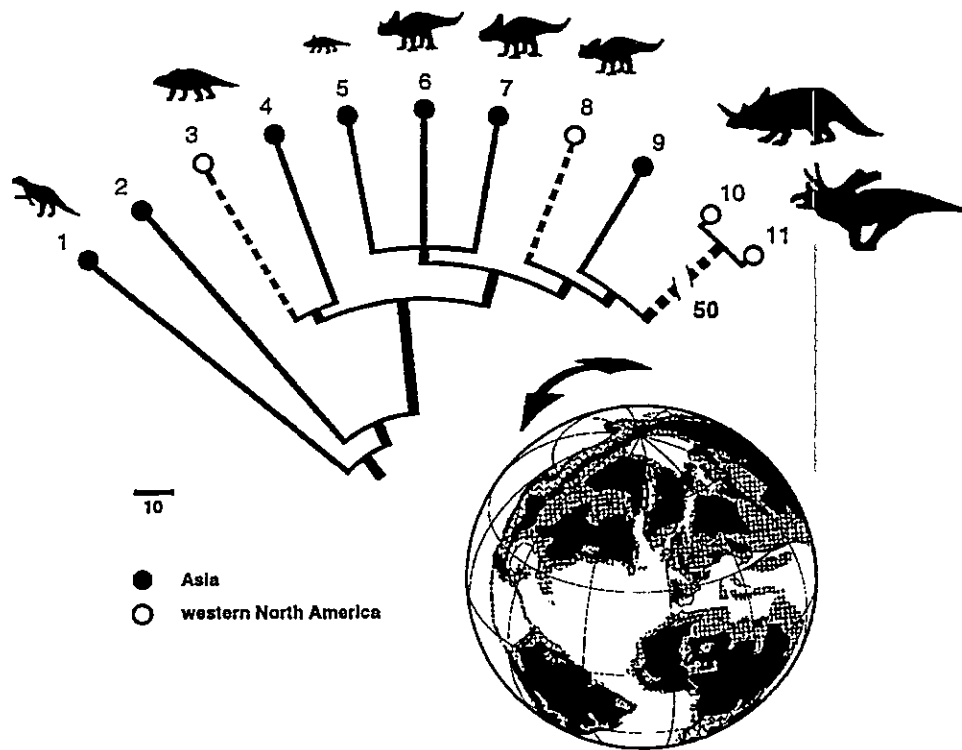
La distribución de la familia Saltosauridae es el resultado de uno o varios eventos de dispersión. A partir de esta hipótesis se esperaba que:

A. Alternancia de taxa de Laurasia y Gondwana en la topología resultante.

B. No hubiera congruencia entre la distribución de taxa del cladograma y el modelo de deriva continental.

C. El origen de Saltosauridae es posterior al surgimiento del mar de Tethys.

D. Evidencia geológica independiente de un corredor o corredores terrestres debería ser consistente con el tiempo estimado para el o los eventos de dispersión.



Cladograma que muestra la alternancia de taxa, en el cladograma, entre formas asiáticas y norteamericanas de ceratópsidos en congruencia para el corredor Cretácico entre estos continentes. Estos datos son consistentes con una dispersión para explicar la distribución de estos dinosaurios. Tomado de Sereno (1998).

### Hipótesis alternativa

*Opisthocoelicaudiinae* y *Saltosaurinae* son grupos monofiléticos restringidos a Laurasia y Gondwana respectivamente. A partir de este supuesto se esperaba que:

A. Los *Saltosauridae* sudamericanos estuvieran anidados en *Saltosaurinae* o que compartieran un ancestro en común más reciente con *Saltasaurus* que con *Opisthocoelicaudia*.

B. En las topologías resultantes SNGM-1 y *Trigonosaurus* (serie B) compartirían un ancestro en común más reciente con *Saltasaurus* que con *Opisthocoelicaudia* y que las sinapomorfías caracterizadas preliminarmente fuesen convergencias.

### Hipótesis anidada (vicarianza)

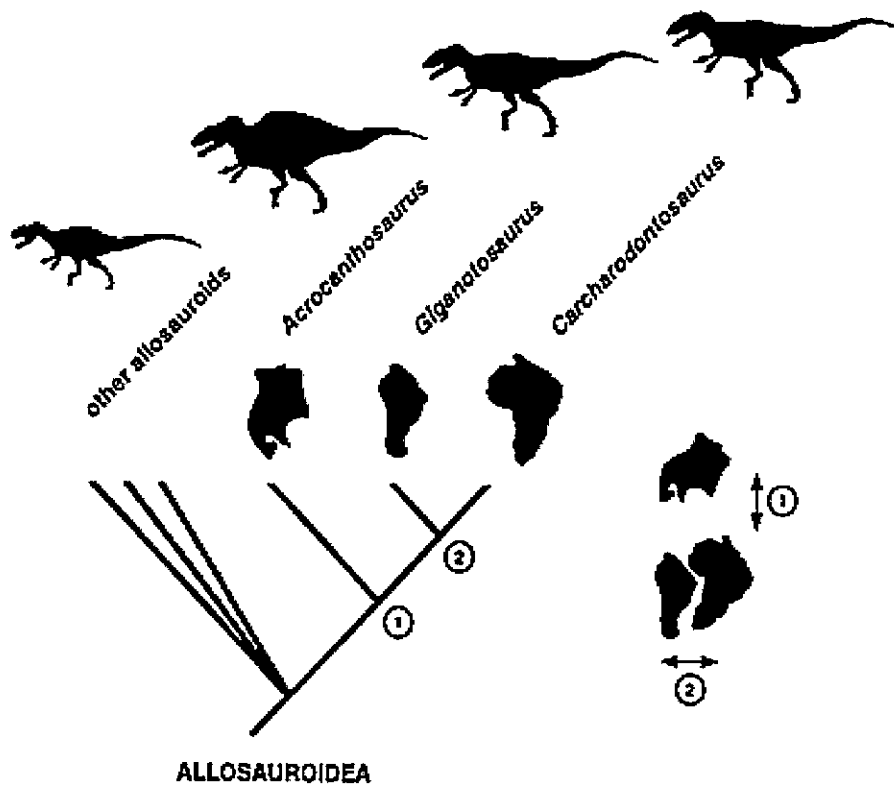
La distribución de Saltosauridae es explicado por un evento de vicarianza. A partir de este supuesto se esperaba que:

A. Opisthocelicaudiinae estaría restringido a Laurasia y Saltosaurinae a Gondwana.

Congruencia cladograma-modelo de deriva continental

B. El origen de Saltosauridae es previo al surgimiento del Tethys.

C. Saltosauridae tendría un origen en Pangea y distribución cosmopolita. La ausencia de fósiles de esta familia podría ser explicada por un sesgo en el registro fósil y/o por eventos de extinción regional.



Cladograma que muestra la congruencia entre cladograma de área cladograma taxón para los dinosaurios Allosauroidea. Tal cladogénesis es consistente con el modelo de deriva continental.

Tomado de Sereno (1998).

### **Hipótesis anidada (vicarianza-dispersión)**

La distribución de Saltosauridae es el resultado de una combinación de eventos de vicarianza y dispersión.

A partir de este supuesto se esperaba que:

No hubiera congruencia entre la distribución geográfica y filogenética para los taxa.

B. Alternancia de taxa.

C. El origen de Saltosauridae es previo al surgimiento del mar de Tethys.

D. Saltosauridae tendría un origen en Pangea y distribución cosmopolita. La ausencia de fósiles de esta familia podría ser explicada por un sesgo en el registro fósil y/o por eventos de extinción regional.

## **CAPÍTULO II**

**1º ARTICULO SOMETIDO AL**

***JOURNAL OF VERTEBRATE PALEONTOLOGY***

**A NEW TITANOSAUR (TITANOSAURIA: LITHOSTROTIA) FROM THE  
CRETACEOUS OF THE ATACAMA REGION, CHILE**

**D. Rubilar-Rogers**

**A. Vargas**

**J. Iriarte**

**C. Arévalo**

**A NEW TITANOSAUR (TITANOSAURIA: LITHOSTROTIA) FROM THE  
CRETACEOUS OF THE ATACAMA REGION, CHILE**

DAVID RUBILAR-ROGERS<sup>1</sup>, ALEXANDER VARGAS<sup>2</sup>, JOSÉ IRIARTE<sup>3</sup> and CARLOS  
ARÉVALO<sup>4</sup>

1. Sección Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago, Chile,

drubilar@mnhn.cl;

2. Department of Ecology and Evolutionary Biology, Yale University, New Haven, Connecticut

06520, USA;

3. Department of Ecology and Evolutionary Biology, Brown University, 80 Waterman st.,

Providence, RI 02912, USA;

4. Servicio Nacional de Geología y Minería, Av. Santa María 0104, Santiago, Chile

RH: RUBILAR-ROGERS ET AL. –TITANOSAUR FROM ATACAMA REGION

ABSTRACT – A new titanosaurid sauropod, SNGM-1 gen. et sp. nov. is described based on a partial skeleton of a near-adult specimen from the Upper Cretaceous (Maastrichthian?) beds of the Hornitos Formation, Atacama Region, northern Chile. The holotype consists of appendicular elements (femur, humerus and ischia) and axial elements (cervical and dorsal vertebrae). The fossil closely resembles the recently named *Trigonosaurus pricei* from Minas Gerais, Brazil (previously known as Titanosaurinae indet., DGM serie B). SNGM-1 is a small sized (7-8 m approx.), slender-limbed titanosaurid with dorsal vertebrae having low neural spines. Autapomorphies characterizing the new taxon include the unique combination of a short posterior process of the ischium and posterior dorsal vertebrae presenting accessory supradiapophyseal laminae and loss of diapo-postzygapophyseal laminae. A preliminary phylogenetic analysis indicates that SNGM-1 is a derived Listhostrophia closer to Saltasauridae than *Malawisaurus dixeyi*. This dinosaur is the most complete dinosaur recorded for the pacific margin of South America.

Resumen – Se describe un nuevo saurópodo titanosáurido SNGM-1 gen. et sp. nov., basado en un esqueleto parcial de un espécimen subadulto proveniente de las capas del Cretácico Superior (Maastrichthian?) de la Formación Hornitos, Región de Atacama, norte de Chile. El holotipo consiste de elementos apendiculares (fémur, humero e isquion) y axiales (vértebras cervicales dorsales y caudales). El fósil se asemeja al recientemente nombrado *Trigonosaurus pricei* de Minas Gerais, Brasil (previamente conocido como Titanosaurinae indet., DGM serie B). SNGM-1 es un titanosáurido de tamaño pequeño (7-8 m aprox.), de extremidades gráciles, con vértebras dorsales de espinas neurales bajas. Autapomorfias que caracterizan este nuevo taxón incluyen la combinación única de un proceso posterior del isquion corto con vértebras dorsales posteriores presentando láminas accesorias supradiapofisiales y pérdida de láminas diapo-postzigapofisiales.



Un análisis filogenético preliminar indica que SNGM-1 es un Lithostrotia derivado más cercano a Saltosauridae que a *Malawisaurus dixeyi*. Este dinosaurio es el más completo saurópodo registrado para el margen pacífico de América del Sur.

## INTRODUCTION

Titanosaurs and their relatives are the most common dinosaurs during the Cretaceous in South America, especially during the Upper Cretaceous. Different new findings in the world together with new phylogenetic analysis have transformed this group in one of the best known and debated of the dinosaurs (McIntosh, 1990; Calvo and Bonaparte, 1991; Salgado and Coria, 1993; Upchurch, 1995, 1998, 1999; Salgado and Calvo, 1997; Csiki, 1999; Sanz et al., 1999; Wilson, 1999, 2002; Wilson and Carrano, 1999; Wilson et al., 1999; Calvo and Gonzalez-Riga, 2003; Campos et al., 2005; Kellner et al., 2005; Curry-Rogers, 2005; Kellner et al., 2006). Although the titanosaurs are abundant in number of species and fossil record in South America, the occurrence of these sauropods is scarce in the Pacific margin of the continent. This is due to the fact great part of this region was covered by interior seas in the Mesozoic. The titanosaur fossil record in this side of the continent is limited to a few references describing isolated and fragmentary material. Four articulated caudal vertebrae have been described for the Upper Santonian to Campanian of the Celestín Formation in north of Perú (Mourier et al., 1986).

In Chile, the titanosaur bones are the most representative dinosaur remains (Rubilar-Rogers, 2003) and are currently known from three localities: teeth, part of left scapula-coracoid, distal end of a right humerus, anterior face of a dorsal vertebra, a caudal centrum and piece of a metapod from Pichasca (Viñita Formation, Upper Cretaceous), Coquimbo Region (Casamiquela et al., 1969; Vargas et al., 2000a); a fragment of left humerus and rib pieces from Cerro Algarrobito (Hornitos Formation, Upper Cretaceous), Atacama Region (Chong, 1985); a right femur, dorsal vertebrae part of a humerus from the Quebrada Cortadera (Tolar Formation, Upper Cretaceous), Antofagasta Region (Vargas et al., 2000b; Rubilar-Rogers, 2005). A possible fourth

locality is Quebrada Pajonales where "big long bones" were found (Pajonales Formation, Upper Cretaceous), Antofagasta Region (Salinas et al., 1991).

In this work new titanosaur material is presented belonging to a new species, SNGM-1 gen. et sp. nov. The fossil was collected during a geological survey carried out by the National Service of Geology and Mining of Chile (Servicio Nacional de Geología y Minería, SERNAGEOMIN). The location is found south of the city of Copiapó (Atacama Region, northern Chile) in strata belonging to the Hornitos Formation, which are considered as probable Upper Cretaceous (Segerstrom, 1959). The deposition is lacustrine, showing intercalations of plaster, and predominance of red and yellow fangolites (mudstone). It represents the best-preserved dinosaur remains found to date in Chile (Iriarte et al., 1998). The fossils are currently kept at the Laboratory of Paleontology of SERNAGEOMIN in Santiago under the collective number SNGM-1.

#### GEOLOGICAL SETTING

The units of the Late Cretaceous in the Atacama region represent a severe palaeographic change from the classic arc/back-arc scheme (Uyeda 1982) prevalent during the Jurassic-Early Cretaceous. They represent a series of thick sedimentary and volcanic successions exposed in different structural blocks which formed a single wide volcanic-sedimentary chain established along the Precordillera on the earlier Mesozoic basement. Widespread sequences of sediments, rhyolitic tuffs, trachybasalts and andesites were deposited, some of them in structurally controlled basins such as the Hornitos Formation (Segerstrom y Parker, 1959).

The Hornitos formation consists of a ca. 1500 thick continental sequence of massive conglomerates, well bedded sandstones, lacustrine limestones and ash and pumice tuffs (Fig. 1).

Upper lava flow deposits cover and partially interfinger with the sediments and extend as far as the western border of the Precordillera. The sequence fills a 20-40 km wide, NNE trending tectonic depression of graben to halfgraben geometry (Hornitos basin, Arévalo *et al.* 1994). The deposits have been recognized between the Carrera Pinto town, in the north, and Quebrada Yervas Buenas (28°S), 100 km further south. The existence of similar deposits in front of Vallenar suggests that the same structure could continue for at least another 50 km down to the south. The deposits lie unconformably on the Cerrillos Formation to the west that constitutes the basement of the basin in that direction. Talus breccias interstratified within the Hornitos deposits taper from the contact with the Cerrillos strata to the E indicating erosion from topographic high located to the W at the time of the deposition. This observation and a general facies change from the western boundary proximal to eastern distal facies indicate that the western boundary was a grow fault that bordered the basin to the west. To the east, the deposits appear dissected by faults or overlies with a gentle onlap relation a basement formed by Triassic to Lower Cretaceous strata. K/Ar ages obtained in lavas and minor dioritic bodies and granodiorites that crosscut the lavas suggest an age range of 80- 65 Ma.

**Institucional abbreviations**—SNGM. Servicio nacional de geología y minería; DGM. Dirección de Geología y Minería, Dep. Nacional de Producción Mineral de Río de Janeiro, Brazil.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

### DINOSAURIA Owen 1842

SAUROPODA Marsh 1878

TITANOSAURIA Bonaparte & Coria 1993

LITHOSTROTIA Upchurch et al. 2004

SNGM-1 gen. et sp. nov.

(Figs. 2–5)

**Etymology—**

**Diagnosis—**Small-sized (7–8 m estimated), slender-limbed titanosaur with low neural spines. Only titanosaur known to combine a reduced ischium of a short posterior process, and posterior dorsal vertebrae presenting accessory supradiapophyseal laminae and loss of diapophyseal laminae.

**Material—**Holotype: SNGM (Servicio Nacional de Geología y Minería) 1 (1-23), a well preserved partial skeleton. This includes: two cervical centra, two anterior dorsal neural arches, one posterior dorsal neural arch, two dorsal centra, right humerus, right ischium, left femur, and various miscellaneous fragments. All bones were found close together (2 m<sup>2</sup>), though not articulated.

**Locality and Age—** SNGM-1 was recovered in the outcrops of the Hornitos Formation (Late Cretaceous), south to the city of Copiapó, Atacama Region, southern limit of the Atacama Desert (Fig. 1).

**DESCRIPTION**

**Axial skeleton**

The axial skeleton is represented by one cervical centrum and three dorsal neural arches and centra.

**Cervical Vertebra** —A cervical centrum (SNGM 1-13) is poorly preserved is about 27 cm long and is strongly opisthocoelous. It is dorsoventrally flattened and transversally constricted at mid-length. The neural arches seem to have been broken off rather than disarticulated, leaving behind irregularly surfaced bilaterally symmetrical marks that bow medially at mid centrum to form an "X"-like mark on the dorsal face of the centrum. A wing-like, triangular lamina corresponding to the proximal portion of broken, backswept cervical ribs projects horizontally outward from the ventral portion of the anterior sides of the centrum.

**Dorsal Vertebrae** —Three neural arches and a centrum were recovered. The most anterior neural arch (SNGM 1-3) has a width ( $\cong$  36 cm) that is about twice its height (Fig. 2a, b, 3a, b). The spine is not complete, being broken at the height of the suprapostzygapophyseal lamina, and is only slightly inclined backwards. No pre- or post-spinal laminae are present; nevertheless, it is possible to see part of the mark left by this one. The articular surfaces of the vertebral peduncles are slightly convex, show a rugose pattern and are of a roughly square contour, with the inmost posterior corner turned upwards. The vertebral peduncles nearly touch medially, closing under the neural channel. The neural channel is wide and oval (transversal diameter = 4.3 cm, dorsoventral diameter = 3.16 cm). The roof over the anterior half of the neural channel is very thin and flat; it thickens toward the posterior half, from where the spine projects. No hyosphenehypantrum articulations are present on this or any other of the neural arches found.

No parapophyses can be seen, indicating this is one of the anteriormost neural arches where the parapophysis is found on the vertebral centra.

The diapophyses project sideways, being almost perpendicular to the peduncle, and are slightly inclined forwards. The infradiapophyseal lamina, which extends from the outer posterior corner of the peduncles towards the diapophyses, shows a forward inclination of about 45°, as in the second dorsal vertebrae of *T. pricei* (Powell, 1987).

The postzygapophyses show large articular facets. Left and right suprapostzygapophyseal lamina tend to converge, projecting upward and medially. The suprapostzygapophyseal laminae are thick towards the articular faces of the postzygapophyses and taper towards their point of convergence.

The lowest point of the margin of the postzygapophyses binds to a columnar lamina which connects downwards to the peduncles, flanking the sides of the posterior opening of the neural channel.

The spinodiapophyseal lamina is very broad and sheet-like at its center, where it becomes very thin, and connects to the lower margin of the postzygapophyses, where it thickens considerably.

The prezygapophyses originate on the diapophyses at roughly half the distance between the end of the diapophysis and the sagittal plane. They project strongly forwards, supported by a thick infradiapophyseal "stool" which blends into the anterior border of the diapophyses with a gentle curve.

The connection of the diapophyses to the spinodiapophyseal and infradiapophyseal lamina as well as to the prezygapophyses allows the definition of a triangle which can be seen observing the end of the diapophyses orthogonal to the sagittal plane. We can therefore define three sides of the diapophyses: ventral anterior, ventral posterior and dorsal. The ventral anterior sides of the

diapophysys show an excavation of oval margins, which deepens medially into the diapophysys. Along the length of the diapophyses, they are slightly more distal than the prezygapophyses. A very thin, short lamina extends from the spinodiapophyseal lamina to a point between the lower infradiapophyseal and infrapostzygapophyseal lamina, at the vertebral peduncles.

A shallow excavation exists on the sides of the vertebral peduncles, in front of the infradiapophyseal lamina. It extends a short distance upward along the diapophysys in direction to the previously mentioned ventral-anterior excavation.

In a second anterior dorsal neural arch (SNGM 1-4), as in SNGM 1-3, width doubles height (Fig. 2c, d, 3c). The spine is more inclined backwards than in SNGM 1-3. The anterior halves of the articular surfaces of the vertebral peduncles are missing. The diapophyses project laterally and upward, being more elevated than SNGM 1-3. The infradiapophyseal lamina project lateral and upward as well showing no anterior inclination as in SNGM 1-3. The articular surface of the diapophyses faces out and downwards. The presence of a parapophyses on the sides of the vertebral peduncles, in front of the infradiapophyseal lamina, indicates this neural arch is more posterior than SNGM 1-3. No lamina extending from the spinodiapophyseal lamina and the point between lower infradiapophyseal and infrapostzygapophyseal lamina can be found. Two medially deepened excavations exist on the anterior ventral side of the diapophysys, separated by a thin lamina; the uppermost may correspond to the ventral-anterior excavation on the diapophysys described on SNGM 1-3; the

lower may represent the excavation on the sides of the peduncles on neural arch one, extended upwards along the diapophysys towards the ventral anterior excavation, now separated only by a remnant of bone, the thin lamina. Alternatively, both excavations may represent the division of the ventral anterior excavation by a thin lamina, the lateral excavation on the peduncles having being replaced by the parapophysis.



The articular faces of both pre and postzygapophyses are notoriously smaller than those of neural arch I.

The slope of the infradiapophyseal 'stool' along the anterior border of the diapophyses in medial direction is somewhat steeper than in SNGM 1-3.

The most posterior neural arch (SNGM 1-5) belongs to a posterior dorsal vertebra, unlike SNGM 1-3 and 1-4, and shows a different organization (Fig. 4a-d, 5a-d). It is 27.2 cm wide and 21.5 cm long, not as wide as SNGM 1-3 and 1-4. The articular surfaces of the vertebral peduncles are of rectangular contour and do not meet medially as closely as those of SNGM 1-3 and 1-4, nor do they show upturning of their innermost posterior corners. The spine is strongly inclined backwards and is very thick, especially at its distal end. It presents a prespinal lamina running down to its base, and a postspinal lamina reaching down to the postzygapophyses. The diapophyses project laterally and upwards (one of the diapophyses has been deformed and is flexed downwards). A huge triangular excavation on the posterior-lateral neural arch is defined by the infradiapophyseal, spinodiapophyseal and infrapostzygapophyseal laminae. Another deep excavation can be found on the sides of the neural arches, roofed over by a broad, thin lamina connecting diapofysis and parapofysis. It is flanked at its anterior border by an infraparapophyseal lamina that extends to the outer anterior corner of the vertebral peduncles and at its posterior border by the infradiapophyseal lamina. The infradiapophyseal lamina is ventrally widened and slightly forked.

Accessory supradiapophyseal lamina is present, originating at the prespinal lamina and extending onto the dorsal surface of the diapophysys and spinodiapophyseal laminae.

The spinodiapophyseal lamina is not associated to the postzygapophyses, which are found below the distalmost extension of the spinodiapophyseal laminae onto the spine.

The suprapostzygapophyseal laminae do not tend to converge as closely as those of neural arches I and II. There is a rudimentary, nearly absent diapostzygapophyseal lamina. The roof over the anterior opening of the neural channel is thicker than the height of the neural channel. Its uppermost region shows a shelf-like projection giving the base of the neural arch a rostrally excavated appearance. The prezygapophyses can be found bound to the sides of the shelf-like projection. The infraprezygapophyseal laminae extend to the outer anterior corner of the vertebral peduncles and flank the external sides of two rostral excavations of the neural arch, one at each side of the anterior opening of the neural channel.

The neural channel is rounded in shape (dorsoventral diameter = 2.4 cm, transversal diameter = 2.35 cm).

Two dorsal centra (SNGM 1-6, SNGM 1-7) are described. These elements are opisthocoelous and slightly flattened dorsoventrally (Fig. 4e-g, 5e-f). These centra have anteroposteriorly elongate pleurocoels eye-shaped in the lateral faces. These pleurocoels are occupying the total almost the length of the centrum. There is no evidence of parapophyses situated on the centrum.

### **Appendicular skeleton**

**Humerus**—The humerus (SNGM 1-1) is complete and slender (Fig. 6a-b, 7a-b), of narrow diaphysis and only slightly twisted as in other sauropods. The proximal end is anteroposteriorly flattened and transversally wider than the distal end. The upper surface of the border of the proximal end is flat, not showing a sigmoid curve as in *Saltasaurus loricatus*, and its contour from rostral view shows a roughly square lateral upper corner. The proximal third of the humerus is transversally expanded, with a spoon-like anterior face, the borders of the humerus bowing rostrally to form a large concavity, roughly triangular in anterior view. The posterior

surface of the humerus is convex. The fossil is broken at this region exposing a bowed "C" shaped cross-section. The lateral border of the depression forms the deltopectoral crest, which shows a prominent stub at its summit. The upper border corresponds to a thickening of the distal end of the humerus. Close to the center of the depression but slightly shifted towards the articular head a slight elevation is found that may correspond to the insertion of the coraco-brachialis muscle. The large proximal anterior excavation disappears as the humerus narrows transversally at about half the bone's length, where the diaphysis acquires an oval shape in cross-section.

A well developed internal tuberosity is found on the posterior face of the proximal end, immediately lateral to the forward-bowed articular head and conforms a posterior expansion of the border of the proximal end of the humerus. Lateral to this tuberosity, but on the anterior face, a small elevation close to the proximal border is found. The articular head, internal tuberosity, anterior elevation and deltopectoral crest give the borders of the proximal end of the humerus a sinusoidal contour from an upper view.

An elevation can be found on the lateral posterior face of the humerus, at the same level as the summit of the deltopectoral crest, and may correspond to the insertion of a muscle (Powell, 1986).

The distal third of the humerus is more massive and its end shows at the middle of its anterior face a prominent radial condyle. The radial condyle does not extend much upwards onto the diaphysis, nor any grooves can be seen flanking its sides or extending onto the diaphysis, contrary to most sauropods. The ulnar condyle at the medial side of the distal end of the humerus protrudes anteriorly.

The posterior face of the distal third of the humerus shows a broad olecranon groove, which extends onto the diaphysis as a semiconical channel that narrows and becomes shallower towards

mid-humerus. The medial side of the humerus at this region is very flat and slopes towards the olecranon groove, becoming the groove's medial border.

**Ischium**—A right ischium (SNGM 1-9) was preserved complete and has a dorsoventrally expanded, laminar puboischial articulation of roughly rectangular contour whose thickness decreases ventrally (Fig. 6e, 7c). The articulation of the iliac peduncle is transverse, medio-laterally widened. The posterior border of the ischium describes a gentle concave curve connecting the iliac peduncle and the posterior process. The posterior process tapers from its thick, flat posterior border towards its anterior border.

**Femur**—The femur (SNGM 1-2) is slender and straight (Fig. 6c-d, 7d-g), about 74 cm long and 9.8 cm wide (minimum transverse length). It is antero-posteriorly flattened, becoming flattest at its mid-length. The proximal end is more antero-posteriorly flattened than the distal end. The articular head is directed medially and upwards, the upper border of the femur sloping downwards from the articular head towards the greater trochanter. The articular head forms a gentle curve towards the shaft. A well-developed greater trochanter is present on the posterior face of the proximal end, extending onto the proximal fourth of the femur. At the lateral side, somewhat below the greater trochanter, is a moderate lateral bulge, which extends outwards 30% the minimum width of the diaphysis (see definition of Salgado et al., 1997). A groove extends along the proximal third of the femur, medial to the greater trochanter. The anterior face of the proximal end of the femur cannot be characterized until further preparation (a thin, laminar bone corresponding to the ilium is firmly stuck to it).

The posterior face of the distal end of the femur shows a well-pronounced depression separating the medial and lateral condyles. The lateral condyle is missing its lateralmost-posterior portion. The medial condyle nevertheless appears to have been greater and anteroposteriorly longer and protrudes strongly anteriorly and posteriorly.

## DISCUSSION

Although all the bones here described were found in proximity (about 2 m<sup>2</sup>), they were not found directly articulated. Therefore the possibility exists that they may belong to more than one individual. However, no two equal pieces have been found in the same area and the proportion of some bones is consistent with the hypothesis of a single individual (e.g. humerus length is  $\cong$  75% that of the femur, a typical value for sauropods). Since we were unable to uncover any positive evidence for the presence of more than one individual, the simplest assumption is to consider all remains as a single individual.

In general, no substantial differences were found between the axial elements of SNGM-1 and the *T. pricei* described by Powell (1987) as an axial sequence of an unnamed titanosaurid from Bauru Group, Marília Formation, Minas Gerais, Brazil (Titanosaurinae indet., DGM series B) and posteriorly re-described and named by Campos et al. (2005). Neural arches 2 and 3 of *T. pricei*, are extensively described by Powell (1987). The two anterior neural arches of SNGM-1 fit similarly the description by Powell (1987) of this specimen. The second vertebra of *T. pricei* lacks a parapophysis, presents large articulation faces of the zygapophyses, upwardly projected diapophysis and an infradiapophyseal lamina inclined forwards in 45°, similar to some extent to neural arch (SNGM 1- 4) of SNGM-1. Nevertheless, neural arches of SNGM-1 present a different condition to the projection of the diapophysis, they are in general more laterally than upwardly projected, and indeed it is nearly perpendicular to the peduncle in SNGM 1-5.

The 3<sup>rd</sup> vertebra of *T. pricei* presents a parapophysis on the vertebral peduncles, notoriously smaller faces of zygapophyseal articulations than the 2<sup>nd</sup> neural arch, this condition is

similar to neural arch (SNGM 1- 4) of SNGM-1, but they differ in the pronounced upward projection of the diapophysis and vertically inclined infradiapophyseal laminae in *T. pricei*.

*T. pricei* is about the same size as SNGM-1, although lack of fusion of the neural arches to the centra in SNGM-1 indicates it to be younger than *T. pricei*. Two other Titanosaur species are known to combine accessory supradiapophyseal lamina and loss of diapo-postzygapophyseal laminae in their posterior neural arches, *Opithocoelicaudis skarszynskii* (Borsuk-Bialynicka, 1977) and *Argentinosaurus huinculensis* (Bonaparte and Coria, 1993). However these species differ notably in size and in traits such as a bifurcated spine in *O. skarszynskii* and a hyosphene-hypantrum articulation in *A. huinculensis*.

The presence of a well-developed lateral bulge in the femur of SNGM-1 is shared with all titanosauriformes (Salgado et al., 1997; Curry-Rogers and Forster, 2001). Posterior dorsal vertebrae in SNGM-1 show eye-shaped pleurocoels, ventrally expanded infradiapophyseal laminae and centroparapophyseal laminae, which are present in all titanosaurs as well as in *Euhelopus zdanskyi*, the sister taxon to Titanosauria (Wilson and Sereno, 1998; Curry-Rogers and Forster, 2001). These features allow the uncontroversial inclusion of SNGM-1 within Titanosauriformes and the Somphospondyli (*Euhelopus* + *Titanosauria*).

SNGM-1 shares the absence of hyosphene-hypantrum structures in dorsal vertebrae with all Titanosaurids other than the basal titanosaurid *Epachtosaurus sciuttoi*. Since loss of the hyosphene-hypantrum is a derived titanosaurid character, then SNGM-1 must belong within Titanosauridae. SNGM-1 shares accessory supradiapophyseal laminae (ASDL) with Titanosaurinae indet., *O. skarzynskii* and *A. huinculensis*. Structures similar to ASDL can also be found in *E. sciuttoi*. SNGM-1 shares the loss of diapo-postzygapophyseal laminae in posterior dorsal vertebrae with *T. pricei* and *O. skarszynskii* but also with the non-titanosaur *Chubutisaurus insignis*. The ischium is much reduced as in *Gondwanotitan faustoi* (Kellner and Azevedo, 1999)

and presents a short posterior process as in the Saltosaurinae. In SNGM-1 the iliac process of the ischium is very reduced such as found in *Titanosaurus colberti*. SNGM-1 presents slender limbs, unlike *Saltasaurus loricatus* or *O. skarszynskii*.

### Phylogenetic relationships

In order to determine the phylogenetic position of SNGM-1, a preliminary cladistic analysis was performed by adding SNGM-1 to the data matrix of Wilson (2002) that was specifically designed to test sauropod phylogeny at the genus level. 33 characters from SNGM-1 were scored for 324 characters of the matrix (data is presented in the appendix). The analysis of the matrix was performed using the program PAUP\* version 4.0 (Swofford, 2003) with ACCTRAN as character-state optimization. The multistate characters were considered unordered. An heuristic search produced three most parsimonious trees (MPTs) with a length of 432 steps (CI = 0.66, RI = 0.80). In this analysis SNGM-1 appears as a derived Lithostrotia related closer to Saltosauridae than to *Malawisaurus* (Fig. 8). The strict consensus of these trees reveals SNGM-1 as a sister group of Saltosauridae put in a more derived position than "*T*". *colberti* and the node *Rapetosaurus* + *Nemegtosaurus*. A 50% majority rule bootstrap analysis of the matrix using a search with 100 replicates produced a single tree. The resulting topology (Fig. 9) shows a polytomy with a more inclusive node including Saltosauridae + the node (*Rapetosaurus* + *Nemegtosaurus*) and the taxa *T. colberti* and SNGM-1. The jackknife 50% majority-rule consensus tree show similar stability in the topology of the tree with high values for the previously mentioned nodes. In a recent phylogenetic analysis Curry-Rogers (2005) proposes a more inclusive Saltosauridae that includes the genera *Malawisaurus* -considered more basal in previous works-, *Rapetosaurus*, *Nemegtosaurus* and *Titanosaurus*. In agreement with this last

point, the bootstrap analysis in the present analysis shows a highly variable topology of the sister taxa of Saltosauridae and values over 50% were found for the node Saltosauridae, Opisthocoelicaudiinae (*Opisthocoelicaudia* + *Alamosaurus*), Saltosaurinae (*Saltasaurus* + *Neuquensaurus*), the node *Nemegtosaurus* + *Rapetosaurus* and the node the includes the previous clades, as well as SNGM-1 and "*T*". *colberti*. With this in mind a new phylogenetic approach is necessary to clarify the consistency ad extent of Saltosauridae and the relationships of titanosaur taxa closest to SNGM-1.

## CONCLUSION

SNGM-1 represents a new genus and species of a small sized titanosaur Lithostrotia related closer to Saltosauridae than to *Malawisaurus dixeyi*. The new taxon possesses the unique combination of a reduced ischium with a short posterior process and posterior dorsal vertebrae presenting accesory supradiapophyseal laminae and loss of diapo-postzygapophyseal laminae. This specimen represents the most complete sauropod dinosaur recorded in Chile and the south pacific margin of South America.

## ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks to L. Salgado and J. Calvo of the Neuquén Museum of Geology and paleontology of Neuquén for sharing their knowledge and bibliography and for the access to the specimen under they care. We thank A. Rubilar (SERNAGEOMIN) for his excellent field notes of the fossil *in situ*. Thanks to E. P. d'Angelo (SERNAGEOMIN) for allowing us to prepare and study the fossil under his care, and for revising and correcting a preliminary version of this paper. The



line draws where made by D. Banchemo. Thanks to A. Kellner from the National Museum of Rio de Janeiro for the access to the fossil of DGM series B. C. Gutstein for the work of diagramation. Funding for the investigation was provided by CONICYT.

## LITERATURE CITED

- Arévalo, C., Rivera, O., Iriarte, S. and Mpodozis, C. 1994. Cuencas Extensionales y Campos de alderas del Cretácico Superior Terciario Inferior en la Precordillera de Copiapó (27°-28° S), Chile. In VII Congreso Geológico Chileno, 2:1288–1292 .
- Bonaparte, J. F. and Powell, J. E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda, Coelurosauria, Carnosauria, Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France*, 139:19–28.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1977. A new camarasaurid sauropod, *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontol. Polonica* 37: 1–64.
- Brochu, C. A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1):49–62.
- Calvo, J. O. and Bonaparte, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* n. g. n. sp. (Saurischia, Saurópodo) Dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28:303–310.
- Calvo, J. O. and Gonzalez-Riga, J. 2003. *Rinconsaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile*, 30(2):333–353.
- Calvo, J. O. and Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tesonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian- Cenomanian of Argentina; new evidence of the origin of the Diplodocidae. *GAIA* 111: 13–33.
- Campos, D.A.; Kellner, A.W.A.; Bertini, R.J. and Santucci, R.M., 2005. On a titanosaur (Dinosauria, Sauropoda, Titanosauridae) vertebral column from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63(3): 565-593.

- Casamiquela, R. M., Corvalán, J. and Franquesa, F. 1969. Hallazgo de dinosaurios en el Cretácico Superior de Chile. Su importancia cronológica - estratigráfica. Instituto de Investigaciones Geológicas, Boletín, 25:1-31.
- Csiki, Z. 1999. New evidence of armoured titanosaurids in the Late Cretaceous - *Magyarosaurus dacus* from the Hateg Basin (Romania). *Oryctos*, 2:93-99.
- Chong, G. 1985. Hallazgo de restos óseos de dinosaurios en la Formación Hornitos, Tercera Región (Atacama, Chile). In IV Congreso Geológico Chileno, 1: 152-159.
- Cope, E. D. 1877. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado. *Paleontological Bulletin*, Philadelphia, 25:5-10.
- Curry-Rogers, K. A. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. in K. Curry Rogers and J. Wilson (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* pp. 50-103.
- Curry-Rogers, K. A. and Forster, C. A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature*, 412:530-533.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. in K. Padian (ed.), *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 1-55.
- Gilmore, C. W. 1946. Reptilian fauna of the North Horn Formation. *United States Geological Survey*, 210:1-15.
- Giménez, O. 1992. Estudio preliminar del miembro anterior de los saurópodos titanosáuridos. *Ameghiniana*, 30:154.
- Huene, F. von. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretácico Argentino. *Anales del Museo de La Plata*, 3(Serie 2):1-196.
- Iriarte, J., Moreno, K., Rubilar, D. and Vargas, A. 1998. A titanosaurid from Hornitos Formation (Upper Cretaceous), III Region, Chile. *Ameghiniana*, 36(1, Supplement):80R.

- Jacobs, L. L., Winkler, D. A., Downs, W. R. and Gomani, E. M. 1993. New material of an early Cretaceous titanosaurid sauropod dinosaur from Malawi. *Paleontology*, 36:523–534.
- Jain, S. L. and Bandyopadhyay, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of Central India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(1):114–136.
- Janensch, W. 1950. Die Wirbelsäule von *Brachiosaurus brancai*. *Palaeontographica*, 7:27-93.
- Kellner, A. and Azevedo, S. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *Proceedings of the second gondwana dinosaur symposium*. Number 15, National Science Museum Monographs, Tokyo, 111-142 pp.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A. and Trotta, M.N.F. 2005. Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63(3):529-564.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A. Azevedo, S., Trotta, M.N.F., Henriques, D.D.R. Craik, M.M.T. and Helder, P.S. 2006. On a new titanosaur sauropod from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Boletim Museu Nacional, N.S., Geol., Rio de Janeiro*, 74:1-31.
- Lydekker, R. 1893. The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata*, 2:1–14.
- Mcintosh, J. S. 1990. Sauropoda. pp. 345–401. in D. Weishampel, P. Dobson and H. Osmolska (eds.) *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, California.
- Marsh, O. C. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs, Part I. *American Journal of Science*, 16:411–416.
- Mourier, T., Jaillard, E., Laubacher, G., Noblet, C., Pardo, A., Sigé, B. and Taquet, P. 1986. Decouverte de restes dinosauriens et mammalien d'âge Crétacé Supérieur à la base des couches rouges du synclinal de Bagua (Andes nord-péruviennes): aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques concernant la régression fini-crétacé *Bulletin de la Société Géologique de France, n°spécial*., Paris, Série 8:2(1) 171-175.

- Nowiński, A. 1979. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp. (Sauropoda) from the Uppermost Cretaceous of Mongolia. Results of the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions, Part III. *Palaeontologia Polonica*, Warsaw, 25:57–81.
- Owen, R. 1842. Report on British Fossil Reptiles. Report of the Eleventh Meeting of the British Association for the Advancement of Science, 11(Part II): 60-204.
- Powell, J. 1986. Revisión de los titanosáuridos de América del Sur. Ph.D. dissertation, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina, 340 pp.
- Powell, J. 1987. Morfología del esqueleto axial de los dinosaurios titanosáuridos (Saurischia, Sauropoda) del estado de Minas Gerais, Brasil. *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 155-171.
- Powell, J. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del noroeste argentino pp. 65-230 in J. L. Sanz, A. D. Buscalioni (eds.), *Los Dinosaurios y su entorno biótico*. Instituto Juan de Valdés, Cuenca.
- Rubilar-Rogers, D. 2003. Registro de dinosaurios en Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 52:137–150.
- Rubilar-Rogers, D. 2005. Titanosauriformes remains from Quebrada Cortadera (Tolar Formation, Upper Cretaceous), Atacama Desert, Chile. *XXI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, Plaza Huincul, 38.
- Salgado, L. and Calvo, J. O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. II: The cranial evidence. *Ameghiniana*, 34:33–47.
- Salgado, L. and Coria, R. 1993. El género *Aeolosaurus* (Sauropoda-Titanosauridae) en la Formación Allen (Campaniano- Maastrichtiano) de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 30:119-128.

- Salgado, L., Coria, R. and Calvo, J. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34(1):3–32.
- Salinas, P., Sepúlveda, P. and Marshall, L.G. 1991. Hallazgo de restos óseos de dinosaurios (saurópodos), en la Formación Pajonales (Cretácico Superior) Sierra de Almeyda, II Región de Antofagasta, Chile: implicancia cronológica. *Actas del VI Congreso Geológico Chileno*, 1:534–537.
- Sanz, J. L., Powell, J. E., Le Loueff, J., Martínez, R., and Suberbiola, X. P. 1999. Sauropod remains from the upper Cretaceous of Laño (northcentral Spain) –titanosaur phylogenetic relationships, Volumen 14 (1, special number) in Astiba, H., Corral, J. C., Murelaga, X., Oue-Extebarria, X., and Pereda-Suberbiola, X. (eds.), *Geology and Palaeontology of the Upper Cretaceous Vertebrate-Bearing Beds of the Laño Quarry (Basque-Cantabrian Region, Iberian Peninsula)*. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, pp. 235–255.
- Segerstrom, K. 1959. Cuadrángulo Los Loros, provincia de Atacama, escala 1: 50000. Instituto de Investigaciones geológicas, Chile, 1(1):33.
- Segerstrom, K. and Parker, R.L. 1959. Cuadrángulo Cerrillos, escala 1: 50.000. Provincia de Atacama, Instituto de Investigaciones Geológicas, 1:33.
- Steel, R. 1970. *Handbuch der Paläoherpetology, Saurischia*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 87 pp.
- Swofford, D. A. 2003. PAUP\* 4.0. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Upchurch, P. 1995. Evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophic Transactions of the Royal Society of London B*, 349:365–390.
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124:43–103.

- Upchurch, P. 1999. The phylogenetic relationships of the Nemegtosauridae (Saurischia, Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19:106–125.
- Upchurch, P., Barrett, P. M. and Dodson, P. 2004. Sauropoda. In D. B. Weishampel, H. Osmólska and P. Dodson (eds.), *The Dinosauria* (2nd edition). University of California Press, Berkeley 259-322.
- Uyeda, S. 1982. Subduction zones: an introduction to comparative subductology. *Tectonophysics*, 81:133–159.
- Vargas, A., Kellner, A.W.A., Chong, G., Rubilar, D. and Suárez, M. 2000a. New sauropod dinosaur from the Atacama Desert, northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3, Supplement):75A.
- Vargas, A., Suárez, M., Rubilar, D. and Moreno, K. 2000b. A titanosaurid vertebra from Pichasca, Formación Viñita (Late Cretaceous), IV Región, northern Chile. *Ameghiniana*, 37 (4, Supplement):35R.
- Wilson, J. A. 1999. *The Evolution and Phylogeny of Sauropod Dinosaurs*. Ph.D. dissertation, University of Chicago, Chicago, Illinois, 384 pp.
- Wilson, J. A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(2):217–276.
- Wilson, J. A. and Carrano, M. T. 1999. Titanosaur locomotion and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology*, 25:252–267.
- Wilson, J. A. and Sereno, P. C. 1998. Early evolution and higher-level Phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of vertebrate paleontology*, 18(2):68p.

Wilson, J. A., Martinez, R. N. and Alcober, O. 1999. Distal tail segment of a titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19:591-594.

Wiman, C. 1929. Die Kreide-Dinosaurier aus Shantung: *Palaeontologia Sinica*, Peking, 6:1-67.



## FIGURE CAPTIONS

FIGURE 1. Stratigraphic column shows part of the outcrops of the Hornitos Formation. Maps of South-America and Chile indicating the geographic location of "La Higuera" site in the Atacama Region, Chile. The skeleton reconstruction of *SNGM-1* gen et sp. nov. indicates the stratum with dinosaur bones. Skeletal illustration: Daniel Banchemo.

FIGURE 2. Anterior dorsal vertebral neural arches of *SNGM-1* gen. et sp. nov. **A**, SNGM 1-3 in anterior view; **B**, posterior view of the same; **C**, SNGM-1-4 in anterior and; **D**, posterior view. Scale bar equals 10 cm.

FIGURE 3. Schematic line draws of the anterior dorsal neural arches of *SNGM-1* gen. et sp. nov.. **A**, SNGM 1-3 in posterior view; **B**, SNGM-1-4 in anterior and; **C**, posterior view. Scale bar equals 10 cm.

FIGURE 4. Posterior vertebral neural arch and dorsal centra of *SNGM-1* gen. et sp. nov. **A**, lateral; **B**, caudal; **C**, dorsal and; **D**, ventral view of SNGM 1-5; **E**, ventral and; **F**, lateral view of SNGM 1-6; **G**, ventral view of SNGM 1-7. Scale bar equals 10 cm.

FIGURE 5. Schematic lines draw of the posterior neural arch (SNGM 1-5) and the dorsal centrum (SNGM 1-6) of *SNGM-1* gen. et sp. nov. **A**, posterior neural arch in anterior; **B**, posterior; **C**, dorsal and; **D**, ventral view; **E**, dorsal centrum in ventral and; **F**, lateral view. Scale bar equals 10 cm. **Abbreviations:** **nc**, neural channel; **pd**, peduncle; **pl**, pleurocoel; **psl**,

postspinodiapophyseal lamina **pz**, postzygapophyses; **pzl**, postzygapophyseal lamina; **sdl**, spinodiapophyseal lamina.

FIGURE 6. Appendicular skeleton of SNGM-1 gen. et sp. nov. **A**, right humerus (SNGM 1-1) in anterior view; **B**, posterior view of the same; **C**, left femur (SNGM 1-2) in posterior and; **D**, anterior view; **E**, right ischium (SNGM 1-9) in lateral view.

FIGURE 7. Schematic lines draw of the appendicular skeleton of SNGM-1 gen. et sp. nov. **A**, right humerus (SNGM 1-1) in anterior and; **B**, posterior view; **C**, right ischium (SNGM 1-9) in lateral view; **D**, left femur (SNGM 1-2) in posterior and; **E**, anterior view; **F**, dorsal view of the proximal end of the femur; **G**, ventral view of the distal end of the femur. **Abbreviations:** **dc**, deltopectoral crest; **fi**, fragment of ilium; **ip**, iliac process; **lb**, lateral bulge.

FIGURE 8. Strict consensus tree for the phylogenetic relationships among sauropod including SNGM-1 gen. et sp. nov.

FIGURE 9. 50% majority heuristic bootstrap analysis.

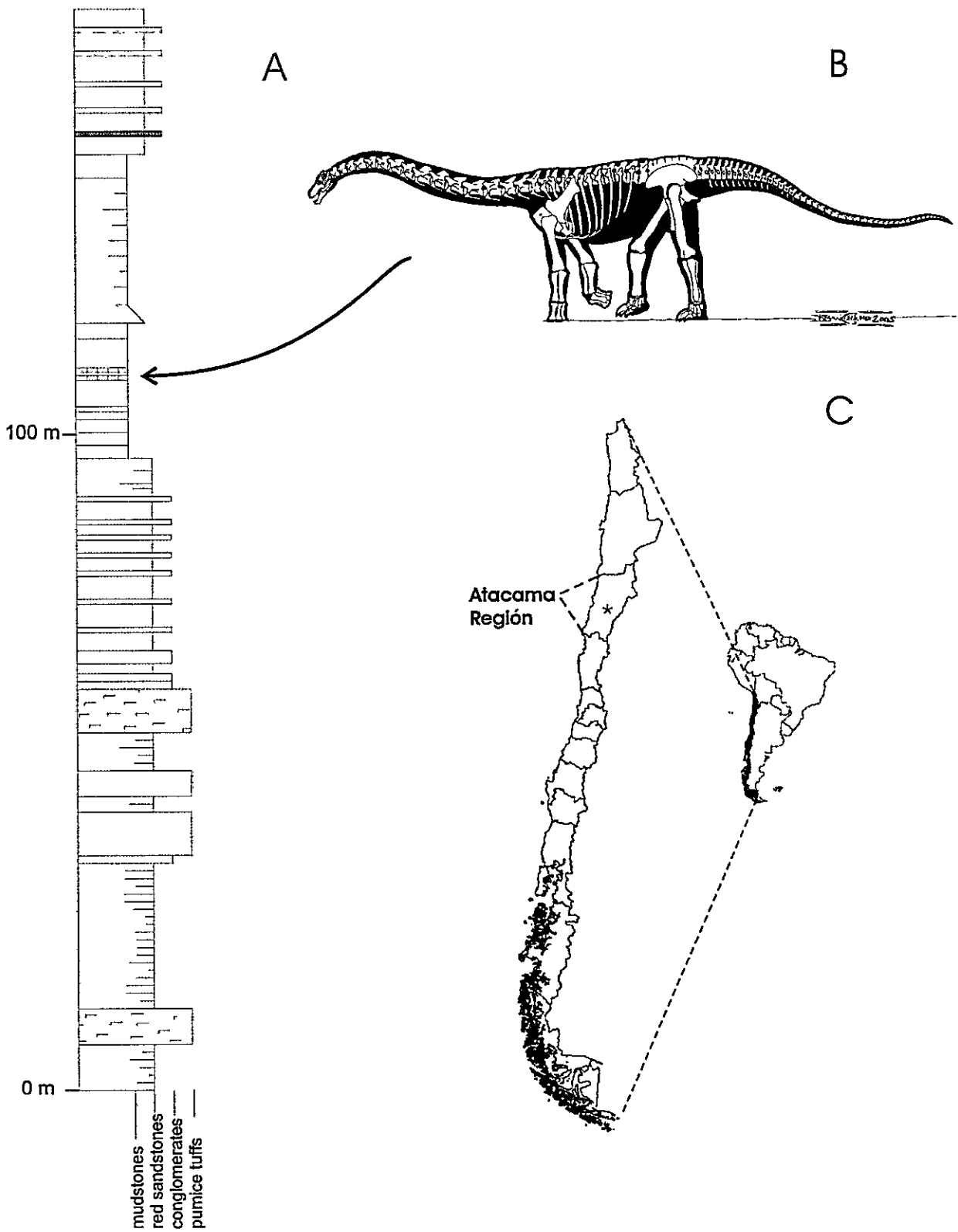


Figure 1

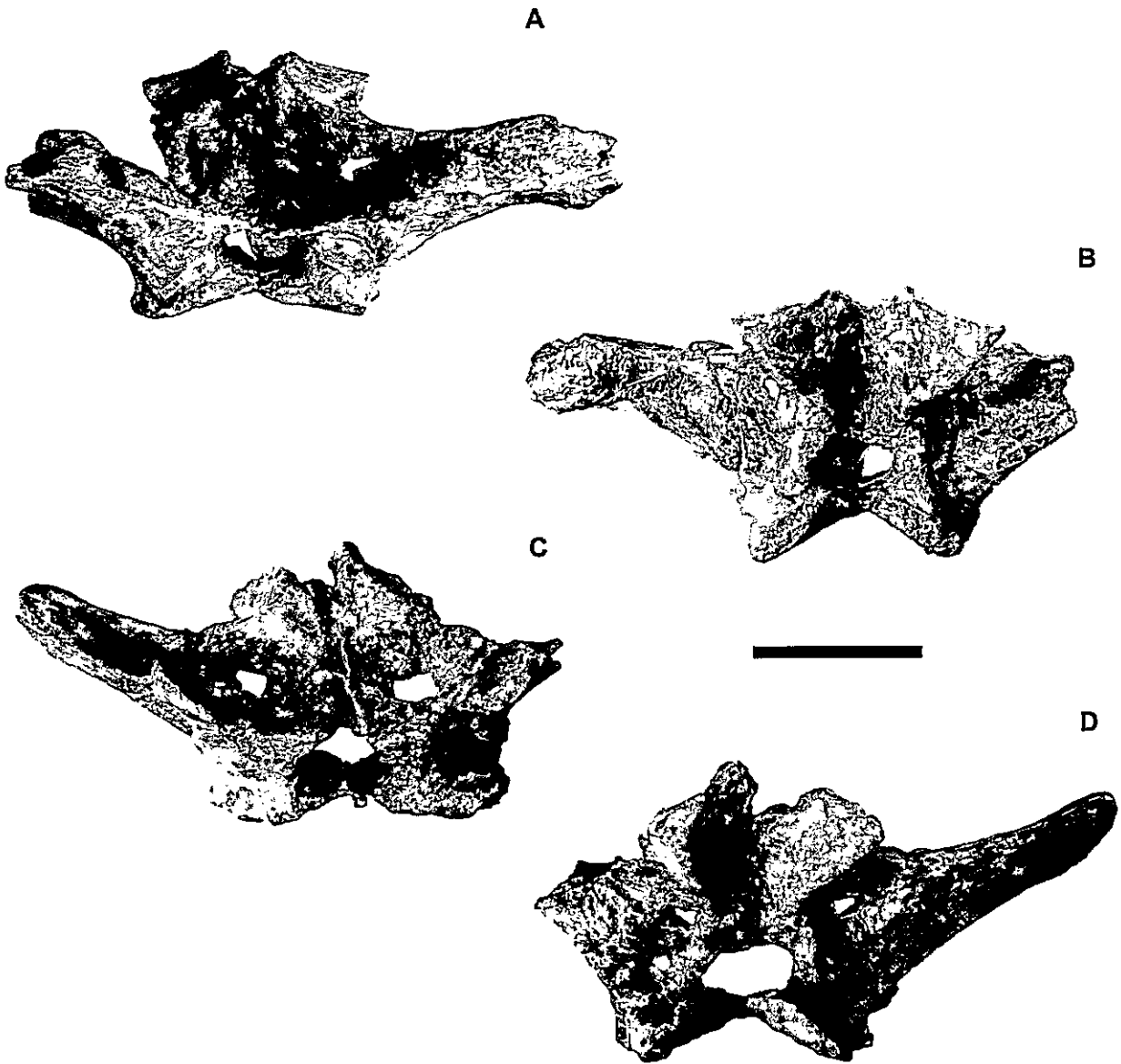


Figure 2

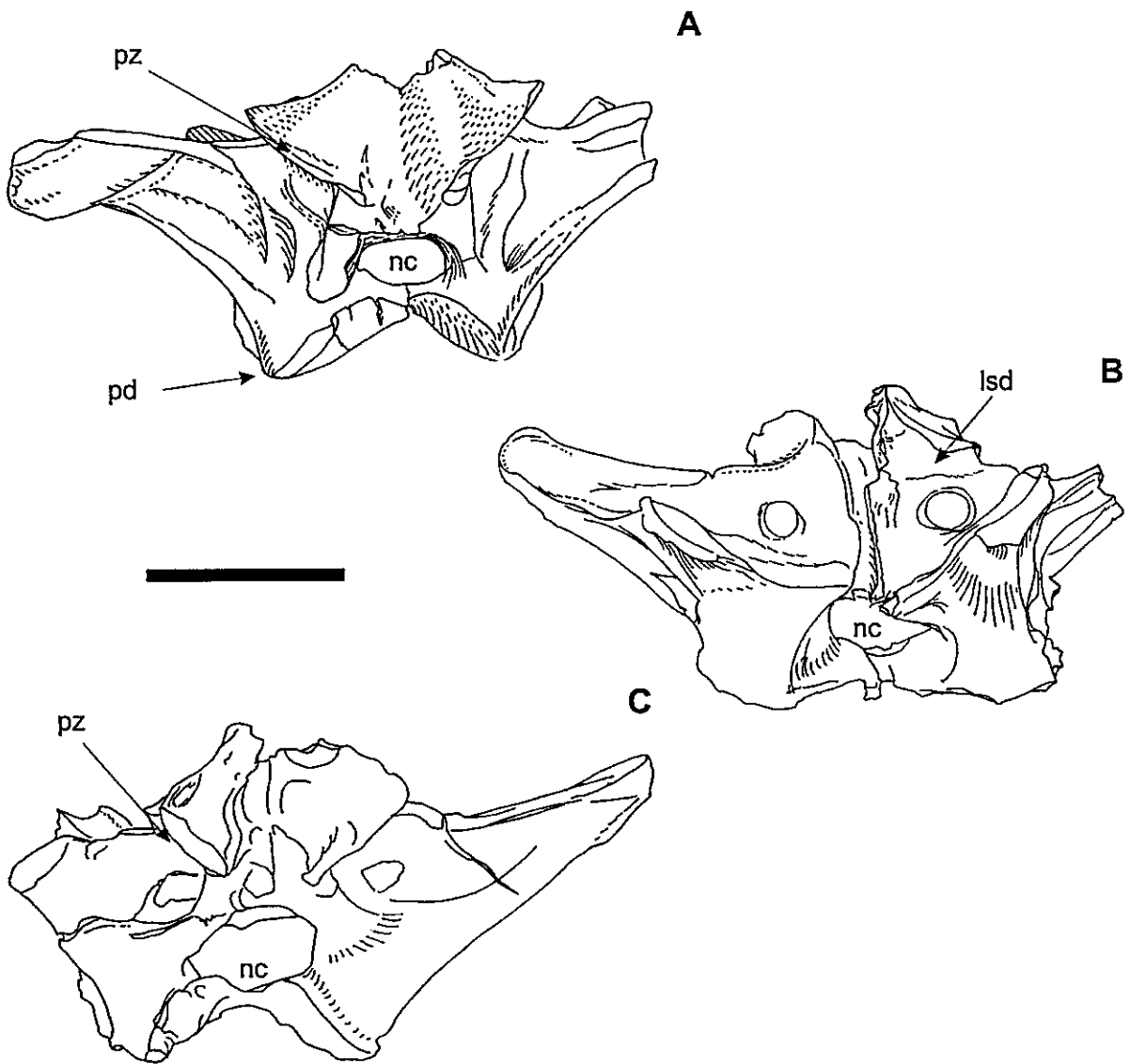


Figure 3

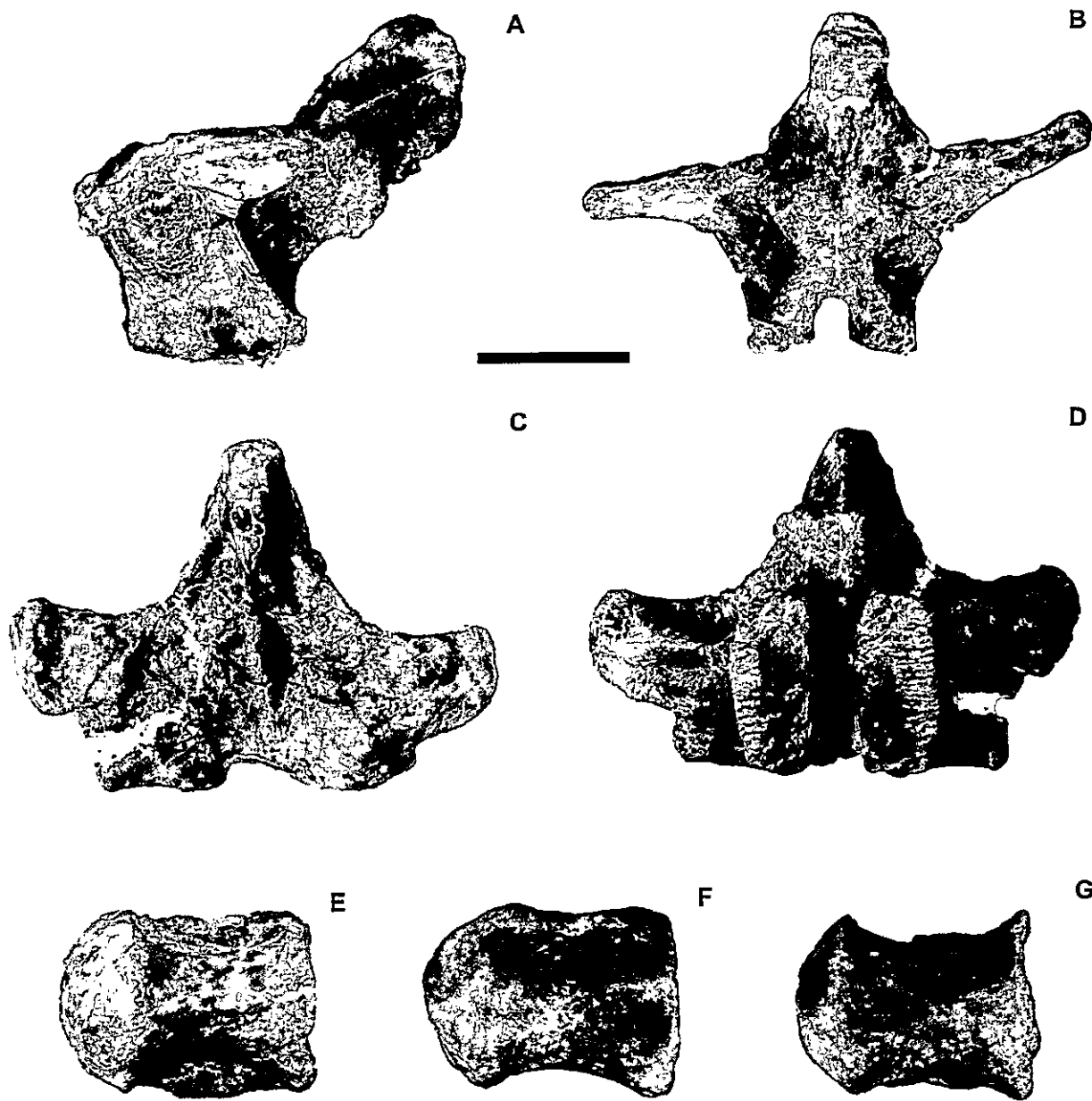


Figure 4

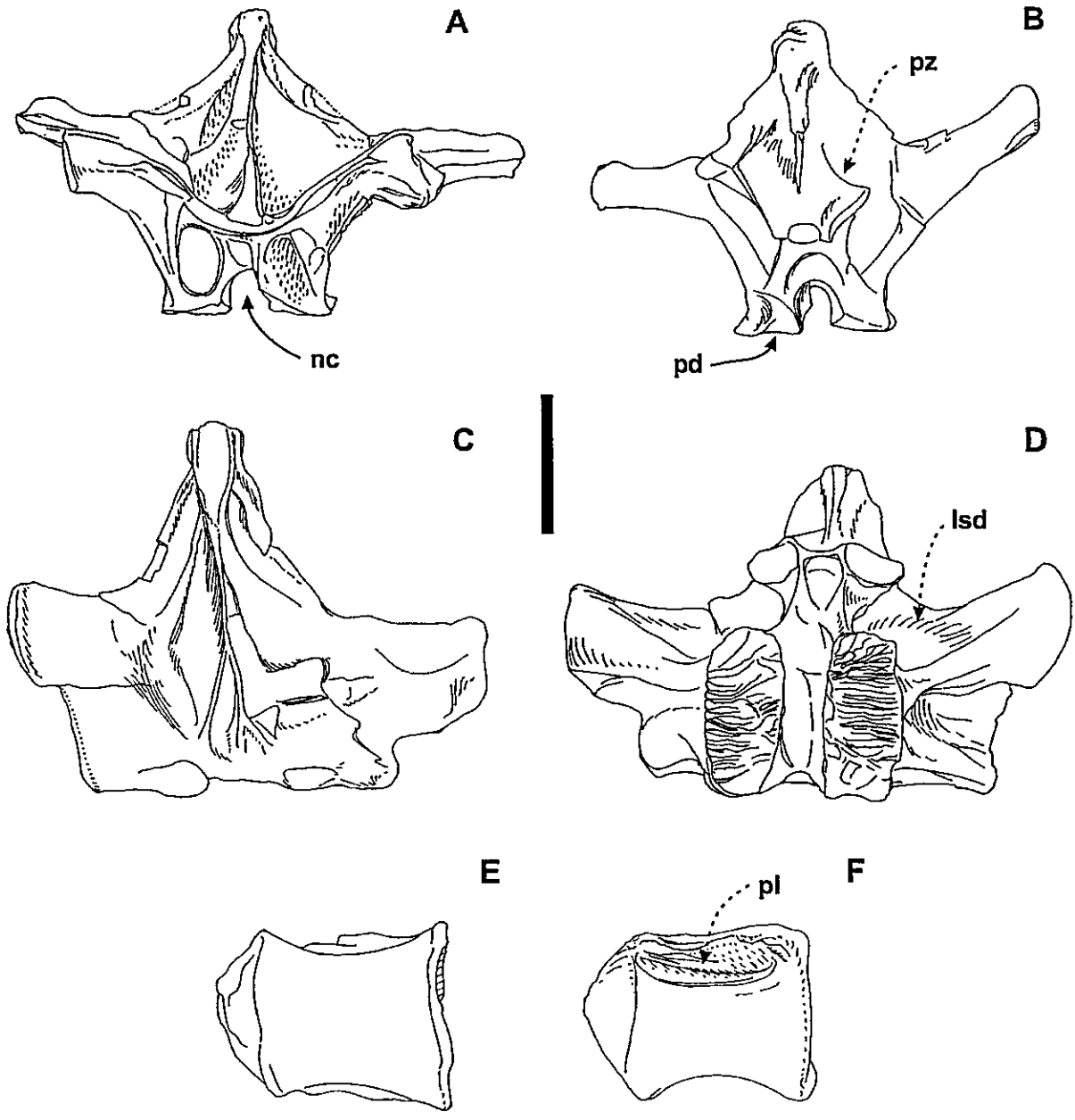


Figure 5

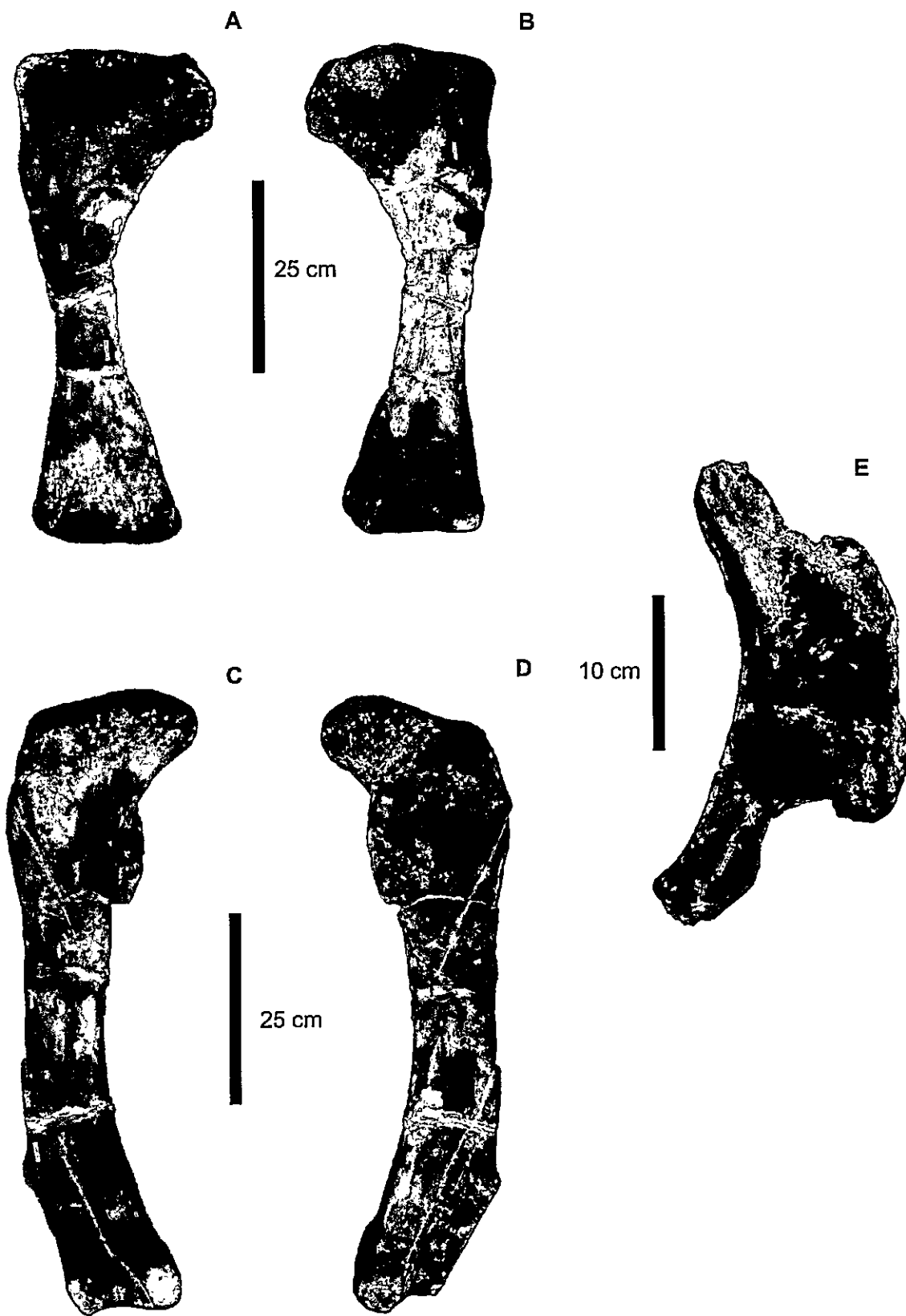


Figure 6



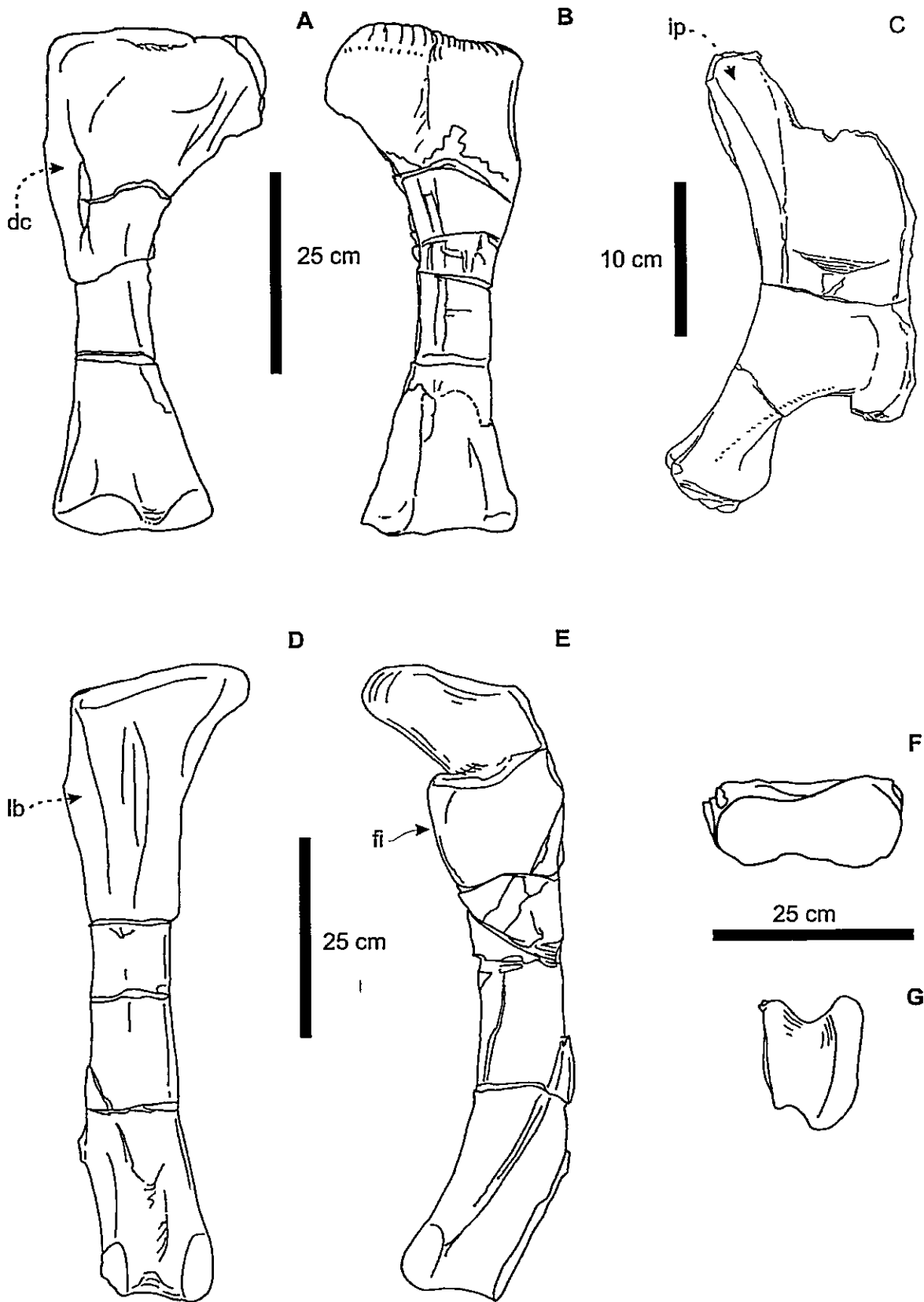


Figure 7

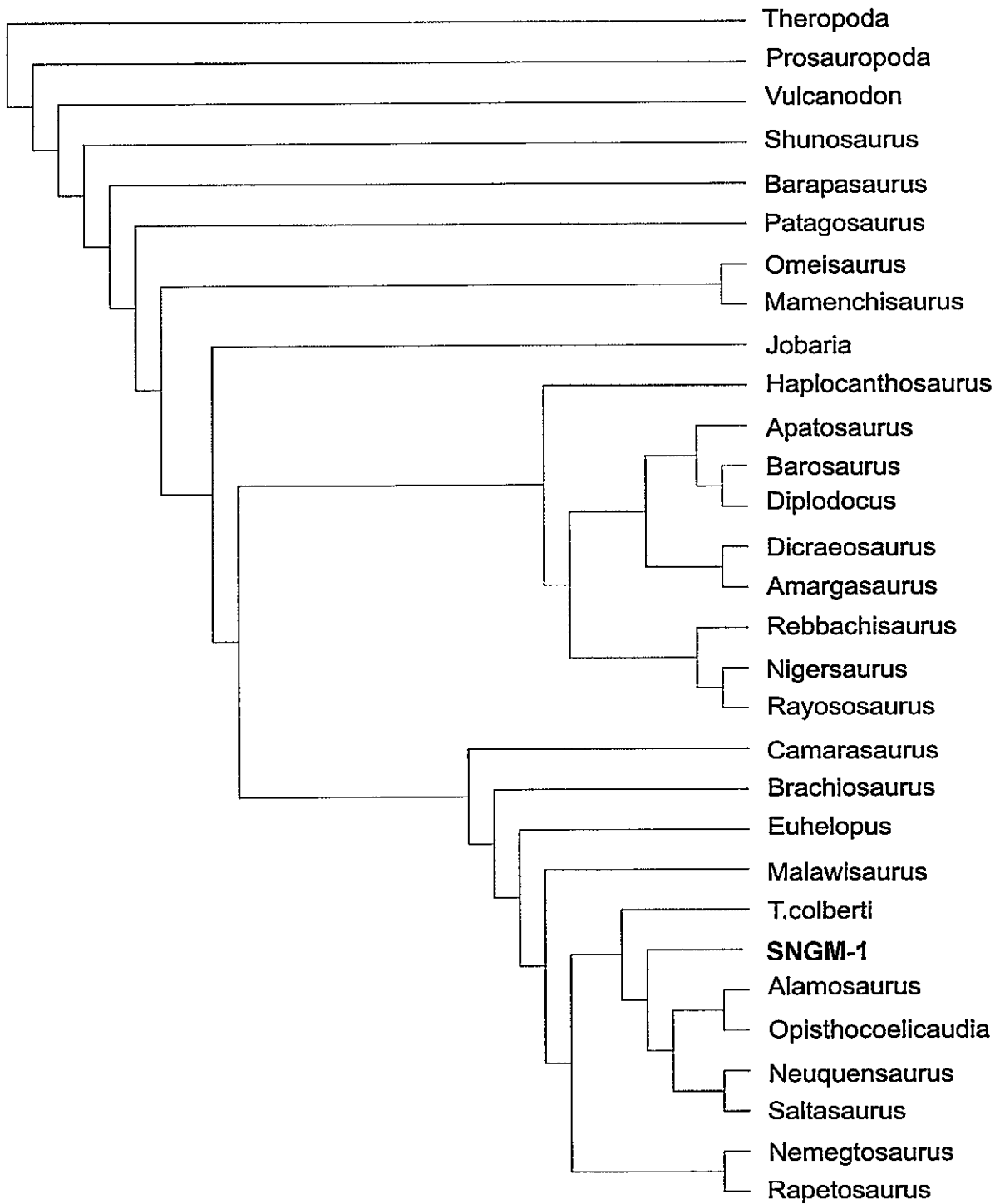


Figure 8

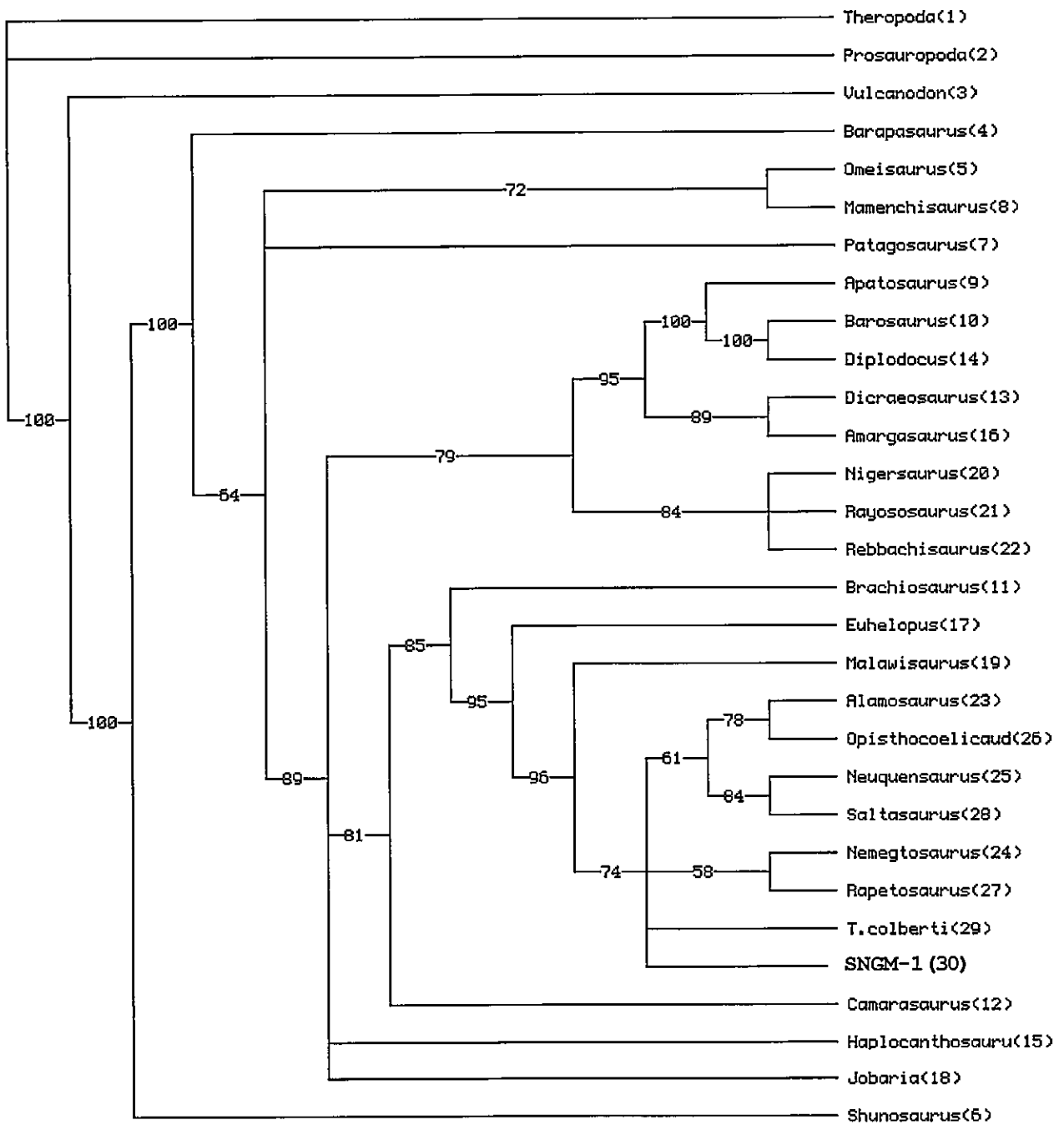


Figure 9

## Appendix

234 Characters codified in the analyses performed to determine the phylogenetic relationships of SNGM-1 using the matrix set data of Wilson (2002).

	10	20	30	40
SNGM-1	??????????	??????????	??????????	??????????
	50	60	70	80
	??????????	??????????	??????????	?????????1??
	90	100	110	120
	?1??????09	?1??011110	1101?10???	???????????
	130	140	150	160
	??????????	??????????	?????????1?	?????????11
	170	180	190	200
	0111??????	?1????????	???????????	??1111111?
	210	220	230	
	?1????????	??????????	??????????	???

### **CAPÍTULO III**

#### **2° ARTÍCULO (EN PREPARACIÓN) A SER ENVIADO A CRETACEOUS RESEARCH**

#### **A LITHOSTROTIAN SAUROPOD (DINOSAURIA: TITANOSAURIA) FROM THE CRETACEOUS OF THE ATACAMA DESERT, CHILE**

D. Rubilar-Rogers

A. Kellner

A. Vargas

M. Suárez

# A LITHOSTROTIAN SAUROPOD (DINOSAURIA: TITANOSAURIA) FROM THE CRETACEOUS OF THE ATACAMA DESERT, CHILE

David Rubilar-Rogers<sup>1</sup>

Alexander Kellner<sup>2</sup>

Alexander Vargas<sup>3</sup>

Mario Suárez<sup>4</sup>

1. Sección Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago, Chile.

drubilar@mnhn.cl

2. Museu Rio de Janeiro, Brasil.

3. Department of Ecology and Evolutionary Biology, Yale University, New Haven, Connecticut

06520, USA

4. Museo Paleontológico de Caldera, Av. Wheelwright 001, Caldera, Chile.

## ABSTRACT

Partial remains of a specimen of a sauropod lithostrotian (Dinosauria: Titanosauria) are described from the Tolar Formation (Upper Cretaceous) from the Atacama Desert in the Antofagasta Region, northern Chile. The material includes elements of the appendicular and axial skeleton. The ratio between the widths along the shaft of the femur/total length of the femur in different titanosaurs femora show a tendency of be a more slender than other specimen. A preliminary phylogenetic analysis placed to SGO.PV 961 inside the clade Lithostrotia and more closely to *Malawisaurus* than Saltasauridae. The presence of a titanosaur confirms the Cretaceous age for the outcrops of red sandstone of the Tolar Formation, which were described originally belonging to the range Upper Cretaceous - Paleocene. This specimen represent the most complete dinosaur reported for this region and one the most complete titanosaur reported in Chile and for the pacific margin of South America.

## RESUMEN

Se describen los restos parciales de un saurópodo lithostrotiano (Dinosauria: Titanosauria) para la Formación Tolar (Cretácico Superior) del Desierto de Atacama en la Región de Antofagasta, norte de Chile. El material incluye elementos del esqueleto apendicular y axial. La relación entre los anchos a lo largo del vástago del fémur/longitud total del fémur en diferentes fémures de titanosaurios muestra una tendencia a ser más esbelto que otros especímenes. Un análisis filogenético preliminar posiciona a SGO.PV. 961 dentro del clado Lithostrotia y más cercanamente relacionado a *Malawisaurus* que a Saltosauridae. La presencia de un titanosaurio confirma una edad cretácica para los afloramientos de arenisca roja de la Formación Tolar, lo que originalmente fueron descritos para un rango Cretácico Superior - Paleoceno. Este espécimen representa el dinosaurio más completo reportado en esta región y el segundo titanosaurio más completo para Chile y el margen occidental de América del Sur.

## INTRODUCTION

Both bones and wide-gauge trackways, the sauropod titanosaur are far-off the best documented continental vertebrate from the Mesozoic of Chile. Its bones have been found in four localities, all of them in the North of the country (Rubilar-Rogers, 2003). One of these findings was the first report of non avian dinosaur bony fossil for Chile (Casamiquela *et al.*, 1969); these materials were referred to *cf. Antarctosaurs wichmannianus* and a Titanosauridae indet. based in part of left scapula-coracoid and distal end of a right humerus. Recently, the knowledge of this record was complemented by different findings, such as the most complete titanosaur reported from Chile and for the occidental margin of Southamerica: the SNGM-1, a partial skeleton of a subadult lithostrotian (Rubilar-Rogers *et al.*, en prep.). Here we describe some associated bones that represent a new specimen of titanosaur for the Upper Cretaceous of Tolar Formation, Antofagasta Region, north of Chile.

Maksaev (1978) defines the Tolar Formation as a sequence of sedimentary clastic red rocks, with intercalations of conglomerate of the same color and brechas in the base. The age inferred for this formation was not defined with precision in that occasion given a range from the Upper Cretaceous to Paleocene. This age was estimated in base of clastic deposits that belongs to

the erosion of the Peña Morada Formation (Lower Cretaceous), which forms the base of the Tolar Formation; and the Incanche Formation that lies in the upper limit of the Tolar Formation and was assigned to the Eocene, this last age was obtained from radiometric datation (K-Ar). The deposition environment was interpreted by the author to belong to an alluvial continental. As indicated by Maksaev (1978) the red color of these outcrops indicates an oxidant ambient possibly a result of a warm environment.

Associated materials of dinosaurs are infrequent in Chile. SGO.PV. 961 belongs to the most complete dinosaurs recorded in the Antofagasta Region and the second most complete titanosaur specimen from Chile. The material includes part of axial and appendicular elements found in an area of 2 m<sup>2</sup>. It is assumed that these elements belong to the same specimen because no element is similar to the others; however, near the site remains of other specimen where found, therefore the possibility that this specimen is artefactual cannot be discarded. These fossils are deformed product of the diagenesis presenting all the elements with a slightly torsion.

Previously fossils of sauropod dinosaurs were collected in a near broke in the year 1972 by paleontologists from the Museo Nacional de Historia Natural and the Instituto de Investigaciones Geológicas (actually SERNAGEOMIN). These materials (SGO.PV 253) includes a proximal portion of a femur, two ribs and a lot of unidentified fragmentary bones and recently have been assigned to Titanosauriformes (Rubilar-Rogers, 2005) by the presence of a lateral bulge below the greater trochanter of the femur.

The new material is housed in the Museo Nacional de Historia Natural of Santiago under the collection number SGO.PV 961.

#### Institucional Abbreviation

**SGO.PV:** Sección Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural.

**SNGM:** Servicio Nacional de Geología y Minería.

**MCS:** Museo de Cinco Saltos, Río Negro, Argentina.

#### SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Dinosauria Owen 1842

Sauropoda Marsh 1878

Titanosauria Bonaparte & Coria 1993



Titanosauriformes Salgado et al. 1997

Lithostrotia Upchurch et al. 2004

Lithostrotia indet.

**Material:** the material includes a right femur, the half proximal end of the humerus two dorsal vertebrae, a posterior caudal vertebra, a dorsal rib and an external plate? SGO PV 961 All these fossils were collected in a surface of 2 m<sup>2</sup>.

**Horizon and locality:** The Tolar Formation (Upper Cretaceous – Paleocene). An outcrop near Conchi Viejo town, Atacama Desert, Antofagasta Region.

## DESCRIPTION

### **Axial skeleton**

The axial elements include two dorsal vertebrae, a caudal vertebrae and a rib.

**Dorsal vertebrae:** there are two dorsal vertebrae. Both are opisthocoelics, lack of hyposphenohypantrum articulation surfaces and they have a notorious deflection caused by diagenesis. In SGO.PV 961a (Fig. 1 and 2) the centrum is notoriously opisthocoelic. Its centrum is elongated and has an elliptical slightly eye shaped pleurocoels (8.3 cm long in the right side) that at least the total length of the centrum and is restricted to the dorsal half of the centrum. The neural arch is broken and only are preserved part of the peduncles. The peduncles attach more than the total of length of the pleurocoels. Considering the deformation of the material the centrodiapophyseal laminae as well as the peduncles seems to be inclined in frontal direction, which allow us to identify the position of the neural arch. The infradiapophysial lamina is not divided. The neural arch is wider than high. There is no evidence for the presence of the parapophyses at the centrum or at the lower portion of the neural arch. The base of the centrum is notoriously curved, showing a marked convexity in lateral view. In the posterior view of the centrum there is a pronounced excavation. The absence of parapophyses at the centrum and the base of the neural arch supposed a medium or posterior position for this element.

In SGO.PV 961b (Fig. 1 and 2) the vertebra is anteroposteriorly compressed. The neural arch is not complete and only the peduncles, the prezygapophysis and part of the left diapophysis are preserved. The base of the peduncles is extended by the total longitude of the centrum. There are a few distance between both prezygapofsis and, in anterior view, these elements are projected in an angle of approximately 35°. In the left prezyapophysis is possible see part of the prezigapofisial lamina. There is no evidence of parapophyses situated in the centrum and in the base of the neural arch preserved. The pleurocoel is circular and deep stretching to the center. The most proximal part of diapophyses is found with an inclination of 30°. The posterior face of the centrum is least excavated in contrast to the other dorsal vertebra where the excavation is notorious. Based in the little interprezygapophyseal distance, the reduced excavation of the posterior centrum face, the transverse process projected dorsolaterally and the absent of parapophysis in the material recovered suggests that this vertebra occurs in the distal half of the dorsal series.

**Caudal vertebra:** SGO.PV 961c a single most posterior medium centrum caudal was found in the site (Fig. 3). It's strongly procoelous, compressed dorsoventrally and lacks of pleurocoels. The external layer of bone is absent product of notable erosion. Remains of the left transverse process and the base of the neural arch can be observed and there is not evidence of haemal arches. Part of the posterior border is broken. The ventral and lateral sides of the centrum are slightly curved, in dorsal view is possible to see a deep tie-like compression in the middle of the bone. There is a small portion of the transverse process preserved on the left. This element is interpreted as a posterior medium centrum for the noticeable dorsoventral compression and the presence of remains of transverse process.

**Rib.** SGO.PV 961d, only one rib was recovered (Fig. 4). It shows a strong anteroposterior compression, the dorsoventral diameter being longer than the anteroposterior. The rib is slightly curved in the ventral side with a crest that forms a marked angle (aprox. 90 degrees) on the dorsal edge. The capitulum and tuberculum are not preserved.

## **Appendicular skeleton**

Only a nearly complete femur, the proximal half of humerus and a fragment of the sternal plate were recovered.

**Sternal plate.** SGO.PV 961e. An associated fragment of sternal plate was found (Fig. 4E). It is a thin plate, in general, with a smoothly thick border. Given to the fragmentary condition it is possible to distinguish if it corresponds to a crescentic or oval general form.

**Humerus.** The proximal half of a right humerus (Fig. 4C-D) is preserved (SGO.PV 961f). The proximal end is expanded and has a square contour; although the deltopectoral crest is not totally preserved it is noticeable that this element has a reduced distal expansion. In anterior view, the humerus is hollowed out with a well-marked depression for muscular attachment. The midshaft is straight and ellipsoidal.

**Femur.** The right femur (SGO.PV 961g) is slender with a straight diaphysis (Fig. 4A-B). The total length is 1.10 m and the width at midshaft lateromedially is 12.5 cm. The bone shows a deflection caused by diagenesis especially in the distal end. The most proximal portion (femoral head) is not preserved onto just above the great trochanter. The proximal portion is medially deflected and it has a lateral bulge which extends about 25% of the total length of the preserved bone. The shaft is anteroposteriorly flattened and mediolaterally wide (the lateromedial diameter is 250% greater than the anteroposterior one). However, it has a different configuration respect to saltasaurid titanosaurs, where the wide is continuous along the entire length of the shaft, in SGO.PV.961 the width along the shaft is variable and lesser than the distal condyles. On the distal end, the fibular and tibial condyles have subequal sizes, being the medial one slightly greater. In posterior view it is possible to see a well-developed fourth trochanter, extending onto the proximal quarter of the femur. A deep groove extends along the proximal third of the femur, medial to the greater trochanter. The posterior face of the distal end of the femur shows a depression that gently separates the medial and lateral condyles. Part of the anterior-medial portion of the medial condyle is missing, but the medial condyle appears to be approximately similar in size or slightly greater. Nevertheless, the last one is more widely protruded antero-posteriorly.

## Phylogenetic approach

In order to establish the phylogenetic position of SGO.PV 961, a preliminary cladistic analysis using parsimony was performed. The data matrix used here corresponds to the one proposed by Wilson (2002), which was specifically designed to test sauropod phylogeny at the genus level. Only nineteen characters were possible to score for SGO.PV 961, respect to a total of 324 characters of Wilson's matrix (presented in appendix). The analysis of the matrix was performed using the program PAUP\* version 4.0 (Swofford, 2003) with ACCTRAN as character-state optimization and the multistate characters where considered like unordered. An heuristic search produced 21 most parsimonious trees (MPTs) with a length of 434 steps (CI = 0.6; RI = 0.8). In this analysis SGO.PV 961 is included as a Lithostrotia, a clade that includes the most recent common ancestor of *Saltasaurus* and *Malawisaurus* and all its descendents (Upchurch et al. 2004). In the strict consensus tree SGO.PV 961 appears inside Lithostrotia more closely related to Saltosauridae than *Malawisaurus*, in a node that includes a politomy with Saltosauridae, *Nemegtosaurus*, *Rapetosaurus* and *T. colberti* (Fig. 5). Similar results where found with bootstrap and jackknife analysis. In the 50% majority rule bootstrap analysis of the matrix (using a search with 100 replicates) the tree topology shows a well supported node for Saltosauridae, *Rapetosaurus*, *Nemegtosaurus*, *T. colberti* and SGO.PV 961 (Fig.6).

In a recent phylogenetic analysis Curry-Rogers (2005) proposed a more inclusive definition for Saltosauridae, which includes genus such as *Malawisaurus*, *Rapetosaurus*, *Nemegtosaurus* and *Titanosaurus* considered non saltosaurids by Wilson (2002). Unfortunately we could not used the data base of Curry-Rogers (2005) because in the matrix there are a lot of uninformative characters, resulting in wide politomies and low support values for the titanosaur ingroups, additionally a revision of all taxa of titanosaurs is beyond of the purpose of the present work. Probably a broader data set (not available at the moment) with more characters would change the hypothesis of relationships of this specimen especially in reference to Saltosauridae.

## DISCUSSION

Although all the elements of SGO.PV. 961 were found together the presence of other titanosaur bones in outcrops (undescribed) near to the site let us open the possibility that the specimen is composed.

In various sauropod the parapophyses are displaced in relation to the position that it occupies in the vertebra: from being at the centrum in proximal dorsal vertebrae, to above the centrum, high at the neural arch in the distal vertebrae (McIntosh, 1990). A progressive decrease in the distance of the interprezigapophyseal lamina along the dorsal series is seen in the *Malawisaurus dixeyi* (Gomani, 2005). In the anterior vertebrae of *Malawisaurus dixeyi* the neural arches are attached in the anterior half of the centrum (anatomical position of 1 to 5 vertebrae) and there are centrally attached the anatomical position 6 to 10 (Gomani, 2005). In both dorsal vertebrae of SGO.PV 961 the bases of the neural arches are attached along the centrum suggesting a posterior half position for these elements along the vertebrae column. Additionally, in *Malawisaurus* the vertebrae assigned to the first dorsals (1 to 3) the posterior limits of the neurocentral junction are positioned anteriorly to the posterior limits of the pleurocoel, and the neural attachment extends the entire length of the pleurocoel in from to the 4 to 9 vertebrae (Gomani 2005). In SGO.PV 961 both vertebrae have neural junction extended to the length of pleurocoels corroborating the posterior position of these elements.

The humerus of SGO.PV 961 has a poor development of the deltopectoral crest in contrast to saltasaurids such as *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus* and *Alamosaurus* where the deltopectoral crest is markedly expanded distally, such condition is mentioned as sinapomorphy of Saltosauridae by Wilson (2002).

The femur has a groove in the median portion of the shaft although more pronounced at the extremities. Such groove is less pronounced than in SNGM-1.

At the specimen SGO-PV 961 the femoral axis is straight, forming an almost perpendicular axis respect to the transverse axis of the distal condyles, a different condition to the one described in titanosaurs such as Saltosauridae where the femur axis have a pronounced inclination of approximately 20°. A prominent lateral bulge is a condition described for Titanosauriformes (Salgado et al., 1997).

It is not possible to determine if the fragment of sternal plate corresponds, in general form, to a crescentic or oval element, a character mentioned by Salgado *et al.* (1997) and Wilson & Sereno (1998) to distinguish Somphospondily (e.g. *Epacthosaurus* and *Alamosaurus*).

Up to the moment other specimen referred to the Lithostrotia clade is reported for the Cretaceous of the Atacama region (SNGM-1; Rubilar-Rogers *et al.*, *en prep.*), however, the poorly known characters of SGO.PV 961 and the geographic distance of these records (approximately more than 1.000 km) makes unlikely to establish relationships between specimens. An interesting fact is that, in comparison with other titanosaur of the same size, both dinosaur, are slender in proportion of appendicular elements. A preliminar comparison with other titanosaurs shows that SGO.PV 961 and SNGM-1 have slender proportions. For this approach was employed measurement in different sections of the femur of some saltasaurids such as *T. falloti*, *T. robustus*, *S. loricatus*, *O. skarszinsky*, *R. krauseni*, *A. sanjuanensis*, *Magyarosaurus dacus*, *N. australis* and the specimens referred to the last species MCS-5/28 and MCS-5/25 indicated as *Neuquensaurus C* and *Neuquensaurus D* in the plot (Fig. 8). In the case of SGO.PV 961 the measurement of the distal condyles was estimated by the distortion for the diagenesis. These features in the appendicular skeleton can be explained by isolation of these environmental conditions such condition has been interpreted as predominant during the Cretaceous in the north of Chile, where the paleogeographic distribution of these specimens was restricted to a slender continental border surrounded by epicontinental seas only connected to the mainland by its southern portion, a predominant condition during the Cretaceous in the north and central Chile. The slender bones found in these specimens could be related to this condition of restricted area, which could be compared with the island rule of the ecological theory. This interpretation requires a comparison with more taxa and a deeper study of the geological predominant conditions during the Upper Cretaceous in the Atacama Desert. Another explanation for this condition can be explained like a general tendency of the lineage where the Chilean specimens are included. For this purpose a complete phylogenetic analysis, including some taxa suspected of dwarfisms (e.g. *Magyarosaurus*) is necessary.

## CONCLUSIONS

Although SGO.PV 961 is one of the most complete specimens recorded in Chile, due to the fragmentary nature of this specimen was not possible to give a more exclusive assignment within Lithostrotia. The titanosaurs from Chile seems to show a tendency of sharpness or slimness of the appendicular bones both in SGOPV961 and SNMG-1 respect of the other titanosaurs of the same size. An anatomical feature that need to be corroborated with more field studies in Chilean outcrops and a new and more inclusive phylogenetic analysis.

With this finding we have corroborated a Cretaceous age for the red sandstone strata of the Tolar Formation, previously undefined and considered in wide interval, from Cretaceous onto Paleocene.

## Acknowledgements

This investigation was supported by Conicyt to one author (DRR). We thank to Carolina Simon Gutstein for the edition and photographic work and Jocelyn Navarro for the line draws.

## Literature Cited

- Bonaparte, J. & Coria, R.A. 1993. Un Nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, Vol. 30, p. 271-282.
- Casamiquela, R.M., Corvalán, J. and Franquesa, F. 1969. Hallazgo de dinosaurios en el Cretácico Superior de Chile. Su importancia cronológica - estratigráfica. Instituto de Investigaciones Geológicas, *Boletín*, 25: 1-31.
- Curry-Rogers, K. A. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. in K. Curry Rogers and J. Wilson (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* pp. 50-103.
- Gomani, E. 2005. Sauropod dinosaurs from the Early Cretaceous of Malawi, Africa. *Paleontología Electrónica* Vol. 8, Issue 1; 27A: 37p, 6,9 MB. [http://palaeo-electronica.org/paleo/2005\\_1/gomani27/issue1\\_05.htm](http://palaeo-electronica.org/paleo/2005_1/gomani27/issue1_05.htm)
- Maksaev, V. 1978. Cuadrángulo Chitigua y sector occidental del cuadrángulo Cerro Palpana, Región de Antofagasta. Carta Geológica de Chile nº 31, 55 p. 1 mapa 1: 50.000. Instituto de Investigaciones Geológicas.
- Mcintosh, J.S. 1990. Sauropoda. *In* *The Dinosauria* (Weishampel, D., Dobson, P. and Osmolska, H.; editors). University of California Press, p. 345-401. Berkeley.
- Marsh, O.C. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs, Part I. *American Journal of Science*, 16: 411-416.
- Owen, R. 1842. Report on British Fossil Reptiles. Report of the Eleventh Meeting of the British Association for the Advancement of Science, 11(Part II): 60-204.
- Rubilar-Rogers, D. 2003. Registro de dinosaurios en Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 52: 137-150.



- Rubilar-Rogers, D. 2005. Titanosauriformes remains from Quebrada Cortadera (Tolar Formation, Upper Cretaceous), Atacama Desert, Chile. XXI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Plaza Huinca, p. 38.
- Rubilar-Rogers, D.; Vargas, A.; Iriarte, J. & Arévalo, C. (*en prep.*) A new titanosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Cretaceous of the Atacama Region, Chile.
- Salgado, L.; Coria, R.A. & Calvo, J. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, **34** (1): 3-32.
- Swofford, D.L. 2003. Paup\* phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), Version 4.0. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Upchurch, P., Barrett, P. M. and Dodson, P. 2004. Sauropoda. In D. B. Weishampel, H. Osmólska and P. Dodson (eds.), *The Dinosauria* (2nd edition). University of California Press, Berkeley 259-322.
- Wilson, J. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136(2): 217-276.
- Wilson, J. & Sereno P.C. 1998. Early evolution and higher-level Phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of vertebrate paleontology*, 18 (2): 68 p.

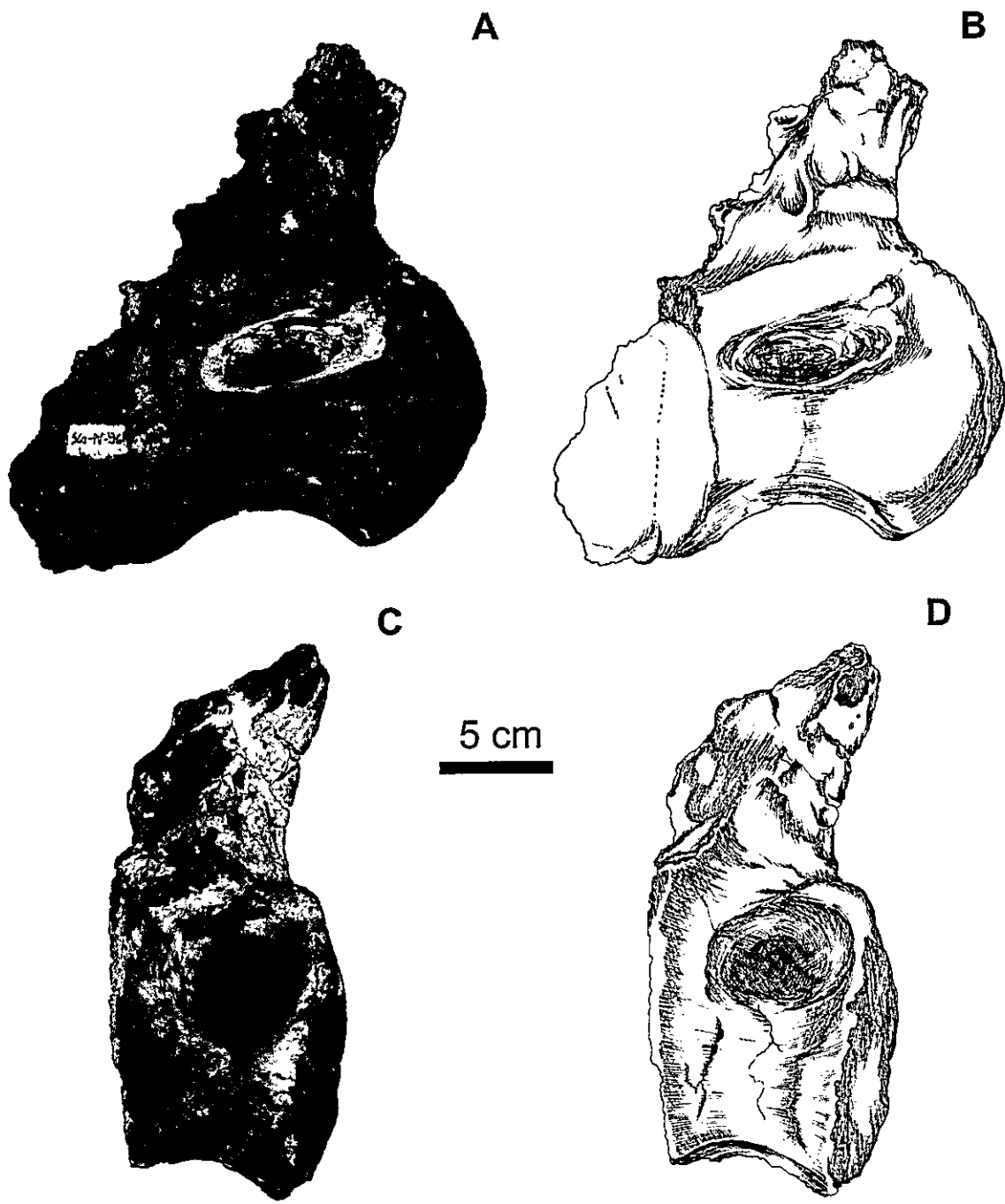


Figure 1 – Lateral view of dorsal vertebrae of SGO.PV. 961a (A-B) and SGO.PV.961b (C-D).

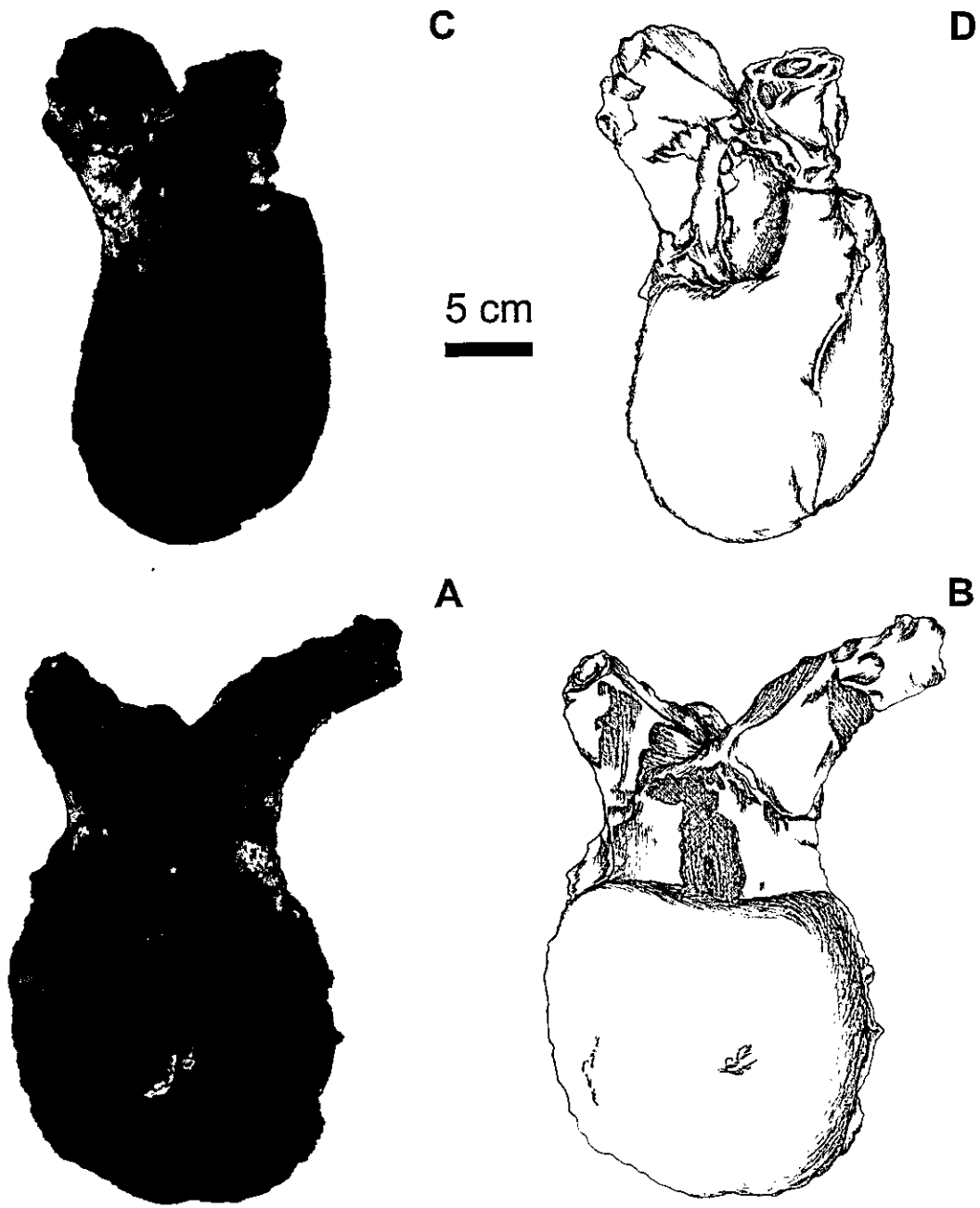


Figure 2 – Anterior view of dorsal vertebrae of SGO.PV. 961a (A-B) and SGO.PV.961b (C-D).

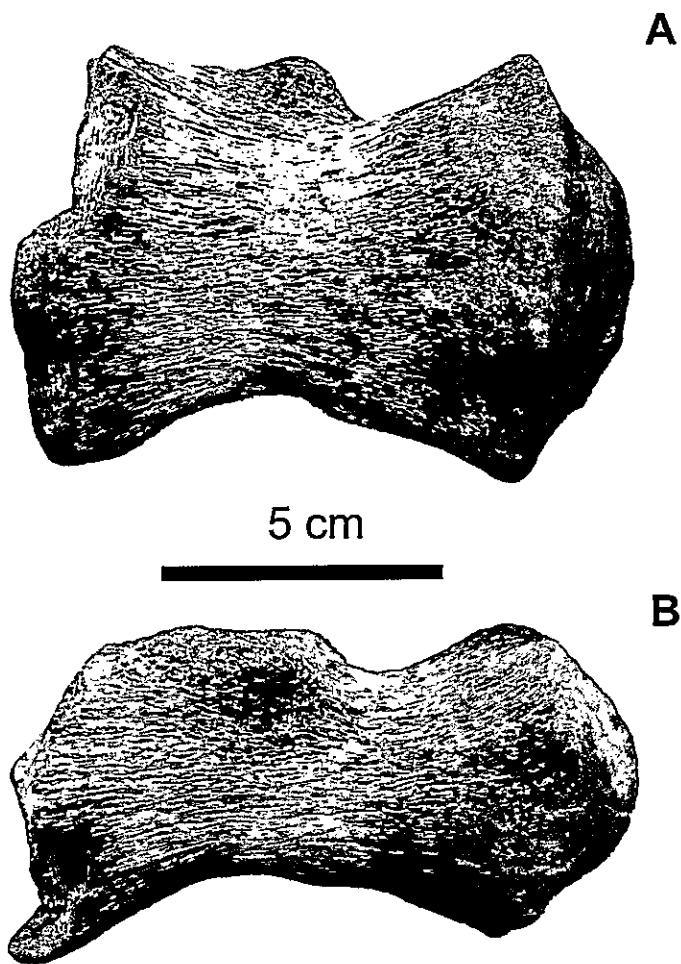


Figure 3 – SGO.PV.961c. Caudal centrum in ventral (A) and lateral view (B).

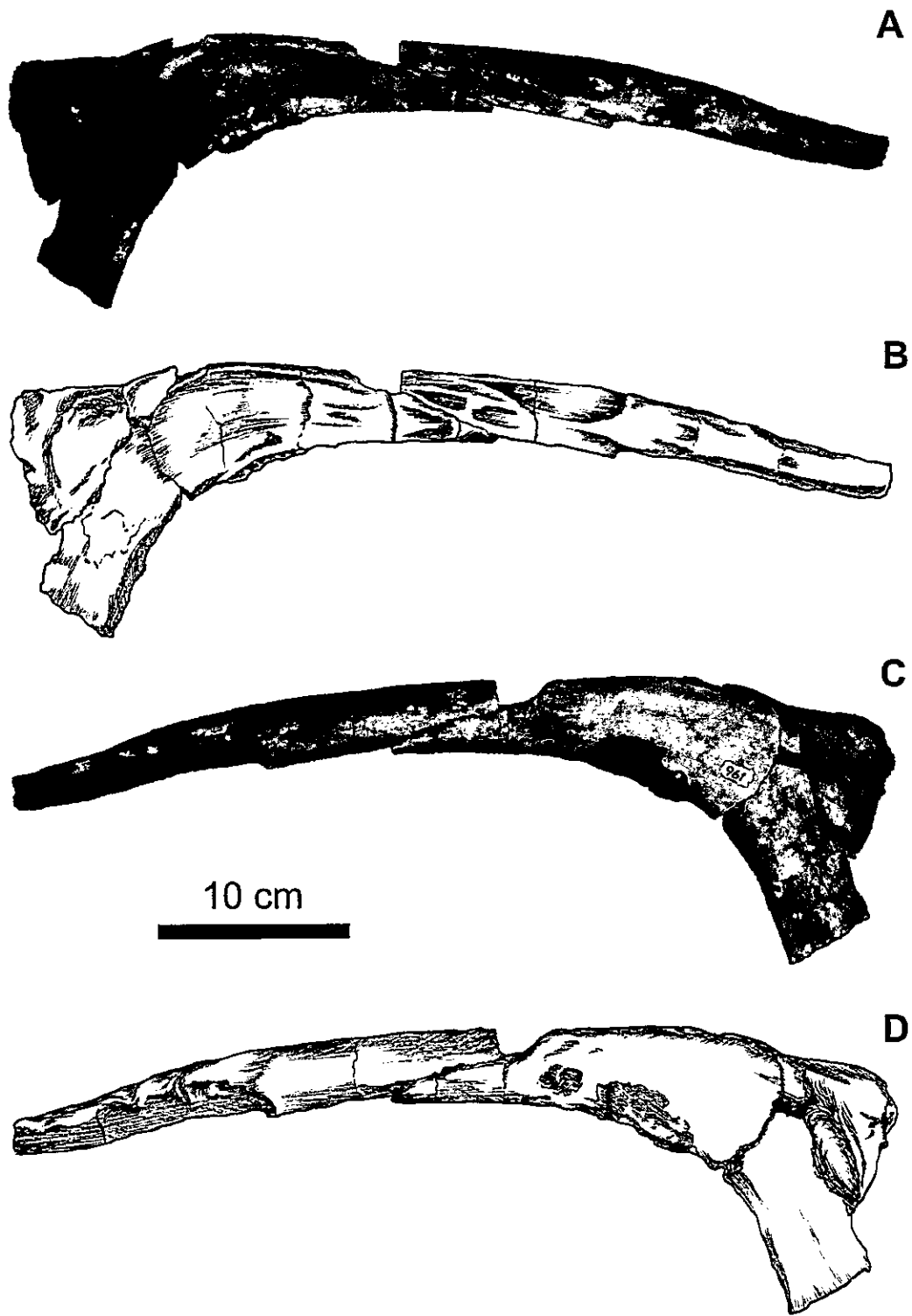


Figure 4 – SGO.PV.961d. Rib in anterior (A-B) and posterior (C-D) view.

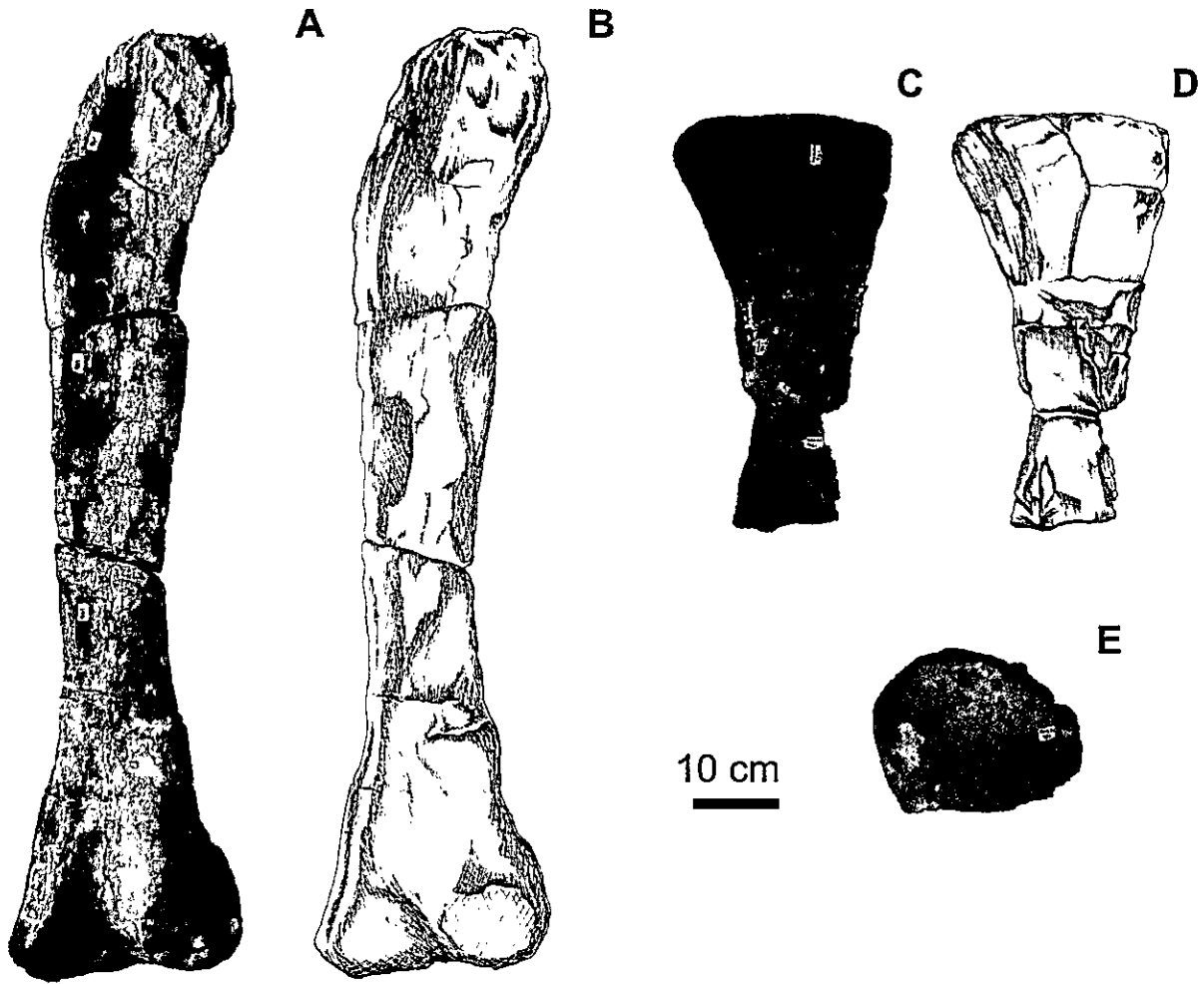


Figure 5 – Appendicular elements of SGO.PV.961. A-B) Right femur in anterior view, lacking the most proximal portion. C-D) Proximal half of right humerus. E) Fragment of external plate?

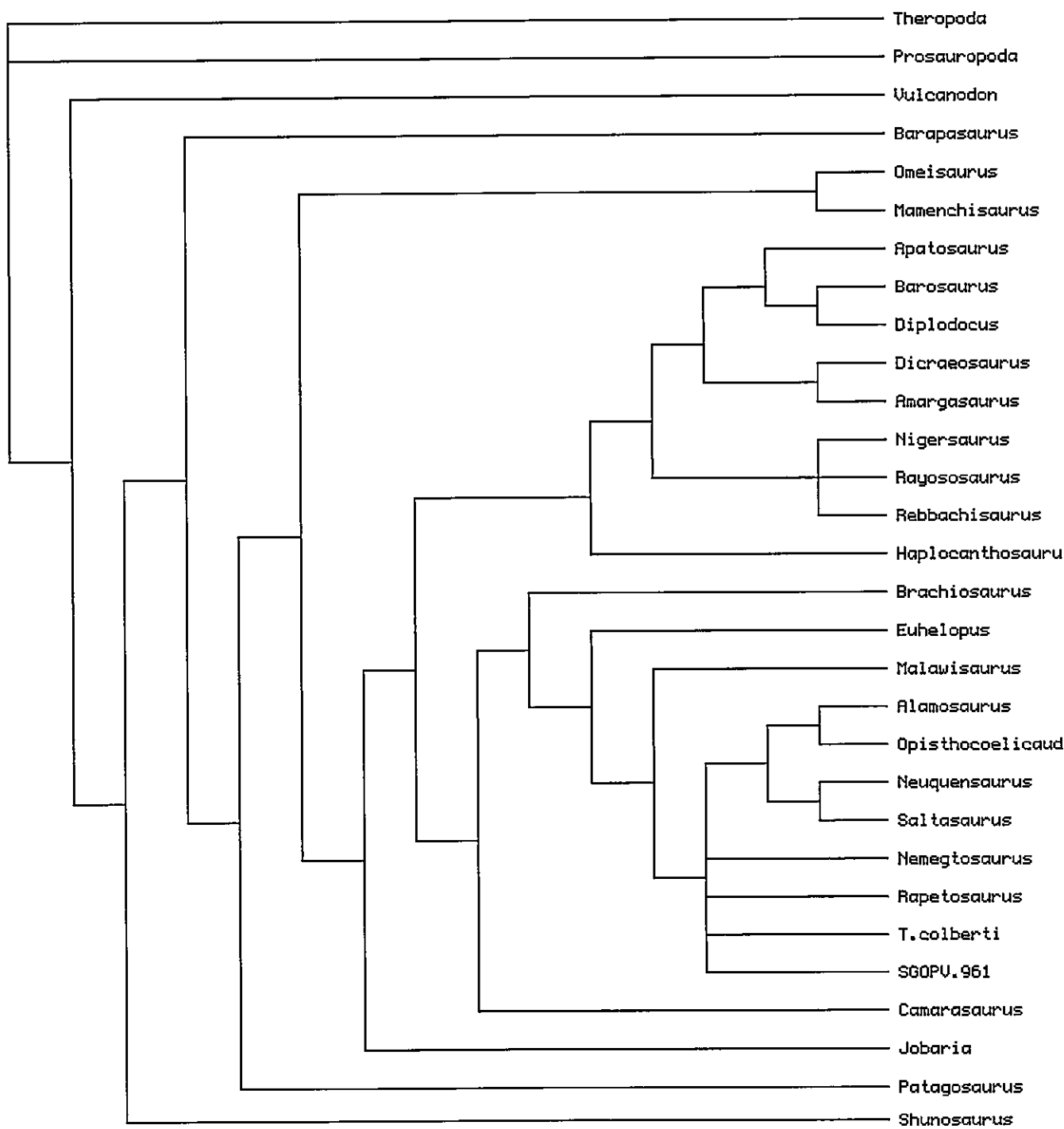


Fig. 6 Consensus tree of the 21 most parsimonious trees. IC: 0.66; IR: 0.8; TL: 434.

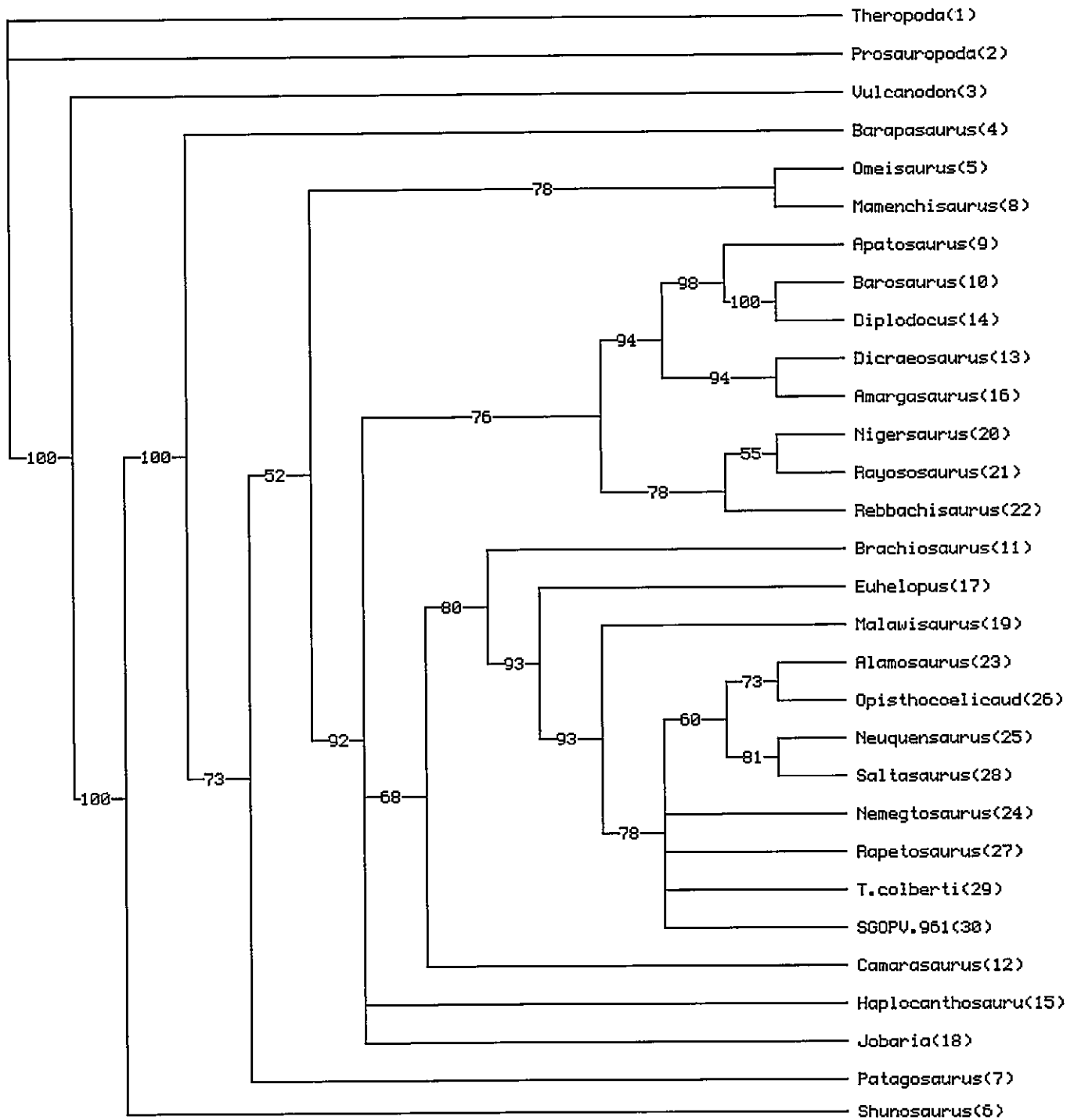


Figure 7. Bootstrap analysis.



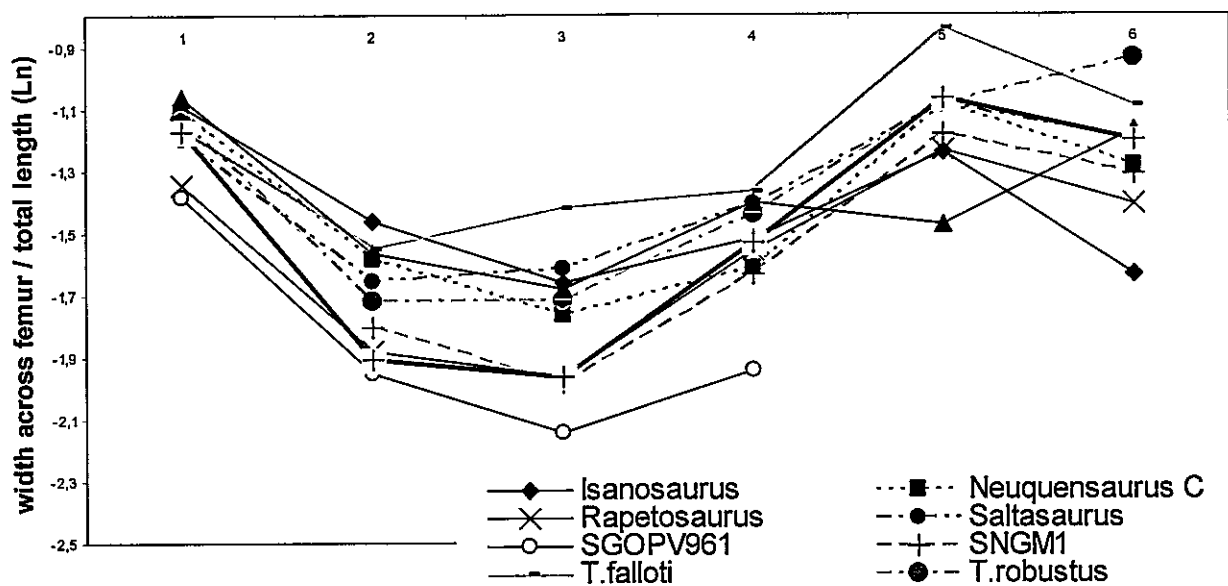
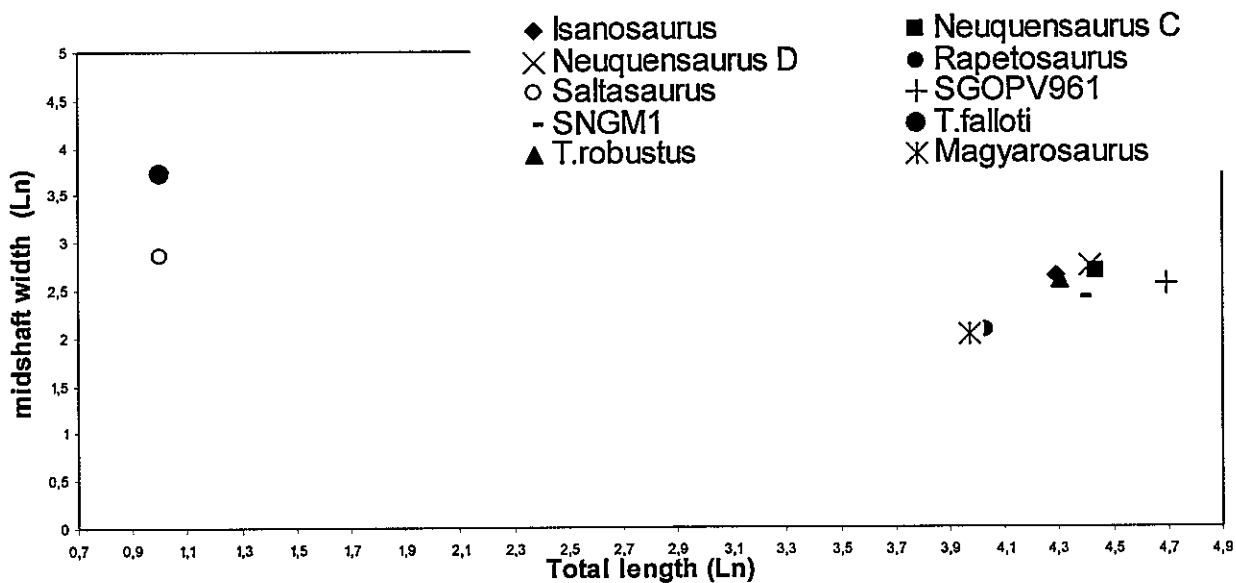


Figure 8 – Charts showing the femur width in the different specimens of titanosaurs (n=1 for each species, except *Neuquensaurus* C and D). Above, ratio between the width at midshaft and the total length in natural logartimic scale. Below, width of femur across the shaft: 1) width of condyles, 2) width at the distal quarter, 3) width at the midshaft, 4) width at proximal quarter, 5) width at the lateral bulge level, 6) width at femoral head level. Note that the Chilean specimens (SNGM-1 and SGOPV 961) show low values of width/length ratio (below) and a relative bigger length than width value (above), nevertheless SNGM-1 is considered a sub-adult specimen.

Appendix

List of characters codified for SGO.PV 961 based in the matrix from Wilson (2002).

	10	20	30	40	50
SGO.PV 961	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????
	60	70	80	90	100
	??????????	??????????	??????11??	??????????	??????????
	110	120	130	140	150
	????11????	??????????	??????????	10?1??????	?????????1?
	160	170	180	190	200
	?????????11	01????????	??????????	??????????	?????11211
	210	220	230		
	01????????	??????????	??????????	????	

**CAPÍTULO IV**

**3º ARTÍCULO (EN PREPARACIÓN)**

**A SER ENVIADO AL LIBRO  
“VERTEBRADOS FÓSILES DE CHILE”**

**TITANOSAURIOS DE CHILE Y SU CONTEXTO FILOGENETICO Y  
BIOGEOGRÁFICO**

D. Rubilar-Rogers

# TITANOSAURIOS DE CHILE Y SU CONTEXTO FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO

David Rubilar Rogers

Sección Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago

drubilar@mnhn.cl

## ABSTRACT

An overview of the titanosaur fossil record in Chile is presented here; the phylogenetic and paleogeographical implications of these findings are contextualized. A phylogenetic approach, based on a review of the most complete data bases for Sauropoda and Titanosauria, shows that the Chilean specimens can be included like saltosaurids in the clade Lithostrotia, which includes the most recent common ancestor shared between *Saltasaurus* and *Malawisaurus* more all its descendents. The consistence and robustness analysis of this clade shows that the relationships of the taxa that compose this node are yet controversial and that the greater stability is centered at the level of the clade Lithostrotia. The composition of various clades of the ingroup such as Saltosauridae, Saltosaurinae and Opisthocoelicaudiinae *sensu stricto* results to be variable depending on the used data. These analyses have direct effects on the biogeographic hypothesis, once the resultant topologies are consistent with a dispersion model of distribution. The Chilean taxa share, with the other Lithostrotia, an alternated geographic distribution compared to its position in the cladogram. In this way, is possible to find these taxa mixed, in a same share node, together with other South American species and with specimens from North America, India, Africa, Madagascar, Asia and Europe.

## RESUMEN

Se lleva a cabo una revisión del registro fósil de los titanosaurios en Chile y se contextualizan estos hallazgos en un sentido filogenético y paleogeográfico. Una aproximación filogenética basada en una revisión de las bases de datos más completas para Sauropoda y Titanosauria muestra que los especímenes chilenos pueden ser incluidos en el clado Lithostrotia, el cual

incluye al ancestro común más recientemente compartido entre *Saltasaurus* y *Malawisaurus* mas todos sus descendientes. Los análisis de la consistencia y robustez de este clado muestran que las relaciones de los taxa que componen este nodo aún son controversiales y que la mayor estabilidad se centra a nivel del clado Lithostrotia. La composición de varios clados del ingroup tales como Saltosauridae, Saltosaurinae y Opisthocoelicaudiinae *sensu stricto* resultaron ser variables dependiendo de los datos utilizados. Estos análisis impactan directamente sobre las hipótesis biogeográficas, ya que las topologías obtenidas son consistentes con modelo de distribución de tipo dispersalista. Los taxa chilenos comparten junto a los demás Lithostrotia una distribución geográfica alternada en relación a su posición en el cladograma. Así, es posible encontrar estos taxa mezclados, en un mismo nodo compartido, con otras especies de Sudamérica y de Norteamérica, India, África, Madagascar, Asia y Europa.

## INTRODUCCIÓN

Titanosaurios y sus parientes conforman un gran clado de dinosaurios herbívoros cuadrúpedos de cuellos y colas largas. Dentro de este grupo se encuentra una notable gama de formas y tamaños, entre ellas, algunas especies que son consideradas los vertebrados terrestres más grandes (*Argentinosaurus huinculensis* Bonaparte y Coria, 1991; *Paralititan stromeri* Smith et al., 2001) y otras de tendencia al enanismo (*Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980, *Neuquensaurus australis* Powell 1992; *Europasaurus holgeri* Sander et al. 2006) o a la reducción de tamaño (*Magyarosaurus dacus* – Jianu y Weishampel, 1999; LeLouff, 2005). Sus restos óseos, al igual que sus huellas, de amplia luz de rastro, se han hallado en capas cretácicas de casi todos los continentes, con la temporal excepción de la Antártica. Lejos, en lo que concierne a América del Sur, son los dinosaurios más comunes tanto en número de especies como en número de especímenes. Pese a este notable registro, lo fragmentario de sus esqueletos convierte a estos dinosaurios en uno de los grupos más debatido en cuanto a sus relaciones filogenéticas, en especial a los caracteres que definen los grupos más exclusivos de los Titanosauria, por ejemplo, Lithostrotia, Saltosauridae, Opisthocoelicaudiinae y Saltosaurinae, y los taxa que integran estos ingroups.

En este trabajo se revisan los diferentes especímenes de titanosaurios hallados en Chile y se da un contexto sistemático filogenético y paleogeográfico a estos hallazgos. Además se incluye una revisión de las diferentes hipótesis filogenéticas propuestas para este grupo, en especial del clado Lithostrotia (Upchurch et al., 2004), que incluye a todos los descendientes del ancestro común más reciente entre *Malawisaurus dixeyi* y *Saltasaurus loricatus*.

#### Abreviaciones institucionales

**SGO.PV.** Sección Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural.

**SNGM.** Servicio Nacional de Geología y Minería.

#### Revisión de las propuestas filogenéticas de los titanosaurios

Los titanosaurios son conocidos desde la segunda mitad del siglo XIX con los hallazgos de especies como *Titanosaurus indicus* (Falconer, 1868; Lydekker, 1877), *T. blanfordi* (Lydekker, 1879) hallados en India; *Macrurosaurus semnus*, (Seeley, 1869, 1876) hallado en Inglaterra; y *T. madagascarensis* de Madagascar. Pese a ser conocidos hace casi 140 años, la primera tentativa de diagnosis de los grupos, basado en un elemento vertebral caudal, generó la inclusión desmedida de varios taxa cretácicos en la categoría "titanosaurio". Así, durante el siglo XX el notable incremento en el registro de saurópodos cretácicos develó la dificultad taxonómica de esta asignación por cada nuevo espécimen descubierto. De hecho, la especie que fue utilizada para fundar la familia Titanosauridae, *T. indicus*, fue recientemente invalidada (Wilson y Upchurch 2003).

Como un intento de clarificar esta situación y formalizar la categoría taxonómica, Bonaparte y Coria (1993) definen taxonómicamente Titanosauria como el grupo que incluyera al ancestro común más reciente de *Andesaurus delgadoi* y *Saltasaurus loricatus* y todos sus descendientes. En este mismo trabajo se generó la separación de dos grupos de titanosaurios, a partir de la presencia o ausencia de articulaciones accesorias hipofeno-hipantro de las vértebras dorsales y la presencia de vértebras caudales procélicas o anfipláticas. A partir de estos caracteres, se pudieron distinguir las familias Andesauridae (*Andesaurus delgadoi* + *Argentinosaurus huinculensis*) y Titanosauridae (ej.: *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*), esta última con ausencia de hipofeno-hipantro y con vértebras caudales procélicas. Pese a la formalización de

esta categoría taxonómica, aún la inclusión de muchos taxa y el hallazgo de algunos nuevos especímenes que mezclaban rasgos de ambas familias siguió acrecentando dudas sobre la validez de estas definiciones. Posteriormente, Salgado *et al.* (1997) proponen la primera aproximación filogenética para clarificar las relaciones del ingroup de Titanosauria. Este trabajo mantiene el clado Titanosauria definido con *Andesaurus delgadoi*, pero a diferencia de Bonaparte y Coria (1993) el clado Titanosauridae es definido para incluir al ancestro común más reciente de *Epachthosaurus*, *Malawisaurus*, *Argentinosaurus*, Titanosauridae indet. (DGM "serie B"), *Opisthocoelicaudia*, *Aeolosaurus*, *Alamosaurus*, Saltosaurinae y todos sus descendientes. De esta manera, Titanosauridae incluye a formas tales como *Epachthosaurus sciuttoi* y *Malawisaurus dixeyi* considerados basales en Bonaparte y Coria (1993); mientras que por otra parte *Argentinosaurus* (antes no incluido en esta familia) queda posicionado junto a un clado formado por *Opisthocoelicaudia skarzynski* + Titanosaurinae indet. (DGM serie B; Powell, 1987).

Salgado *et al.* (1997) sustentan la existencia de un nuevo nodo de titanosaurios (nodo 10, no nombrado; fig. 19 p. 25 de estos autores), caracterizado por poseer vértebras posteriores del tronco con láminas prespinales medias formadas bajo la base de las espinas del arco neural, y presencia de coracoides cuadrangulares. Este grupo se divide a su vez en dos clados. Uno de estos compuesto por una rama que incluye al género *Argentinosaurus* y al "titanosaurio de Peirópolis" (Titanosaurinae indet.-DGM serie B) de América del Sur; *Opisthocoelicaudia* de Asia central, y a *Lirainosaurus* de Europa. Todos ellos comparten la ausencia de láminas diapostzigapofisiales en sus vértebras dorsales. Por otro lado, se encuentra un segundo clado formado por los géneros *Aeolosaurus*, *Neuquensaurus* y *Saltasaurus* de América del Sur y *Alamosaurus* de América del Norte, que se caracterizan por poseer dos sinapomorfias: primera caudal biconvexa y prominencia dorsal sobre la cara inferior de la escápula.

Posteriormente, y a diferencia de Salgado *et al.* (1997), Upchurch (1998; Fig. 1) y Curry-Rogers & Forster (2001) incluyen a *Opisthocoelicaudia* en un nodo compartido con *Saltasaurus* + *Neuquensaurus*, y posicionan a *Alamosaurus* como grupo externo (Fig 1; figs 4 y 5 de estos autores). En una de las propuestas más recientes Wilson (2002) sustenta la monofilia de Opisthocoelicaudiinae (*Alamosaurus* + *Opisthocoelicaudia*; Wilson, 2002; Fig. 1) y Saltosaurinae (*Saltasaurus* + *Neuquensaurus*) con una distribución de formas Laurásica y Gondwánica para cada clado, respectivamente. Wilson (2002) encuentra un árbol con un IC de 0,66 y un IR de 0,80 y genera un árbol de consenso con la regla de la mayoría del 50%, donde se indica la frecuencia

de preservación de los porcentajes de los nodos, siendo el de Opisthocoelicaudiinae y de Saltasaurinae de 86 y 70 %, respectivamente. Mientras que el nodo Saltosauridae, que incluye a ambas subfamilias, es solamente de 51%. Wilson (2002) destaca que la monofilia de los Opisthocoelicaudiinae está basada en caracteres derivados de la cola y de los miembros anteriores, muchos de los cuales son poco informativos (su registro es incompleto) y difíciles de contrastar con otros titanosáuridos. Este autor señala que una mayor resolución filogenética podría obtenerse en la medida que se complete el registro fósil de Saltosauridae en ambos hemisferios.

El punto en el que todos estos estudios filogenéticos concuerdan es que *Saltasaurus* y *Neuquensaurus* representan un nodo estable. Sin embargo, no existe consenso respecto a la posición de los taxa laurásicos *Opisthocoelicaudia* y *Alamosaurus* como grupo hermano, ya que otros autores (Curry Rogers & Forster, 2001) indican que *Opisthocoelicaudia* es más afín a *Saltasaurus* o *Neuquensaurus* que a *Alamosaurus*, o que *Alamosaurus* es a su vez más cercano a *Saltasaurus* y *Neuquensaurus* que a *Opisthocoelicaudia* (Salgado *et al.*, 1997). Si bien el análisis de Wilson (2002) corresponde al estudio más recurrentemente citado para establecer filogenias en titanosaurios, es preciso destacar que en este se incluyen sólo taxa que son de los más completos conocidos. Por lo que la monofilia de la familia Saltosauridae está condicionada a ese hecho.

Upchurch *et al.* (2004) proponen el clado Lithostrotia para incluir al ancestro en común más recientemente compartido entre *Malwaisaurus dixeyi* y *Saltasaurus loricatus* y todos sus descendientes. Como citado por Upchurch *et al.* (2004) “este es diagnosticado por una fuerte procelia de los centros caudales proximales (adquirido convergentemente en *Mamenchisaurus*) y la presencia de fuerte procelia en todas excepto las más distales caudales. En este trabajo tanto *Nemegtosaurus* como *Quaesitosaurus* son incluidos como Diplodocoidea, es decir, son excluidos de Titanosauria. Por otra parte *Euhelopus* no es considerado un Neosauropoda.

En el más reciente y completo análisis sobre titanosaurios y sus parientes, Curry-Rogers (2005), incluye un listado de 35 taxa de saurópodos con un ingroup de 28 taxa para Titanosauria (Fig. 1; fig. 2.11, de esta autora). Este análisis presenta notables diferencias respecto a la hipótesis planteada por Wilson (2002). Estas diferencias se basan principalmente en la amplitud del clado Saltosauridae. En el análisis de Wilson (2002), *T. colberti* constituye el grupo hermano de Saltosauridae, mientras que un clado formado por *Rapetosaurus* conforma el grupo “2º grupo externo” y luego se ubicaría *Malawisaurus* (Fig. 1). En el mismo análisis *Nemegtosaurus*,



conocido sólo por restos craneales, puede ser ubicado tanto en Opisthocoelicaudiinae como en un clado aparte junto a *Rapetosaurus*; mientras que *Malawisaurus* estaría definiendo a Titanosauria y el grupo externo a este último clado sería *Euhelopus* (taxón que definiría a Somphospondyli). En uno de los árboles de consenso de Curry-Rogers (2005), obtenido a partir del consenso de Adams (Fig. 2.11 de esta autora; Fig. 1), *T. colberti* (= *Isisaurus colberti*) aparece como grupo hermano a Opisthocoelicaudiinae. Mientras que *Malawisaurus* y *Rapetosaurus* aparecen juntos como clado hermano a Saltosaurinae. Así, Saltosauridae sería un clado muy inclusivo, abarcando los taxa considerados por Wilson (2002) como grupos externos. En un árbol de consenso de Adams obtenido de una matriz reducida de taxa, Curry-Rogers (2005: fig. 2.13; Fig 1) obtiene un árbol con una Saltosauridae similar a la obtenida en su análisis con el número total de taxa (Fig. 2.11 de esta autora). Donde el clado *Malawisaurus* + *Rapetosaurus* conforman un clado hermano a Saltosaurinae. A diferencia del árbol obtenido anteriormente donde *Quaesitosaurus*, titanosaurio conocido por restos craneales, se posicionaba como grupo hermano a Saltosaurinae junto a Malagasy taxón B. en este nuevo arreglo aparece como grupo externo a Saltosauridae. Lo mismo le sucede a *Lirainosaurus* (taxon más afín a Saltosaurinae) y *Ampelosaurus* (taxón más cercano a Opisthocoelicaudiinae) que pasan a ser grupo externo a Saltosauridae. Es decir, a partir de un muestreo taxonómico mayor y la inclusión de más taxa, la definición de los ingroups de Titanosauria se vuelve más compleja.

### **Registro de titanosaurios en Chile**

El registro de titanosaurios en Chile es conocido en cinco localidades, todas ellas del norte de Chile. Restos parciales de al menos dos individuos fueron referidos por Casamiquela *et al.* (1969) a *Antarctosaurus wichmannianus* y Titanosauridae indet. provenientes del Cretácico Superior del Monumento Natural de Pichasca en la Región de Coquimbo. No obstante la naturaleza fragmentaria de tales especímenes no permite una identificación específica referida a *A. wichmannianus* y más recientemente estos materiales fueron referidos tentativamente como Titanosauridae indet. (Rubilar-Rogers, 2003 y esta tesis). Un fragmento de un húmero fue reportado por Chong (1985) en la localidad de Cerro Algarrobito en la Región de Atacama. Este material fue asignado a un Titanosauridae por Bonaparte (*in* Chong, 1985).

De apenas algunos kilómetros más al sur fue recuperado el esqueleto de titanosaurio más completo registrado para Chile. Este espécimen (SNGM-1) es considerado, además, el ejemplar más completo de titanosaurio para el margen Pacífico de América del Sur. Dos especímenes de titanosaurios han sido reportados para los niveles cretácicos del Desierto de Atacama en la Región de Antofagasta (Rubilar-Rogers, 2005).

Una tercera localidad, donde fueron hallados huesos largos y de gran tamaño en estratos cretácicos, se encuentra ubicada en Quebrada Pajonales en la cordillera de la Región de Antofagasta. Sin embargo, pese a que un reconocimiento previo (Taquet *in* Salinas et al., 1991) los ubicó como pertenecientes a titanosaurios, la falta de caracteres diagnósticos pone en duda esta asignación (Rubilar-Rogers, 2003 y esta tesis). Huellas de amplia luz de rastro han sido halladas en la cordillera de la Región de Tarapacá (Moreno *et al.*, 2000) y en Sierra Moreno, Región de Antofagasta (obs. pers). Estas improntas podrían ser atribuidas al ichnogeno *Brontopodus* el que se caracteriza por una notable separación entre las huellas debido al gran ángulo formado por la cabeza femoral y el vástago del fémur y que es atribuido a Titanosauriformes (Wilson y Carrano, 1999).

### **Contexto biogeográfico**

Desde el Triásico hasta el Jurásico tardío, los dinosaurios tuvieron una distribución Pangeica, es decir, estaban ampliamente distribuidos en el planeta. Hacia la segunda mitad del Cretácico los dinosaurios se diferenciaron notablemente producto de la fractura de los continentes. Este hecho marcó notablemente la posterior evolución de los dinosaurios incluidos los titanosaurios.

Huene (1932) llamó por primera vez la atención acerca de la inusual distribución geográfica de los titanosaurios, haciendo referencia a los hallazgos de estos animales en lugares tan distantes como América del Sur, Europa e India. Desde ese momento diversos autores han especulado de manera implícita o explícita acerca de este patrón de distribución (Gilmore, 1946; Bonaparte & Powell, 1980; Bonaparte, 1984, 1986, 1999; Powell, 1986; Lehman, 1987; Lucas & Hunt, 1989; McIntosh, 1990; Sullivan & Lucas, 2000; Le Loeuff, 1993; 1995). Esta explicación supone que la presencia de Saltosauridae en Laurasia se debe a uno o varios eventos de dispersión independientes ocurridos, a través de corredores terrestres surgidos entre Laurasia y Gondwana, durante el Cretácico. Estas hipótesis dispersalistas encuentran apoyo en trabajos previos que

sugieren que el clado Saltosauridae es un grupo parafilético y que los diferentes taxa se reparten entre distintos grupos que contienen tanto formas Laurásicas como Gondwánicas (Salgado *et al.*, 1997; Upchurch, 1998; Curry-Rogers y Forster, 2001). Las dificultades en establecer las relaciones filogenéticas de los titanosaurios (ver arriba) están fuertemente relacionadas a la complejidad en dilucidar la distribución geográfica de estos animales y por ende se han planteado tantas hipótesis biogeográficas como filogenéticas.

En lo que concierne el continente sudamericano, sin duda, la hipótesis más llamativa es la que considera la existencia de un corredor americano (Bonaparte, 1999). En la cual, a partir del surgimiento de un proto istmo del Panamá durante el Cretácico, hace unos 70 millones de años, habría habido un intercambio faunístico similar al famoso "Gran Intercambio Interamericano" de mamíferos en el Plioceno (5-2 millones de años) propuesto por Simpson (1980), donde migrarían los titanosaurios desde Sudamérica y hadrosáuridos desde Norte América.

A continuación se analiza la posición filogenética de los especímenes de titanosaurios chilenos a partir de dos matrices construidas de manera a enfatizar diferentes aspectos de la evolución de los titanosaurios: una que se enfoca en el ingroup de Titanosauria (Curry-Rogers, 2005) y otra diseñada especialmente para evaluar las relaciones filogenéticas de los saurópodos a nivel genérico, incluyendo los Titanosauria (Wilson, 2002). A partir de la información filogenética proporcionada por estos análisis se evalúan las implicaciones paleogeográficas de estos hallazgos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales utilizados corresponden a los especímenes SNGM-1: que incluye dos centros de vértebras cervicales, dos arcos neurales de las dorsales anteriores, un arco neural dorsal posterior, dos centros dorsales, húmero derecho, isquion derecho y fémur izquierdo. SGO.PV. 961: incluye dos vértebras dorsales medio-posteriores, húmero derecho, fémur derecho, una costilla dorsal y un centro caudal posterior.

Para los análisis filogenéticos y comparaciones se utilizaron las matrices de Wilson (2002) y de Curry-Rogers (2005). La primera fue especialmente diseñada para testear filogenia de saurópodos a nivel de géneros y es la que ha sido ampliamente utilizada en varios trabajos (e.g. Harris y Dodson, 2004); mientras que la otra es la más completa de las matrices propuestas

tanto en número de taxa como en número de caracteres y se centra en el ingroup de Titanosauria. No obstante esta característica convierte a esta última matriz y a las filogenias resultantes en altamente inconsistentes y de bajos valores de soporte. Esto se debe a la gran cantidad de taxa representados por pocos caracteres codificados más que a una gran proporción de missing data, dada por la parcialidad de los especímenes en general (Wiens, 1998, 2003a y b).

En el caso de la matriz de Wilson (2002), tanto la base de datos como su codificación de caracteres no fue alterada, mientras que en el caso de la matriz de Curry-Rogers (2005) se revisaron los caracteres y varios de ellos fueron re-codificados, ya que fueron encontrados notables errores en buena parte de la matriz (apéndice 1). Adicionalmente, en orden de disminuir las politomías y mejorar los valores de soporte, fueron removidos en primer lugar los diplodócidos (grupo externo de *Camarasaurus* + Titanosauriformes considerados no relevantes para este análisis) y posteriormente todos aquellos taxa que tenían menos del 18% del total de los caracteres codificados, como un criterio de seleccionar los titanosaurios a los que se podría tener un buen muestreo anatómico (Tabla 1). El límite inferior fue el porcentaje de caracteres codificados para el más completo de los especímenes chilenos (SNGM-1) ya que la inclusión de este espécimen aporta a una topología con altos valores de consistencia; y por otro lado bajo SNGM-1 aparecen 3 taxa con 14% de caracteres codificados, los que incluidos en análisis preliminares, generaban ruidos en los cladogramas resultantes, aumentando el número de árboles posibles, bajando de esta manera sus índices de consistencia y robustez. Además, se llevó a cabo una selección de caracteres informativos, de esa manera, los considerados con bajo índice de consistencia fueron descartados (caracteres con  $IC < 0,66$ ).

Todos estos pasos resultaron en tres matrices: 1) Wilson (2002); 2) de Curry-Rogers (2005) con los caracteres modificados; 3) de Curry-Rogers (2005) con selección de caracteres informativos. Todas estas, con los especímenes chilenos incorporados. Los análisis cladísticos fueron realizados utilizando los programas Paup 4.0 (Swofford, 2003) con la aplicación PRAP (Müller, 2004) y NONA (Goloboff, 1993) con la interface Winclada (Nixon © 1999-2002). Las tres matrices fueron sometidas al análisis de máxima parsimonia con búsqueda heurística (Paup) y parsimonia de Ratchet (Island Hopper – utilizada para grandes matrices en NONA), como criterio de optimización se utilizó bootstrap (Paup) y Jackknife (NONA) para la obtención de árboles de consenso, se utilizó el consenso estricto en ambos programas. También se utilizó el

soporte de Bremer (o índice de decaimiento) con la opción parsimonia de ratchet, para observar la estabilidad de los nodos (PRAP/Paup).

Curry-Rogers (2005) analiza los caracteres utilizados por Wilson (2002) en su revisión de Titanosauria, por lo tanto su matriz es considerada en este análisis como la referencia en la discusión en torno de las relaciones filogenéticas de los especímenes chilenos. Pese a encontrarse errores de codificación en la matriz de Curry-Rogers (2005), estos fueron revisados y recodificados. En algunos casos fue necesario incluir un tercer estado del carácter para codificar, por ejemplo, SNGM-1 (carácter 144, estado2; carácter 333, estado 2; carácter 336, estado 3). La matriz con los estados del carácter modificados de Curry-Rogers (2005) y la matriz con la selección de caracteres informativos son presentadas como apéndice.

## RESULTADOS

Los resultados obtenidos con búsqueda heurística (Paup) para la matriz de Wilson (2002) incorporando los especímenes chilenos, muestran la inclusión de SNGM1 y SGO.PV.961 como lithostrotianos no saltasáuridos más afines a Saltosauridae que a *Malawisaurus*. En el árbol de consenso estricto de tres árboles más parsimoniosos (longitud del árbol (LA): 434; índice de consistencia (IC): 0,66; índice de retención (IR): 0,8) ambos especímenes ocupan una posición de grupo externo 1 y 2 a Saltosauridae, siendo SGO. PV 961 el 1º taxa hermano. El mismo arreglo con iguales valores de consistencia fueron observados utilizando el análisis de parsimonia de Ratchet (Nona/Winclada). Por otra parte, el análisis de bootstrap (100 réplicas; Fig. 2) generó una politomía entre los taxa chilenos, *T. colberti*, Saltosauridae y el clado compuesto por *Rapetosaurus* + *Nemegtosaurus*. Valores mayores a 50 % fueron observados para el clado que incluye todos los taxa anteriormente nombrados más los clados Saltosaurinae, Opisthocoelicaudiinae, Saltosauridae y el nodo *Nemegtosaurus* + *Rapetosaurus*. Por otra parte, los análisis de índice de decaimiento muestran bajos valores ( $D=1$ , Fig. 3) para los nodos que forman al grupo hermano de Saltosaurinae así como de los nodos que separan a este último clado de los taxa de Opisthocoelicaudiinae. Por otra parte, también bajos valores de índice de decaimiento son detectados para los nodos que se sitúan cercanos a Saltosauridae (Fig. 3).

Al utilizar la matriz revisada, con codificación de caracteres modificada, de Curry-Rogers (2005) y usando el programa Paup, se obtuvieron, mediante búsqueda heurística, 100 árboles más

parsimoniosos (LA: 811; IC: 0,48; IR: 0,44; Fig. 4). El consenso estricto (Fig. 4) de estos árboles genera una politomía donde SNGM-1 se ubica en un clado politómico más exclusivo junto a *Augustinia*, DGM serie B, *Nemegtosaurus* y *Rapetosaurus*. Mientras que SGO.PV 961 se ubica en otra politomía junto a este último clado, Saltosauridae y los géneros *Epachthosaurus*, *Titanosaurus*, Santa Rosa ndet. y Jabalpur indet. Sin embargo, al utilizar la parsimonia de Ratchet con el programa Nona/Winclada se obtuvo un árbol de consenso estricto de 31 árboles (LA: 887; IC: 0,44; IR: 0,34; Fig. 5) donde se descompone Saltosauridae y se genera una politomía entre todos los taxa de Saltosaurinae, incluso los taxa chilenos. Solo los nodos Opisthocoelicaudiinae (incluyendo a *Antarctosaurus* y *Argentinosaurus*), *Epachthosaurus*, *Andesaurus* y *Lirainosaurus*; y *Malawisaurus*, *Rapetosaurus* y *Nemegtosaurus* fueron hallados como clados discretos.

Al utilizar la matriz con remoción de taxa (especímenes que poseían menos del 18% de caracteres codificados) y de caracteres (de valores de índice de consistencia menores a 0,66) se contó con 19 taxa y 156 caracteres. Utilizando Paup (búsqueda heurística) se obtuvieron 100 árboles más parsimoniosos (LA: 210; IC: 0,91 IR: 0,86). El consenso estricto muestra que SNGM-1 se mantiene, en una politomía, en un nodo compartido con *Rapetosaurus*, *Malawisaurus* y DGM serie B conformando el clado hermano a Saltosaurinae. En apoyo a esta última interpretación, al utilizar los parámetros de Ratchet como análisis de parsimonia, se obtuvieron 3 árboles más parsimoniosos (LA: 213; IC: 0,9; IR: 0,84; Fig. 6). En esta topología se muestra que en consenso SNGM-1 forma parte del nodo que incluye a *Rapetosaurus* y *Malawisaurus* y DGM serie B y este clado a su vez conforma el clado hermano a Saltosaurinae. Mientras que Opisthocoelicaudiinae se diluyen en una politomía de sus taxa más el clado anteriormente comentado. El análisis de decaimiento muestra que los nodos que forman estos clados son altamente inestables ( $D=0-1$ , Fig. 7) siendo Saltosaurinae sostenida por el nodo más estable ( $D=2$ ).

## DISCUSIÓN

En todos los casos, la matriz de datos exhibe una notable cantidad de missing data. Por mucho tiempo se consideró que la cantidad de missing data era el factor más significativo que obstaculizaba la reconstrucción de la filogenia en fósiles. Sin embargo, en varios trabajos sobre cómo son afectadas las matrices con la presencia de missing data, Wiens (1998; 2003a, b)

demonstró que la precisión filogenética, definida como el éxito de un método en reconstruir la verdadera filogenia (Wiens 2003b), era afectada por poseer demasiado pocos caracteres codificados más que demasiadas celdas de missing data. De hecho simulaciones han demostrado que taxa altamente incompletos, de 95 % de missing data, pueden ser reconstruidos con precisión (Wiens, 2003b) si los caracteres codificados son suficientes. En el caso de los titanosaurios chilenos SGO.PV. 961 y SNGM- 1 anexados a la matriz de 364 caracteres, modificada de Curry-Rogers (2005), están representados con 28 (7,69%) y 72 caracteres (19,78%) respectivamente (La representatividad de cada uno de los otros taxa, medidas en porcentaje de caracteres codificados está resumida en la Tabla 1). Por otra parte los caracteres codificados para la matriz de Wilson (2002) fueron de 33 (14,10%) para SNGM-1 y 19 (8,11%) para SGO.PV 961.

Las discrepancias más importantes entre las diferentes topologías resultantes fueron detectadas en torno a la inclusión de estos especímenes en el clado Saltosauridae y a la topología de este clado. En ambos métodos de análisis empleados, tanto la búsqueda heurística en Paup como parsimonia de Ratchet en NONA/Winclada, mostrados en los árboles de consenso estricto (Fig. 4, 5 y 6), los taxa externos a Saltosauridae están representados por los mismos especímenes: *Ampelosaurus*, *Janenschia*, *Aeolosaurus*, *Aegyptosaurus*, *Paralititan*, *Argyrosaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Jainosaurus* y *Euhelopus*. El clado Saltosauridae estaría compuesto por: *Augustinia*, Brasil Serie B, *Magyarosaurus*, *Neuquensaurus*, *Quaesitosaurus*, *Rocasaurus*, *Saltosaurus*, *Titanosaurus*, Santa Rosa indet., Jabalpur indet., Malagasy Taxon B, SNGM-1, *Epacthosaurus*, *Andesaurus*, *Lirainosaurus*, *Malawisaurus*, *Nemegtosaurus*, *Rapetosaurus*, *Alamosaurus*, *Antarctosaurus*, *Argentinosaurus*, *Opisthocoelicaudia*. Tales taxa con la excepción de *Andesaurus*, *Aegyptosaurus* y *Ampelosaurus* son los mismos encontrados por Curry-Rogers (2005) para Saltosauridae en el árbol de consenso de Adams (Curry-Rogers, 2005-fig. 2.11). Las diferencias entre ambas topologías halladas están dadas por la sustitución en el árbol de consenso de ratchet por una gran politomía entre los taxa de Saltosaurinae, los especímenes chilenos, DGM Serie B, *Augustinia*, *Titanosaurus* y *Quaesitosaurus* (Fig. 5).

Los índices de consistencia y valores de soportes obtenidos de las topologías de la matriz de Wilson (2002), si bien sugieren mas robustez, no son representativos de la diversidad de titanosaurios y tiene como problema de fondo lo incompleto de sus especímenes, por lo que Wilson (2002) sólo intentó posicionar filogenéticamente los especímenes más completos en el contexto de los Sauropoda. El trabajo de Curry-Rogers (2005), pese a tener menores niveles de

soporte es una muestra más representativa de la problemática de los titanosaurios. En el punto en que ambos análisis concuerdan es respecto a la monofilia de Saltosauridae y sus subfamilias Opisthocoelicaudiinae y Saltosaurinae. El desacuerdo entre ambas está en la inconsistencia de la definición original del clado Lithostrotia (sensu Wilson 2002) y la inclusión de formas consideradas no saltasáuridos, por ejemplo *Rapetosaurus*, *Malawisaurus* en Wilson (2002). En el presente análisis estos taxa, junto a los especímenes chilenos, se muestran en un clado hermano a Saltosaurinae. A partir de un mayor muestreo taxonómico y por ende la inclusión de varios especímenes incompletos la composición del clado Saltosauridae se ve notablemente alterado. La subfamilia Opisthocoelicaudiinae definida por Wilson (2002) también aparece como parafilética en el consenso estricto. Curry-Rogers (2005) concuerda con incluir a *Malawisaurus* como titanosaurio derivado y sustenta la monofilia de un clado, no nombrado, que incluye a *Malawisaurus*, *Nemegtosaurus* y *Rapetosaurus* (Fig. 1). El grueso de la discusión de las relaciones filogenéticas entre ambas hipótesis está dado en torno de este clado no nombrado. Así en los diferentes análisis es posible advertir la inclusión en mayor o menor grado de SGO.PV 961, SNGM-1, DGM serie B, *Ampelosaurus* y *Magyarosaurus*. Es interesante notar que las formas afines a este clado han sido incluidas en discusiones respecto de su condición de enanos o gráciles e.g. *Magyarosaurus*, *Ampelosaurus*, SNGM-1, SGO.PV 961 y *Rapetosaurus* (Jianu y Weishampel, 1999; Curry-Rogers y Forster, 2001; Rubilar-Rogers et al., capítulo III de esta tesis). Esta información es interesante ya que estos caracteres podrían estar reflejando una tendencia a la disminución del tamaño del linaje (Fig. 8). El clado hermano a Saltosaurinae y este nodo sin nombre tiene como nodo ancestral a los Opisthocoelicaudiinae, los que incluyen titanosaurios de gran tamaño entre ellos a *Argentinosaurus* considerado el titanosaurio más grande de todos (tamaños estimado en 40 m de largo). Estos antecedentes permiten sustentar el reconocimiento de un clado que incluye a *Malawisaurus* y *Rapetosaurus* (Figs. 6 y 7) al cual esta relacionado SNGM-1.

El clado Lithostrotia, fue definido originalmente para incluir al ancestro en común más reciente compartido entre *Saltasaurus* y *Malawisaurus* y todos sus descendientes (Upchurch et al., 2004), en estos se incluía a otros titanosaurios derivados tales como *Opisthocoelicaudia* y *Alamosaurus*. Curry-Rogers (2005) considera a este clado como monofilético, en una diferente configuración, ya que tanto *Malawisaurus* como *Saltasaurus* están contenidos en un clado hermano a Opisthocoelicaudiinae, validando su monofilia. Sin embargo, en el presente análisis el



índice de decaimiento observado en las topologías resultantes muestran que los nodos se colapsan fácilmente ( $D=0-1$ ), y reaparece el clado Lithostrotia con su designación original.

### Contexto biogeográfico

En torno de las relaciones biogeográficas se puede señalar que no existe un patrón notorio de vicarianza en las topologías resultantes. Los taxa observados, agrupados en formas de Laurasia y Gondwana presentan más bien un patrón de alternancia en cuanto a su distribución, llamada distribución en forma de peineta. Tal forma de distribución puede ser explicada por fenómenos de constante migración entre puntos geográficos disímiles (Fig. 9). Tal caso es expuesto para los Ceratopsia (Serenó, 1999) en donde puede verse la alternancia de distribución de taxa asiáticos y norteamericanos. Sin embargo, es difícil establecer los puntos de origen de esta alternancia ya que la mayor parte de los clados basales son de distribución pangeica o de edad jurásica o Cretácica Inferior (eg. *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*). Respecto a la discusión en torno de las diferentes hipótesis biogeográficas se puede señalar un caso puntual que afecta al clado a Opisthocoelicaudiinae, nodo que presenta a un taxón gondwánico (*Titanosaurus*) como taxón hermano, y un ingroup compuesto de dos taxa gondwánicos (*Argentinosaurus* y *Antarctosaurus*) y dos laurásicos (*Opisthocoelicaudia* y *Alamosaurus*). Esta distribución parece ser explicada por un evento de dispersión desde Gondawana hacia Laurasia. Esta hipótesis de distribución, contenida en la discusión introductoria, ha sido ampliamente defendida por Bonaparte (1984, 1986, 1999). En el contexto de la hipótesis del corredor americano es necesario validar la conexión entre las Américas en el Cretácico, ya que es un hecho conocido que esta estuvo aislada hasta el Plioceno, con el levantamiento de la cordillera de los Andes y el alineamiento de las placas de cocos y caribeña (Iturralde-Vinent y Gahagan, 2002).

Sin embargo, en el Cretácico, esto se debió al surgimiento de una variedad de elementos geográficos, como archipiélagos de islas volcánicas (Iturralde-Vinent y Gahagan, 2002), desde el inicio del Cretácico y hasta el final del Eoceno (entre 135 y 35 millones de años).

La geología caribeña es de las más complejas, con una cantidad de eventos ocurriendo en todos los tiempos (Bachmann, 2001). Los datos geológicos indican que entre las Américas hubo un importante movimiento tectónico que modificó notablemente la geografía del proto caribe, en especial por el desplazamiento del bloque de Chortis. El bloque de Chortis ha sido reconocido

como una porción emigrante de la placa Norteamericana derivada hacia el lado pacífico por alteración en la dirección del movimiento de la placa del Pacífico contra las placas Farallón y Norteamericana. Malfait & Dinkleman (1972) ubican este desplazamiento en el Cenozoico, pero Gose & Swartz (1977) y Pindell & Barrett (1990) ubicaron su origen en el Cretácico. Datos paleomagnéticos del Cretácico Medio y el Paleógeno Temprano, muestran al bloque de Chortis experimentando una destacable serie de rotaciones y movimientos (Gose, 1985; Gose & Swartz, 1977). Gose (1985) posicionó este bloque, en el Cretácico Superior, adyacente al sur de México y Guatemala. Las paleoreconstrucciones de la posición de las placas, de Anderson & Schmidt (1983), indican que el bloque de Chortis estuvo perfectamente situado para servir de puente terrestre entre Norte y Sur América a partir del Cenomaniano. Posiblemente la datación de esta conexión esté discontinuada, especulando la existencia del puente hasta avanzado el Cretácico, tal vez hasta el Campaniano-Maastrichtiano.

#### CONCLUSIONES

1. Los especímenes de titanosaurios de Chile, SNGM-1 y SGO.PV 961, pese a ser, por el momento, especímenes incompletos, están lo suficientemente bien representados como para ser incluidos en un análisis filogenético.
2. Los clados Lithostrotia, Saltosauridae, Opisthocoelicaudiinae y Saltosaurinae son grupos monofiléticos aunque, con la excepción de Saltosaurinae, presenten otro arreglo de taxa.
3. El clado Lithostrotia es el nodo más resuelto para agrupar a titanosaurios derivados. Adicionalmente, es posible reconocer algún grado de sobre posición y equivalencia con Saltosauridae, por lo que ambas definiciones (*sensu stricto*) deben ser revisadas.
4. SNGM-1 y SGO.PV 961 son considerados Lithostrotia en ambos conjuntos de datos así como en los análisis de soporte y consistencia empleados en las topologías resultantes.
5. En un contexto paleogeográfico, es difícil establecer un patrón vicariante para la mayoría de los clados de titanosaurios, siendo al parecer de tipo dispersiva. En el caso puntual de Opisthocoelicaudiinae, titanosaurios derivados incluidos en un clado cuyo outgroup es gondwánico y dos de los cuatro taxa que componen este clado son laurásianos, permite argumentar una dispersión en sentido de Gondwana-Laurasia durante el Cretácico Tardío.

Tal interpretación es consistente con evidencia de un posible corredor entre las Américas durante la última parte del periodo Cretácico.

#### AGRADECIMIENTOS

A Conicyt por la beca doctoral, financiamiento para la realización de tesis doctoral y la beca para asistencia a congresos y cursos cortos en el extranjero. A Marco Méndez y Alberto Veloso por la revisión crítica de este trabajo. A Carolina Gutstein por el trabajo gráfico desplegado en este artículo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bachmann, R. 2001. The Caribbean plate and the question of its formation. Institute of Geology, University of Mining and Technology Freiberg. <http://www.fiu/orgs/caribgeol>
- Bonaparte, J. & Coria, R.A. 1993. Un Nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, Vol. 30, p. 271-282.
- Bonaparte, J.F. and Powell, J.E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda, Coelurosauria, Carnosauria, Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France*, Vol. 139, p. 19-28.
- Casamiquela, R.M., Corvalán, J. and Franquesa, F. 1969. Hallazgo de dinosaurios en el Cretácico Superior de Chile. Su importancia cronológica - estratigráfica. *Instituto de Investigaciones Geológicas, Boletín*, **25**: 1-31.
- Chong, G. 1985. Hallazgo de restos óseos de dinosaurios en la Formación Hornitos, Tercera Región (Atacama, Chile). *In IV Congreso Geológico Chileno*, **1**: 152-159.
- Curry-Rogers, K. A. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. in K. Curry Rogers and J. Wilson (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* pp. 50-103.
- Curry-Rogers, C. & Forster, C.A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature*, 412: 530-533.
- Falconer, H. 1868. Memorandum on two remarkable vertebrae setn by Dr. Oldham from Jubbulpore-Spilsbury bed. In: *Paleontological Memoirs and Notes of the Late Hugh Falconer*, Vol. I Pp. 418-419.
- Gilmore, C.W. 1946. Reptilian fauna of the North Horn Formation. *United States Geological Survey*, Vol. 210, p. 1-15.

- Harris, J.D. y Dodson, P. 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Paleontologica Polonica* 49 (2): 197-210.
- Lydekker, R. 1877. Notices of a new and other Vertebrata from Indian Tertiary and Secondary rocks. *Rec. Geol. Soc. India* 10: 30-43.
- Lydekker, R. 1879. Indian Pre-Tertiary Vertebrata. Part 3. Fósil Reptilia and Batrachia. *Paleontol. Indica* I: 1-36.
- Martin, V., Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1994. A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic to Early Cretaceous) of northeastern Thailand; *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 391 (II), pp. 125-132.
- Mcintosh, J.S. 1990. Sauropoda. *In* The Dinosauria (Weishampel, D., Dobson, P. and Osmolska, H.; editors). University of California Press, p. 345-401. Berkeley.
- Moreno, K.; Rubilar, D.; Blanco, N. 2000. Icnitas de dinosaurios de la Formación Chacarilla, I y II Región, norte de Chile. *Ameghiniana*, Suplemento 37 (4): 30R.
- Müller, K. 2004. PRAP - calculation of Bremer support for large data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:780-782.
- Rubilar-Rogers, D. 2003. Registro de dinosaurios en Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 52: 137-150.
- Rubilar-Rogers, D. 2005. Titanosauriformes remains from Quebrada Cortadera (Tolar Formation, Upper Cretaceous), Atacama Desert, Chile. XXI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Plaza Huincul, p. 38.
- Rubilar-Rogers, D.; Vargas, A.; Iriarte, J. & Arévalo, C. (*en prep.*) A new titanosaur (Titanosauria: lithostrotia) from the cretaceous of the atacama region, Chile.

- Rubilar-Rogers, D., Kellner, A.W.A., Vargas, A. & Suárez, M. (*En prep.*) A lithostrotian sauropod (Dinosauria: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of the Atacama Desert, Chile.
- Salgado, L.; Coria, R.A. & Calvo, J. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, **34** (1): 3-32.
- Salinas, P., Sepúlveda, P. and Marshall, L.G. 1991. Hallazgo de restos óseos de dinosaurios (saurópodos), en la Formación Pajonales (Cretácico Superior) Sierra de Almeyda, II Región de Antofagasta, Chile: implicancia cronológica. In VI Congreso Geológico Chileno, 1: 534-537.
- Seeley, H.G. 1869. Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia, from the Secondary system of strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge, Cambridge 143 pp.
- Seeley, H.G. 1876. On *Macrurosaurus semnus* (Seeley), a long-tailed animal with procoelus vertebrae from the Cambridge Upper Greensand, preserved in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. *Q. J. Geol. Soc. London* 32: 440-444.
- Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284, 2137-2147.
- Simpson, G.G. 1980. Splendid isolation, the curious history of Southamerican mammals. Yale University Press, New Haven, Connecticut. 266 pp.
- Swofford, D.L. 2003. Paup\* phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), Version 4.0. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, Vol. 124, p. 43-103.

- Upchurch, P.; Barret, P.M. & Dodson, P. 2004. Sauropoda. *In* Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (eds.) *The Dinosauria*, 2<sup>nd</sup> ed. University of California Press, Berkeley p. 259-322.
- Wiens, J.J. 1998. Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy. *Syst. Biol.* 47(4): 625-640.
- Wiens, J.J. 2003a. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Syst. Biol.* 52 (4): 528-538.
- Wiens, J.J. 2003b. Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem? *The Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (2): 297-310.
- Wilson, J. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136(2): 217-276.
- Wilson, J; Carrano, M. T. 1999. Titanosaur locomotion and the origin of "wide-gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25: 252-267.

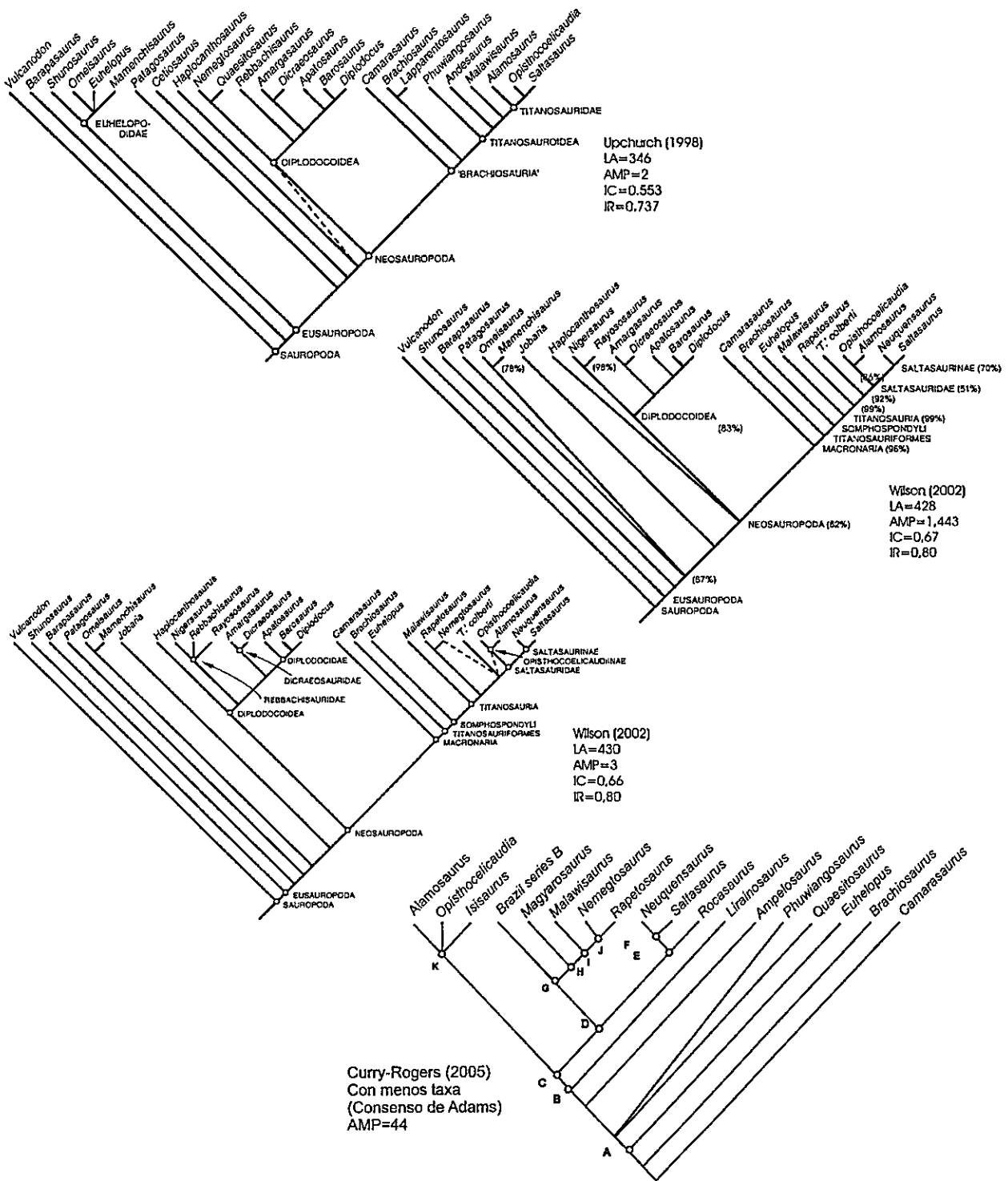


Figura 1. Diversas hipótesis filogenéticas propuestas para los grupos más exclusivos de Titanosauria. La descripción de los árboles y sus respectivos autores se encuentran citados en la figura. Nodos destacados del árbol de Curry-Rogers (2005): D) Lithostrotia, F) Saltasaurinae, I) clado no nombrado (ver texto), K) Opisthocoelicaudiinae.



Tabla 1. Lista de taxa de la matriz de Curry-Rogers (2005) indicando el porcentaje de caracteres codificados respecto de los 364 de la base de datos.

Taxa	% caracteres codificados
Camarasaurus	97,8
Brachiosaurus	94,23
Rapetosaurus	90,38
Saltasaurus	65,1
Euhelopus	55,76
Opisthocoelicaudia	54,94
Neuquensaurus	54,12
Alamosaurus	46,7
Malawisaurus	46,42
Ampelosaurus	46,15
Titanosaurus	44,78
Phuwiangosaurus	39,56
Magyarosaurus	37,08
Lirainosaurus	33,51
Nemegtosaurus	25,82
BrazilSeriesB	23,9
Quaesitosaurus	21,42
Rocasaurus	21,15
<b>SNGM1</b>	<b>18,95</b>
Argentinosaurus	14,83
Aeolosaurus	14,56
Andesaurus	14,56
Antarctosaurus	13,18
Augustinia	10,98
Janenschia	10,98
Aegyptosaurus	10,16
SantaRosaindet.	9,61
Argyrosaurus	8,24
<b>SGO.PV961</b>	<b>7,69</b>
Epacthosaurus	6,86
Paralititan	6,31
Jabalpurindet.	4,67
MalagasyTaxonB	4,39
Jainosaurus	3,84

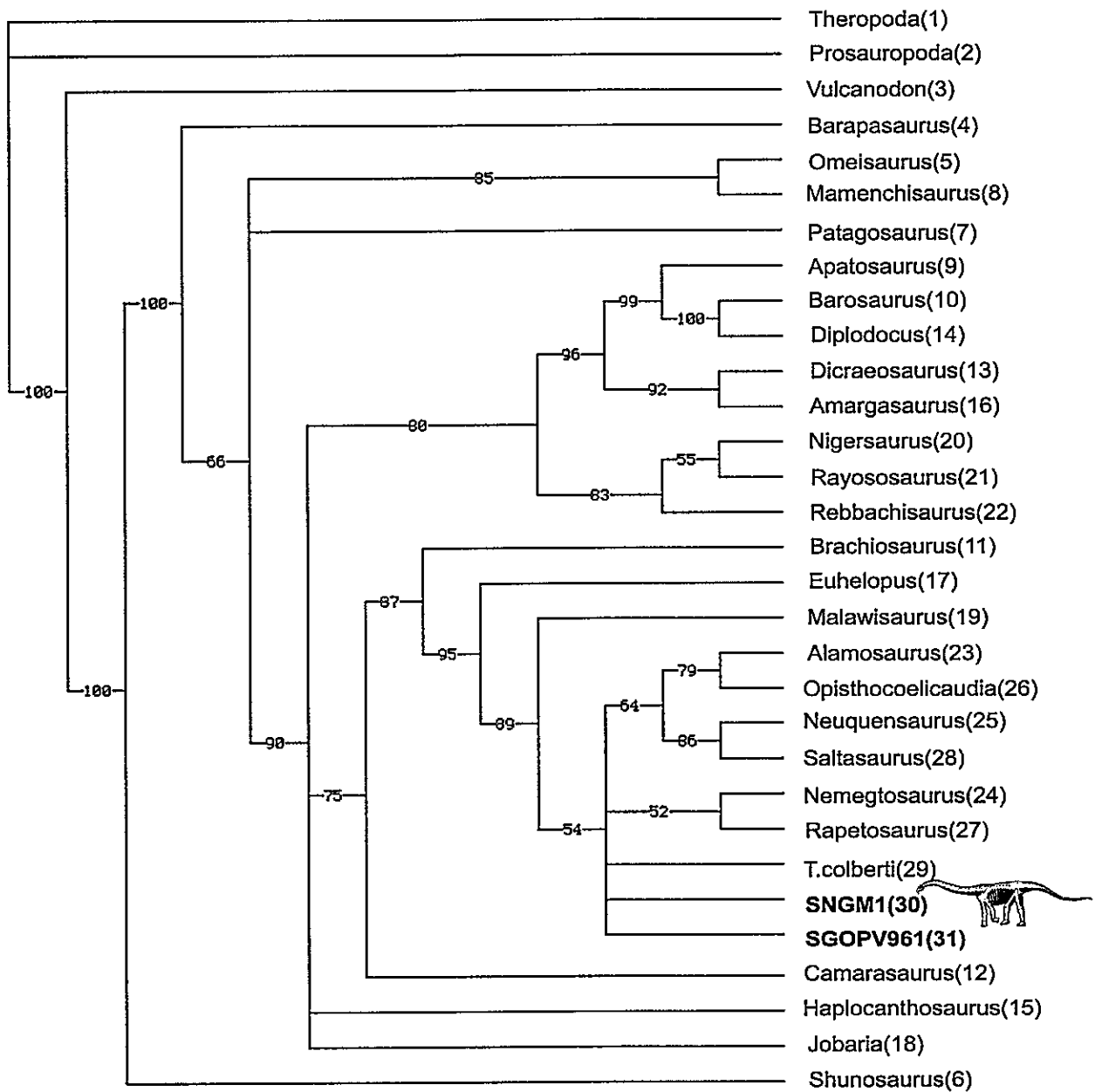


Figura 2. Análisis de Bootstrap obtenido de 100 réplicas en Paup para la matriz diseñada para Sauropoda (Wilson, 2002) incluyendo los especímenes chilenos destacados en negrita. Derivado de la topología resultante de 3 AMP (LA: 434, IC: 0,66; IR: 0,8).

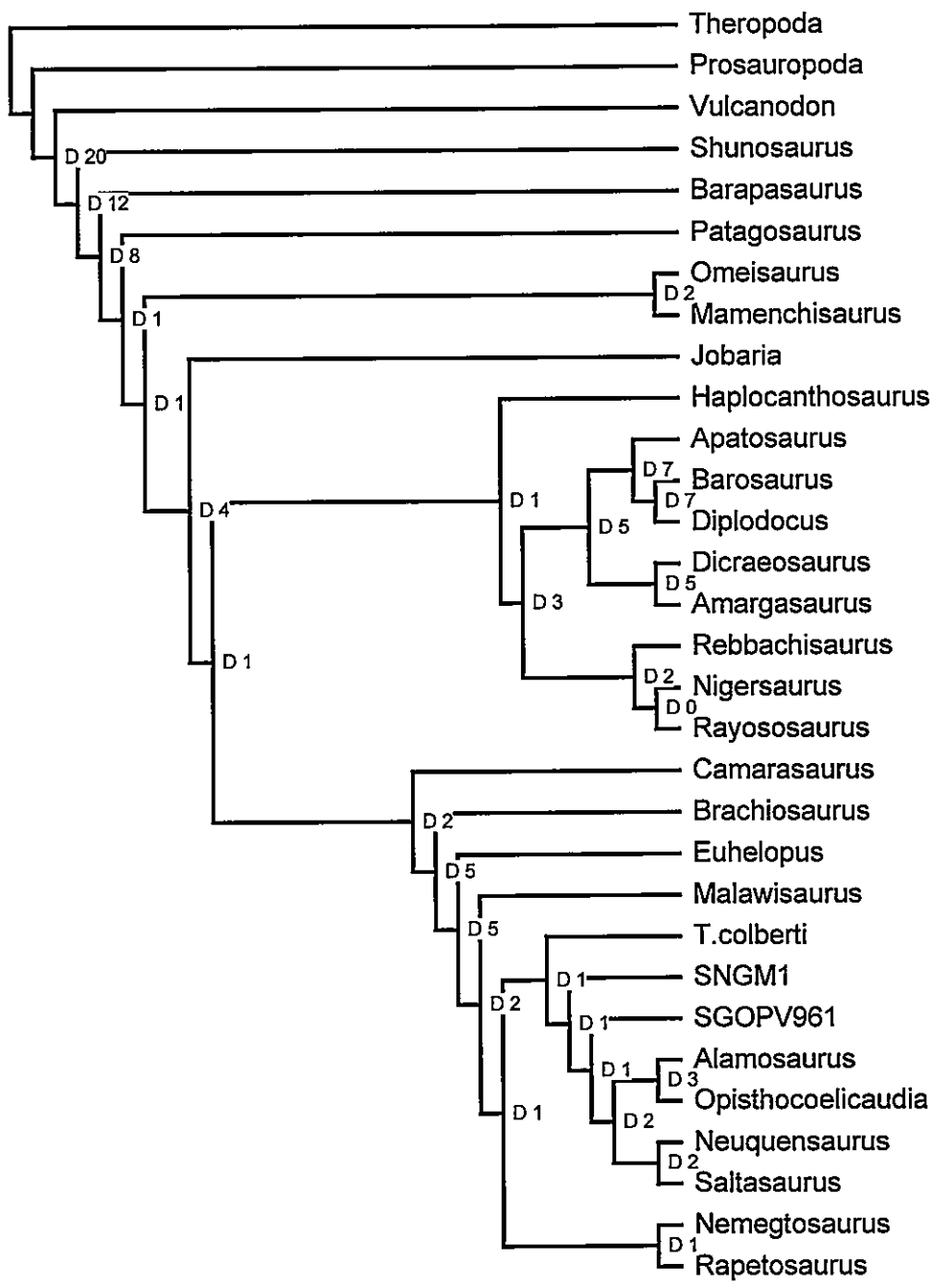


Figura 3 – Árbol filogenético obtenido utilizando el método de parsimonia de ratchet en el programa Paup (con aplicación PRAP), los numeros corresponden al índice de decaimiento, o soporte de Bremer. Topología resultante de la matriz modificada de Wilson (2002) (ver fig. 2).

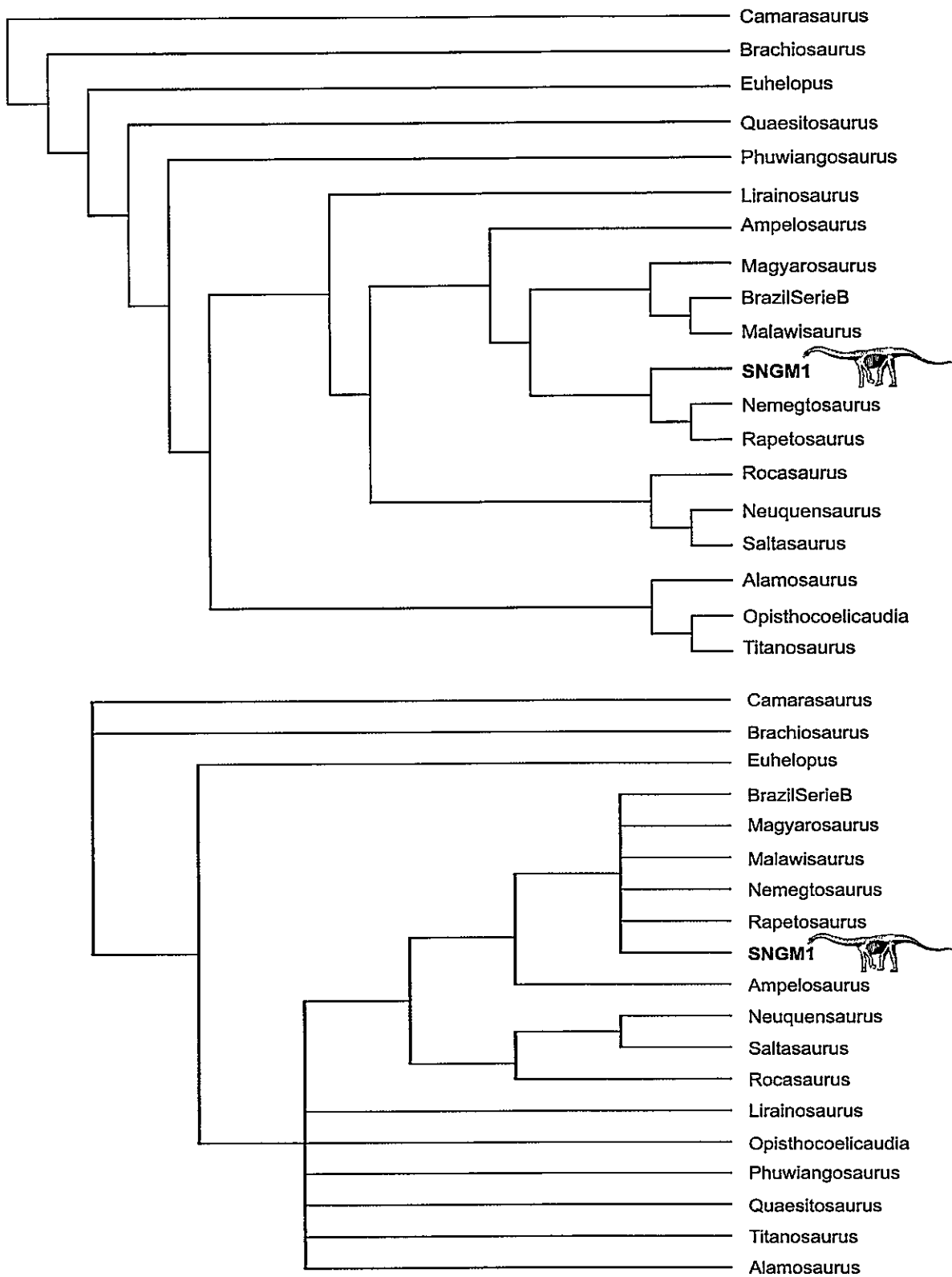


Figura 4. Arriba. Uno de los árboles más parsimoniosos obtenidos de la matriz modificada de Curry-Rogers (2005) (AMP: 100, LA: 811, IC: 0,48, IR: 0,44). Abajo. Árbol de consenso estricto. Ambas filogenias fueron obtenidas usando la búsqueda heurística de parsimonia en Paup.

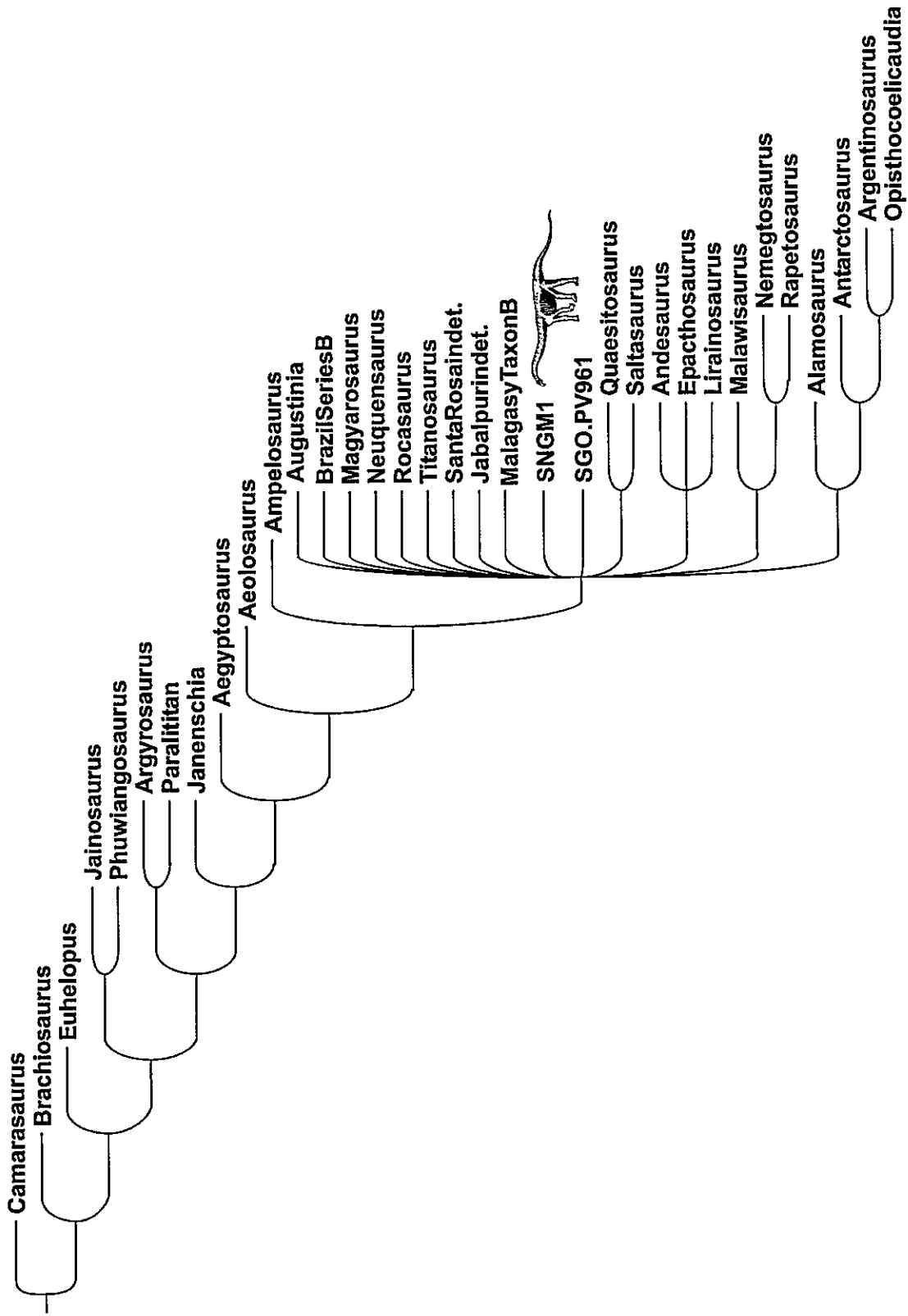


Figura 5. Árbol de consenso estricto a partir de 31 AMP (LA: 887; IC: 0,44; IR: 0,34), obtenido a partir de la matriz modificada de Curry Rogers (2005) usando la parsimonia de ratchet en Nona.



Figura 6. Árbol de consenso de 3 AMP (LA: 213, IC: 0,91, IR: 0,84) obtenido a partir de la matriz modificada de Curry Rogers (2005) excluyendo los taxa con menos de 18% de caracteres codificados y empleando la parsimonia de ratchet en Nona.

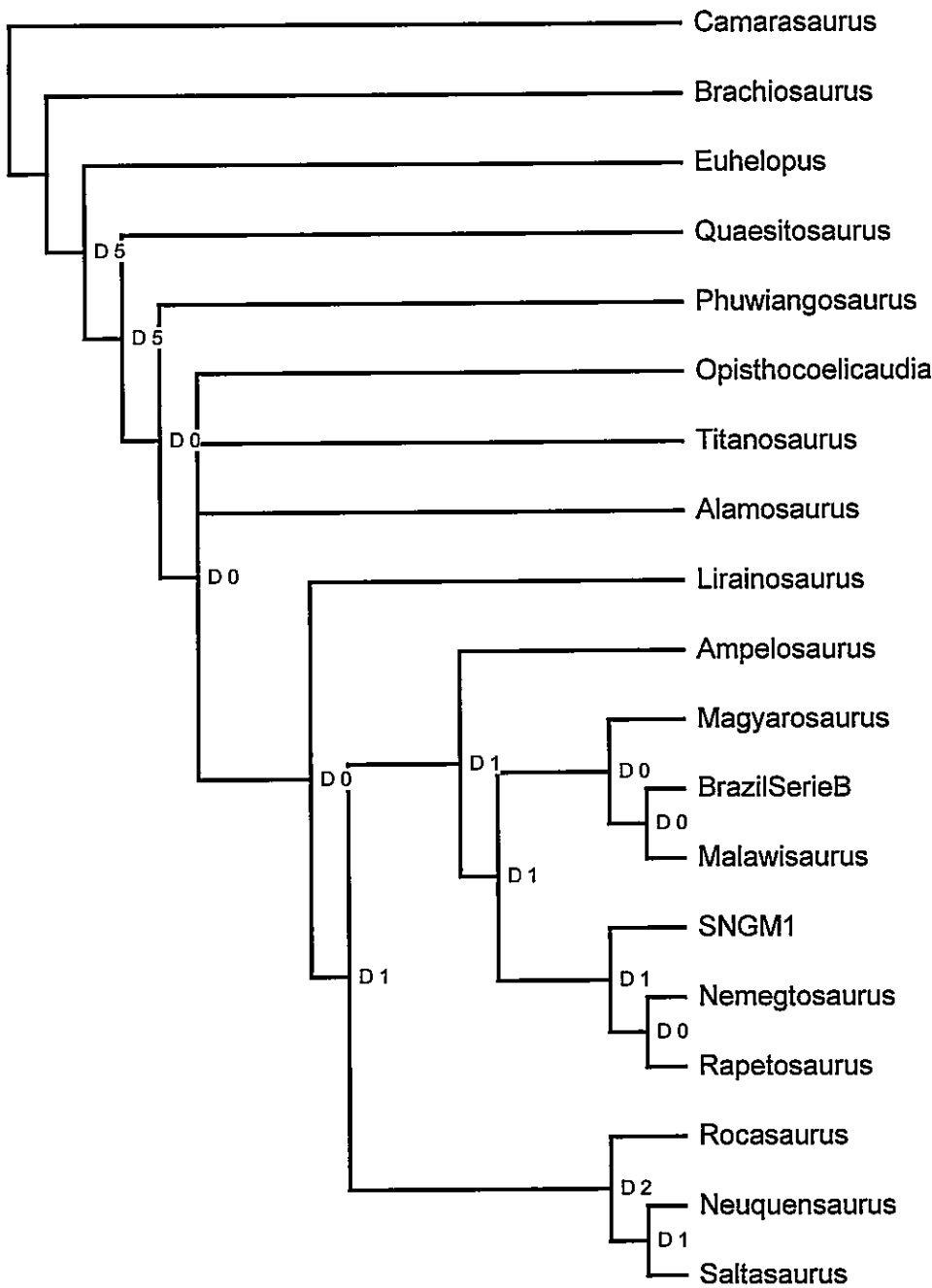


Figura 7 – Árbol filogenético obtenido utilizando el método de parsimonia de rachet en el programa Paup (con aplicación PRAP), los numeros corresponden al índice de decaimiento, o soporte de Bremer. Topología resultante de la matriz modificada de Curry-Rogers (2005).

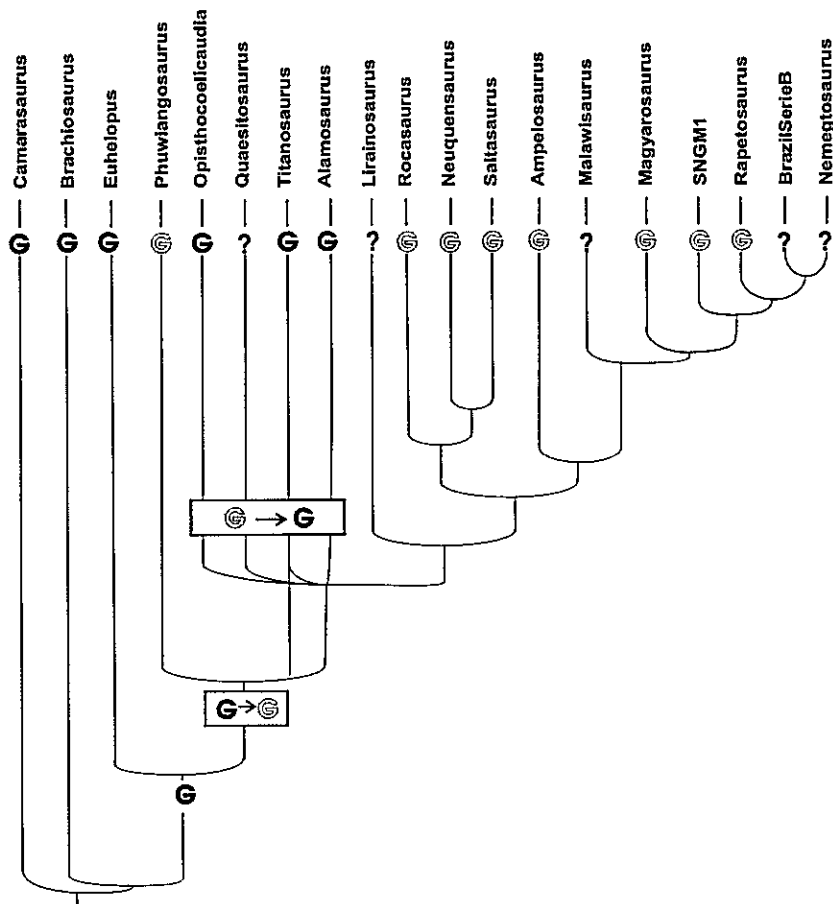


Figura 8. Árbol que indica la tendencia de reducción del tamaño en titanosaurios indicado con G en blanco mientras que G oscura ndica tamañoa grande, siguiendo el mismo método de Janu y Weishampel (1999).



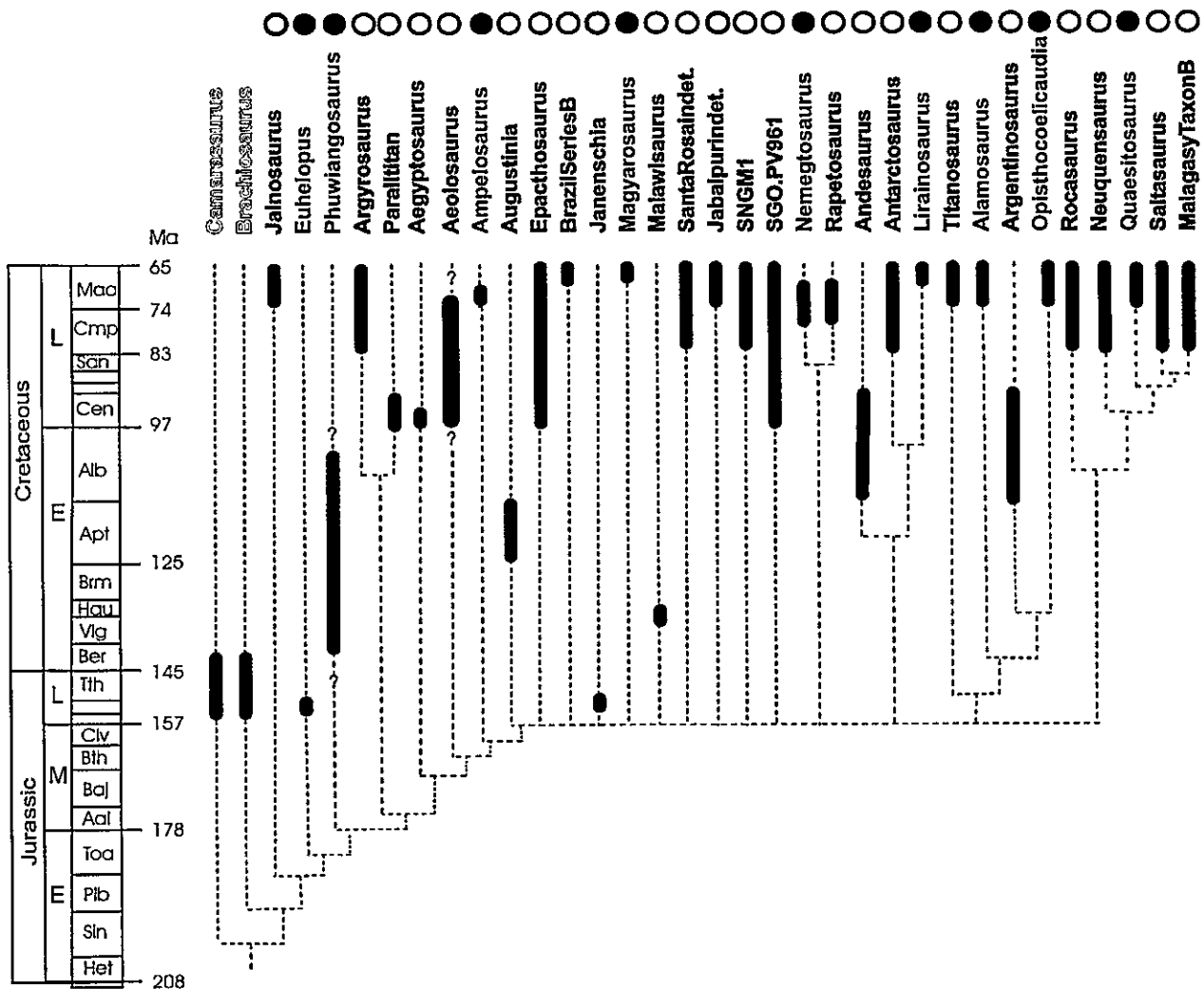


Figura 9. Árbol obtenido a partir de la matriz modificada de Curry Rogers (2005) donde se cnstrasta con la distribución de cada uno de taxa en sentido temporal. En el margen superior se indican en círculo blanco las formas de Gondwana mientras que en los círculos negros señalan las formas de Laurasia.

Apéndice 1

Matriz de caracteres usados en los análisis. Esta matriz corresponde a la matriz modificada de Curry-Rogers (2005) incluidos los taxa SNGM-1 y SGO.PV. 961.

	10	20	30	40	50
Camarasaurus	1 1 0 1 1 0 0 1 0 0	0 1 0 1 0 0 0 1 0 0	0 0 0 0 1 0 0 0 1 0	0 0 0 0 0 0 0 0 1 0	0 0 0 1 0 0 0 1 0 0
Aeolosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Alamosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Ampelosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Andesaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Antarctosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 1 1 1 1 1 1 2 1	0 2 0 ? ? ? ? ? ? ?
Argentinosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argyrosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Augustinia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Brachiosaurus	1 1 0 1 1 0 1 0 0	0 0 0 1 0 0 0 1 0 0	2 0 0 1 0 1 0 0 1 0	0 0 0 1 0 1 0 0 0 1	0 1 0 0 0 1 0 1 0 0
Epachthosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Euhelopus	0 0 0 0 0 0 0 0 ?	1 0 0 0 ? 0 0 ? 0 ?	? 0 0 ? ? 0 ? 0 ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? 0 ? ? 0 0 0 0 0
BrazilSeriesB	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Jainosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? 1 ? ? ? ? ? ? ? ?	1 0 ? ? ? ? ? ? ? ?
Janenschia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Lirinosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Magyarosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Malawisaurus	1 ? 0 1 0 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? 0 ? 0 ? 0 0	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? 2 1 1 1 0	1 0 ? ? ? 0 1 ? ? ?
Nemegtosaurus	0 1 1 ? 1 ? 0 0 1	0 0 1 ? 1 1 ? 1 ?	? 0 0 1 ? 1 1 0 0 1	0 1 1 1 1 1 1 1 0	2 0 1 1 0 1 1 1 1
Neuquensaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Opisthocoelicaudia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Paralititan	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Phuwiangosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Quaesifosaurus	1 1 0 ? ? ? 0 0 ?	? 0 1 0 ? ? ? ? ? ? ?	? ? 0 1 ? ? ? ? 0 ?	0 1 0 0 1 0 0 1 1 0	2 0 1 ? 1 0 0 0 1 1
Rapetosaurus	0 0 1 0 ? 1 ? 1 1 1	1 1 ? 0 2 1 1 0 0 1	1 0 1 1 ? 1 1 ? 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0	2 0 0 ? ? ? ? ? 1 1
Rocasaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Saltasaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 1 1 0 1 1 ? 0 1 1	2 2 1 ? ? ? ? ? ? ?
Titanosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SantaRosaindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? 0 1 ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 1 1 1 1 1 1 0 2 0	0 2 1 ? ? ? ? ? ? ?
Jabalpurindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? 1 ? ? ? ? ? 1 ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
MalagasyTaxonB	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SNGM1	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Aegyptosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SGO.PV961	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

	60	70	80	90	100	110
Camarasaurus	1 0 0 0 0 0 1 0 0 0	0 0 0 0 0 2 1 1 0 0	0 1 0 0 1 1 0 0 0 ?	0 0 1 0 0 0 0 0 0 0	1 1 1 0 1 0 1 1 0 0	0 0 0 0 1 1 0 0 0 0
Aeolosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Alamosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Ampelosaurus	? ? ? ? ? 0 1 0 0 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? 1 0 ? 0 0 0 0	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 0 2 0 1 0 0 0 ?
Andesaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Antarctosaurus	? ? ? ? ? 0 0 0 0 0	1 0 1 2 0 0 ? 1 1 0	0 0 ? 0 ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argentinosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argyrosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Augustinia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Brachiosaurus	0 0 0 0 ? 0 1 0 0 0	? 0 0 0 0 0 1 1 0 1	1 1 1 0 1 1 0 2 0 1	0 0 0 0 0 1 0 0 0	1 0 1 1 0 0 1 1 1	0 1 0 0 0 0 0 0 0
Epachthosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Euhelopus	? 0 0 0 ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? 1 0 0 0 ?	0 ? ? 1 0 0 0 0 0	1 ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 0 0 0 1 1 0 0 1
BrazilSeriesB	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Jainosaurus	? ? ? ? ? 0 1 0 ? 0	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Janenschia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Lirinosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Magyarosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Malawisaurus	1 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? 1 1 0 0 ? ? 1 ? 0	? 0 ? 2 ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? 0 ? 0 ? 0 1 0	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 ? 0 1 1 1 0 0 1
Nemegtosaurus	? 1 ? 1 0 0 1 ? 0	? 1 1 1 0 1 0 1 ? 1	0 1 1 2 1 ? ? 1 1 0	1 1 0 0 1 0 1 0 0 1	1 0 1 ? 0 0 0 0 0 0	1 0 0 1 2 0 1 1 0 ?
Neuquensaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Opisthocoelicaudia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Paralititan	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Phuwiangosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Quaesifosaurus	1 1 0 1 1 0 0 ? 0	? 1 1 1 0 1 1 1 ? 1	1 1 0 0 1 ? ? 1 ? ?	? ? ? 1 0 0 ? 0 0 1	0 1 1 ? 1 0 0 0 0 1	1 0 ? 2 2 0 0 ? 0 ?
Rapetosaurus	1 1 1 1 1 0 0 0 0	1 0 1 1 1 2 0 ? ? 1	1 0 1 2 1 1 1 1 0	1 0 ? ? 0 0 1 ? ? 1	? 1 1 1 0 ? ? ? 0	1 1 1 1 2 1 1 0 1
Rocasaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Saltasaurus	? ? ? ? ? 1 0 0 0 0	1 0 1 1 0 ? ? ? ? 1	1 1 0 2 1 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Titanosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SantaRosaindet.	? ? ? ? ? 1 1 0 0 0	1 0 1 ? 0 0 1 1 1 0	0 0 1 2 1 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Jabalpurindet.	? ? ? ? ? 1 1 0 ? 0 0	? 1 0 0 ? 0 1 ? ? 1	0 1 1 ? 1 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
MalagasyTaxonB	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SNGM1	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Aegyptosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SGO.PV961	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

	120	130	140	150	160
Camarasaurus	0 0 0 1 1 0 1 1 0	1 0 1 0 0 1 0 1 0 1	1 1 1 0 0 1 1 3 0 0	1 0 1 0 0 0 1 0 2 1	0 1 0 1 0 0 0 0 0 0
Aeolosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Alamosaurus	? ? ? 1 ? ? ? ? ? ? ?	? 1 0 0 0 ? 1 1 0 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 0 ? ? 0 ? ? 0 0 0	1 1 ? 0 0 ? 0 0 1 3
Ampelosaurus	0 ? ? 0 ? 1 ? 0 1 2	? 0 0 ? ? 1 1 0 1	1 1 0 0 0 0 3 1 0	0 0 ? 0 0 0 0 1 0	0 0 0 0 1 1 0 0 0 ?
Andesaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? 1 ? 0 0 ? ? ?	? ? 0 0 ? ? ? ? ? ?
Antarctosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argentinosaurus	0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 0 ? 0 0 0 ? 0 0	1 1 0 1 0 1 0 0 1 3
Argyrosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Augustinia	1 ? ? 1 ? 0 ? ? ? ? ?	? ? 0 ? ? ? ? ? ? ?	0 0 1 0 0 0 3 1 1	0 0 ? ? 0 0 1 ? 0	? ? 0 ? ? ? ? ? ? ?
Brachiosaurus	0 0 1 0 1 1 0 0 1 0	1 0 0 1 1 1 1 1 0	1 0 1 0 0 0 2 0 0	0 ? 1 1 0 0 1 1 0 0	1 1 0 1 1 0 0 0 1 0
Epachthosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? 0 ? ? ? ? ? ? ?
Euhelopus	0 ? 2 1 ? 0 1 0 1 0	1 0 0 0 1 1 1 ? 1	0 1 0 0 0 0 3 0 0	1 1 0 0 0 0 ? 1 0	1 1 0 0 1 0 ? ? 0 3
BrazilSeriesB	1 ? 1 1 ? 1 0 1 2	1 ? 0 1 0 1 ? ? 0 ?	1 1 0 ? 0 0 3 1 1	0 ? 3 ? 0 0 1 ? 0	1 1 0 0 1 0 ? ? ? ?
Jainosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Janenschia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Lirinosaurus	0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 ? ? ? 0 0 ? ? ?	0 0 ? 1 1 0 0 1 1 0	1 ? 0 0 0 0 0 0 0 1
Magyarosaurus	1 ? ? 1 ? 1 ? ? ? ? ?	? ? 0 ? ? ? ? ? ? ?	1 1 0 0 0 0 3 ? ?	? ? ? 0 0 0 1 0 0	1 ? ? 0 1 0 0 0 1 1
Malawisaurus	0 ? ? 1 0 0 ? ? ? ? ?	? ? 0 ? ? ? ? ? ? ?	0 1 0 ? 0 0 0 0 0	0 0 ? 1 1 0 0 1 2 0	1 1 2 1 0 0 0 0 0 2
Nemegtosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Neuquensaurus	0 ? ? 1 0 1 0 0 1 2	? ? 2 ? 1 ? 1 0 1	1 1 0 ? 0 0 1 1 0	0 0 ? 1 0 0 1 0 2 0	1 1 0 0 1 0 0 0 0 3
Opisthocoelicaudia	0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 0 2 1 0 0 ? 0 0 1	0 1 0 1 0 0 0 0 1 1
Paralititan	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Phuwiangosaurus	1 ? ? 1 ? 1 0 0 2	? ? 0 ? ? 1 1 0 1	1 1 1 ? 0 0 1 3 0 0	1 0 ? 0 0 0 ? ? ?	? ? 0 0 1 0 ? ? ? ?
Quaesifosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? 1 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Rapetosaurus	1 ? 2 1 0 1 ? ? ? 1	1 1 0 0 1 1 1 1 0	1 1 1 1 0 1 2 0 0	0 0 3 0 0 0 1 2 0	1 0 0 1 0 0 0 0 0 3
Rocasaurus	1 ? ? 0 ? ? 0 1 2	1 0 0 0 1 ? 1 1 ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 0 ? 1 ? 0 0 0 0	? 1 ? 0 1 ? 0 0 1 3
Saltasaurus	1 ? ? 1 0 0 1 0 0 1	0 ? 2 0 ? 0 1 1 0 1	1 1 1 ? 0 0 0 1 0 0	0 0 ? 1 0 0 0 1 2 0	1 1 0 0 1 0 1 0 0 3
Titanosaurus	0 ? ? 1 ? 1 0 0 1 1	0 0 0 1 0 1 1 0 1	1 1 0 0 0 0 3 1 0	0 ? ? 0 0 0 1 2 0	0 1 0 0 0 0 0 0 0 3
SantaRosaindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Jabalpurindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
MalagasyTaxonB	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SNGM1	0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 ? 1 0 ? ? ? ? ?	0 ? ? 2 ? 0 ? 1 1 0	1 ? ? 1 1 ? 0 0 ? ?
Aegyptosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SGO.PV961	0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? 0 ? 0 0 ? ? ?	? ? ? 0 ? ? ? ? ? ?

	170	180	190	200	210	220
Camarasaurus	0 1 0 0 1 1 0 1 0 0	0 1 0 0 0 0 1 0 1 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 1 0 0 1 0 1 0 1	1 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 1 1 1 0 0 1 1
Aeolosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 0 ? 1 2 0 0 0 ? ? ?
Alamosaurus	1 0 0 0 ? ? ? 0 0 1	1 ? 1 1 0 1 1 0 0 0	1 1 1 0 3 2 0 1 0 0	0 0 ? ? ? ? ? ? ? ?	0 1 1 ? ? ? 1 1 3 1	1 0 0 0 0 1 0 0 1 1
Ampelosaurus	1 0 0 0 1 1 0 ? 1 1	1 0 1 1 1 0 0 0 ? ?	0 0 0 0 ? 0 1 0 0 0	0 0 1 ? ? 0 ? ? ? ? ?	? ? ? ? 0 ? ? ? ? ? ? ?	1 0 ? 0 ? ? ? ? ? ? ?
Andesaurus	? ? ? ? ? 1 0 0 0 ?	0 0 ? ? ? ? 0 ? ? ?	1 2 ? 0 ? ? ? ? ? ? ?	? ? 0 ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? 0 ? ?	0 0 ? 1 1 ? ? ? ? ? ?
Antarctosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argentinosaurus	0 1 0 1 ? 1 0 1 0 0	1 ? 0 1 0 1 1 0 0 0	1 1 0 1 3 0 ? 0 1 0	0 0 0 ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argyrosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Augustinia	? 0 ? ? ? 1 ? ? 1 1	? ? ? ? ? ? 0 ? ? ?	? 1 1 ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Brachiosaurus	0 1 0 0 1 1 0 0 0 0	0 1 1 0 0 0 1 0 0 1	0 2 0 1 2 2 0 0 0 0	0 0 1 0 0 0 0 1 0 1	1 0 1 0 0 0 ? 0 0 0	0 0 0 0 2 1 0 0 1 1
Epachthosaurus	? ? ? ? 0 0 0 0 ? ?	0 ? ? 0 ? 1 0 ? ? ?	? 1 ? ? 3 ? ? ? 0 0	? ? ? ? 0 ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Euhelopus	2 0 0 0 0 1 1 0 1 0	0 1 1 0 0 0 ? 0 1 1	0 0 0 0 ? ? 1 0 1 0	0 0 1 1 ? 0 ? ? 0 1	1 0 0 0 0 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
BrazilSeriesB	? 0 ? 0 1 1 0 1 1	1 0 1 1 1 1 0 0 ?	? 1 1 0 3 ? 1 ? 0 0	? ? ? 0 1 ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 0 0 1 0 0 0 0 0 0
Jainosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Janenschia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Lirainosaurus	? 0 0 0 1 1 0 0 0 1	0 ? 1 1 0 0 0 ? 0 ?	1 1 1 0 3 3 1 0 0 0	0 1 0 ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Magyarosaurus	1 0 1 ? 1 ? ? 1 1	? 0 1 ? ? ? ? ? ? ? ?	? 1 1 0 1 1 ? 0 ? ?	? ? ? ? ? ? 0 ? 0 ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 0 ? 0 0 0 0 0 1 1
Malwisaurus	1 0 1 0 ? 1 ? ? 1 1	1 ? ? 0 ? ? 1 0 0 1	? 1 1 ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 ? ? ? ? ? ? ? 0 1 1
Nemegtosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Neuquensaurus	2 0 0 0 1 1 0 0 0 1	0 0 0 1 0 1 0 0 0 1	1 1 1 1 3 3 0 1 1 0	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0	0 ? ? 1 1 1 ? ? 1 1	1 0 ? 1 1 0 ? 1 1 ?
Opisthocoelicaudia	1 0 0 1 0 1 1 1 1	0 1 1 0 1 0 1 1 0 1	0 1 1 0 1 1 1 0 1 0	0 0 ? 1 ? 1 ? 0 0 1	0 0 ? 0 1 ? 1 1 2 1	2 0 0 1 0 1 0 0 1 1
Paralititan	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 ? ? 1 2 1 ? ? ? 1
Phuwiangosaurus	? ? ? ? 0 1 0 0 0 1	0 ? ? 0 ? ? ? ? 0 0 1	1 0 0 0 0 ? ? ? ? ?	0 0 1 0 ? 0 ? 0 ? ? ?	? ? ? ? 0 ? ? ? ? ? ? ?	0 0 ? 1 2 0 0 0 0 0
Quaesitosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Rapetosaurus	2 0 1 0 1 1 1 1 1	1 1 0 1 1 1 0 0 1	0 1 1 0 3 3 1 0 0 1	1 1 0 1 ? 0 1 1 0 0	0 1 0 1 0 1 1 0 ? ?	1 0 0 0 2 0 1 0 1 1
Rocasaurus	2 0 0 0 ? ? ? ? 0 1	? 0 ? ? 0 1 0 ? ? 1	1 1 1 ? 3 3 ? 0 0 1	? 1 0 ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? 1 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Saltasaurus	2 0 0 0 1 1 0 0 1 1	0 0 0 1 1 1 0 0 ? 1	1 1 1 0 3 3 1 0 0 0	0 1 0 1 0 0 1 0 0 ?	? ? ? 0 1 1 ? ? 1 0	1 0 ? 0 0 0 1 1 1 1
Titanosaurus	2 0 0 0 1 1 0 0 0 1	0 0 1 0 ? 1 0 0 0 0	1 1 1 1 0 1 0 1 0	0 0 0 1 1 0 1 0 0 ?	? ? ? ? 0 ? ? ? ? ? ? ?	1 0 0 0 0 0 0 0 0 1
SantaRosaindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Jabalpurindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
MalagasyTaxonB	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SNGM1	? 0 ? 0 1 1 ? 0 1 1	1 ? 1 0 0 1 1 0 0 1	1 1 1 0 3 3 1 0 ? ?	0 1 1 ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Aegyptosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SGO.PV961	? ? ? ? ? 1 ? 0 ? 1	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? 0 ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

	230	240	250	260	270
Camarasaurus	0 1 0 0 0 1 1 0 0 0	0 0 0 1 0 0 0 0 0 0	0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0	1 0 0 0 0 0 1 1 1 0	1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0
Aeolosaurus	? 0 0 0 0 1 1 0 0 1	1 2 0 1 1 0 2 0 0 0	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Alamosaurus	0 1 0 0 ? 1 1 0 1	1 0 0 1 0 0 ? ? ? ?	? ? 1 1 0 1 1 0 1	0 0 1 1 2 1 1 1 1 ?	? 0 1 0 0 0 1 0 1 1
Ampelosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? 0 0	1 1 2 1 1 0 ? ? ? ?	1 ? ? ? ? ? ? ? 1 0 0	0 2 1 ? ? ? 1 0 1 0 0	0 1 ? ? ? 1 1 0 0 0 0
Andesaurus	? 0 0 ? ? ? 0 1 0 0	0 0 1 0 1 0 ? ? ? ?	? ? 1 1 1 ? ? 1 0 1	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Antarctosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 1 1 ? ? 1 1 ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argentinosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argyrosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 0 1 ? 1 1 ? ? ? ?	? ? ? ? ? 0 1 2 0 0 1
Augustinia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 2 ? ? 1 0 ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Brachiosaurus	0 0 0 0 0 1 1 0 0	0 0 0 1 1 0 ? ? ? ?	? ? ? ? 0 ? ? 1 ? 0	1 0 1 0 1 0 1 0 0 0	0 0 0 0 0 1 0 0 0 1
Epachthosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Euhelopus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 ? ? ? ? ? ? ? ?	0 ? ? ? ? 1 0 0 0 ?	0 ? ? ? ? ? ? ? 0 0 ?
BrazilSeriesB	0 0 ? 0 ? 1 1 0 0 1	1 0 1 0 1 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Jainosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Janenschia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Lirinosaurus	? 0 ? 0 ? 1 0 1 0 1	1 1 2 1 1 0 0 ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 1 1 ? 0 1 ? 2 1 ?	0 1 1 ? 0 1 0 1 0 0
Magyarosaurus	0 1 0 0 ? 1 0 0 1 0	1 1 1 1 1 0 0 ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 1 1 ? 1 0 1 1 1	0 0 ? ? ? 0 1 1 1 0 0
Malawisaurus	1 1 0 ? ? ? ? ? 0 0	0 1 1 1 1 0 ? ? ? ?	1 ? 1 1 1 ? ? 1 1 0	1 ? ? ? ? 1 0 1 1 ?	0 ? 1 ? ? 0 0 1 0 0 0
Nemegtosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Neuquensaurus	1 1 0 0 0 1 0 0 0 1	1 0 2 0 1 1 2 1 ? ?	? ? 1 1 1 ? ? 1 1 0 1	1 0 1 1 2 1 1 1 1 0	1 0 1 ? 0 1 1 1 1 1
Opisthocoelecaudia	0 1 0 0 ? 0 0 1 0 1	2 0 0 1 1 0 1 0 0 ?	1 1 1 1 1 0 1 1 0 0	0 0 0 1 0 1 1 1 ?	1 0 1 1 1 1 1 0 1 1
Paralititan	? 0 0 ? ? 0 ? ? ? 1	? ? ? ? 0 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? 0 ? ? ? 1 ? ? ? ?	? ? ? ? ? 0 1 2 1 0 1
Phuwiangosaurus	0 0 0 0 0 0 ? 1 0	0 ? ? ? 1 0 1 0 ? ?	? ? 1 1 1 ? ? 1 1 0 1	1 0 0 0 ? 1 ? ? ? ?	? ? ? ? ? 0 0 ? 0 0 0
Quaesitosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Rapetosaurus	1 0 1 0 ? 1 0 1 0 0	1 0 1 1 1 0 0 0 0 0	1 0 1 1 1 1 0 1 1 1	1 0 2 1 ? 1 0 1 0 0	0 1 1 0 1 0 0 1 0 0
Rocasaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? 1	1 ? ? ? 1 1 2 0 ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Saltasaurus	1 1 1 0 0 1 1 ? 0 1	1 0 2 0 1 1 2 1 ? ?	1 1 1 1 1 ? ? 1 0 0	1 0 0 1 2 1 1 1 1 1	1 0 1 ? 0 1 1 1 1 0
Titanosaurus	1 ? 0 0 ? 1 1 0 1 1	1 0 0 1 1 0 ? ? ? ?	0 1 1 1 1 ? 0 1 0 1	0 0 1 1 2 1 0 ? ? ?	? 0 ? ? ? 0 1 0 0 ? 0
SantaRosaindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Jabalpurindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
MalagasyTaxonB	? ? ? ? ? ? ? ? ? 0	1 1 2 0 1 1 2 1 ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SNGM1	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? 0 1 0 0 0 0
Aegyptosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? 0	0 1 ? ? ? ? 0 ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 ? 1 1 ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? 0 0 0 0 0 0
SGO.PV961	? ? ? ? ? ? ? ? ? 1 0	1 ? ? ? ? 1 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

	280	290	300	310	320	330
Camarasaurus	1 1 1 0 1 1 0 1 0 0	1 2 0 2 0 2 1 0 1 1	0 0 0 0 0 0 1 1 1 0	0 2 1 1 0 ? ? ? 1 1 1	1 0 1 1 1 0 1 1 0 1	0 1 0 0 1 0 1 1 0 0
Aeolosaurus	? ? ? ? 1 1 1 0 1 1	1 0 1 ? ? ? 0 1 1 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 1 0 0 0 0 1 1 0 0
Alamosaurus	1 0 0 0 1 0 0 1 1 0	1 2 ? ? 0 ? 0 1 1 ?	1 0 1 2 0 1 1 ? ? 1	? 0 0 1 ? 1 0 2 ? ?	1 0 1 2 1 0 1 1 0 0	0 1 ? 1 1 1 1 0 0
Ampelosaurus	1 ? 0 0 1 1 1 1 0 0	0 2 1 1 0 ? 0 1 1 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? 1 ? 2 ? ? 0 1 ? 0	1 2 0 ? ? ? ? ? ? ?
Andesaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 1 1 0 1 1 1 1 0
Antarctosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? 0 ? 2 1 1 1 1 ? ?	0 2 1 1 ? 0 ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argentinosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? 2 1 0 1 ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Argyrosaurus	0 ? 0 0 1 0 1 1 1	1 0 1 0 0 ? 0 0 0 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Augustinia	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Brachiosaurus	0 0 0 1 1 0 0 1 0 1	1 0 0 0 0 2 0 0 0 1	1 0 1 1 0 1 1 1 ? 0	1 ? 1 1 ? 0 0 1 0 0	1 1 1 2 0 0 0 1 0 1	0 2 2 0 0 0 1 1 0 0
Epachthosaurus	1 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	0 ? ? ? ? 1 ? ? ? ? ?	? 1 ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Euhelopus	0 ? 0 0 ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 0 1 2 0 0 0 1 0 0	0 1 0 0 0 0 1 1 0 0
BrazilSeriesB	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Jainosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Janenschia	0 ? 0 0 ? 1 1 1 ?	? ? ? ? ? 1 ? 0 ? ? ?	? ? ? 0 0 ? ? 1 1 0	0 2 0 1 1 1 0 ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Lirinosaurus	1 0 0 1 ? ? ? ? ? ?	0 ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Magyarosaurus	1 0 0 0 1 0 1 1 0	1 2 1 0 1 1 0 1 1 ?	? ? ? ? ? ? ? ? 1 ? ?	0 0 0 0 ? ? ? ? ? ?	1 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Malawisaurus	1 0 0 1 1 0 ? 1 1	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? 0 0 2 0 1 ? 1 0 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Nemegtosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Neuquensaurus	1 0 1 1 0 1 1 1 1	1 1 1 2 0 1 0 1 1 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 1 2 1 0 1 1 ? 0	? 1 ? 1 1 1 1 1 1
Opisthocoelicaudia	1 ? 0 0 ? 1 1 1 0	1 0 1 1 1 0 0 1 1 1	1 1 1 ? 1 1 1 ? ? 1	? ? 0 ? ? 1 0 2 ? ?	1 1 1 2 1 0 1 ? 0 1	2 1 2 1 1 1 1 1 0
Paralititan	0 ? ? 1 ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Phuwiangosaurus	0 ? ? ? 1 0 0 1 1 ?	1 1 0 0 0 ? ? 1 0 ?	? ? ? ? ? ? ? ? 0 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? 0 1 2 1 0 0 0 ? 0	0 2 0 ? 0 1 1 1 0 0
Quaesitosaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Rapetosaurus	0 0 1 0 1 0 0 0 1 0	1 2 1 0 0 1 1 1 2	* 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0	0 0 0 0 1 1 1 ? ? ?	1 1 1 2 1 0 1 1 1 1	1 1 0 1 1 1 1 1 1 1
Rocasaurus	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? 1 1 2 1 0 0 1 ? 0	0 1 0 1 1 ? 1 1 1 0
Saltasaurus	1 1 0 ? 1 1 0 1 1 1	0 1 0 2 1 1 0 1 1 ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 1 2 0 0 1 1 ? 0	0 1 0 1 1 1 1 1 1 1
Titanosaurus	1 ? 0 0 0 1 0 1 1 1	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	1 1 1 0 0 0 1 1 0 ?	? 0 2 1 1 1 1 1 1 0
SantaRosaindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
Jabalpurindet.	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
MalagasyTaxonB	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SNGMI	1 1 1 1 ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? 1 1 1 1 1 1
Aegyptosaurus	? 1 0 1 1 1 0 1 1	1 1 ? 1 1 ? 0 0 ? 2	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
SGO.PV961	1 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?	? ? ? ? ? ? ? ? ? ?



	340					350					360															
Camarasaurus	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Aeolosaurus	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Alamosaurus	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Ampelosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Andesaurus	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Antarctosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Argentinosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Argyrosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Augustinia	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Brachiosaurus	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	?	0	?	?	0	1	0	?	?
Epachthosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Euhelopus	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?
BrazilSeriesB	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Jainosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Janenschia	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Lirinosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Magyarosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Malawisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Nemegtosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Neuquensaurus	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Opisthocoelecaudia	0	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?
Paralititan	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Phuwiangosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Quaesitosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Rapetosaurus	1	0	1	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Rocasaurus	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Saltasaurus	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Titanosaurus	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
SantaRosaindet.	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Jabalpurindet.	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MalagasyTaxonB	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
SNGM1	1	0	2	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Aegyptosaurus	?	?	1	0	?	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
SGO.PV961	?	?	1	0	1	2	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

## Apéndice 2

Matriz de caracteres usados en los análisis con remoción de caracteres no informativos. A continuación se listan los caracteres no informativos que fueron removidos de Curry-Rogers (2005).

1-4, 6, 11-12, 14, 22, 26, 31, 34, 36, 38, 40, 43, 48, 56-57, 59-60, 62, 64, 68-73, 75-76, 80, 84, 86-88, 90, 92-93, 95-96, 100-102, 105-106, 109, 111-112, 114, 116-117, 119-122, 124-125, 128-132, 133, 137, 139, 141, 144-152, 154-155, 158-159, 165-169, 171-177, 179-181, 183-184, 186-190, 192-196, 198-200, 202-205, 210, 212-230, 232, 234-235, 238-239, 241-242, 244, 247, 249-251, 253, 255, 257, 259-262, 265-274, 276-277, 279-285, 287, 289, 291, 293, 296, 298, 306-307, 311-313, 315-317, 320, 323, 325-331, 335-336, 339-346, 348-349, 354.

	10	20	30	40	50
Camarasaurus	1 0 1 0 0 0 0 0 0 1	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	0 0 0 1 0 0 1 0 0 0	0 0 1 0 0 0 0 0 0 0	0 2 1 0 0 0 0 0 0 1
Brachiosaurus	1 0 1 0 0 0 0 0 0 1	0 0 2 0 1 0 0 0 1 0	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 1 0 0 2 0 0 0 0
Euhelopus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
BrazilSeriesB	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Lirainosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Magyarosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Malawisaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Nemegtosaurus	0 0 0 0 1 0 1 1 0 0	1 0 0 0 1 0 0 1 0 0	0 0 0 0 1 0 0 0 0 1	0 0 0 0 1 0 0 0 0 1	0 0 0 0 1 0 0 0 0 1
Neuquensaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Opisthocoelicaudia	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Phuwiangosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Quaesitosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Rapetosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Rocasaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Saltasaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Titanosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
SNGM-1	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Alamosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Ampelosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

	60	70	80	90	100
Camarasaurus	00101110000	0001111010	0130010000	0100000000	1000000000
Brachiosaurus	001111000	0011001100	0020?10000	0100002200	10?000000?
Euhelopus	001??2000	012?001110	00301000?3	2000000?0?	1??2??2???
BrazilSeriesB	?2?2?2?2??	?11?001?1?	0031?300??	?0?01013??	?2??2?11??
Lirainosaurus	?2?2?2?202?	?1?2?2?21?	?0??0?0001	?0001?130?	?0??111200
Magyarosaurus	?2?2?2?2???	?1?2?0?210	003?2?7001	101?1?11??	?2??2?1100
Malawisaurus	?1?2?2?2011	01?0?0?21?	00000?2002	1010101???	?2??2?1010?
Nemegtosaurus	101?000011	1??2?2?2???	?2?2?2?2???	?2??2?2?2??	?2??2?2?2??
Neuquensaurus	?2?2?2?2???	?1?002?11?	00100?0003	2000101301	01??111212
Opisthocoelicaudia	?2?2?2?2???	?2?2?2?2???	?2?2?020001	100111110?	0?11222001
Phuwiangosaurus	?2?2?2?2???	?2?2?00111?	00300?00??	?2??10000?	?2??2?00?01
Quaesitosaurus	000?000?20	?2?2?2?2???	?2?2?2?2???	?2??2?2?2??	?2??2?2?2??
Rapetosaurus	0??1?2?111	1120?01111	1020030003	2010101311	0110?11100
Rocasaurus	?2?2?2?2???	?2?000?1??	?2??0??2?03	20001?13??	?1??2?1?12
Saltasaurus	?2?2?2?2???	?1?002011?	00100?0013	2000101301	?1??111212
Titanosaurus	?2?2?2?2???	?2??001110	0030?20003	2000101101	?2??2?1100?
SNGM-1	?2?2?2?2???	?1?2?2?2?11	0?2?2?2?0?	?0?010130?	?2??2?2?2??
Alamosaurus	?2?2?2?2???	?2??20?1??	?2??0??2?03	100010130?	0?1131100?
Ampelosaurus	00??2?2020	0??2?001110	00300?010?	1000100?0?	?2??2?1120?

	110	120	130	140	150
Camarasaurus	0 0 0 0 0 0 0 1 0	0 1 1 2 0 1 0 0 0 1	1 0 0 2 1 1 0 1 1 1	1 1 0 0 1 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 0 1 0 0
Brachiosaurus	0 0 0 0 1 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Euhelopus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
BrazilSeriesB	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Lirainosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Magyarosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Malawisaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Nemegtosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Neuquensaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Opisthocoelicaudia	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Phuwiangosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Quaesitosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Rapetosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Rocasaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Saltasaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Titanosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
SNGM-1	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Alamosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0
Ampelosaurus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 1 1 2 0 1 0 1 0 1	0 0 1 1 1 1 1 1 0 0	2 1 0 0 2 0 1 0 1 1	0 1 0 0 0 0 1 0 0

Camarasaurus	0	0	0	0	0	0
Brachiosaurus	?	0	0	?	0	0
Euhelopus	0	?	?	0	0	0
BrazilSeriesB	?	?	?	?	?	?
Lirainosaurus	?	?	?	?	1	?
Magyarosaurus	?	?	?	?	1	2
Malawisaurus	?	?	?	?	1	2
Nemegtosaurus	?	?	?	?	?	?
Neuquensaurus	?	?	?	?	1	1
Opisthocoelicaudia	0	?	?	?	1	0
Phuwiangosaurus	?	?	?	?	?	?
Quaesitosaurus	?	?	?	?	?	?
Rapetosaurus	1	1	1	0	1	2
Rocasaurus	?	?	?	?	?	1
Saltasaurus	?	?	?	?	1	1
Titanosaurus	?	?	?	?	0	?
SNGM-1	?	?	?	?	?	?
Alamaosaurus	?	?	?	?	0	?
Ampelosaurus	?	?	?	?	?	1

**Capítulo V**

**CONSIDERACIONES FINALES**

**ANÁLISIS DE HIPÓTESIS FILOGENÉTICAS Y  
BIOGEOGRÁFICAS**

## HIPÓTESIS

Las hipótesis de trabajo planteadas en el proyecto de tesis son resumidas a continuación y se agregan los resultados y discusión en torno de ellas.

### I. Hipótesis de trabajo

La familia Saltosauridae en América del Sur estaría compuesta por las subfamilias Saltosaurinae y Opisthocoelicaudiinae, es decir, esta última subfamilia no estaría restringida a Laurasia. A partir de esta hipótesis se esperaba que:

A. Existieran mayores afinidades entre formas de Sudamérica, incluidos SNGM-1 y SGO.PV 961, con el género *Opisthocoelicaudia* de Asia Central.

B. En las topologías resultantes de los análisis cladísticos, los taxa sudamericanos compartirían un ancestro común más reciente con *Opisthocoelicaudia*, es decir, aparecerían anidados en Opisthocoelicaudiinae.

### II. Hipótesis alternativa

Opisthocoelicaudiinae y Saltosaurinae son grupos monofiléticos restringidos a Laurasia y Gondwana respectivamente.

A partir de este supuesto se esperaba que:

A. Los Saltosauridae sudamericanos estuvieran anidados en Saltosaurinae o que compartieran un ancestro en común más reciente con *Saltasaurus* que con *Opisthocoelicaudia*.

B. En las topologías resultantes SNGM-1 y *Trigonosaurus* (serie B) compartirían un ancestro en común más reciente con *Saltasaurus* que con *Opisthocoelicaudia* y que las sinapomorfias caracterizadas preliminarmente fuesen convergencias.

### Resultados:

- SNGM-1 y otras formas sudamericanas (e.g. *Trigonosaurus*) no estarían anidadas en Saltosaurinae, es decir, no serían Saltosaurinae *sensu stricto* pero si conforman un



nodo con un ancestro en común más reciente compartido con *Saltasaurus* que con *Opisthocoelicaudia*.

- Por otro lado, en las topologías resultantes, los Saltosauridae sudamericanos se encuentran afines a ciertas formas laurásicas tales como *Nemegtosaurus*, *Magyarosaurus* y *Ampelosaurus*.
- Ambas hipótesis, la de trabajo y la alternativa, se rechazan parcialmente. No encontrando una separación discreta y de relación de tipo grupo-hermano entre las dos subfamilias, si no que más bien Saltosaurinae pasaría a ser un clado más derivado que Opisthocoelicaudinae.

### HIPÓTESIS ANIDADAS

Las hipótesis biogeográficas fueron evaluadas a partir de los datos obtenidos de los análisis cladísticos y se resumen a continuación.

#### I. Hipótesis anidada (dispersión)

La distribución de la familia Saltosauridae es el resultado de uno o varios eventos de dispersión.

A partir de esta hipótesis se esperaba que:

- A. No hubiera congruencia entre la distribución geográfica y filogenética para los taxa.
- B. Alternancia de taxa.
- C. El origen de Saltosauridae es posterior al surgimiento del mar de Tethys.
- D. Evidencia geológica independiente de un corredor centroamericano debería ser consistente con el tiempo estimado para el evento de dispersión;

#### Resultados:

- No se detectó congruencia entre la distribución geográfica de los taxa y los clados obtenidos del análisis filogenético.

- La topología resultante se presentó de forma alternada, lo que es consistente con un evento de dispersión. La distribución de los taxa estudiados presentaron un arreglo en forma de peineta en el cladograma, alternándose las formas gondwánicas a las laurásicas.
- Existe un modelo propuesto para la emergencia de una protoamérica durante el Cretácico Tardío, que es el tiempo consistente con la hipótesis de intercambio de fauna entre las Américas, ya que los taxa más antiguos de titanosauria derivados de Norteamérica y Asia son de este periodo.
- Saltosauridae presenta distribución alternada de taxa con formas laurásicas y gondwánicas.
- La hipótesis de dispersión es aceptada en concordancia con el cladograma más acotado (utilizando la tercera matriz).
- Nuevos modelos geológicos propuestos para el Caribe Cretácico apuntan a la existencia de un corredor Campaniano-Maastrichtiano (Cretácico Superior) lo que también iría en apoyo de la hipótesis de dispersión.

## II. Hipótesis anidadas (vicarianza)

La distribución de Saltosauridae es explicado por un evento de vicarianza. A partir de este supuesto se esperaba que:

A. Opisthocelicaudiinae estaría restringido a Laurasia y Saltosaurinae a Gondwana.

Congruencia cladograma-modelo de deriva continental

B. El origen de Saltosauridae es previo al surgimiento del Tethys.

C. Saltosauridae tendría un origen en Pangea y distribución cosmopolita. La ausencia de fósiles de esta familia podría ser explicada por un sesgo en el registro fósil y/o por eventos de extinción regional.

## Resultados:

- La hipótesis anidada de vicarianza es rechazada, ya que Saltosauridae presentan una distribución de taxa alternada, con formas laurásicas y gondwánicas. El punto (B) no puede ser rechazado completamente ya que existe (apenas) un taxón presente en el Jurásico Tardío (*Janenschia*), pudiendo ser considerado desplazado el origen del clado a un contexto Pangeano. No obstante cabe señalar que no hay evidencia de amplia distribución del taxón, y además que el resto del clado no representa una correspondencia con el patrón de deriva continental.

## Hipótesis anidada (vicarianza-dispersión)

La distribución de Saltosauridae es el resultado de una combinación de eventos de vicarianza y dispersión.

A partir de este supuesto se esperaba que:

No hubiera congruencia entre la distribución geográfica y filogenética para los taxa.

B. Alternancia de taxa.

C. El origen de Saltosauridae es previo al surgimiento del mar de Tethys.

D. Saltosauridae tendría un origen en Pangea y distribución cosmopolita. La ausencia de fósiles de esta familia podría ser explicada por un sesgo en el registro fósil y/o por eventos de extinción regional.

## Resultados:

- La hipótesis de vicarianza-dispersión es apoyada por el cladograma más inclusivo ya que en este caso la presencia, en el Jurásico Tardío, de *Janenschia* y el Cretácico Inferior de *Malawisaurus* apoyan una divergencia de Saltosauridae previo al establecimiento del mar de Tethys. No obstante, estas hipótesis requerirán de mayor resolución filogenética.

## CONCLUSIONES GENERALES

1. El conocimiento de los titanosaurios en Chile se ha visto notablemente incrementado producto de trabajos de búsqueda sistemática en niveles continentales del Mesozoico. Previo a este trabajo se conocían restos fragmentarios a los que no se podía dar una asignación taxonómica más exclusiva (e.g. género o especie) o eran de asignación dudosa.
2. Fue posible reconocer una nueva especie (SNGM-1) de titanosaurio *Lithostrotia* a partir de las siguientes autapomorfias: taxón que posee la combinación única de un proceso posterior corto del isquion, con caudales medias procélicas y vértebras dorsales posteriores presentando láminas accesorias supradiapofisiales y pérdida de láminas diapopostzigapofisiales.
3. Se identificó un nuevo espécimen de *Lithostrotia* (SGO.PV 961).
4. Los resultados variaron dependiendo de la matriz empleada. En la topología obtenida de la matriz diseñada para Titanosauria ambos ejemplares chilenos se posicionan como parte del clado Saltosauridae (clado formado por el ancestro en común más recientemente compartido entre *Saltosaurus* y *Opisthocoelicaudia* más todos sus descendientes); además forman junto a *Malawisaurus* y *Rapetosaurus* el clado hermano de Saltosaurinae (MPT: 31; L: 887; CI: 0,44), subfamilia compuesta por formas predominantemente sudamericanas. En la topología resultante de la matriz diseñada para Sauropoda, estos especímenes son ubicados como *Lithostrotia*, clado más inclusivo que Saltosauridae, más afines a este último clado que ha *Malawisaurus* (MPT: 3, L: 434; CI: 0,66). En el único punto en el que ambos análisis coinciden es en incluir a ambos especímenes en *Lithostrotia* separándolos de formas como *Ampelosaurus*, *Aeolosaurus*, *Paralititan* y *Argyrosaurus*.
5. Las relaciones filogenéticas de los especímenes de titanosaurios de Chile, evaluadas con matriz de mayor muestreo taxonómico de titanosaurios, indican que estos especímenes comparten una posición afín a *Rapetosaurus* y *Malawisaurus*. Los taxa que componen a este clado fueron considerados en trabajos previos como nodos hermanos a la familia Saltosauridae. Mientras que, utilizando esta base de datos, todos estos taxa serían parte de un clado mayor compuesto por el nodo no nombrado de *Rapetosaurus* + *Malawisaurus* y Saltosaurinae; mientras que la subfamilia Opisthocoelicaudiinae sería su clado hermano.

Sin embargo, la inestabilidad del nodo que estaría definiendo cada uno de estos clados permite concluir que una asignación taxonómica formal no puede ser sustentada. Al colapsar estos nodos, el clado Lithostrotia aparece equivalente a Saltosauridae (con la salvedad de incluir a *Phuwiangosaurus*) por lo que es necesario llevar a cabo una revisión de las definiciones de ambos clados.

6. Los resultados obtenidos en el análisis filogenético y las aproximaciones biogeográficas presentadas en esta contribución indican que no es evidente un patrón vicariante para el origen de los titanosaurios. La distribución alternada de los taxa que componen el árbol más completo obtenido es consistente con uno o varios eventos de dispersión ocurridos durante la segunda mitad del periodo Cretácico.
7. Estos hallazgos y estudio comienzan a dar las primeras luces acerca de la evolución de la fauna terrestre mesozoica en Chile y en esta parte del margen occidental de Gondwana.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bonaparte, J. F. 1999. An armored sauropod from the Aptian of northern Patagonia, Argentina. In: Yukimitsu Tomida, Thomas H. Rich, and Patricia Vickers-Rich, *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, National Science Museum Monographs, 15, pp. 1-12.
- Bonaparte, J. F. & Coria, R. 1993. Un nuevo y gigantesco sauropodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomanio) del a Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30: 271-282.
- Bonaparte, J.F. & Powell, J.E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda, Coelurosauria, Carnosauria, Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France*, Vol. 139, p. 19-28.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1977. A new camarasaurid sauropod, *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontol. Polonica* 37: 1-64.
- Calvo, J. O. & Bonaparte, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* n. g. n. sp. (Saurischia, Saurópodo) Dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28:303-310.
- Carpenter, K. 2006. Biggest of the big: a critical re-evaluation of the mega-sauropod *Amphicoelias fragillimus* Cope, 1878. In: Foster, J.R. and Lucas, S. G., eds., *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 36.
- Chiappe, L.M., Coria, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. & Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 258-261.
- Chiappe, L.M., Salgado, L. & Coria, R.A. 2001. Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaurs. *Science* 293: 2444-2446.

- Cope, E. D. 1877. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado. *Paleontological Bulletin*, Philadelphia, 25:5–10.
- Curry Rogers, 2002. Titanosaur tails tell two tales: A second Malagasy titanosaur with saltosaurid affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3):47A-48A.
- Curry-Rogers, K. A. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. in K. Curry Rogers and J. Wilson (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* pp. 50-103.
- Curry-Rogers, K. & Forster, C.A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature*, 412: 530-534.
- Curry-Rogers, K. & Forster, C.A. 2004. The skull of *Rapetosaurus krausei* (sauropoda: titanosauria) from the late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(1):121–144.
- Falconer, H. 1868. Memorandum on two remarkable vertebrae sent by Dr. Oldham from Jubbulpore-Spilsbury bed. In: *Paleontological Memoirs and Notes of the Late Hugh Falconer*, Vol. 1. Pp. 418–419.
- Harris, J. D. & P. Dodson. 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica* 49:197–210.
- Haughton, S.H. 1928. On some remains from the Dinosaur Beds of Nyasaland. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 16:67-75.
- García, R. A. 2007. An “egg-tooth”-like structure in titanosaurian sauropod embryos. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(1):247–252.
- Gilmore, C.W. 1922. Discovery of a sauropod dinosaur from the Ojo Alamo Formation of New Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 81: 1-9.
- Glut, D.F. 1997. *Dinosaurs: The Enciclopedia*. MacFarland and Company, London. 1072 pp.

- Glut, D.F. 2002. Dinosaurs: The Enciclopedia. Supplement 2. MacFarland and Company, London. 685 pp.
- Gomani, E.M. 2005. Sauropod Dinosaurs from the Early Cretaceous of Malawi, Africa, *Palaeontologia Electronica* 8 (1): 27A-37 (6.9MB) [http://palaeo-electronica.org/paleo/2005\\_1/gomani27/issue1\\_05.htm](http://palaeo-electronica.org/paleo/2005_1/gomani27/issue1_05.htm)
- Huene, F. von. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretácico Argentino. Anales del Museo de La Plata, 3(Serie 2):1–196.
- Hunt AP, Lockley MG, Lucas SG, Meyer CA. 1994. The global sauropod record. *GAIA* 10: 261–279.
- Jain, S.L. & Bandyopadhyay, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of Central India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 17 (1): 114-136.
- Kurzanov, S.M. & Bannikov, A.F. 1983. A new sauropod from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontological Journal* 2: 91-97.
- Le Loeuff, J.1993. European Titanosaurids. *Revue de Paléobiologie* 7 : 105-117.
- Le Loeuff J. 1995. *Ampelosaurus atacis* (nov. gen., nov. sp.), un nouveau Titanosauridae (Dinosauria, Sauropoda) du Crétacé supérieur de la Haute Vallée de l'Aude (France). *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences, Paris* **321**: 693–699.
- Lehman, T.M. & Coulson, A.B. 2002. A juvenile specimen of the sauropod dinosaur *Alamosaurus sanjuanensis* from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Paleontology* 76 (1): 156-172.
- Lydekker, R. 1877. Notices of new and other Vertebrata from Indian Tertiary and Secondary Rocks. *Rec. Geol. Soc. India* 10: 30–43.



- Lydekker, R. 1879. Indian Pre-Tertiary Vertebrata. Part 3. Fossil Reptilia and Batrachia. Paleontol. Indica I: 1-36.
- Lydekker, R. 1893. The dinosaurs of Patagonia. Anales del Museo de La Plata, 2:1-14.
- Martínez, R.D.F., Giménez, O., Rodríguez, J. Luna, M. & Lamanna, M. 2004. An articulated specimen of *Epachosaurus sciuttoi*, a titanosaurid from the Bajo Barreal Formation, Upper Cretaceous of the Chubut province, Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology 24(1): 107 - 120.
- Matter, N.J. & McIntosh, J.S. 1985. A new reconstruction of the skull of *Euhelopus zdanskyi* (Saurischia: Sauropoda). Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala (new series) 11: 124-132.
- McIntosh, J.S. 1990. Species determination in sauropod dinosaurs with tentative suggestions for their classification. In: Carpenter, K. & Currie, P., editores, Dinosaur Systematics: approaches and perspectives. Cambridge University Press, pp. 53-69.
- Moreno, K; Rubilar, D. & Blanco, N. 2000. Icnitas de dinosaurios de la Formación Chacarilla, I y II Región, norte de Chile. Ameghiniana 37 (4): 30R.
- Nowiński, A. 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp. (Sauropoda) from the Uppermost Cretaceous of Mongolia. Results of the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions-Part III: Palaeontologia Polonica, 25, pp. 57-81., Warsaw.
- Osborn, H.F., and Mook, C. C. 1921. "Camarasaurus, Amphicoelias and other sauropods of Cope." Memoirs of the American Museum of Natural History NS, 3(3): 249-387.
- Paul, G. S. 1988. The brachiosaur giants of the Morrison Tendaguru with a description of a new subgenus, Giraffatitan, and a comparison of the world's largest dinosaurs. Hunteria 2 (3): 1-14.

- Powell, J. 1986. Revisión de los titanosáuridos de América del Sur. Ph.D. dissertation, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina, 340 pp.
- Powell, J. 1987. Morfología del esqueleto axial de los dinosaurios titanosáuridos (Saurischia, Sauropoda) del estado de Minas Gerais, Brasil. Anais do X congresso brasileiro de Paleontologia, 155-171.
- Powell, J. 1990. "*Epachthosaurus sciuttoi* (gen. et sp. nov.) un dinosaurio sauropodo del Cretácico de Patagonia (provincia de Chubut, Argentina)." Actas del Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 5: p 125-128
- Powell, J. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del Noroeste argentino. In: Sanz, J.L. y Buscalioni, A.D. eds. Los Dinosaurios y su Entorno Biótico. Actas del Segundo Curso de Paleontología en Cuenca. Instituto Juan de Valdés, Serie Actas Académicas, 165-230, Cuenca.
- Rubilar, D.; Moreno, K. & Blanco, N. 2000. Grandes huellas de ornitópodos en la Formación Chacarilla: icnofacies indicadoras del Cretácico Inferior. IX Congreso Geológico Chileno. Servicio Nacional de Geología y Minería, Puerto Varas, Chile.
- Riggs, E.S. 1903. *Brachiosaurus altithorax*, the largest known dinosaur. American Journal of Science, series 4, 15:299-306.
- Romer, A.S. 1956. Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press, Chicago. 772p
- Salinas, P., Sepúlveda, P. & Marshall, L.G. 1991. Hallazgo de restos óseos de dinosaurios (saurópodos), en la Formación Pajonales (Cretácico Superior) Sierra de Almeyda, II Región de Antofagasta, Chile: implicancia cronológica. In VI Congreso Geológico Chileno, 1: 534-537.

- Salgado, L., & Azpilicueta, C. 2005. Un nuevo saltosaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la Provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 37 (3), pp. 259-264.
- Salgado, L., Coria, R.A & Chiappe, L.M. 2005. Osteology of sauropod embryos from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Acta Paleontologica Polonica* 50: 79-92.
- Sander, P.M. Mateus, O. Laven, T & Knötschke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* 441:739-741
- Sanz, J. L., Powell, J. E., Le, Loueff, J. Martinez, R., & Suberbiola, X. P. 1999. Sauropod remains from the upper Cretaceous of Laño (northcentral Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. In: Astiba, H., Corral, J. C., Murelaga, X., Oue-Extebarria, X., and Pereda-Suberbiola, X. (eds.). *Geology and Palaeontology of the Upper Cretaceous Vertebrate-Bearing Beds of the Laño Quarry (Basque-Cantabrian Region, Iberian Peninsula)*. *Estud. Mus. Cie. Nat. Alava* 14 (num. espec. 1): 235-255.
- Seeley, H. G. 1869. Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia, from the Secondary system of strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge, Cambridge. 143 pp.
- Seeley, H. G. 1876. On *Macrurosaurus semnus* (Seeley), a long-tailed animal with procoelous vertebrae from the Cambridge Upper Greensand, preserved in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. *Q. J. Geol. Soc. London* 32: 440-444.
- Sereno, P.C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with applications to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie: Abhandlungen* 210: 41-83.

- Smith, J. B., Lamanna, M. C., Lacovara, K. J., Dodson, P., Smith, J. R., Poole, J. C., Giegengack, R., & Attia, Y. 2001. A giant sauropod dinosaur from an Upper Cretaceous mangrove deposit in Egypt. *Science* 292: 1704–1706.
- Stromer, E. 1932. Wibel tierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). II. Sauropoda. *Abh. Bayer. Akad. Wissensch. Math.-Naturwiss. Abt.* 10:1-21.
- Wild, R. 1991. *Janenschia* n. g. *robusta* (E. Fraas 1908) pro *Tornieria robusta* (E. Fraas, 1908) (Reptilia, Saurischia, Sauropodomorpha). *Stuttgarter eitr. Naturk. B* 173: 1-4.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136(2): 217-276.
- Wilson, J.A. 2005. Redescription of the Mongolian sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski (Dinosauria: Saurischia) and comments on Late Cretaceous sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology* 3: 283-318.
- Wilson, J.A. 2006. An overview of titanosaur evolution and phylogeny. En (Colectivo Arqueológico –Paeontológico Salense, Ed.): III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. 169-190. Salas de los Infantes, Burgos, España.
- Wilson, J. A. & Sereno, P. C. 1998. Early evolution and higher-level Phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of vertebrate paleontology*, 18(2):68p.
- Wilson, J.A., Malkani, M. S. & Gingerich, P.D. 2005. A Sauropod Braincase from the Pab Formation (Upper Cretaceous, Maastrichtian) of Balochistan, Pakistan. *Gondwanan Geologic Magazine* 8: 101-109.

## **APENDICE**

### **Breve referencia de los taxa utilizados en el análisis filogenético.**

En esta sección se presentará una lista de los taxa utilizados en los análisis filogenéticos con una breve descripción del material y diagnóstico que los representa de manera de facilitar las comparaciones con los especímenes descritos en esta tesis.

## GRUPO EXTERNO

### *Camarasaurus*

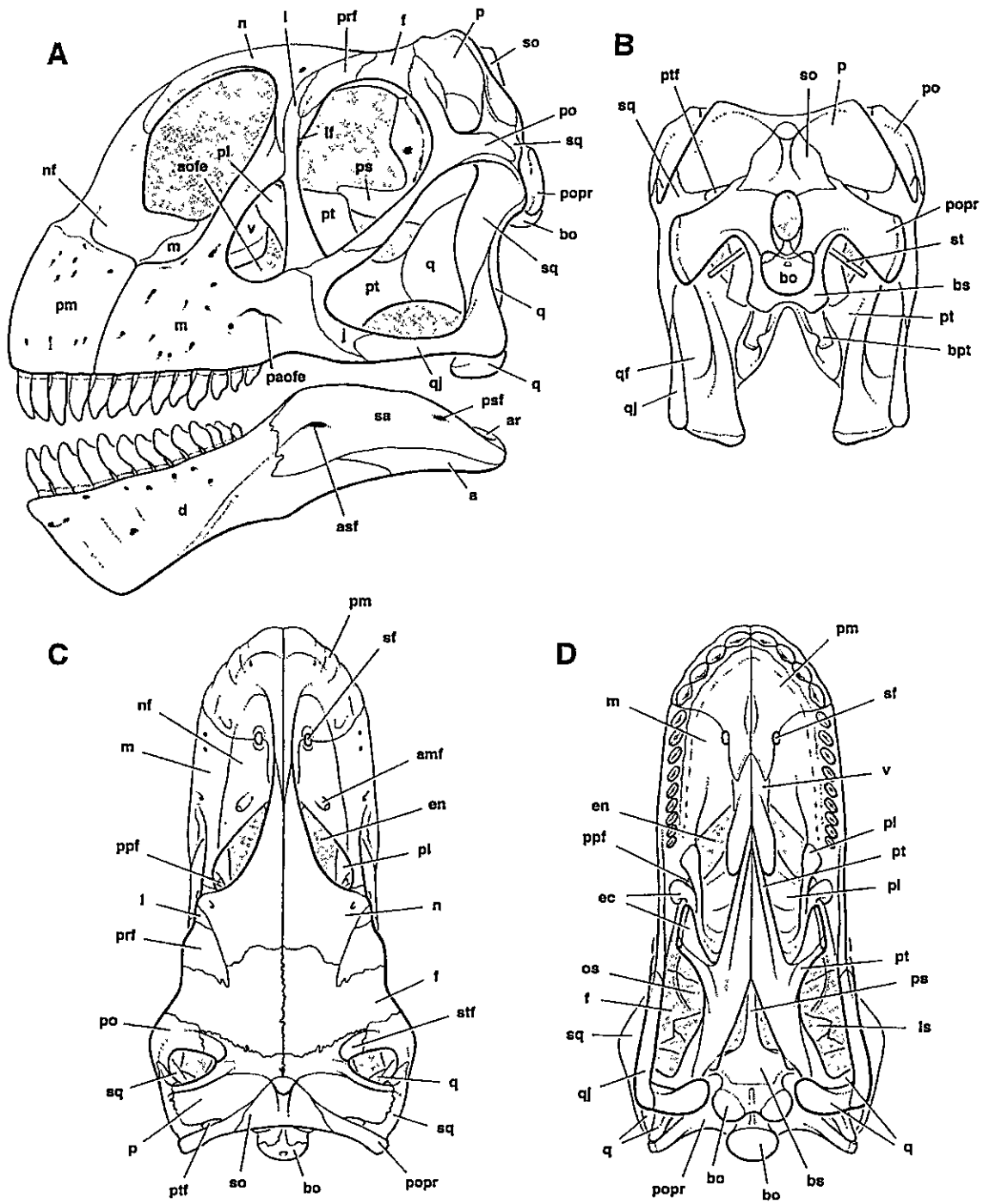
Especie tipo: *C. supremus* Cope 1877

País: Estados Unidos y Portugal.

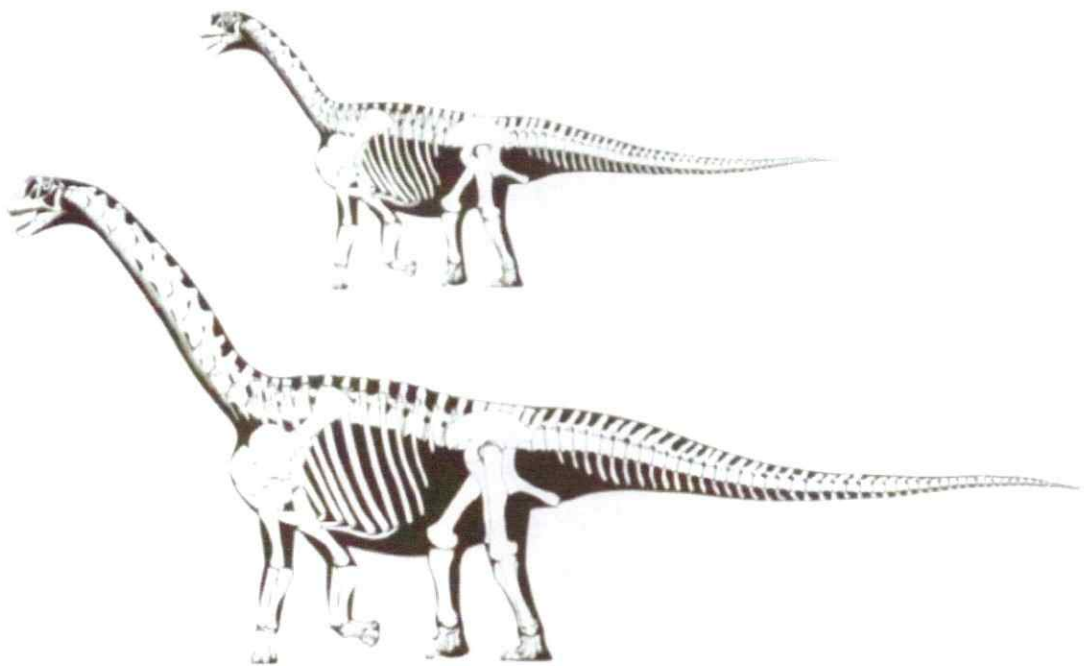
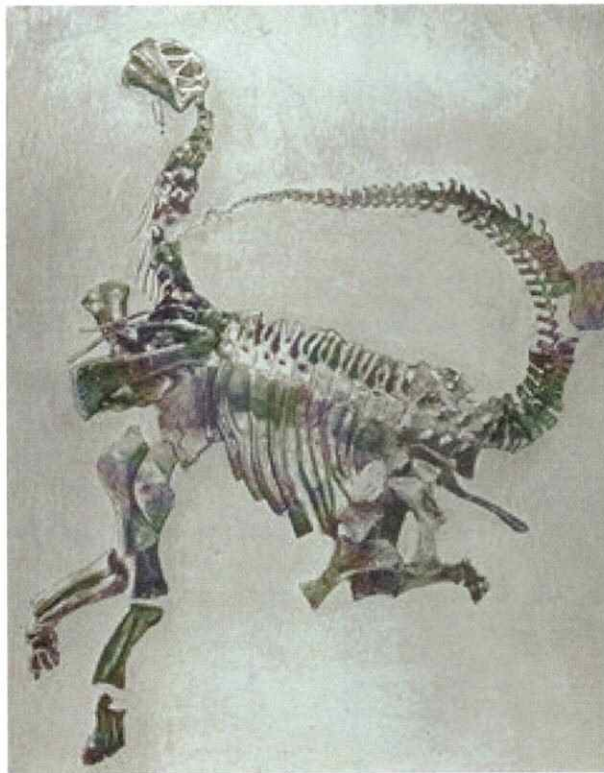
Edad: Jurásico Tardío (Oxfordiano-Kimmerdgiario-Titoniano?)

Material: más de dieciocho esqueletos parciales algunos con cráneos asociados, cientos de elementos postcraneales, de adultos, subadultos, y juveniles.

Diagnosia del género (Osborn y Mook 1921): proporcionado masivamente, todos lo huesos excepto el isquion fuertemente construidos; vértebras cervicales con espinas neurales bifurcadas; vértebras dorsales fuertes, con bajas, amplias, fuertes espinas teniendo distinta laminación; espinas clasificadas de divididas a únicas, séptima dorsal también única o ligeramente muescada; grandes zigapófisis, lejos aparte en las dorsales anteriores, cercanas juntas en la articulación de la tercera, cuarta, y sucesivas dorsales; parapófisis bajas en las primeras tres dorsales, llegando a ser en las restantes consistentemente atas; centro dorsal de longitud media, las cercanas al sacro ligeramente cortas, opistocélicas; sacro con espinas cortas incluidas la vértebra posterior a la décima dorsal como dorso-sacral funcional, tendiendo hacia el retraso; vértebras caudales con espinas cortas con cimas expandidas y costillas ligeramente desarrolladas; gran escápula, masiva, expandida en ambos extremos; coracoide de contorno subcircular; isquion grácil, con vástago largo; pubis masivo, de contorno más angular, borde mediano más torcido que en *Apatosaurus*.



Detalles de la anatomía craneal de *Camarasaurus*. Tomado de Wilson y Sereno (1998).



Arriba. Esqueleto de *Camarasaurus*. Abajo. Reconstrucciones de dos ejemplares de *Camarasaurus*, una forma juvenil y una adulta. Ilustraciones de Gregory Paul.



## INGROUP

### *Aegyptosaurus*

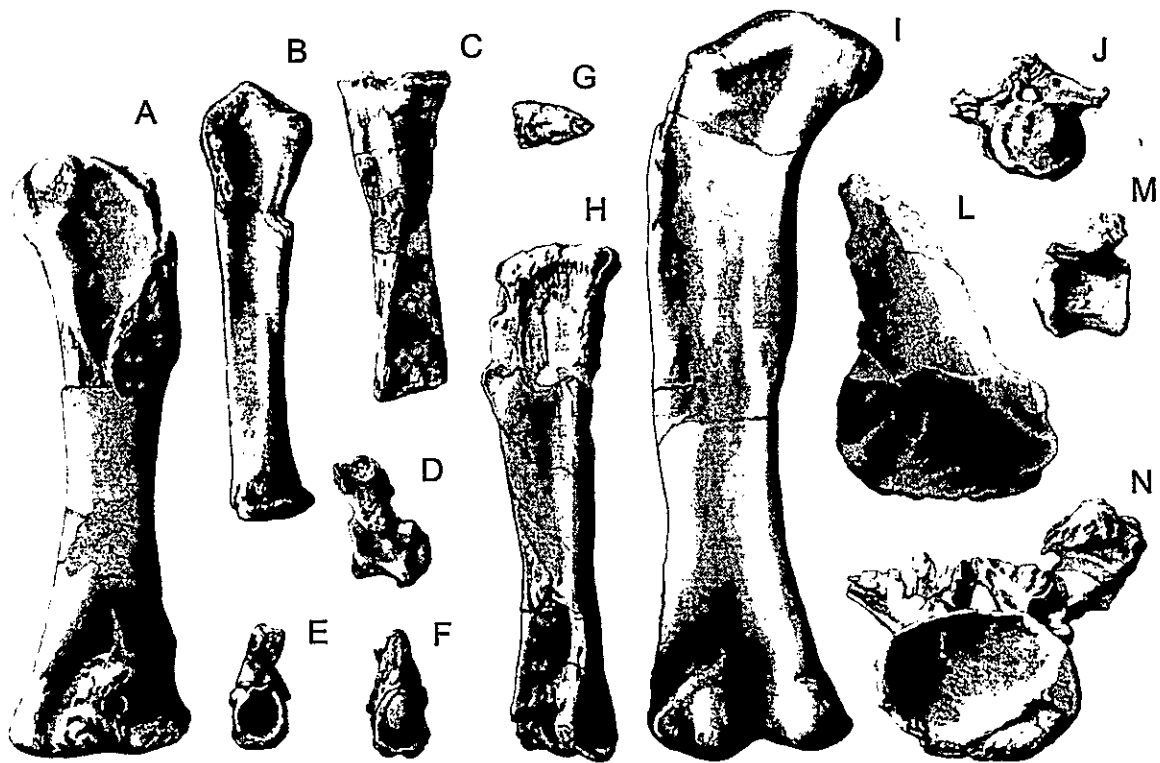
Especie tipo: *A. baharijensis* Stromer 1932

País: Egipto.

Edad: Cretácico Tardío (Cenomaniano Temprano?)

Material: postcráneo incompleto.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): No publicada.



Esqueleto post craneal del holotipo de *A. baharijensis*. Tomado de Stromer (1932).

## *Aeolosaurus*

Especie tipo: *A. rionegrinus* Powell 1986

País: Argentina.

Edad: Cretácico Tardío (Senoniano Tardío; Maastrichtiano Temprano, o Campaniano-Maastrichtiano).

Material: restos postcraneales incompletos.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): vértebras caudales con centros comprimidos, con altas murallas laterales y estrecha cara ventral desde la tercera a la cuarta caudal; arco neural inclinado anteriormente; prezigapófisis más larga que en cualquier titanosaurio conocido, proyectándose delanteriormente y hacia arriba con la misma inclinación del arco neural como en las caudales anteriores, inclinándose anteriormente sólo en la parte medioposterior de las caudales; facetas articulares de las prezigapófisis mucho más alargada en las caudales anteriores; postzigapófisis localizadas en la parte medio anterior del centro vertebral en los comienzos de las series mediocaudal; espina neural inclinándose hacia delante en las caudales anteriores, menos que en las mediocaudales tempranas; hemapófisis con extrema separación proximalmente, con amplias facetas articulares que llegan a ser de nivel distintivo; escápula amplia, con extremo distal expandido; borde corto, prominente para la adhesión muscular, cerca del borde superior de la cara interna de la escápula; húmero robusto, cresta deltoide con ápice prominente para la inserción de musculatura pectoral; metecarpos cortos y robustos como en *Titanosaurus*.

## *Agustinia*

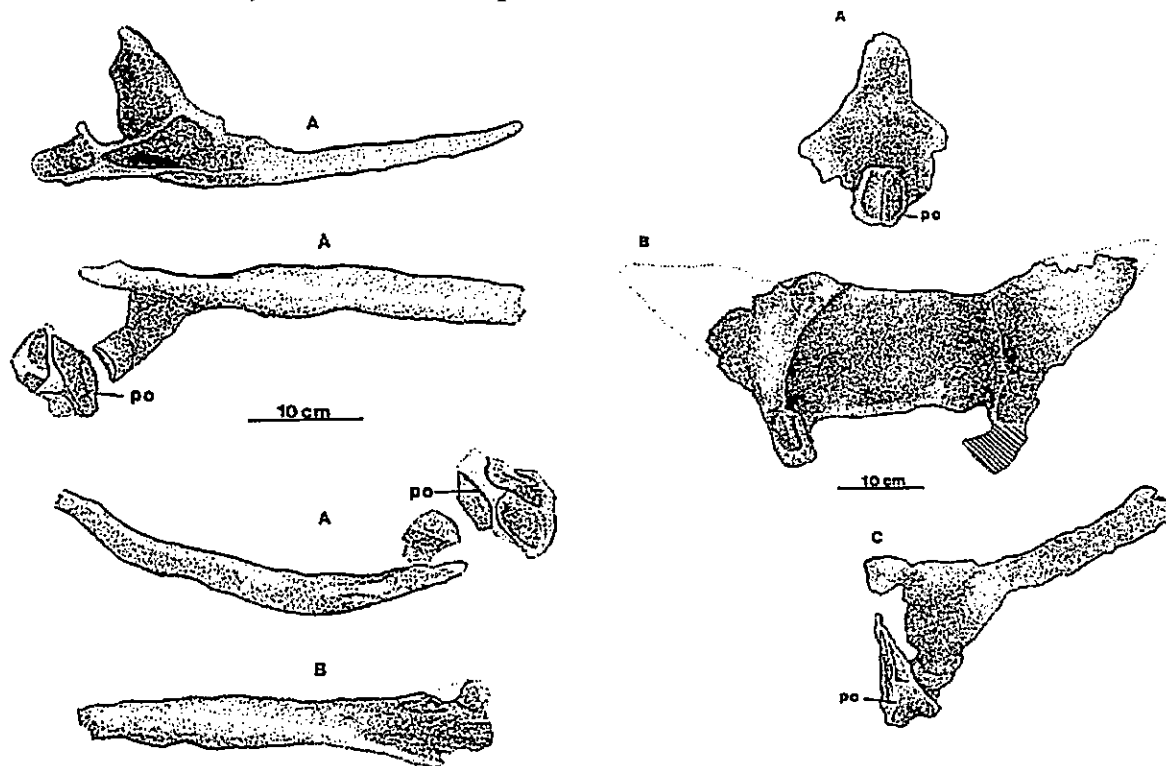
Especie tipo: *A. ligabuei* Bonaparte 1999

País: Argentina

Edad: Cretácico Temprano (Aptiano)

Material: serie incompleta de 18 vértebras fragmentarias articuladas (tres dorsales incompletas, seis sacrales incompletas, 10 caudales incompletas, nueve osificaciones termales (ocho preservadas en secuencia, dos aisladas), tibia derecha y fíbula casi completa, cinco metatarsales articulados.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): saurópodo con cima de espinas neurales expandidas en la última dorsal, todas las sacrales, y las tres vértebras caudales anteriores; varios tipos de osteodermos, articulando en las cimas de las espinas neurales- a. Tipo 1, no pareada, con forma de hoja, b. Tipo 2, laminar, amplia transversamente, con proyecciones laterales, y c. Tipo 3 y tipo 4, alongada, plana, o cilíndrica, proyectada dorsolateralmente; porción proximal de la fíbula teniendo una pronunciada proyección posterior; tibia con una curva dirigida internamente, cresta anémica saltada; metatarsales del tipo encontrado en titanosaurios.



Diferentes tipos de osteodermos del holotipo de *A. ligabuei*. Tomado de Bonaparte (1999).

*Alamosaurus*

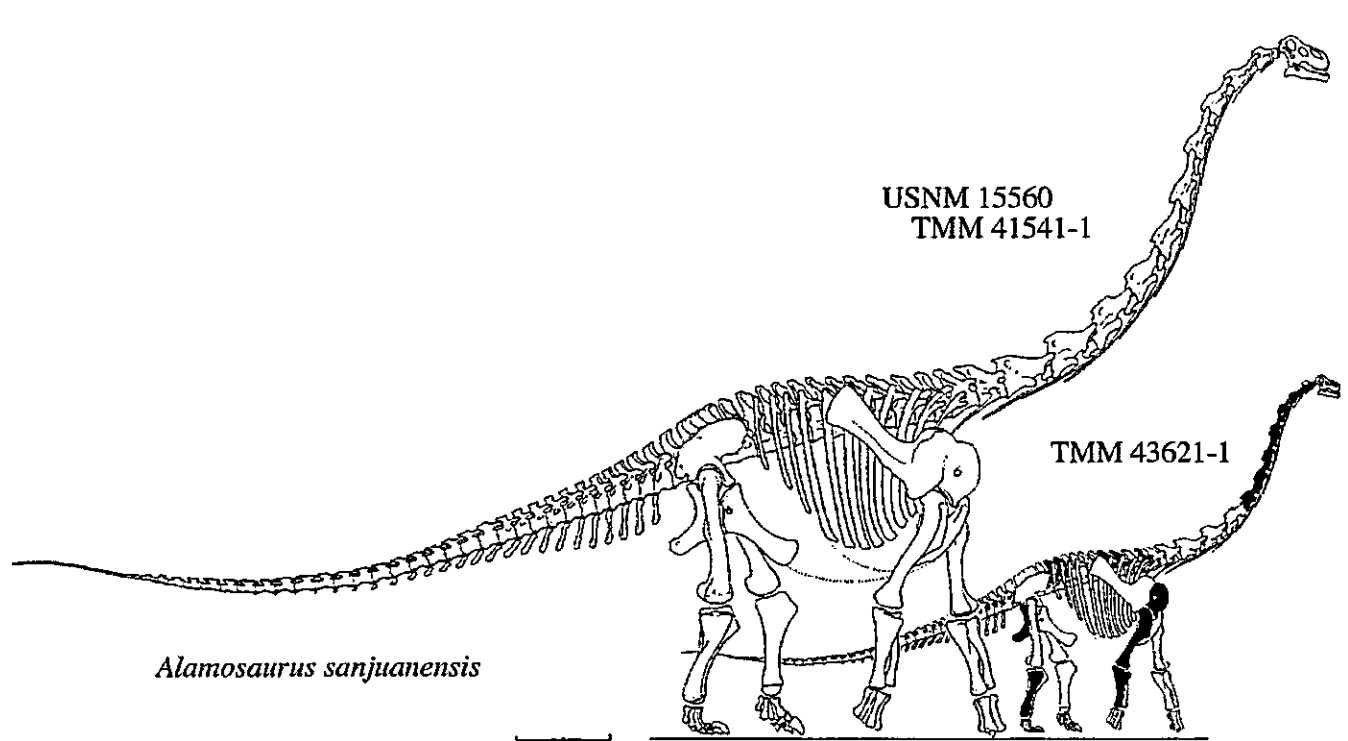
Especie tipo: *A. sanjuanensis* Gilmore 1922

País: Estados Unidos.

Edad: Cretácico Tardío (Maastrichtiano)

Material: esqueleto postcraneal parcial, postcraneo aislado.

Diagnosis:



Reconstrucción del esqueleto de *Alamosaurus sanjuanensis* adulto y juvenil. Tomado de Lehman y Coulson (2002).

*Ampelosaurus*

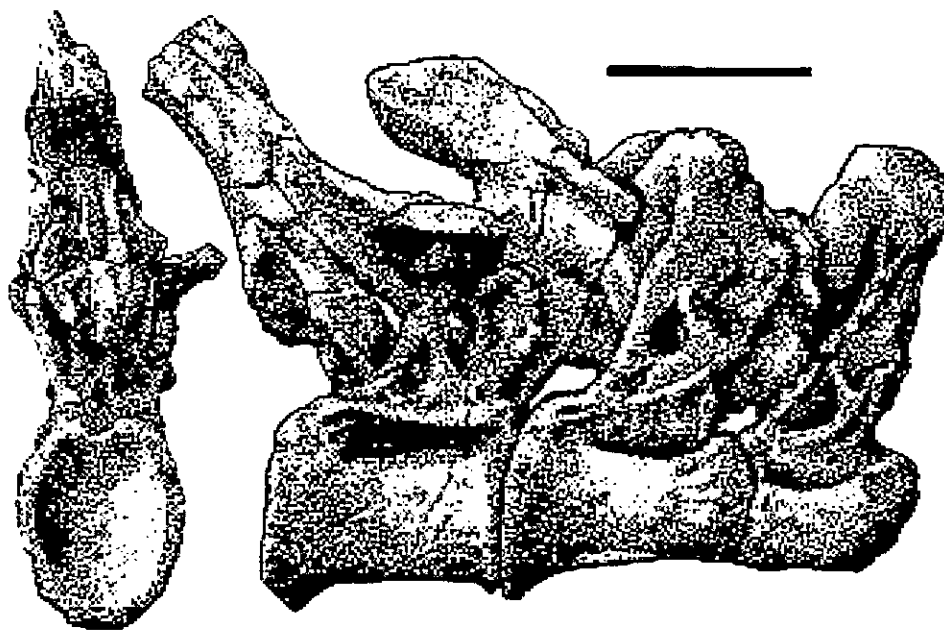
Especie tipo: *A. atacis* Loeuff 1995

País: Francia

Edad: Cretácico Tardío (Maastrichtiano Temprano)

Material: restos desarticulados incluyendo un diente, material postcraneal parcial, incluyendo osteodermos, representando varios individuos.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): dientes ligeramente espatulados; espinas neurales de las vértebras dorsales con parte distal expandida; espinas neurales dorsales dirigidas fuertemente hacia atrás; lámina escapular no expandida; osteodermos presentes en varias formas.



Vertebras dorsales del holotipo de *Ampelosaurus atacis*. Tomado de Loeuff (1995).

### *Andesaurus*

Especie tipo: *A. delgadoi* Calvo y Bonaparte 1991

País: Argentina.

Edad: Cretácico Tardío (Albiano-Cenomaniano)

Material: esqueleto parcial incluyendo cuatro vértebras dorsales posteriores, 21 vértebras caudales articuladas en dos secciones correspondientes (desde la parte anterior y última mitad de la cola), isquion izquierdo casi completo, húmero y fémur derecho incompletos, varios elementos incompletos.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): gran titanosáurido; vértebras dorsales posteriores altas, con ligero centro opistocélico relativamente bajo y largo (algo semejante a *Argyrosaurus*); espinas neurales altas (como en otros titanosáuridos) articulaciones adicionales hiposfeno-hipantro; lámina bifurcada bien desarrollada en la parte inferior; vértebras caudales medias y distales anfipláticas, con amplias, planas, espinas neurales cuadrangulares, arco neural orientado más posteriormente que en otros titanosáuridos; húmero largo, proporcionalmente más grácil que en *Argyrosaurus*; pubis con relativamente largo proceso próximolateral, foramen púbico una buena distancia lejos del borde lateral; isquion con pequeño pedúnculo iliaco.

## *Antarctosaurus*

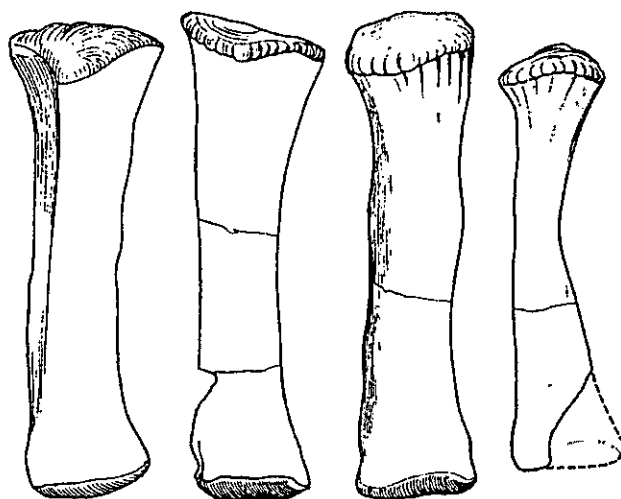
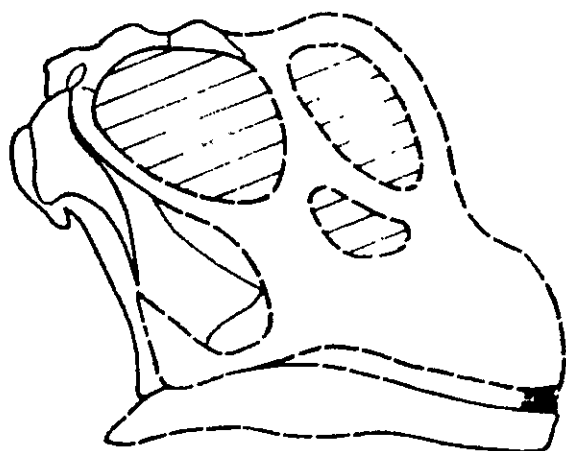
Especie tipo: *A. wichmannianus* Huene 1927

País: Argentina.

Edad: Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano)

Material: esqueleto parcial, con algunos materiales craneales y la mayoría de los miembros, fémures, pubis postcraneo fragmentario.

Diagnosis: No hay diagnosis moderna publicada.



Reconstrucción del cráneo de *Antarctosaurus wichmannianus* y metacarpales V, IV, III y II del holotipo. Tomado de Huene (1927).

*Argentinosaurus*

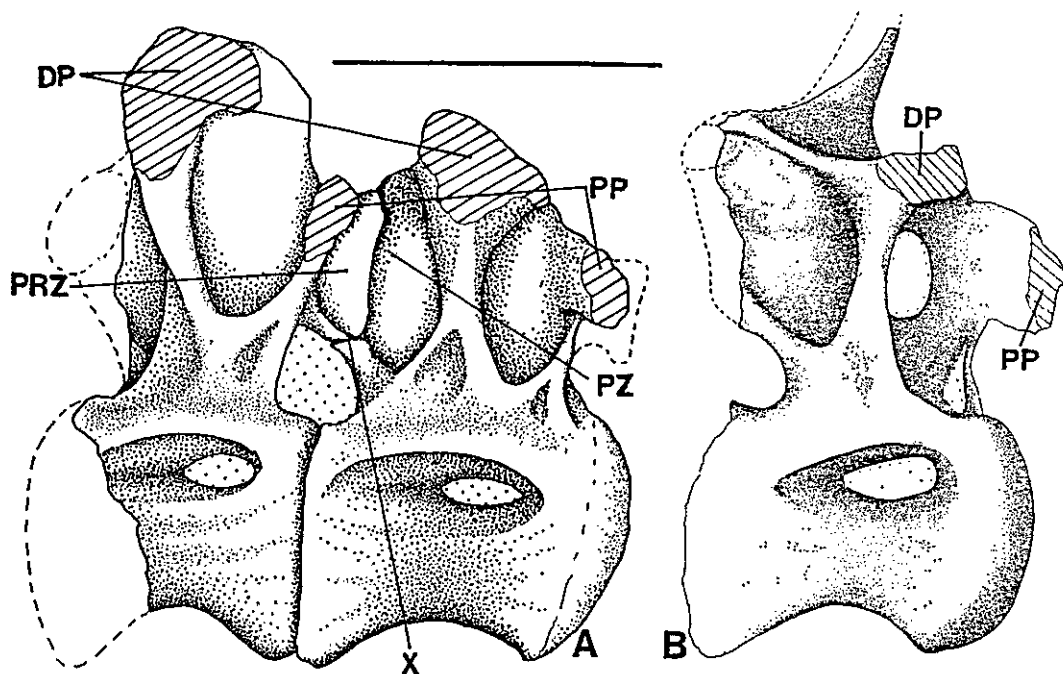
*A. huiculensis* Bonaparte y Coria 1993

País: Argentina.

Edad: Cretácico Temprano Tardío (Albiano-Cenomaniano)

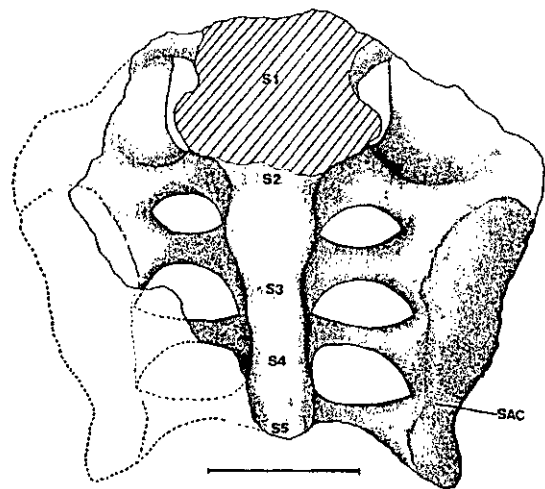
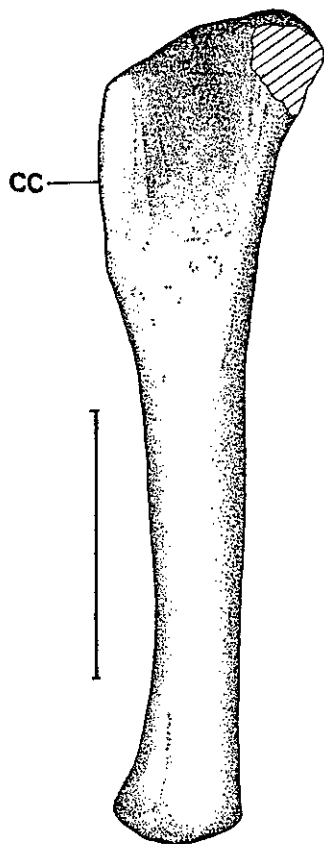
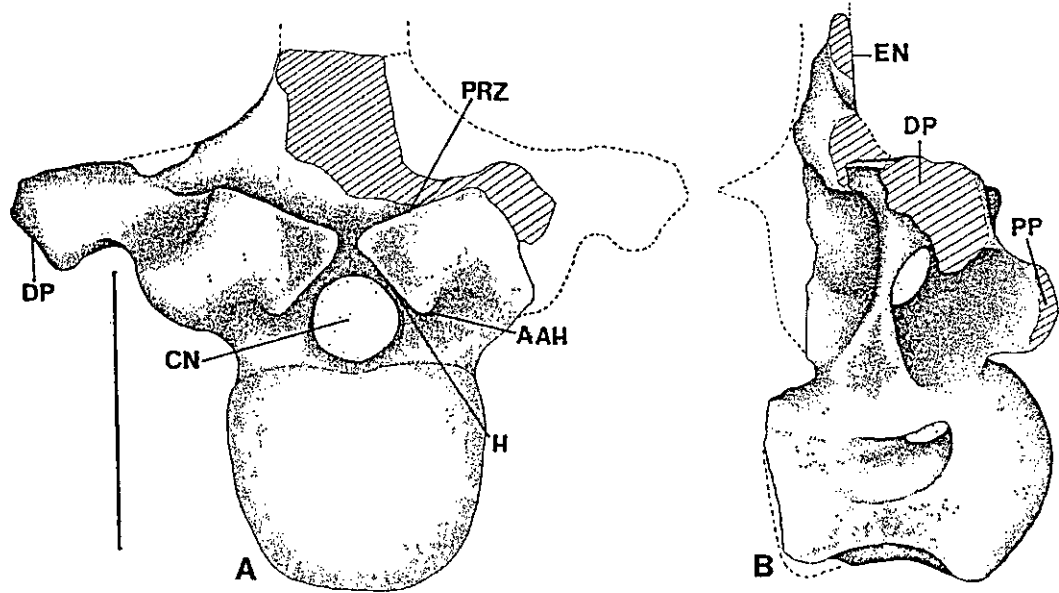
Material: tres vértebras dorsales incompletas anteriores y tres posteriores, región ventral de casi un sacro completo incluyendo centros 1-5, sin la última sacral, con grandes proporciones de las costillas sacales, gran porción de fragmento de costilla dorsal y la tibia derecha casi completa.

Diagnosis del género (como para la especie tipo): titanosaurio gigante, vértebras dorsales con enorme hiposfeno-hipantro portando articulaciones extra; espinas neurales de las vértebras dorsales anteriores expandidas transversalmente, planas anteroposteriormente superficie para la lámina prespinal robusta; dorsales medias y posteriores con bajos y amplios centros, con la superficie ventral casi plana, pleurocelos localizados en la mitad anterior del centro; cuerpo de las vértebras sacrales 2-5 muy reducidas; costillas dorsales de estructura tubular, cilíndrica y hueca; la mayoría de hueso denso en vértebras presacrales y sacrales; tibia con grácil con corta cresta némica.



Vértebras dorsales del holotipo de *Argentinosaurus huiculensis*. Tomado de Bonaparte y Coria (1993).





Vértebra dorsal, tibia derecha y sacro del holotipo de *Argentinosaurus huinculensis*. Tomado de Bonaparte y Coria (1993).

*Argyrosaurus*

Especie tipo: *A. superbus* Lydekker 1893

País: Argentina.

Edad: Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano)

Material: húmero izquierdo, radio, ulna, metacarpales, carpal.

Diagnosis: No hay diagnosis moderna publicada.



Extremidad anterior del holotipo de *Argyrosaurus superbus*. Tomado de Huene (1929).

## ***Brachiosaurus***

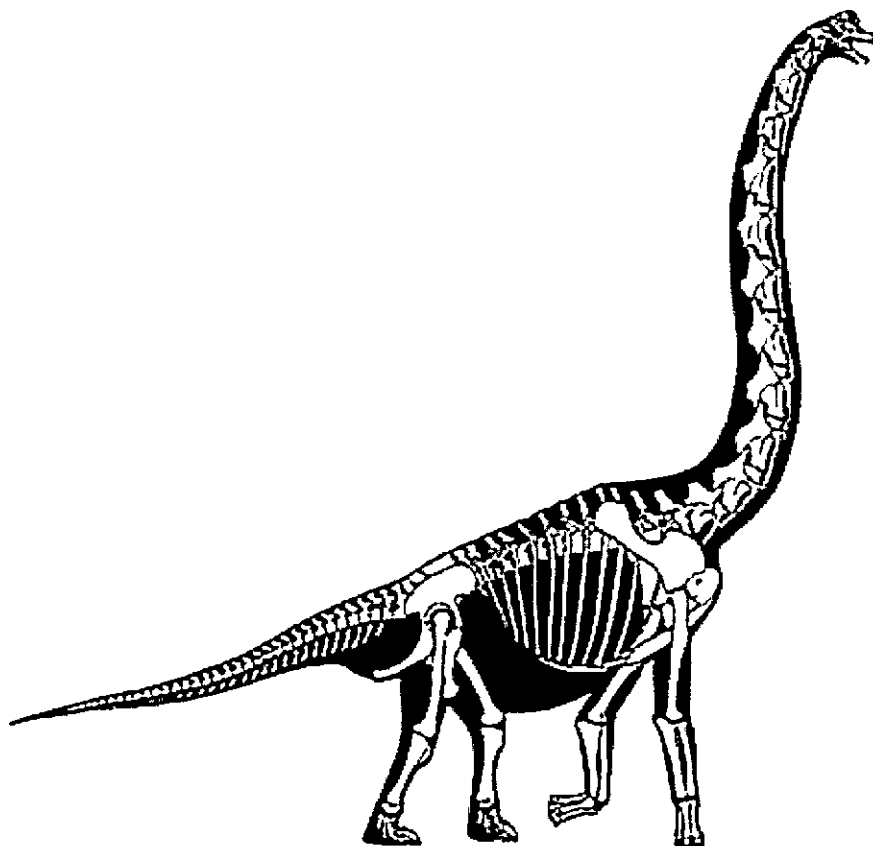
Especie tipo: *B. altithorax* Riggs 1903

País: Estados Unidos, Tanzania, Portugal y Algeria.

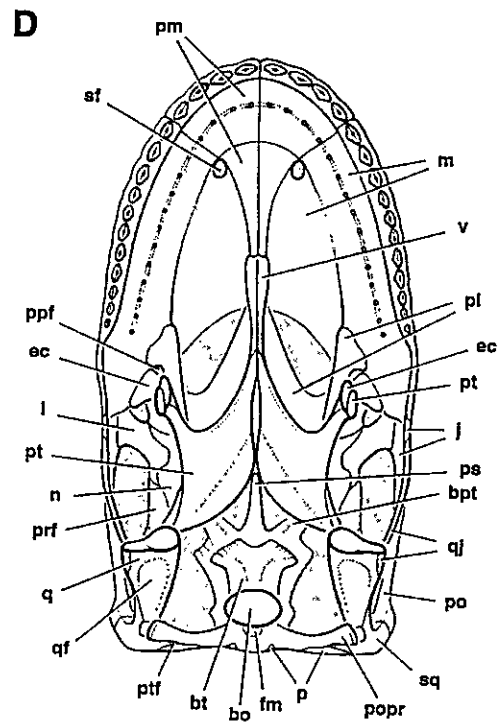
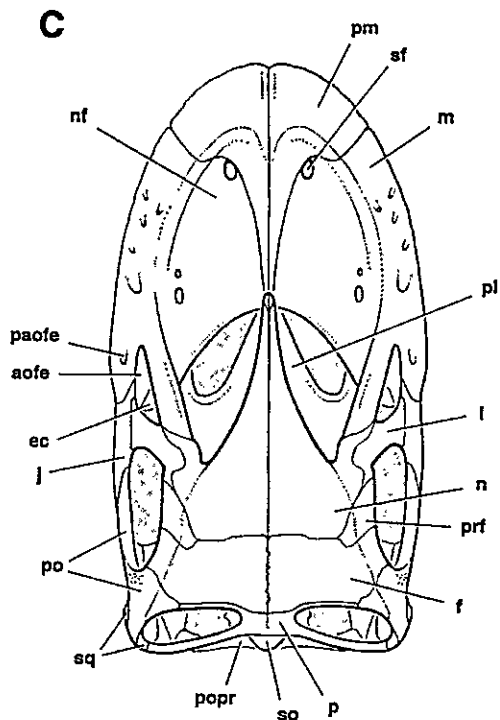
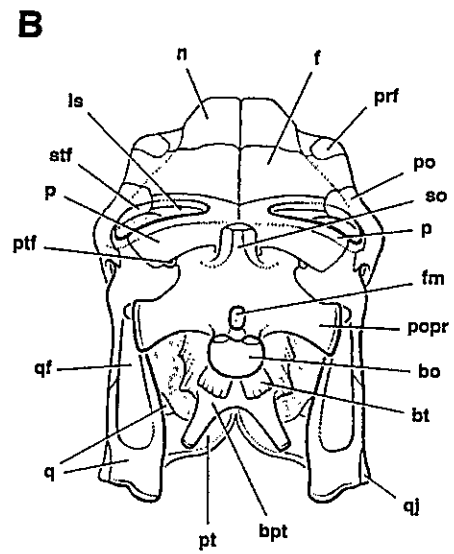
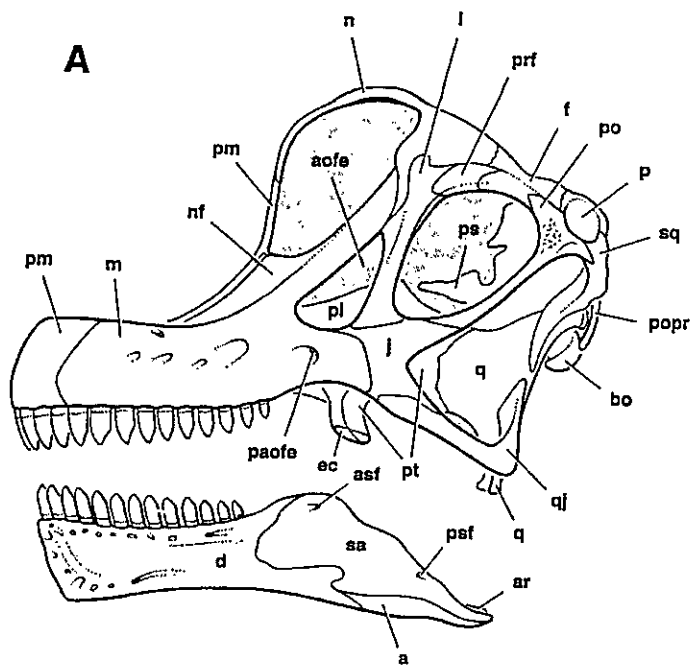
Edad: Jurásico Tardío

Material: esqueletos parciales de siete individuos, más de tres cráneos, sacro, vértebras, ísquiones, pubis, huesos de las extremidades aislados, huesos de las extremidades anteriores y posteriores.

Diagnosis (del género como para la especie tipo) (Paul 1988): en general robusto; centros medio-dorsales, espinas dorsales anteriores, y procesos transversos no mucho más altos que anchos que los de las dorsales posteriores; arcos neurales largos, altos, estrechos; procesos transversos planos; grandes pleurocelos en los centros dorsales; columna dorsal más del doble de la longitud del húmero, muy largo relativo a la altura de las vértebras; cuerpo masivo relativo a los extremos.



Reconstrucción del esqueleto de *Brachiosaurus brancai*. Ilustración de Gregory Paul.



Detalle de la anatomía craneal de *Brachiosaurus brancai*. Tomado de Wilson y Sereno (1998).

## *Epachthosaurus*

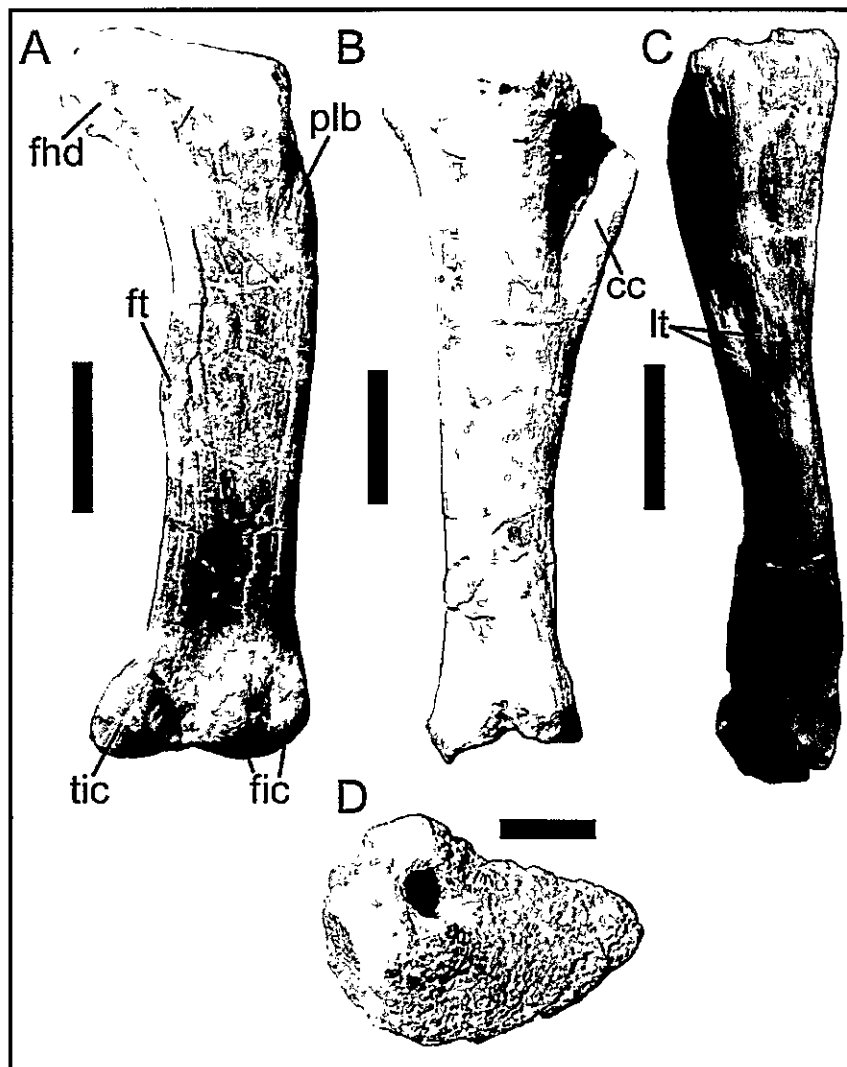
Especie tipo: *E. sciuttoi* Powell 1990

País: Argentina.

Edad: Cretácico Tardío (Senoniano?)

Material: vértebra dorsal aislada, vértebras dorsales articuladas con sacro parcial.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): vértebras dorsales con relativamente largos, amplios, centros deprimidos y muy largos, profundos pleurocelos (como en titanosáuridos); espinas neurales de la dorsal posteriores comprimidas anteroposteriormente, con gruesas láminas prespinales con la porción inferior bifurcada; extremo de las diapófisis del arco neural desigual.



Elementos post craneales de *Epachthosaurus*. Tomado de Martínez et al. (2004).

## **Euhelopus**

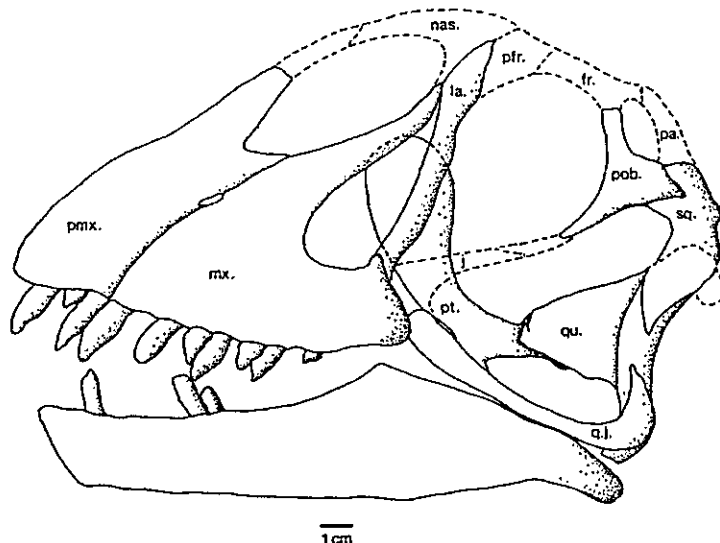
*E. zdanskyi* (Romer 1956)

País: China.

Edad: Jurásico Tardío (Kimmeridgiano?)

Material: porción anterior del esqueleto incluyendo cráneo incompleto con mandíbulas inferiores, columna presacral casi completa, coracoide fragmentario, fémur izquierdo, series de vértebras dorsales y sacales articuladas, pelvis, fémur derecho, tibia, fibula, astrágalo, metatarsales I-IV, tres elementos falangeales, tres ungüales.

Diagnosis del género (como para la especie tipo) (diagnosis revisada Mateer y McIntosh 1985): cráneo generalmente similar al de *Camarasaurus* pero más delicado; frontal algo plano; el escamoso se asemeja al de *Camarasaurus*, casi idéntico al de *Brachiosaurus*; cuadratoyugal, aunque más grácil, similar a *Camarasaurus* y *Brachiosaurus*; lacrimal grácil, recto; dientes dirigidos anteriormente (posición precisa desconocida); columna vertebral casi 8.3 m de largo, consistiendo de 17 cervicales y 14 dorsales (fórmula más cercana a *Mamenchisaurus*, con 19 cervicales y 11-12 dorsales); cuello extremadamente largo; espinas neurales bifurcadas ampliamente con pequeños procesos entre espinas de la región del cuello (similar a diplodócidos); proporción húmero al fémur (0.99) más alta que en cualquier saurópodo conocido excepto *Brachiosaurus*, miembros anteriores tan largos como los posteriores.



Reconstrucción del cráneo de *Euhelopus*. Tomado de Matter y McIntosh (1985).

## Brasil serie B

Especie tipo: no ha sido descrita

País: Brasil.

Edad: Campaniano Tardío-Maastrichtiano Temprano.

Material: Powell, J. 1987.

Diagnosis:



Vértebras dorsales y sacro evista ventral de DGM serie B de Brasil.

## *Jainosaurus*

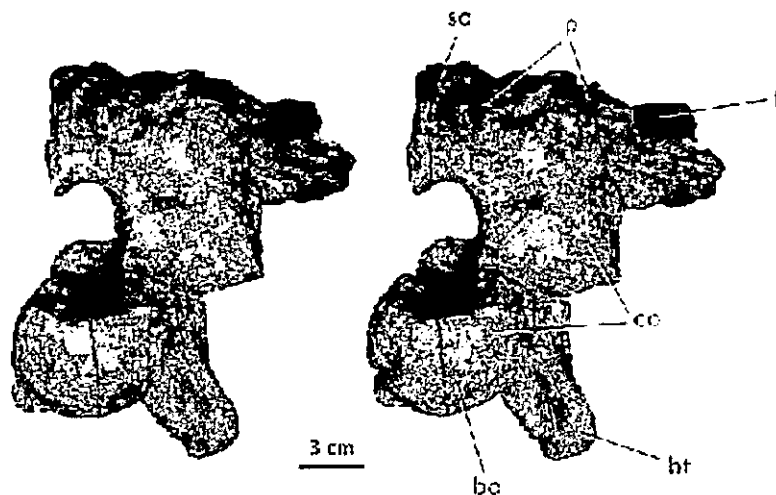
Especie tipo: *J. septentrionalis* Hunt, Lockley, Lucas y Meyer 1994

País: India.

Edad: Cretácico Tardío Maastrichtiano

Material: cráneo parcial con caja craneana fragmentaria, caja craneana, escápulas, miembro anterior, hueso esternal?

Diagnosis (del género como para la especie tipo): difiere de todos los otros titanosaurios conocidos (excepto *Titanosaurus*) por la posesión de centros caudales de lados planos (McIntosh 1990), y de *Titanosaurus* por poseer grandes, huesos de la extremidad más gráciles y probablemente en detalles de la caja craneana y cráneo (documentado por Berman y Jain 1982; e.g., parietales más largos).



Esteriofoto de la caja craneana asignada a *Jainosaurus septentrionalis* en vista posterior (Tomado de Wilson et al., 2005). *bo*, basioccipital; *bt*, tubera basal; *eo*, exoccipital-opistótico; *f*: frontal; *p*, parietal; *so* supraoccipital.



## *Janenschia*

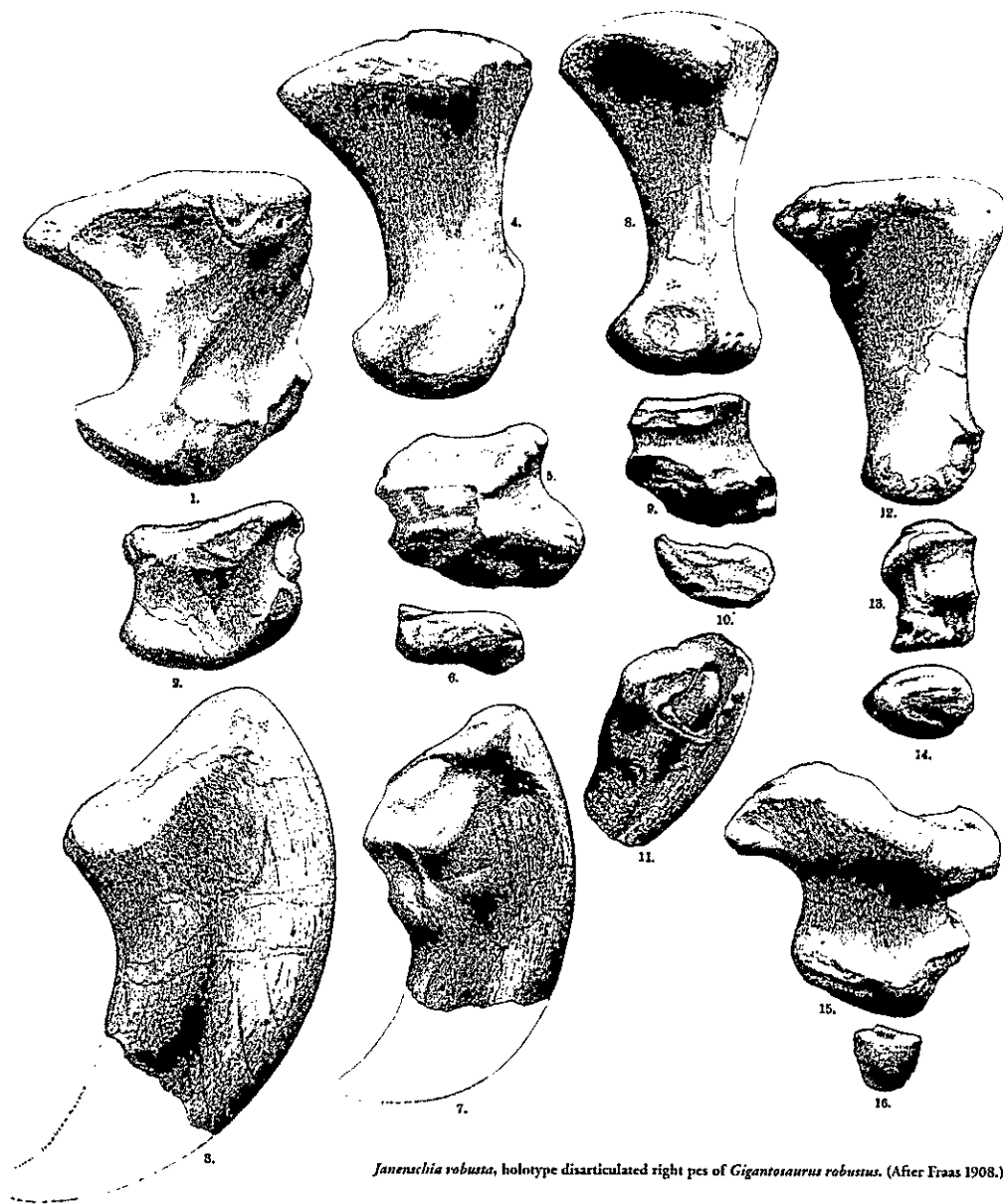
Especie tipo: *J. robusta* (Wild 1991)

País: Tanzania y Malawi.

Edad: Jurásico Tardío (Kimmeridgiano)

Material: restos postcraneales, incluyendo tres miembros posteriores, dos miembros anteriores, manos, 72 vértebras dorsales, series caudales, vértebras caudales.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): gran titanosáurido, tanto como aproximadamente 20% más largo que otros titanosáuridos con esqueleto robusto; vértebras cervicales con profundos pleurocelos, sobre el cual son formadas las postzigapófisis, y gruesas espinas neurales; vértebras dorsales con pleurocelos y bajos espinas neurales no bifurcadas; vértebras sacrales con espinas muy reducidas, sacrales proximales con muy fuertes diapófisis; vértebras caudales proximales fuertemente procélicas, muy cóncavas en frente, muy convexas detrás, sin pleurocelos; caudales medias lateralmente fuertes, superficies articulares débilmente biconcavas, con un ligero borde superior distintivo, lado ventral redondeado, alta sección cruzada como elipse; miembro anterior muy robusto, húmero, ulna y radio masivos, llegando a ser marcadamente anchos en sus extremos; metacarpales compactos; fórmula falangeal del tercer y más largo dígito manual 2-2-1-1-1; sólo el dígito manual I porta una larga garra; pubis e isquion robusto, extremo distal del pubis con gran superficie; fémur fuerte, margen superior prominentemente deflectado, extremo distal fuertemente expandido; tibia y fibula extremos expandidos; astrágalo bajo, más llano debajo que en todos los otros saurópodos conocidos; pies robustos, primeros tres dedos con garras, fórmula falangeal 2-3-3-2-1, metatarsal V corto, muy amplio proximalmente; primer dedo con enorme garra.



*Janenschia robusta*, holotype disarticulated right pes of *Gigantosaurus robustus*. (After Fraas 1908.)

Pie derecho del holotipo de *Janenschia robusta* (pie derecho). Tomado de Glut (2002).

**Jabalpur indet.**

Especie tipo: no publicada.

País: India.

Edad: Maastrichtiano.

Material: restos craneales.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): sin diagnosis.

## *Lirainosaurus*

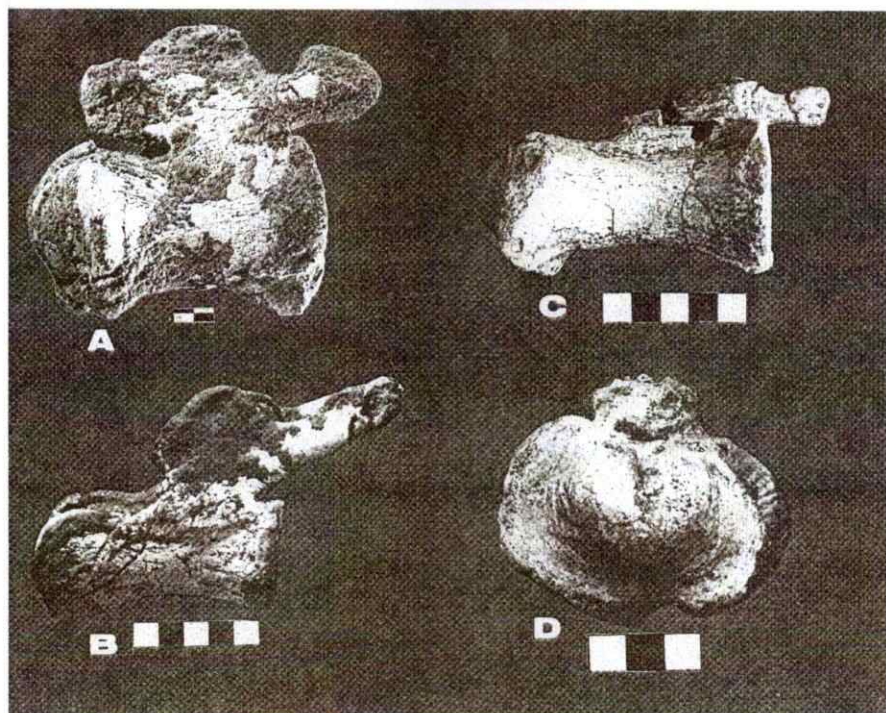
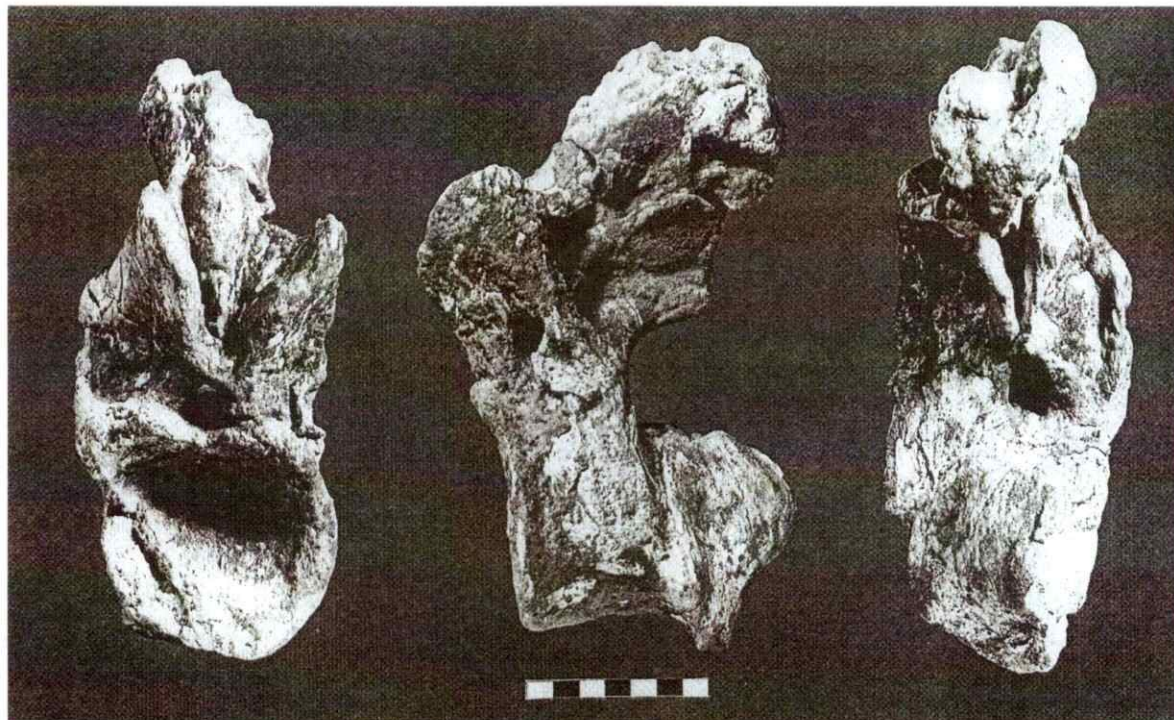
Especie tipo: *L. astibiae* Sanz, Powell, Le Loeuff, Martínez y Suberbiola 1999

País: España.

Edad: Cretácico Tardío (Campaniano Superior?)

Material: varios restos craneales y postcraneales, dientes, escudos dermales?, varios individuos adultos y juveniles.

Diagnosis del género (como para la especie tipo): caracterizado por autapomorfias incluyendo cóndilo articular restringido en vértebras caudales posteriores, surco condilar sagital en la superficie articular posterior de las caudales distales, lámina en la fosa interzigapofisial en caudales anteriores, estructura espinopozigapofisial no proyectada posteriormente en caudales posteriores, proceso lateroanterior en la placa esternal, y borde en el margen ventral del lado medial de la hoja escapular; también caracterizado por la combinación de sinapomorfias incluyendo: dientes como clavija, quilla axial en el centro de las vértebras dorsales, cavidad del pleurocelo desarrollada y claramente definida en las dorsales medias y posteriores, superficie horizontal en el extremo de la diapófisis en dorsales posteriores, ausencia articulación hipósfero-hipantro en dorsales posteriores, lámina espinodiapofisial en dorsales posteriores, margen posterior acuminado en el contorno del pleurocelo en vértebras anteriores y mediodorsales, lámina accesoria espinodiapofisial en dorsales posteriores, neurapófisis baja en dorsales, parapófisis localizada en un plano vertical cerca de la diapófisis en dorsales posteriores, lámina prespinal teniendo una bifurcación basal pobremente desarrollada en vértebras caudales medias y posteriores, tejido cancellous en las vértebras presacrales, cóndilo posterior desarrollado en las caudales anteriores, depresión bajo las prezigapofisis en las caudales anteriores, lámina prespinal y postspinal desarrollada en las caudales anteriores, borde hemapofisial en caudales medias, placa esternal con borde anteroventral, prominencia mediana cerca del margen dorsal de la hoja escapular, contorno recto anteromedial del coracoide, foramen coracoidal localizado cerca de la sutura coracoescapular y margen dorsal de la escápula, húmero con un bien desarrollado y medialmente enroscada cresta deltopectoral, húmero con bordes supracondilares posteriores, depresión en la base de los pedicelos púbicos del ilion, fémur con una deflexión proximal, fémur con un cuarto trocánter reducido, presencia de osteodermos.



Vertebras caudales anteriores y medias del holotipo de *Lirainosaurus astibiae*. Tomado de Sanz, Powell, Le Loeuff, Martínez y Suberbiola (1999).

*Magyarosaurus*

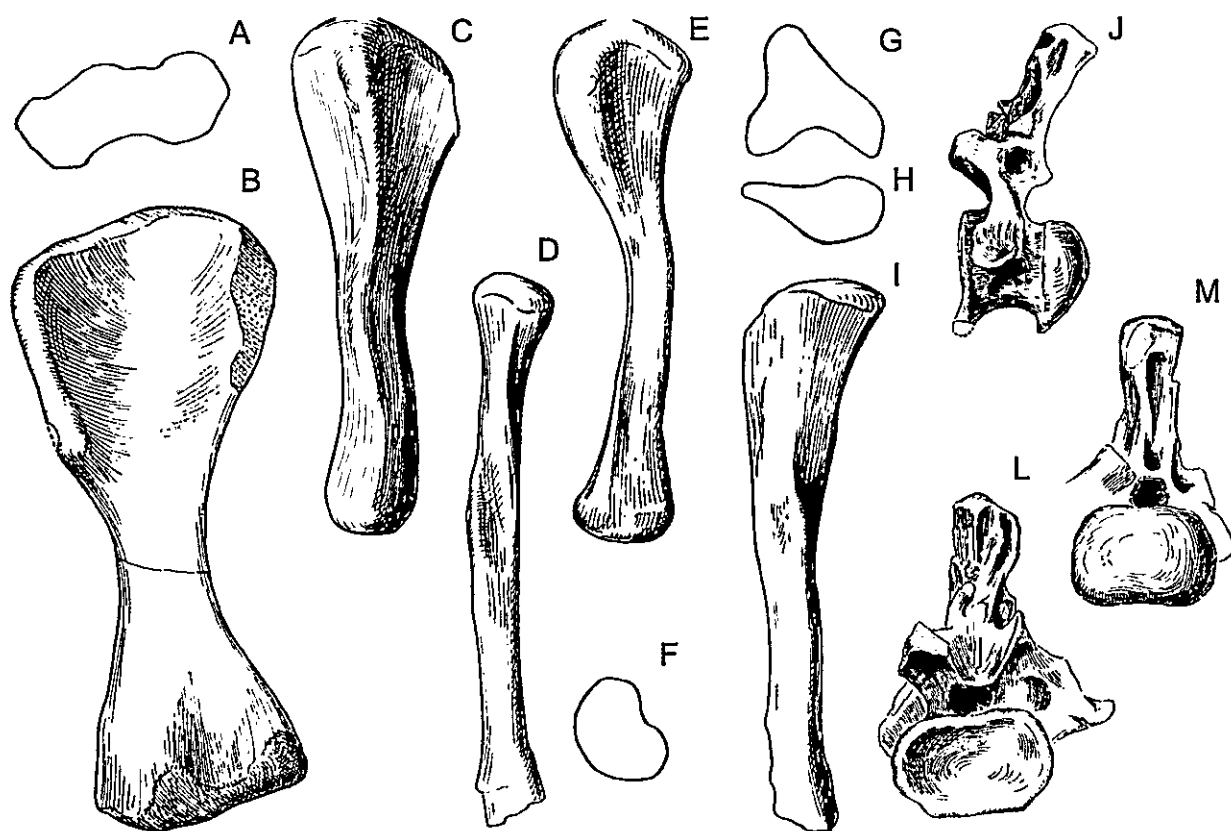
*M. dacus* Huene 1932

País: Rumania

Edad: Cretácico Tardío (Maastrichtiano Tardío)

Material: restos postcraneales aislados representando a más de doce individuos.

Diagnosis del género (como para la especie tipo) (diagnosis revisada Le Loeuff 1993): pleurocelos de las vértebras dorsales reducidos; vértebras caudales comprimidas lateralmente; protuberancias dorsomediales en la base de la hoja escapular; expansión proximolateral del fémur muy reducido.



Elementos post craneales del holotipo de *Magyarosaurus dacus* incluido un húmero derecho y vértebras caudales. Tomado de Glut (1997).

### **Malagasy taxon B**

Especie tipo: no ha sido descrita.

País: Madagascar.

Edad: Cretácico Tardío.

Material: doce vértebras caudales distales asociadas y un coracoides.

Descripción (Curry-Rogers 2002): la compresión dorsoventral extrema de los centros caudales imparte una morfología subrectangular en vistas anterior y posterior; las prezigapófisis son extremadamente alongadas, y las espinas neurales son bajas y laminares; el coracoides posee un contorno cuadrangular agudo, en vista lateral, de dimensiones dorsoventral y proximodistal casi iguales; una gran faceta articular rectangular para la escápula, y una bien definida labio infraglenoide; el foramen coracoides está ubicado en el borde del elemento y no está completamente incluido por el coracoide.

## *Malawisaurus*

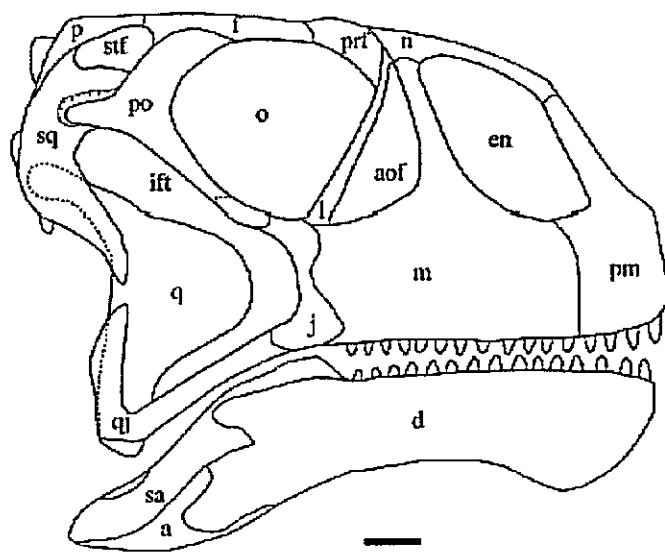
Especie tipo: *M. dixeyi* Haughton 1928

País: Malawi.

Edad: Cretácico Temprano

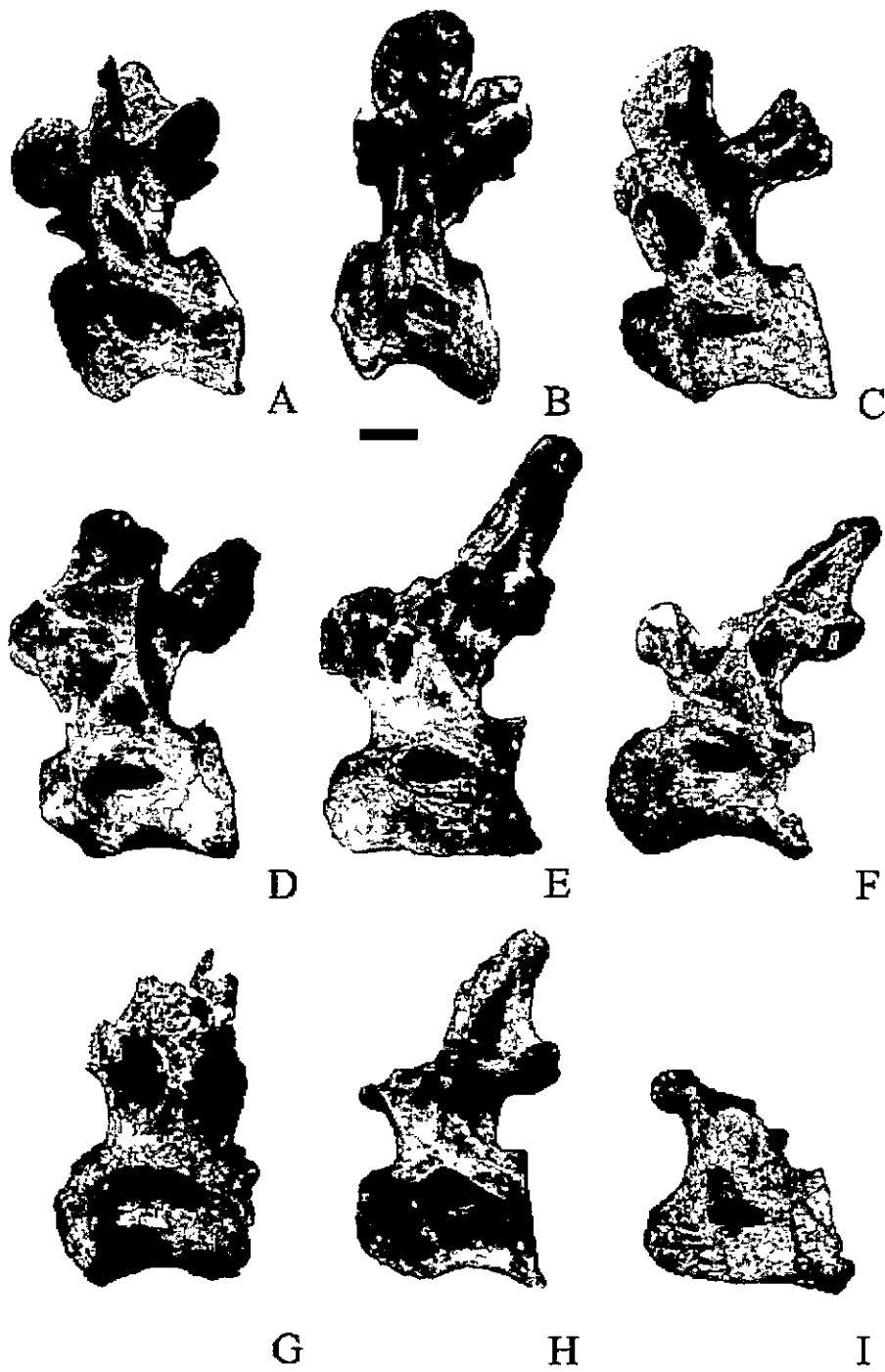
Material: cráneo incompleto y restos postcraneales

Diagnosis (del género como para la especie tipo) (diagnosis revisada Jacobs, Winkler, Downs y Gomani 1993): (desde el holotipo) vértebras caudales anteriores fuertemente procélicas, con cortas, espinas neurales verticales; (desde topotipos) vértebras caudales medias y distales no procélicas; vértebras cervicales y dorsales con espinas no divididas; arcos hemales no bifurcados; las costillas cervicales no se extienden más allá del centro; premaxila embotada, nares externos en posición relativamente anteriores; dientes no restringidos a la porción anterior de la mandíbula inferior; al menos 15 dientes posicionados en el dentario; isquion transversamente expandido.



Reconstrucción del cráneo de *Malawisaurus dixeyi*. Tomado de Gomani (2005).





Secuencia de vertebras dorsales de *Malawisaurus dixeyi*. Tomado de Gomani (2005).

## *Nemegtosaurus*

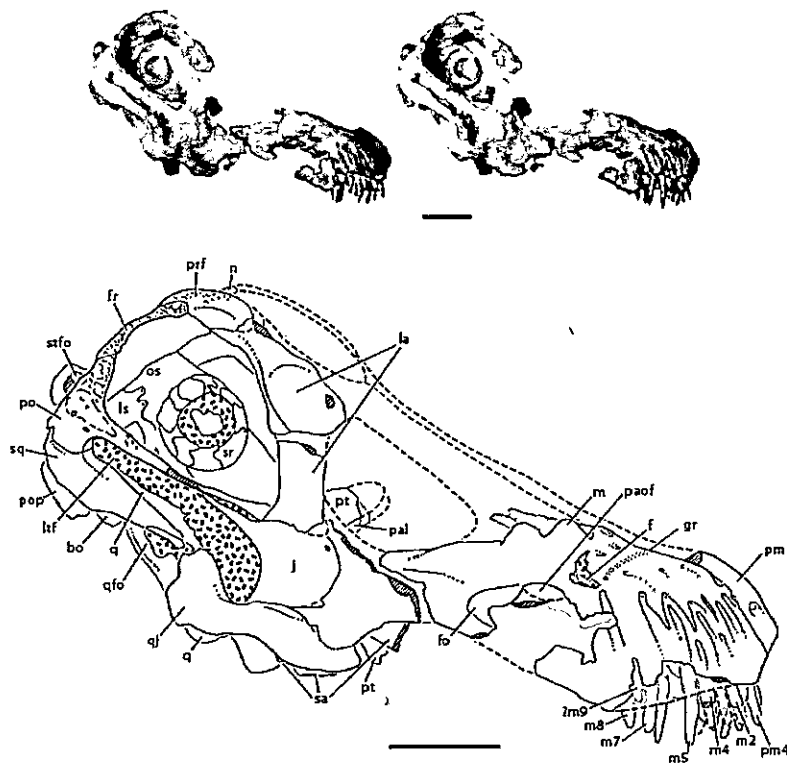
Especie tipo: *N. mongoliensis* Nowiński 1971

País: Mongolia.

Edad: Cretácico Tardío (? Campaniano Tardío o Maastrichtiano Temprano)

Material: cráneo, postcráneo parcial y diente.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): cráneo ligeramente construido, fuertemente alargado, con un largo y fácilmente dirigido hacia abajo hocico careciendo de foramen accesorio preorbital; huesos palatinos muy estrechos, fuertemente alargados longitudinalmente; lacrimal extenso contribuyendo al margen de las naras externas; nasal no contactando la maxila; margen de entrada del prefrontal de las naras externas y órbita muy grande; fosa supratemporal muy pequeña alargada transversalmente, abierta dorsalmente; escamoso contactando al cuadratoyugal, pero no es parte del margen de la fosa supratemporal; cresta parietal muy prominente; cóndilo occipital lejos anteriormente, inclinado ventroanteriormente para formar un ángulo aproximado de 100° con el plano horizontal; mandíbula inferior ligera, con vacuidad mandibular presente; dientes con forma de lanza, proporción corona-raíz 2.1.



Cráneo de *Nemegtosaurus mongoliensis*. Tomado de Wilson (2005).

*Neuquensaurus*

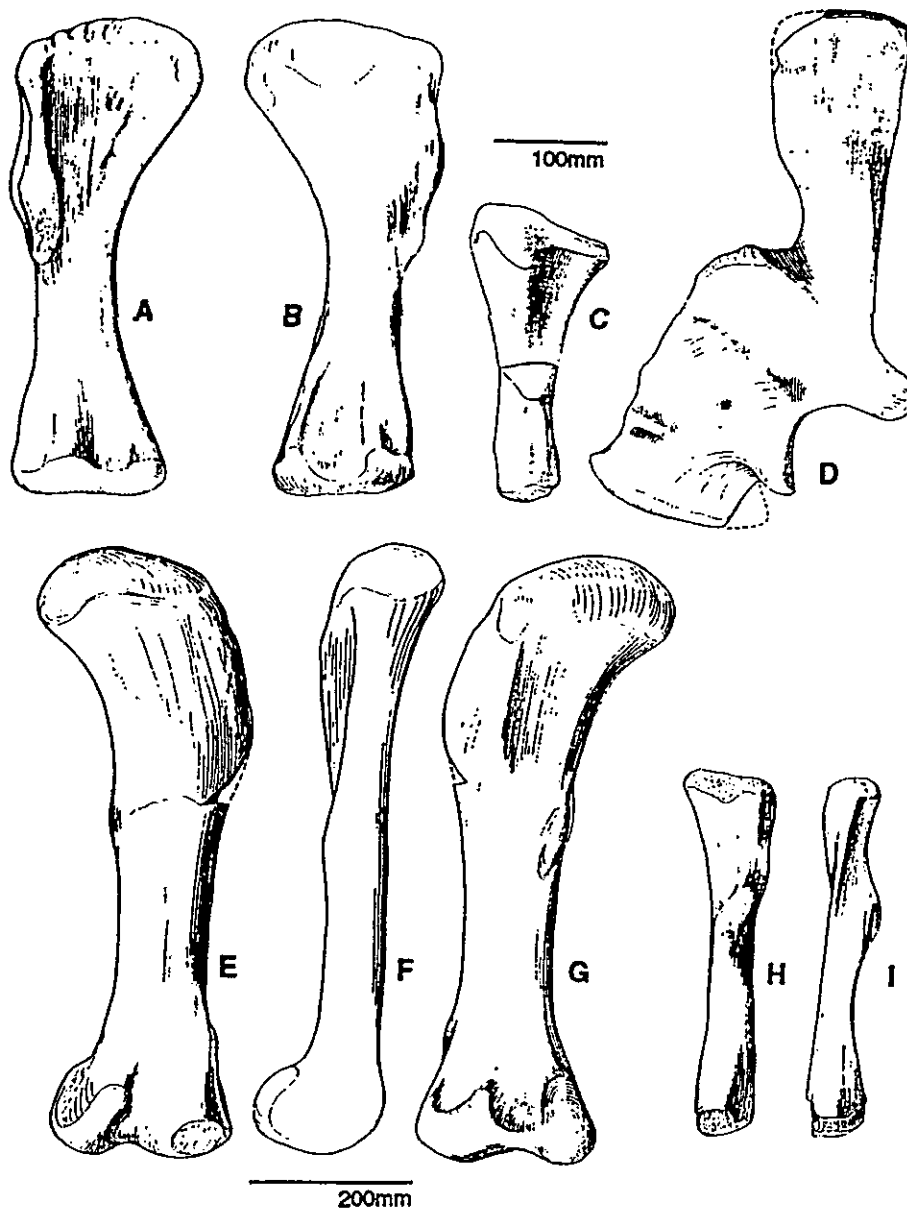
Especie tipo: *N. australis* Lydekker 1893

País: Argentina.

Edad: Cretácico Tardío (Coniaciano-Campaniano)

Material: varios restos postcraneales.

Diagnosis (del género como para la especie tipo):



Elementos post craneales de *Neuquensaurus australis*. Tomado de Huene (1929).

## *Opisthocoelicaudia*

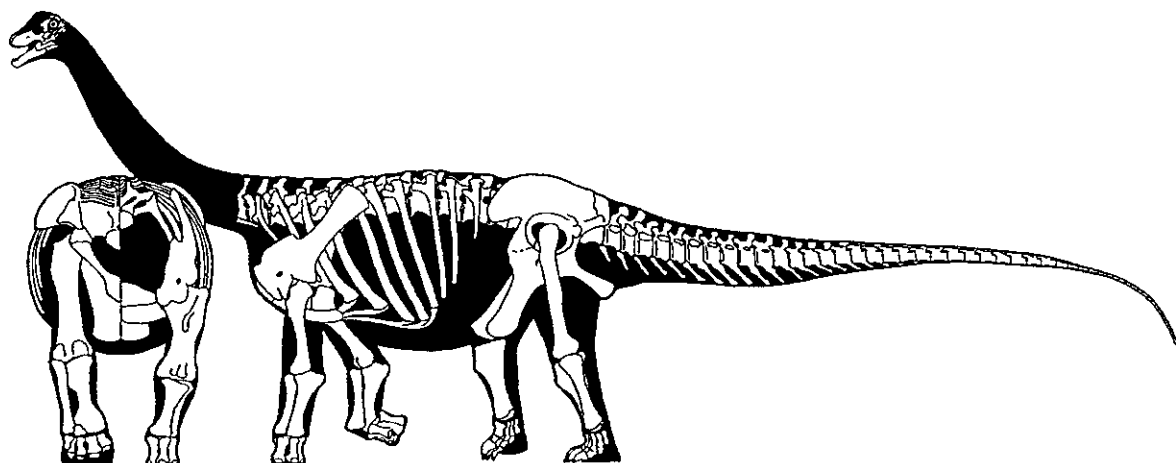
Especie tipo: *O. skarzynskii* Borsuk-Bialynicka 1977

País: Mongolia.

Edad: Cretácico Tardío (?Campaniano Tardío o Maastrichtiano Temprano)

Material: esqueleto postcraneal casi completo careciendo de la serie cervical.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): tamaño medio; espalda recta; centro de las vértebras dorsales no profundamente cavernosas; espinas dorsales divididas en dos bajas metapófisis que se proyectan postzigapófisis; seis vértebras sacrales con espinas bajas; la segunda vértebra caudo-sacral fusionada con el isquion; aproximadamente 35 vértebras caudales careciendo de pleurocelos, con simples procesos transversos y chevrones no bifurcados, chevrones más allá de la caudal diecinueve; caudales en la mitad anterior de cola opistocélica; escápula ligeramente expandida distalmente, coracoide subcuadrangular; extremidades anteriores cerca de tres cuartos de la longitud de las posteriores, húmero cerca de un 72% de la longitud del fémur; falanges de la mano probablemente reducidas; ilion con fuerte expansión anterior; isquion, aunque es un elemento relativamente corto cerca de dos tercios de la longitud del pubis, formando gran parte del límite acetabular; pubis con prominencia para el origen de ambiens (músculo del muslo) origen; astrágalo de dimensiones reducidas; fórmula de la falange pedal 2-2-



Reconstrucción del esqueleto de *Opisthocoelicaudia skarzynskii* basado en el material disponible. Nota: el cráneo no pertenece al mismo espécimen y fue añadido el de *Nemegtosaurus mongoliensis*. Ilustración de Gregory Paul.

***Paralititan***

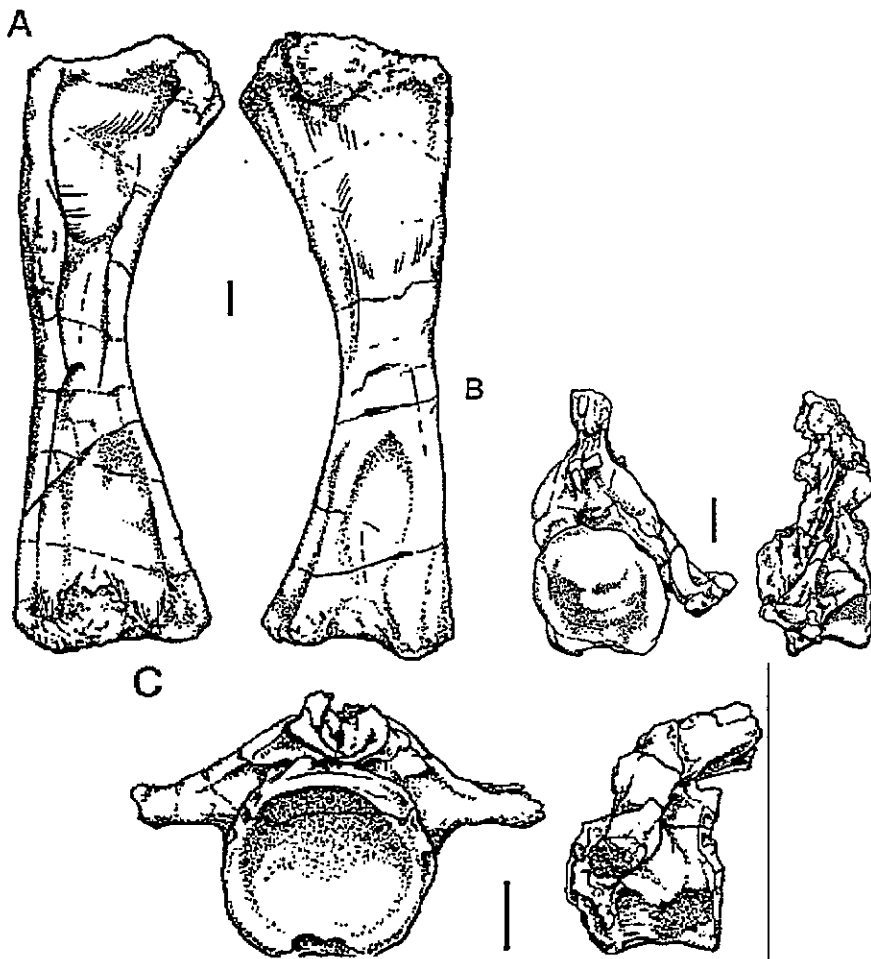
Especie tipo: *P. stromeri* Smith, Lamanna, Lacovara, Dodson, Smith, Poole, Giegengack y Attia 2001

País: Egipto.

Edad: Cretácico Superior (Cenomaniano)

Material: dos vértebras sacro caudales fusionadas (probablemente la 5 y 6), primera vértebra caudal, vértebra caudal proximal, costillas dorsales y sacrales, escápulas incompletas, humero izquierdo incompleto y derecho completo, metacarpal distal, y varios elementos adicionales

Diagnosis (del género como para la especie tipo): titanosáurido muy grande caracterizado por centros caudales proximales más anchos que altos; prominente proceso tabular en el margen caudoventral de la escápula distal a la expansión proximal; y húmero con borde medial en la cara proximocaudal y cóndilo radial rectangular.



Elementos post craneales del holotipo de *Paralititan stromeri*. Tomado de Smith et al. (2001).

*Phuwiangosaurus*

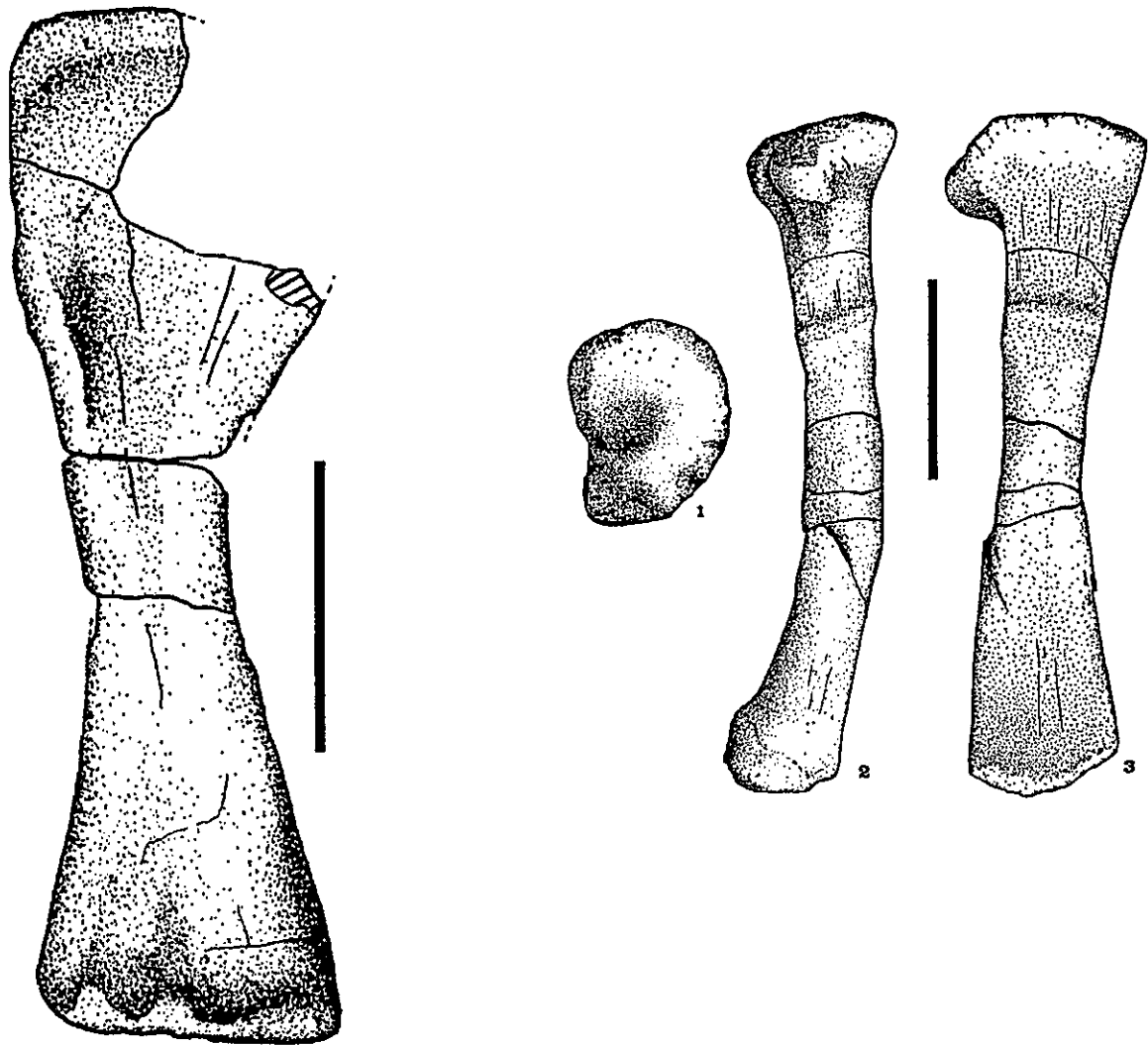
Especie tipo: *P. sitrindhornae* Martin, Buffetaut y Suteethorn 1994

País: Tailandia.

Edad: Jurásico Tardío o Cretácico Temprano.

Material: restos incompletos abundantes (no especificados), incluyendo adultos y juveniles.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): saurópodo de medio tamaño (15-20 m largo); vértebras cervicales anteriores con arcos neurales bajos y amplios; diapófisis y parapófisis muy desarrolladas lateroventralmente; grandes zigapófisis, situadas bajo y lejos una de la otra, divergiendo fuertemente lateralmente desde el centro; espina neural de las vértebras cervicales posteriores ampliamente bifurcadas sin espina medial; vértebras cervicales con un sistema bien desarrollado de láminas y cavidades; centro de las vértebras dorsales opistocélica con profundos pleurocelos; vértebras dorsales posteriores con espinas neurales no bifurcadas; espina neural alongada craneocaudalmente; diapófisis larga, dirigida dorsalmente más dorsalmente que lateralmente, casi alcanzando el nivel de la espina; sistema hipósfeno-hipantro presente; escápula alongada, con borde lateral de la extremidad proximal en ángulo recto con el vástago, expansión distal ligera; humero similarmente expandido en ambos extremos; lámina anterior del ilion bien desarrollada; pedúnculo púbico del ilion recto, largo, dirigido en ángulo recto en dirección a la hoja; pedúnculo isquiático del ilion ligeramente marcado; pubis con ángulos muy abiertos entre los ejes del vástago y del borde isquiático; borde caudal del vástago del isquion con una curvatura bien marcada; fémur aplanado anteroposteriormente, cabeza localizada ligeramente sobre el nivel del trocánter mayor; cuarto trocánter con forma de cresta, situado medialmente sobre la longitud media del vástago; epicóndilo lateral muy largo en el extremo distal del fémur; vástago de la fibula con una ligera curva.



Húmero derecho y radio izquierdo del holotipo de *Phuwiangosaurus. Sitrindhornae*. Tomado de Martin, Buffetaut y Suteethorn (1994).

## *Quaesitosaurus*

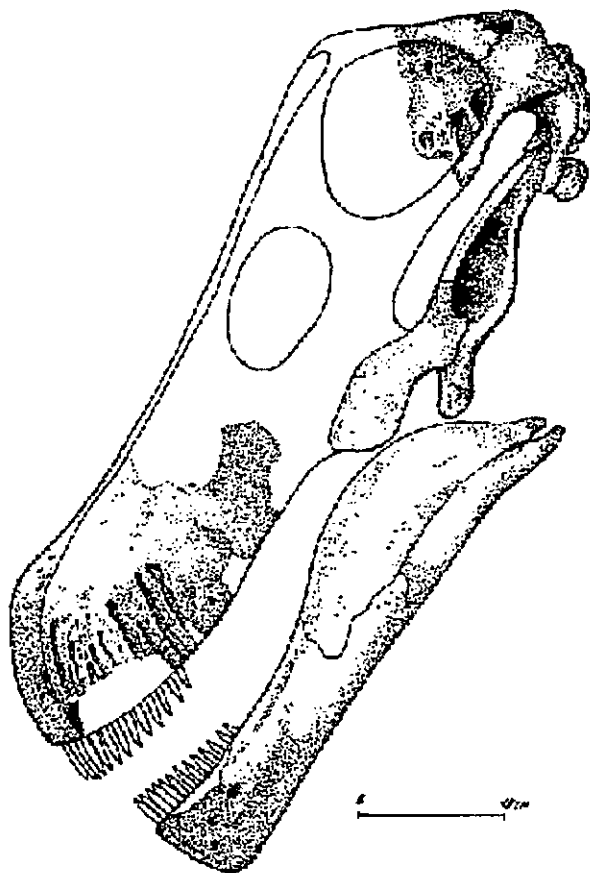
Especie tipo: *Q. orientalis* Kurzanov y Bannikov 1983

País: Mongolia.

Edad: Cretácico Tardío (? Santoniano Tardío o Campaniano Temprano).

Material: cráneo casi completo

Diagnosis (del género como para la especie tipo): cráneo alto, corto, con amplio hocico; escamoso y cuadratoyugal no se contactan; gran depresión “resonadora” en el lado posterior del cuadrado; no hay evidencia de apertura parietal; cóndilo occipital redondeado, bajo el cóndilo un único canal pasando posteriormente desde la depresión pituitaria en base del cóndilo; nueve dientes maxilares; segmento alveolar de la mandíbula flectada fuertemente hacia adentro.



Cráneo de *Quaesitosaurus orientalis* reconstruido con los elementos óseos disponibles. Tomado de Kurzanov y Bannikov (1983)



***Rapetosaurus***

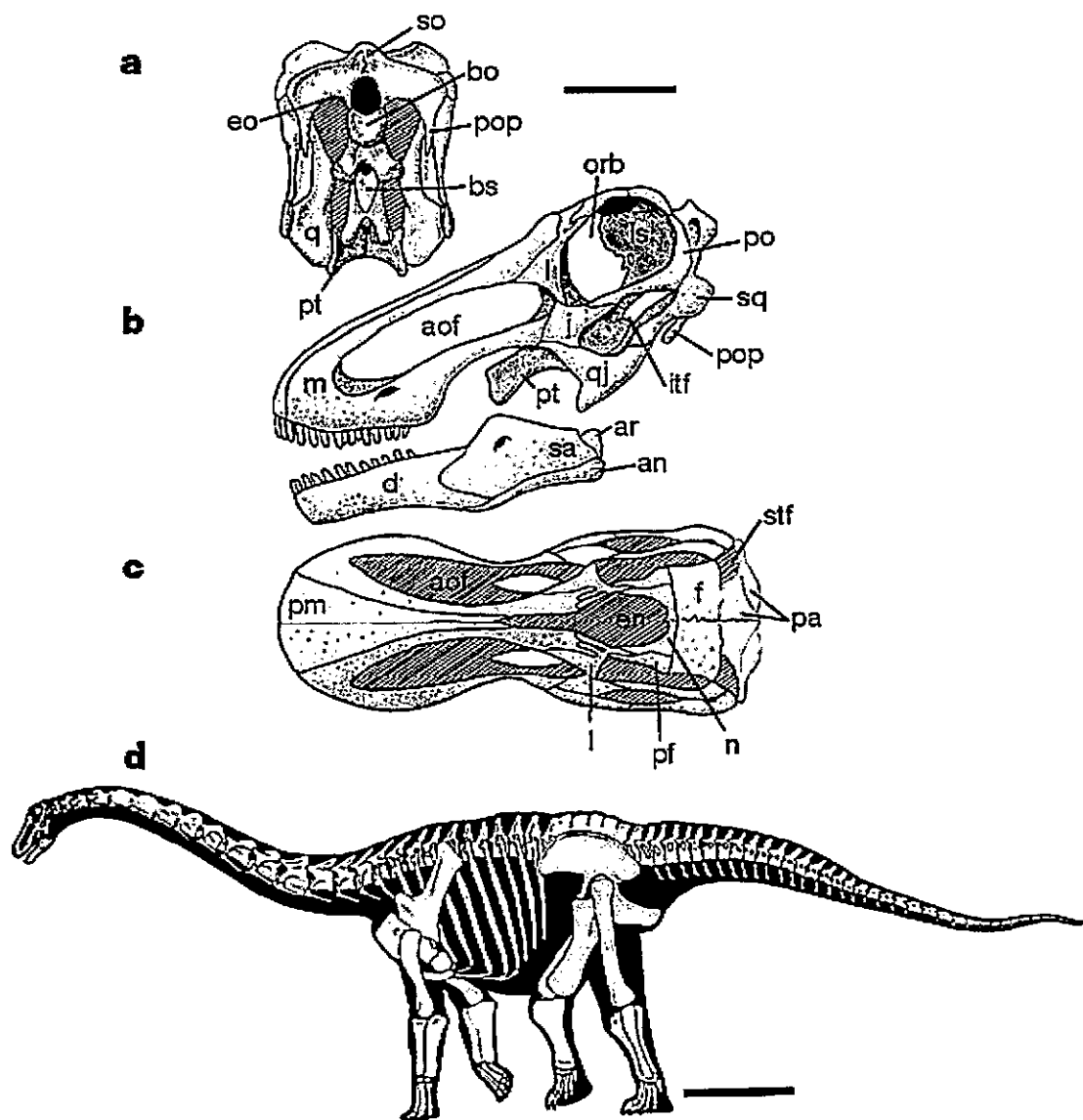
Especie tipo: Curry-Rogers y Forster 2001

País: Madagascar.

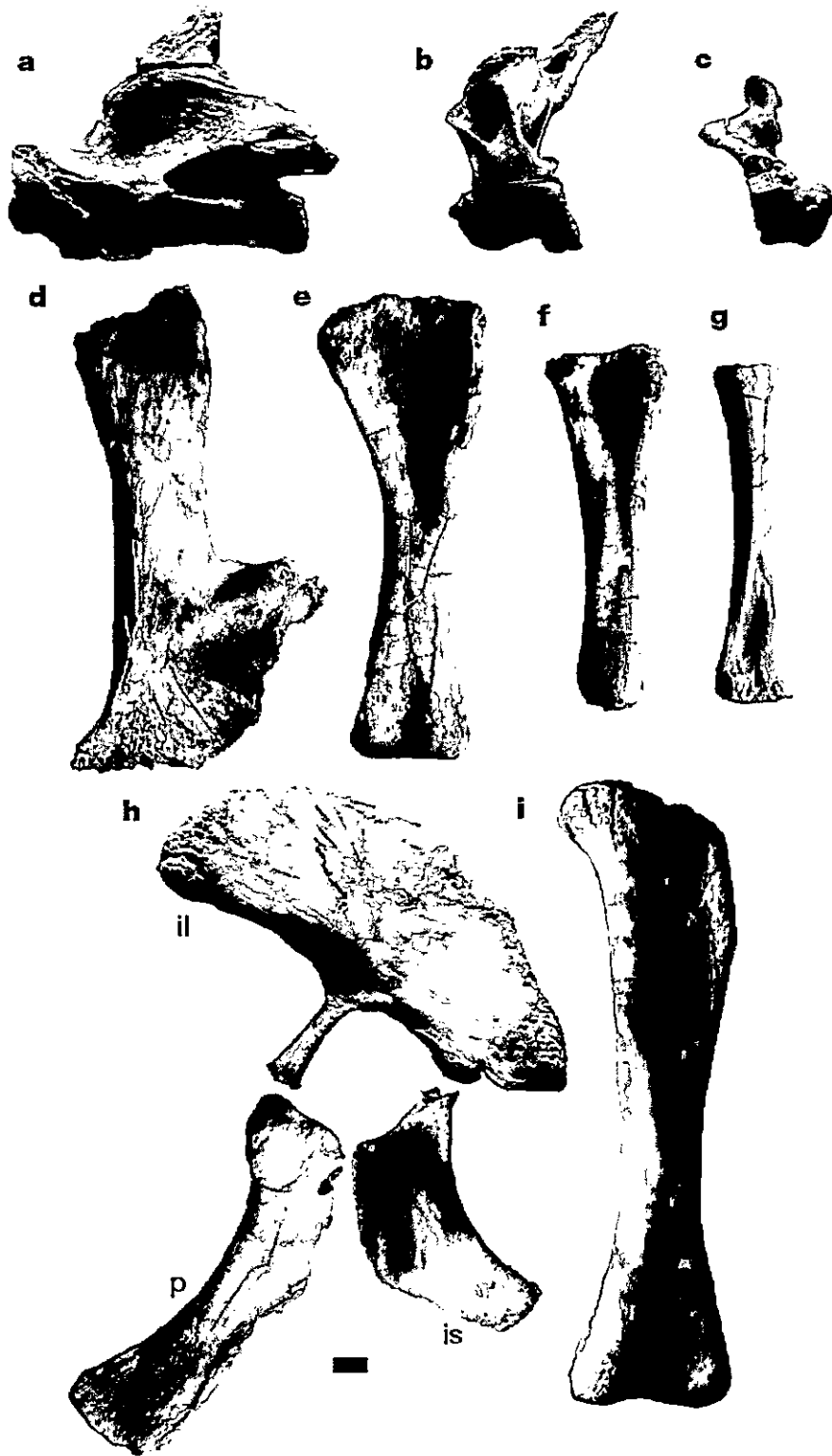
Edad: Campaniano?-Maastrichtiano.

Material: esqueleto casi completo.

Diagnosis (del género como para la especie tipo):



Reconstrucción del cráneo y esqueleto de *Rapetosaurus krauseni*. Tomado de Curry-Rogers y Forster (2001).



Parte del holotipo de *Rapetosaurus krauseni* incluyendo elementos axiales y apendiculares. Tomado de Curry-Rogers y Forster (2001).

***Rocasaurus***

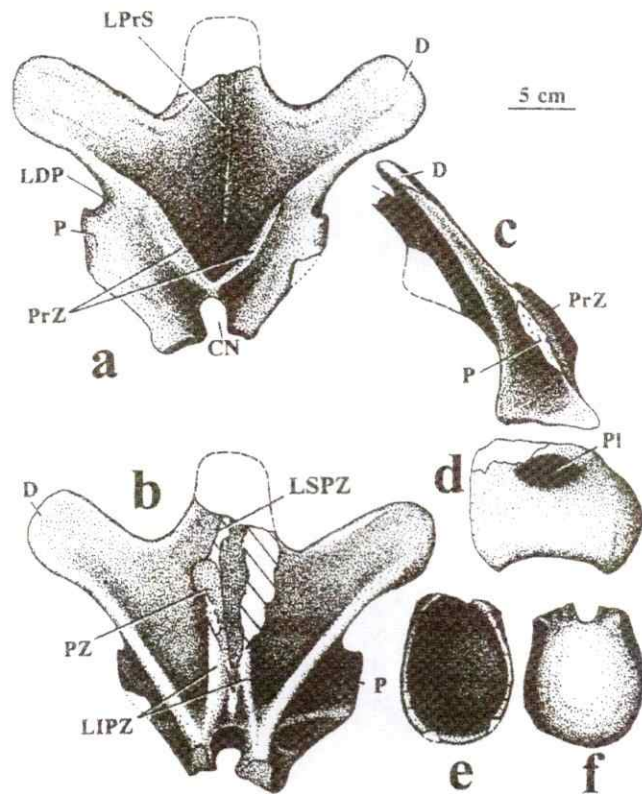
Especie tipo: *R. muniozi* Salgado y Azpilicueta 2000

País: Patagonia Argentina.

Edad: Cretácico Tardío (Maastrichtiano o Campaniano-Maastrichtiano)

Material: restos postcraneales representando un número de individuos, juveniles y adultos.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): Saltosaurinae caracterizado por expansión distal del margen lateral del pubis; isquion con lámina amplificada; vértebras caudales con pronunciada depresión ventral dividida por un septum longitudinal, articulación posterior deprimida, ventralmente extendida hacia delante.



Arco dorsal medio del holotipo de *Rocasaurus muniozi*. Tomado de Salgado y Azpilicueta (2000).

### *Saltasaurus*

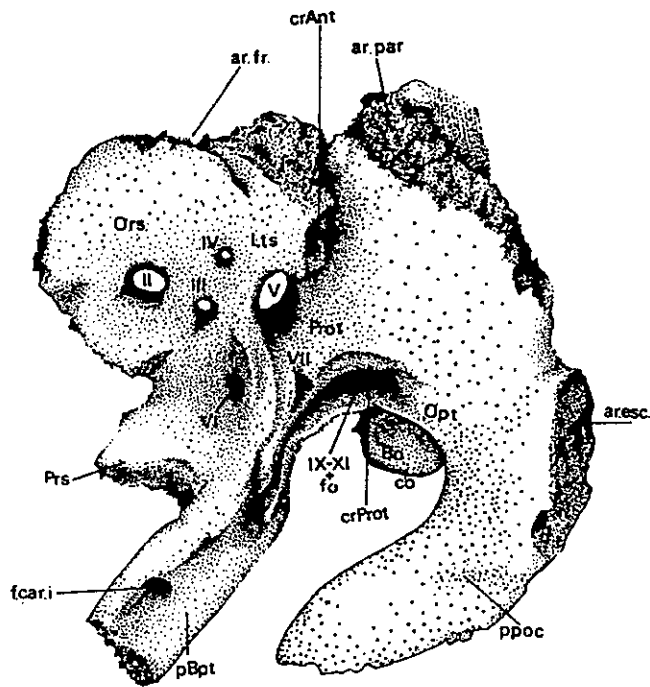
Especie tipo: *S. loricatus* Bonaparte y Powell 1980

País: Argentina.

Edad: Cretácico Tardío (Maastrichtiano Tardío).

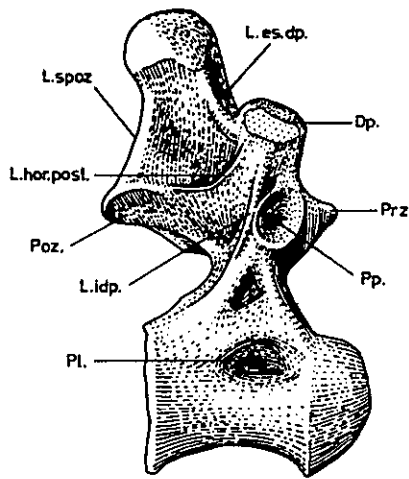
Material: esqueletos parciales de cerca de seis individuos, incluyendo mandíbulas y armadura, restos postcraneales miscelaneos de cerca de tres individuos, adultos y sub adultos.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): cráneo con una apertura temporal superior más reducida que en *Antarctosaurus*, cerrado dorsalmente sobre la fusión del parietal y frontal; complejo basi preesfenoides de contorno triangular en vista ventral, transversal con estrecha base y pronunciada cresta sagital; *fenestra ovalis* abierta acomodando los nervios IX-XI; proceso basipterigoideo unido en su porción proximal; tuberosidades basales fusionadas con el basioccipital; vértebras cervicales relativamente más cortas y más amplias que otros titanosaurios conocidos; centro de las vértebras dorsales con quillas; extremos distales de las espinas neurales muy gruesas y redondeadas; diapófisis con superficie dorsal al nivel en los extremos distales; sacro con seis vértebras fusionadas con el extremo de la articulación convexa anterior y posteriormente; primera vértebra caudal procélica; espina neural amplia en dirección antero-posterior, más que inclinada hacia posteriormente in caudales tempranas; escápula con una prominencia cerca de la mitad del borde antero-superior; huesos de los miembros relativamente cortos y robustos; metacarpales más cortos que en *Antarctosaurus*, *Argyrosaurus*, y otros titanosaurios; ilion con lámina preacetabular larga curvada hacia fuera; armadura dermal integrada por escudosy pequeños osículos intradérmicos redondeados.

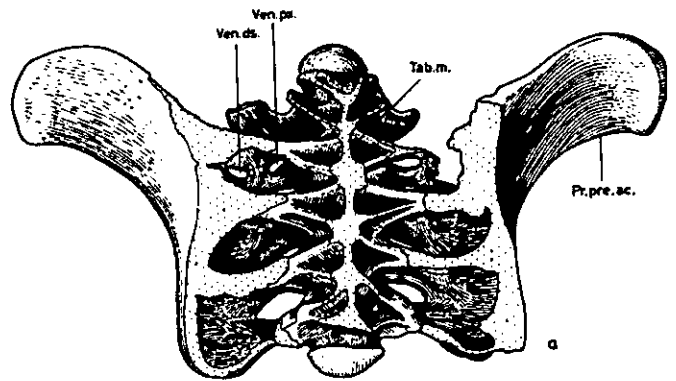


1b

5 cm

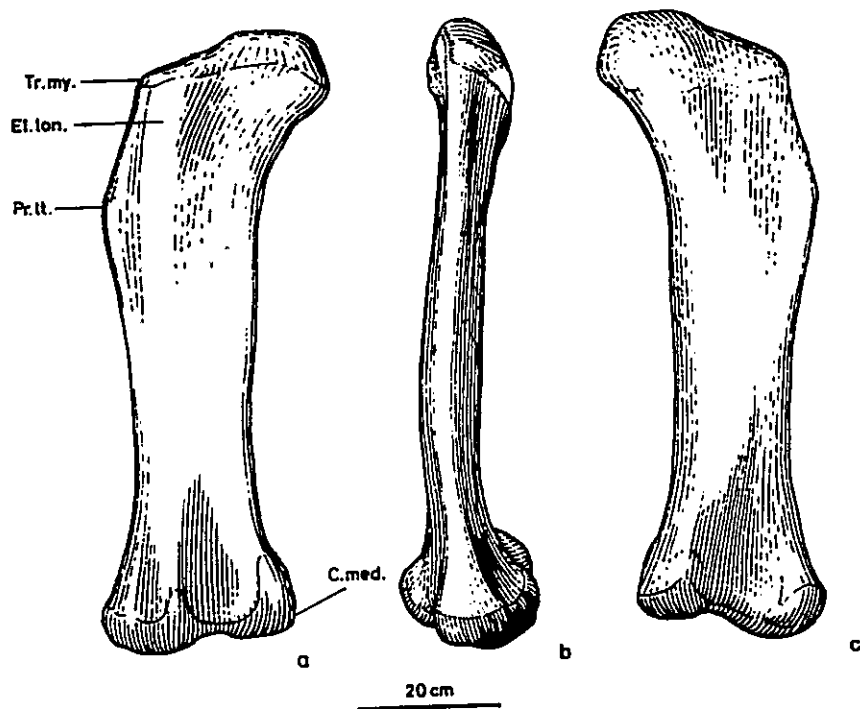
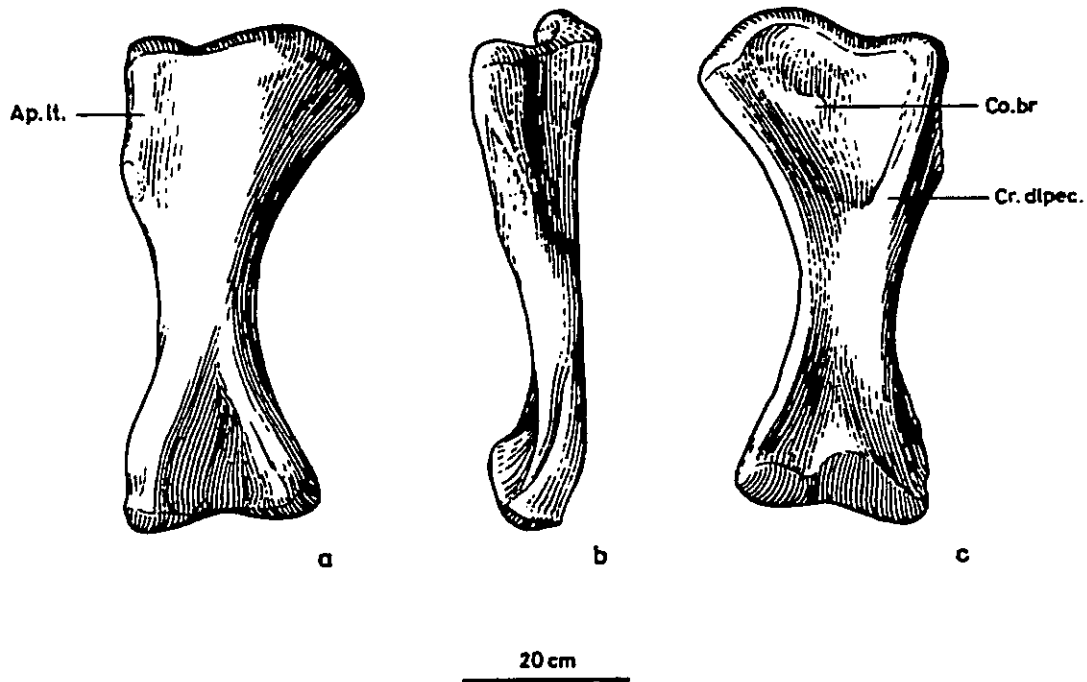


10 cm



a

Parte del holotipo de *Saltasaurus loricatus*. Arriba, fragmento craneal en vista lateral. Abajo izquierda vértebra dorsal posterior y a la derecha sacro. Tomado de Powell (1992).



Parte del holotipo de *Saltasaurus loricatus*. Arriba, húmero izquierdo. Abajo fémur derecho.  
Tomado de Powell (1992).

**Santa Rosa indet.**

Especie tipo: no ha sido descrita.

País: Argentina.

Edad: Campaniano-Maastrichtiano.

Material: restos craneales.

Diagnosis (del género como para la especie tipo): sin diagnosis

## *Titanosaurus*

Especie tipo: *T. indicus* Lydeker 1877

País: India, Francia, España, Madagascar, Laos e Inglaterra.

Edad: Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano Tardío)

### Material:

Diagnosis revisada del género (Jain y Bandyopadhyay 1997) : grandes saurópodos avanzados con fuertes vértebras caudales procélicas a través de la serie; vértebras cervicales y dorsales opistocélicas con pleurocelos bien marcados; proceso transversal de las cervicales robusta, dirigida lateralmente, muy amplia posteriormente en la región del cuello; proceso transversal en las dorsales estrecho, dirigido en apariencia, ligeramente hacia arriba; espina neural no bífida, posteriormente dirigida; sacro con seis vértebras co-osificadas y costillas; primera y sexta sacral de centro convexo anterior y posteriormente respectivamente; caudales medias y parte de las vértebras caudales distales teniendo prominentes variables facetas de chevron; prezigapófisis robustas, extendiéndose al margen anterior de las caudales; primera costilla sacral extendida fuera y hacia debajo de la hoja iliaca; proceso preacetabular de ilion proyectándose fuera llegando casi horizontal; isquion semejante a una hoja, expandida transversalmente en el medio; radio grácil, vástago perpendicular a los ejes de los extremos distales expandidos; ulna robusta, triangular en sección cruzada; proporción húmero-femoral 0.74; proporción tibio-femoral 0.65; fémur sin prominencia lateral; desarrollo moderado de la cresta nuchal de la caja craneana; borde transversal en el parietal, alta contrafuerte borde bajo el proceso paraoccipital.

*T. colberti* (Jain y Bandyopadhyay 1997) (= *Isisaurus*)

### Material:

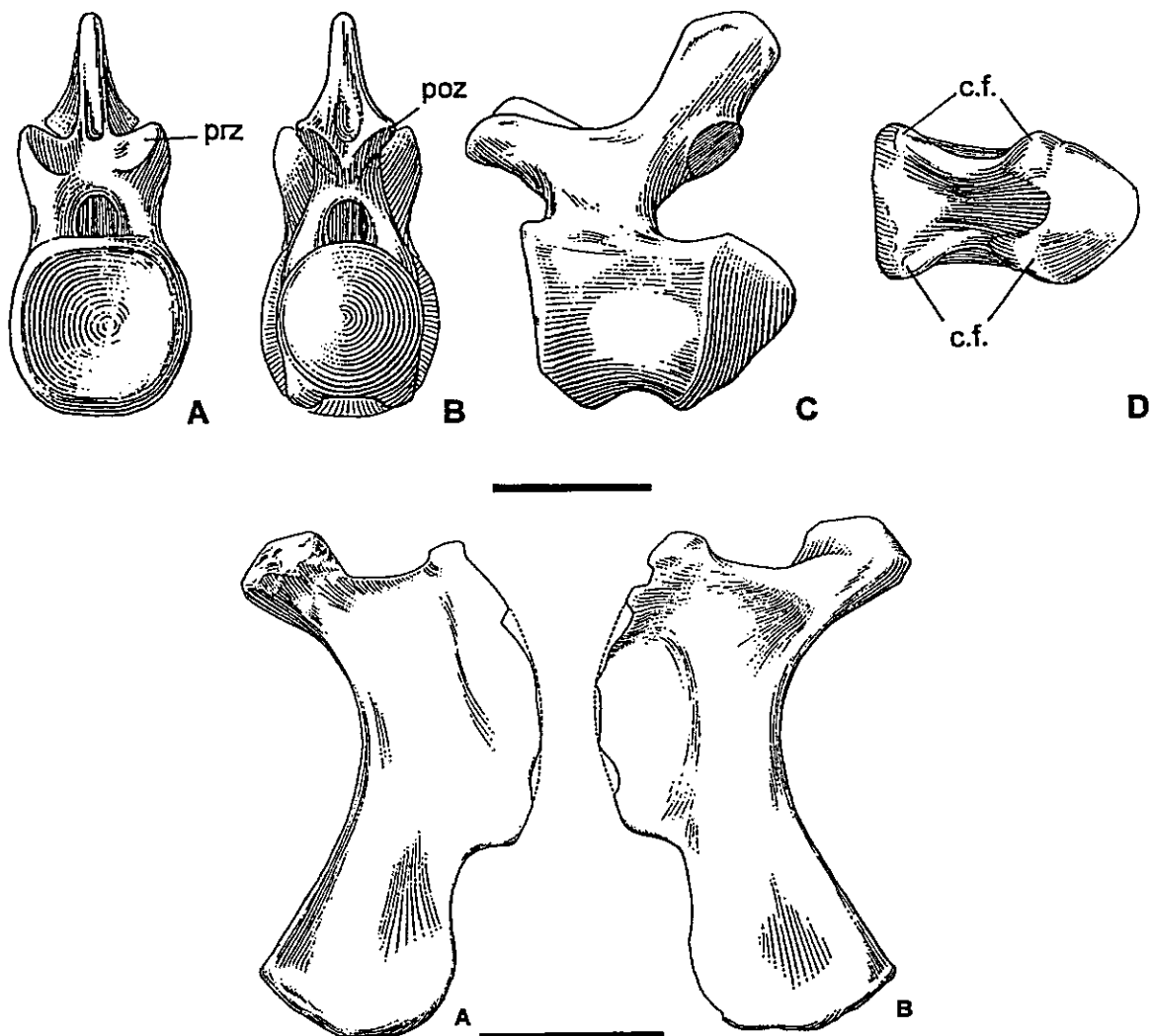
País: India.

Edad: Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano Tardío)

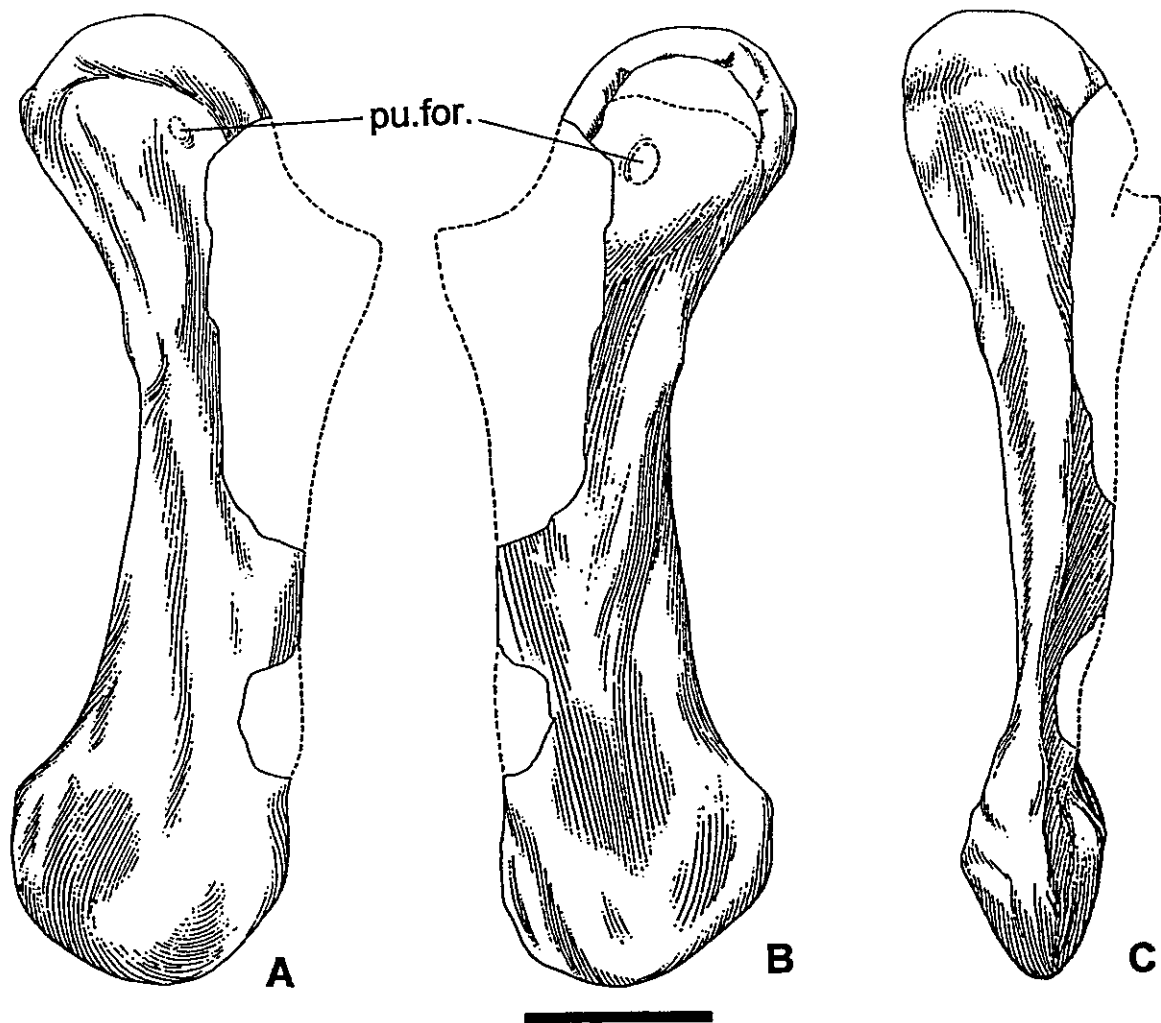
Diagnosis: enorme y avanzado titanosáurido (como diagnosticado por McIntosh, 1990) con fuertes vértebras caudales procélicas en todas partes; vértebras cervicales y dorsales fuertemente opistocélicas con pleurocelos bien marcados; pequeño centro cervical; proceso transversal de las cervicales amplios, lateralmente dirigido, robusto en la región del cuello; espinas neurales de mediana altura, no bífidas, más posteriormente dirigidas lateralmente, y ligeramente hacia arriba; sacro con seis vértebras y costillas co-osificadas; cara anterior de la última sacral (sacro-



caudal) convexo; yugo sacricostal bien desarrollado; primera costilla sacral moderadamente desarrollada, extendiéndose externamente; caras de los chevrones en el borde anterior de las vértebras mediocaudales, localizadas sobre borde prominentes levantados, en borde posterior en bajo, bordes débiles; parte media de lo centros caudales planos ventralmente, sin bordes; facetas de los chevrones localizados en bordes muy bajos en las caudales distales; escápula amplia; proceso preacetabular del ilion dirigida fuertemente hacia fuera; isquion plano, en forma de hoja, expandido transversamente en el medio; pubis robusto; ulna robusta, triangular en sección curzada.



Vértebras caudales medias e isquion derecho del holotipo de *Titanosaurus colberti*. Tomado de Jain y Bandyopadhyay (1997).



Pubis izquierdo del holotipo de *Titanosaurus colberti*. Tomado de Jain y Bandyopadhyay (1997).

## ABREVIACIONES

**af:** fenestra antorbital, **an:** angular, **ar:** articular, **bo:** basioccipital, **bs:** basisfenoide, **cmcd:** cóndilo medial, **Crdlpec:** cresta deltopectoral, **Cn:** canal neural, **d:** dentario, **dp:** diapófisis, **en:** narina externa, **eo:** exoccipital, **f:** frontal, **fic:** cóndilo fibular, **ft:** cuarto trocater, **itf:** fenestra infratemporal, **j:** jugal, **la:** lacrimal, **ls:** lateroesfenoide/orbitoesfenoide, **m:** maxilla, **mf:** fosa mandibular, **n:** nasal, **orb:** órbita, **p:** parietal, **pf:** prefrontal, **pl:** pleurocelo, **pmx:** premaxilla, **prf:** prefrontal, **po:** posorbital, **pop:** proceso paraoccipital, **pp:** parapófisis, **prz:** prezigapófisis, **pt:** pterigoide, **pz:** potszigapófisis, **qj:** cuadrado-jugal, **q:** cuadrado, **pufor:** foramen púbico, **sa:** surangular, **sep:** placa esclerótica, **so:** supraoccipital, **sq:** escamoso, **stf:** fosa supratemporal, **tic:** cóndilo tibial, **trmy:** trocater mayor.

## GLOSARIO

**Cretácico:** tercer periodo de la era Mesozoica 144-65 millones de años (m.a.), caracterizado por un clima cálido y la presencia de numerosos mares epicontinentales.

**Dinosauria:** grupo de animales que incluye al ancestro en común más reciente entre Ceratopsida (dinosaurios con cuernos) y Aves, originados en el Triásico (hace aproximadamente 235 m.a.).

**Formación:** conjunto relativamente homogéneo de una o más litofácies (características de la roca que aportan a la interpretación del proceso deposicional y paleoambiente) mapeable en la superficie terrestre. Una formación puede ser subdividida en Miembros y el conjunto de formaciones relacionadas son llamadas Grupos.

**Gondwana:** megacontinente surgido de la fragmentación de Pangea e integrado por continentes que en su mayoría se encuentran en el hemisferio sur (Antártica, Australia, África, América del Sur, Madagascar e India).

**Laurasia:** megacontinente surgido de la fragmentación de Pangea e integrado por continentes que distribuyen en el hemisferio norte (Asia, América del Norte y Europa).

**Mesozoico:** Era que comienza hace 240 millones y termina hace 65 millones. Se divide en tres periodos: Triásico, Jurásico, Cretácico (de más antiguo a más reciente, respectivamente).

**Tethys:** mar que se establece a partir de la separación de Pangea en Laurasia en el norte y Gondwana en el sur.

**Titanosaurios:** linaje de dinosaurios saurópodos que aparecen el periodo Jurásico (208-144 m.a.) y se diversifican ampliamente en el Cretácico. En este grupo de animales se encuentran representantes de los mayores vertebrados terrestres.