



Universidad Nacional del Comahue Centro Regional

Universitario Bariloche

**OSTEOLOGÍA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DE
AUCASAURUS GARRIDOI CORIA, CHIAPPE Y DINGUS, 2002
(DINOSAURIA, THEROPODA, ABELISAURIDAE).
IMPLICANCIAS SISTEMÁTICAS Y PALEOBIOGEOGRÁFICAS
EN LA EVOLUCIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS.**

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

Postulante

Mg. Mattia Antonio Baiano

Director

Dr. Rodolfo Anibal Coria

2021



*Que los vientos te empujen siempre
hacia adelante y el sol te de en la cara,
y los vientos del destino te hagan volar...
para así bailar con las estrellas.*

Johnny Depp (Blow)



**A los pies del Auca Mahuida un grupo de colosaurinos.
Aucasaurus acechando de lejos**

Ilustración de Marco Ansón

AGRADECIMIENTOS

Esta etapa fue una de las más importantes que he vivido hasta ahora. Durante estos seis años he conocido muchas personas, algunas solamente por breves momentos y han desaparecido, mientras que otras siguen estando. Todos me dejaron algo, y a la vez se llevaron un poco de mí. Por eso mismo, agradecer a todos sería una lista demasiado larga, por ende mis más sentidas disculpas si me olvidé de alguien.

Primero de todo quiero agradecer a mi director Rodolfo A. Coria, quien me aceptó como becario en aquel lejano 2014; sin conocerme me dio la posibilidad de llevar a cabo un sueño que tuve desde los 4 años. Me enseñó la paleontología de verdad, no la que se cuenta en los libros o en las historietas, sino la paleontología de campo, la paleontología dura y pura. Muchos consejos que me dio, tanto en lo laboral como en lo personal, me han hecho una persona mejor. Gracias Rodolfo.

Quiero agradecer a mis hermanos de la paleontología, en particular a Flavio Bellardini (alias Obviously), Guille Windholz (alias Fuckerman), Arturo Heredia (alias King Arthur), Alberto Boscaini y Novella Razzolini, que durante estos seis años me han ayudado tanto en el mundo laboral como en mi vida personal, compartiendo muchas experiencias...y muchas que vendrán. Vamos por más hermanos.

A mis amigos y colegas, que cada uno a su manera me ha acompañado en este recorrido: Ignacio “Ina” Díaz Martínez, Paolo Citton, Martina Caratelli, Francisco Barrios, Juan Porfiri, Borja Holgado, Rubén Juárez Valieri, Andrés Ganem, Verónica Montenegro, Ariana “Premji” Paulina Carabajal, Ari Iglesias, Jorge Meso, Seba Pechin, Ignacio “Nacho” Cerda, Virginia Zurriaguz, Carolina Madozzo, Diego Pino, Marco Ansón, Damiano Palombi.

Al CONICET y a la Municipalidad de Plaza Huincul, que mediante el sustento económico me ha permitido realizar mi Tesis Doctoral y poder viajar a lo largo de todo el país para poder visitar las distintas colecciones.

A los curadores de todos los museos que me abrieron las puertas para poder acceder a las distintas colecciones: Juan Canale (MMCh), Martin Ezcurra (MACN), Alejandro Kramarz (MACN), Alberto Garrido (MOZ), Gabriel Casal (UNPSJB), José Carballido (MPEF), Diego Pol (MPEF), Eduardo Ruigómez (MPEF), Leonardo Filippi (MAU), Carlos Fuentes (MAU), Pablo Chafrat (MPCN), Claudia Aguilar (MPM), Jorge Calvo (MUC), Carlos Muñoz (MPCA).

Quiero agradecer a Kerri Kamra, por haber revisado el inglés del abstract, a Marco Ansón por la ilustración de la tapa, y a Juan Canale por haberme concedido las imágenes de distintos especímenes depositados en colecciones extranjeras. También quiero agradecer a Nacho Cerda, quien me permitió estudiar los cortes histológicos de *Aucasaurus* y *Quilmesaurus*, y además, me ayudó en el desarrollo de los capítulos paleohistológicos de ambos especímenes.

A la Universidad Nacional de Río Negro y a la Universidad Nacional del Comahue, en el específico a Patricia Gaglioti, Gustavo Pagliari y a Marcela Ojeda, quienes estuvieron siempre disponibles ayudándome en los tramites del Doctorado.

A mi familia, la que está y la que me acompaña de ahí arriba, fue quien me formó como persona y poder lograr este sueño. Quien me acompañó constantemente y los seguirá haciendo, a pesar de las adversidades y de los aproximadamente 13 mil km de distancia. Jamás podía tener mejores personas alrededor mío para poder terminar esta etapa de mi vida. Se los agradezco con toda mi alma.

Finalmente, quiero agradecer a mi nueva familia, Belén, More, Luis, y Ceci, pero sobre todo a ti Belén, quien me acompañó constantemente y ciegamente en estos

últimos dos años, siempre creyendo en mí. Compartiendo conmigo los altibajos del último periodo, cuando casi todo parecía derrumbarse fuiste mi fuerza para no caer, y seguir insistiendo más fuerte que nunca. Gracias A(MORE).

RESUMEN

Abelisauridae (Dinosauria, Theropoda) es un taxón de dinosaurios terópodos caracterizado por la presencia de huesos craneales muy ornamentados, reducción extrema de los miembros anteriores, vértebras caudales anteriores y medias con articulaciones accesorias en los procesos transversos, entre otros caracteres. Los terópodos abelisáuridos son muy comunes en los estratos del Cretácico Superior de Argentina, aunque han sido también reportados en otras regiones del Hemisferio Sur como Brasil, Níger, Marruecos, Madagascar e India. El primer reporte de esta familia provino de Argentina, y fue comunicado a mediados de la década del ochenta. El taxón Abelisauridae fue acuñado con la descripción del género y la especie tipo de la familia *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas, 1985. El registro de los Abelisauridae se acota repentinamente en Laurasia, dado que fueron comunicados solamente unos pocos restos fragmentarios de Francia, con *Arcovenator* como único representante inequívoco de esta familia. Recientes trabajos filogenéticos han demostrado que algunos taxones antes considerados externos a la superfamilia Abelisauroidea están incluidos dentro de los Abelisauridae, como *Ceratosaurus* y *Genyodectes*. La distribución geográfica y estratigráfica de Abelisauridae es considerada de crucial importancia en la comprensión de la dinámica de la fragmentación de Gondwana, mediante la formulación de hipótesis paleobiogeográficas fundamentadas por la presencia/ausencia de esta familia en algunos continentes.

Entre los abelisáuridos más completos descubiertos hasta la fecha se destaca *Aucasaurus garridoi* Coria Chiappe Dingus, 2002. *Aucasaurus* es un abelisáurido procedente de los estratos de la Formación Anacleto (Campaniano, Cretácico Superior), en el norte de la Provincia del Neuquén, Patagonia. *Aucasaurus garridoi* preservó regiones de su esqueleto casi completas, tales como el miembro anterior y posterior, que

además fueron encontrados en posición anatómica. Si bien no cabe duda de que este taxón es un abelisáurido avanzado, sus relaciones filogenéticas con otros miembros de esta familia tienen cierto grado de incertidumbre. En general, trabajos previos han recuperado a *Aucasaurus* como un abelisáurido Brachyrostra (el clado que incluye todos los abelisáuridos sudamericanos) y en dos diferentes posiciones filogenéticas; o como taxón hermano de *Abelisaurus* o de *Carnotaurus*.

En esta Tesis Doctoral se brinda una detallada descripción osteológica del ejemplar holotipo de *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH-236), que incluye huesos craneanos, vértebras cervicales, dorsales y caudales, costillas, arcos hemales, miembros anteriores y posteriores casi completos, y cintura escapular y pélvica casi completas. El estudio detallado de *Aucasaurus* y la comparación con otros terópodos, sobre todo abelisáuridos de Argentina, ha permitido reconocer 18 autapomorfías para este taxón.

Además, se llevó a cabo también un estudio de la microestructura de algunos huesos del ejemplar holotipo de *A. garridoi* tales como la epipófisis de una vértebra cervical, costillas, gastralias y fémur izquierdo. El estudio histológico de estos huesos comprueba la presencia de por lo menos 19 líneas de crecimiento detenido y la presencia de una capa circunferencial externa. Estas características sugieren un estadio adulto para este espécimen que habría alcanzado la madurez somática.

En esta Tesis Doctoral se describieron también dos nuevos especímenes resguardados en el Museo Carmen Funes: el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820. Un tercer nuevo espécimen, *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-36 Baiano, Coria y Cau, 2020, fue publicado durante el transcurso de dicha Tesis Doctoral y presentado como Artículo de Respaldo. *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 incluye elementos axiales, y elementos del miembro posterior. Dicho material se destaca por su procedencia estratigráfica, dado que procede desde la

Formación Portezuelo (Turoniano-Coniaciano, Cretácico Superior), un lapso en el que no hay registros de otros Abelisauridae a nivel mundial. El espécimen Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 procede de la Formación Huincul (Cenomaniano-Turoniano, Cretácico Superior) y está representado por una cadera completa. Desafortunadamente, la comparación entre este abelisáurido con otros terópodos coetáneos, como *Ilokelesia*, *Tralkasaurus* y *Huinculsaurus*, está limitado por no tener huesos que se puedan solapar para su comparación. Sin embargo, fue posible la comparación entre MCF-PVPH-820 y *Skorpiovenator*, que también procede de la misma unidad litoestratigráfica, y mostrando suficientes diferencias morfológicas para permitir suponer que pertenecen a distintos taxones.

Huinculsaurus montesi (MCF-PVPH-35) es un taxón estudiado en el marco de la presente Tesis Doctoral (Trabajo de Respaldo), que procede también de Formación Huincul y presenta características peculiares que lo diferencian de otros abelisauroides. Cabe destacar que en el Trabajo de Respaldo este espécimen fue recuperado como un Noasauridae.

Finalmente, se hizo una revisión osteológica de distintos taxones argentinos (e.g. *Xenotarsosaurus*, *Quilmesaurus*, *Carnotaurus*), y en algunos casos se propusieron posibles modificaciones a sus respectivas diagnosis.

Se realizaron dos análisis filogenéticos sucesivos. Una base de datos preexistente fue modificada con el agregado de taxones, nuevos caracteres, codificaciones de datos previamente desconocidos y la corrección de varias codificaciones. El primer análisis incluye varios taxones argentinos que se pudieron codificar mediante una revisión en primera persona y otros codificados de la bibliografía, mientras que la segunda es restringida a los taxones más completos. En base a estos análisis, *Aucasaurus* se recupera como un Brachyrostra y taxón hermano de *Abelisaurus* y no de *Carnotaurus*.

Además, el análisis filogenético identificó 7 autapomorfías (que se suman a las 18 reconocidas durante la revisión y estudio del ejemplar tipo) que caracterizan a *Aucasaurus*.

Finalmente, se llevó a cabo un análisis biogeográfico para la reconstrucción de la distribución ancestral de cada nodo del clado Abelisauridae. A pesar de la incertidumbre, el análisis reconstruye una distribución ancestral principalmente gondwánica para la familia Abelisauridae, en India o África. El análisis recupera esta distribución probablemente debido a la posición menos anidadas de *Rahiolisaurus* que es un taxón del Maastrichtiano. Para el grupo que incluye los Majungosaurinae y los Brachyrostra hay una mayor incertidumbre en relación a la distribución ancestral, dado que el análisis recupera distintas posibles áreas geográficas. Dentro de este último grupo, para los Majungosaurinae hay posibles reconstrucciones que no contemplan América del Sur como origen (posiblemente este grupo se originó en Europa), mientras que para los Brachyrostra y todos los nodos internos las reconstrucciones ancestrales posibles consideran únicamente un origen sudamericano.

ABSTRACT

Abelisauridae (Dinosauria, Theropoda) is a taxon of theropod dinosaur characterized by the presence of strongly ornamented cranial bones, extreme reduction of forelimbs, anterior and middle caudal vertebrae with an accessory articulation on the distal end of transverse processes, among other features. Abelisaurid theropods are very common in the Upper Cretaceous strata of Argentina, although they have also been reported in other regions of the Southern Hemisphere, such as Brazil, Niger, Morocco, Madagascar, and India. The first report of this family came from Argentina, and was reported in the mid-1980's. The taxon Abelisauridae was coined with the description of the genus and type species of the family *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte and Novas, 1985. The Abelisauridae record is limited in Laurasia, since only a few fragmentary remains from France were reported, with *Arcovenator* as the only unequivocal member of this family. Recent phylogenetic contributions have shown that some taxa previously considered external to Abelisauroidae are, in effect, included within Abelisauridae, such as *Ceratosaurus* and *Genyodectes*. The geographic and stratigraphic distribution of Abelisauridae are considered to be of crucial importance in understanding the dynamics of Gondwana fragmentation, through the formulation of paleobiogeographic hypotheses based on the presence/absence of this family in some continents.

Aucasaurus garridoi Coria Chiappe Dingus, 2002 stands out among the most complete abelisaurids discovered to date. *Aucasaurus* is an abelisaurid from the Anacleto Formation (Campanian, Upper Cretaceous), in the north of the Neuquén Province, Patagonia. *Aucasaurus garridoi* is preserved with almost complete regions of its skeleton, such as the fore- and hind limbs, which were also found in anatomical position. Although there is no doubt that this taxon is an advanced abelisaurid, its

phylogenetic relationships with other members of this family have some degree of uncertainty. In general, previous works have recovered *Aucasaurus* as a Brachyrostra abelisaurid (the clade that includes all South American abelisaurids) and in two different phylogenetic positions; either as a sister taxon to *Abelisaurus* or to *Carnotaurus*.

This PhD Thesis provides a detailed osteological description of the holotype of *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH-236), which includes cranial bones, cervical, dorsal and caudal vertebrae, ribs, haemal arches, almost complete fore- and hind limbs, and almost complete shoulder and pelvic girdles. The detailed study of *Aucasaurus* and the comparison with other theropods, especially abelisaurids from Argentina, has allowed to recognize 18 autapomorphies for this taxon.

Moreover, a study of the microstructure of some bone of the holotype of *A. garrido* was also carried out, such as the epiphysis of a cervical vertebra, ribs, gastralia and left femur. Histological study of these bones confirms the presence of at least 19 lines of arrested growth and the presence of an outer circumferential layer. These characteristics suggest an adult stage for this specimen that would have reached somatic maturity.

In this PhD Thesis, two new specimens housed in the Museo Municipal Carmen Funes were also described: Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 and Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. A third new specimen, *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-36 Baiano Coria and Cau, 2020, was published in the course of the PhD program and it is presented as a Supporting Paper. Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 includes axial elements and hind limb elements. This taxon stands out for its stratigraphic provenance, since it comes from the Portezuelo Formation (Turonian-Coniacian, Upper Cretaceous), an interval where there are no other records of Abelisauridae worldwide. The specimen Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 comes from the Huincul Formation

(Cenomanian-Turonian, Upper Cretaceous) and is represented by a complete pelvic girdle. Unfortunately, the comparison of this abelisaurid to other contemporaneous theropods, such as *Ilokelesia*, *Tralkasaurus* and *Huinculsaurus*, is limited by the absence of overlapping bones. However, a comparison of MCF-PVPH-820 to the abelisaurid *Skorpiovenator*, which was found in the same lithostratigraphic unit was possible, and showed sufficient morphological differences to allow suggesting that MCF-PVPH-820 belongs to a different taxon.

Huinculsaurus montesi MCF-PVPH-35 is a taxon studied within the framework of the present PhD Thesis (Supporting Paper), which comes also from the Huincul Formation, and presents peculiar characteristics that differentiate it from other abelisauroids. Remarkably, *Huinculsaurus* was recovered as a Noasauridae in the Supporting Paper.

Finally, an osteological review of different Argentine taxa (e.g. *Xenotarsosaurus*, *Quilmesaurus*, *Carnotaurus*) was carried out, and in some cases, new possible diagnoses were proposed.

Two successive phylogenetic analyses were performed using a pre-existing database. That database was modified with the addition of new taxa, new characters, the scoring of several previously unknown characters, and the correction of several previous scores. The first analysis includes several Argentine taxa that were codified utilizing first-hand observations, and others that were codified utilizing data obtained from bibliographic references, whereas the second analysis is restricted to more complete taxa. Based on these analyses, *Aucasaurus* is recovered as a Brachyrostra and sister taxon to *Abelisaurus*, rather than *Carnotaurus*. Furthermore, the phylogenetic analysis recovered 7 autapomorphies for *Aucasaurus*.

Finally, a biogeographic analysis was carried out to reconstruct the ancestral distribution of each node of the Abelisauridae clade. Despite uncertainty, the analysis recovers a mainly ancestral Gondwanan distribution in India and Africa. The analysis recovers this distribution probably due to the basal position of *Rahiolisaurus*, which is a Maastrichtian taxon. The node that include Majungasaurinae + Brachyrostra shows more uncertainty in relation to its ancestral reconstruction, since the analysis recovers multiple possible geographic regions. Within the latter group, for the Majungasaurinae clade there are several possible reconstructions that do not contemplate South America as an area of origin (it possibly originated in Europe), while for the Brachyrostra clade and all the internal nodes, the possible ancestral reconstructions consider only a South American origin.

ÍNDICE

CAPÍTULO 1-INTRODUCCIÓN.....	1
1. Introducción general.....	1
2. Abelisauridae: antecedentes.....	5
3. Consideraciones generales sobre los abelisáuridos.....	7
4. Consideraciones generales sobre <i>Aucasaurus garridoi</i>	10
5. Objetivo general de la presente Tesis Doctoral.....	17
6. Objetivos específicos de la presente Tesis Doctoral.....	17
7. Hipótesis de trabajo para la presente Tesis Doctoral.....	18
CAPÍTULO 2-MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO.....	19
1. Procedencia geográfica y estratigráfica del registro de los abelisáuridos de Argentina.....	19
2. Procedencia geográfica y estratigráfica de otros abelisáuridos gondwánicos y laurásicos.....	25
CAPÍTULO 3-MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
1. Nomenclatura anatómica.....	28
2. Nomenclatura sistemática.....	29
3. Ejemplares consultados e instituciones donde están resguardados.....	31
3.1. Abreviaturas institucionales.....	31
3.2. Ejemplares revisados personalmente.....	33
3.3. Ejemplares consultados a partir de la bibliografía.....	34
4. Confección de láminas y tablas de medidas.....	37
4.1. Terminología y abreviaturas de las estructuras anatómicas utilizadas en el texto y en las láminas.....	37
CAPÍTULO 4-OSTEOLOGÍA DE <i>AUCASAURUS GARRIDOI</i> MCF-PVPH-236.....	49
1. Paleontología sistemática.....	49
1.1. Holotipo.....	49
1.2. Diagnósis original.....	50

1.3. Diagnósis revisada.....	50
1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica.....	52
2. Descripción cráneo.....	54
2.1. Premaxilar.....	54
2.2. Maxilar.....	57
2.3. Nasal.....	65
2.4. Lacrimal.....	69
2.5. Postorbital.....	73
2.6. Cuadradoyugal.....	78
2.7. Cuadrado.....	82
2.8. Frontal.....	87
2.9. Parietal.....	94
2.10. Supraoccipital.....	96
2.11. Exoccipital.....	97
2.12. Basioccipital.....	98
2.13. Parabasiesfenoides.....	99
2.14. Proótico.....	101
2.15. Lateroesfenoides.....	102
2.16. Orbitoesfenoides.....	102
2.17. Elementos etmoidales.....	103
Descripción Mandíbula	
2.18. Prearticular.....	104
2.19. Surangular.....	105
2.20. Articular.....	108
2.21 Dientes.....	111
3. Descripción esqueleto axial.....	117
3.1. 1ª vértebra cervical o atlas.....	119
3.2. Proceso odontoides.....	121
3.3. Vértebras cervicales postaxiales.....	122
3.4. 1ª vértebra dorsal.....	125
3.5. 2ª vértebra dorsal.....	126
3.6. 3ª vértebra dorsal.....	129
3.7. 4ª vértebra dorsal.....	131
3.8. 5ª vértebra dorsal.....	133

3.9. 6ª vértebra dorsal.....	135
3.10. Vértebras dorsales posteriores.....	137
3.11. Espinas neurales dorsales.....	140
3.12. Sacro.....	141
3.13. 1ª vértebra caudal.....	145
3.14. 2ª vértebra caudal.....	151
3.15. 3ª vértebra caudal.....	155
3.16. 4ª vértebra caudal.....	159
3.17. 5ª vértebra caudal.....	164
3.18. 6ª vértebra caudal.....	167
3.19. 7ª vértebra caudal.....	170
3.20. 8ª vértebra caudal.....	174
3.21. 9ª vértebra caudal.....	177
3.22. 10ª vértebra caudal.....	180
3.23. 11ª vértebra caudal.....	183
3.24. 12ª y 13ª vértebras caudales.....	185
3.25. Vértebras caudales posteriores.....	188
3.26. Espinas neurales y procesos transversos caudales.....	188
3.27. Otras comparaciones.....	191
3.28. Costillas cervicales.....	195
3.29. Costillas dorsales.....	197
3.30. Gastralias.....	199
3.31. Arcos hemales.....	200
4. Descripción esqueleto apendicular.....	205
4.1. Escápula.....	206
4.2. Coracoides.....	209
4.3. Húmero.....	212
4.4. Ulna.....	221
4.5. Radio.....	225
4.6. Carpales.....	229
4.7. Metacarpo.....	230
4.7.1. Metacarpiano I.....	231
4.7.2. Metacarpiano II.....	232
4.7.3. Metacarpiano III.....	235

4.7.4. Metacarpiano IV.....	238
4.8. Falanges manuales.....	241
4.8.1. Falange I-1.....	241
4.8.2. Falange II-1.....	242
4.8.3. Falange III-1.....	243
4.8.4. Falange III-2.....	245
4.8.5. Falange IV-1.....	246
4.9. Ilion.....	249
4.10. Pubis.....	260
4.11. Isquion.....	268
4.12. Fémur.....	273
4.13. Tibia.....	286
4.14. Fíbula.....	295
4.15. Astrágalo-calcáneo.....	300
4.16. Tarsal distal.....	305
4.17. Metatarso.....	306
4.17.1. Metatarsiano I.....	306
4.17.2. Metatarsiano II.....	307
4.17.3. Metatarsiano III.....	310
4.17.4. Metatarsiano IV.....	313
4.17.5. Metatarsiano V.....	318
4.18. Falanges pedales.....	320
4.18.1. Falange I-1.....	320
4.18.2. Falange I-2.....	322
4.18.3. Falange II-1.....	324
4.18.4. Falange II-2.....	327
4.18.5. Falange II-3.....	329
4.18.6. Falange III-1.....	332
4.18.7. Falange III-2.....	335
4.18.8. Falange III-3.....	337
4.18.9. Falange III-4.....	339
4.18.10. Falange IV-1.....	343
4.18.11. Falange IV-2.....	345
4.18.12. Falange IV-3.....	347

4.18.13. Falange IV-4.....	349
4.18.14. Falange IV-5.....	350
5. Discusión.....	354
5.1. Comparación entre <i>Aucasaurus</i> y el espécimen MPCN PV 69.....	376
5.2. Comparación entre <i>Aucasaurus</i> y <i>Abelisaurus</i>	378
CAPÍTULO 5-HISTOLOGÍA DE LOS HUESOS AXIALES Y APENDICULARES DE <i>AUCASAUROS GARRIDOI</i> MCF-PVPH-236.....	382
1. Introducción.....	382
2. Metodología.....	383
3. Descripción.....	383
3.1. Epipófisis de vértebra cervical.....	383
3.2. Costillas dorsales.....	385
3.3. Gastralias.....	388
3.4. Fémur.....	390
3.5. Hueso indeterminado.....	392
4. Comparación y Discusión.....	393
CAPÍTULO 6-OSTEOLOGÍA DE ABELISAURIDAE INDET. MCF-PVPH-380.....	397
1. Paleontología sistemática.....	397
1.1. Material.....	397
1.2. Posible diagnosis.....	398
1.3. Procedencia geográfica y estratigráfica.....	398
2. Descripción.....	399
2.1. Vértebra dorsal anterior.....	399
2.2. Vértebra caudal, proceso transversal.....	401
2.3. Vértebras caudales medias y posteriores.....	402
2.4. Fémur.....	407
2.5. Tibia.....	410
2.6. Fíbula.....	411
2.7. Astrágalo-calcáneo.....	414
2.8. Metatarsiano II.....	416
2.9. Metatarsiano III.....	417

2.10. Metatarsiano IV.....	420
2.11. Falange III-2.....	422
2.12. Falange IV-2.....	424
2.13. Falange IV-3.....	425
2.14. Falange pedal ungueal.....	426
3. Discusión.....	428

CAPÍTULO 7-OSTEOLOGÍA DE ABELISAURIDAE INDET. MCF-PVPH-820.....431

1. Paleontología sistemática.....	431
1.1. Material.....	431
1.2. Posible diagnosis.....	431
1.3. Procedencia geográfica y estratigráfica	431
2. Descripción.....	432
2.1. Sacro.....	432
2.2. Ilión.....	435
2.3. Pubis.....	441
2.4. Isquion.....	444
3. Discusión.....	447

CAPÍTULO 8-HUINCULSAURUS MONTESI MCF-PVPH-36.....449

1. Paleontología sistemática.....	449
1.1. Holotipo.....	450
1.2. Diagnosis original.....	450
1.3. Procedencia geográfica y estratigráfica	451
2. Descripción.....	452
2.1. 11ª vértebra dorsal.....	452
2.2. 12ª vértebra dorsal.....	455
2.3. 13ª vértebra dorsal.....	457
2.4. 1ª vértebra sacra.....	460
2.5. 2ª vértebra sacra.....	461
3. Discusión.....	462

CAPÍTULO 9-REVISIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS ARGENTINOS.....469

1. Introducción.....	469
<i>ABELISAURUS COMAHUENSIS</i>.....	469
1. Paleontología sistemática.....	469
1.1. Holotipo.....	469
1.2. Diagnósis original.....	470
1.3. Procedencia geográfica y estratigráfica.....	471
2. Comentarios.....	472
2.1. Cráneo.....	473
3. Discusión.....	488
<i>CARNOTAURUS SASTREI</i>.....	494
1. Paleontología sistemática.....	494
1.1. Holotipo.....	494
1.2. Diagnósis original.....	495
1.3. Diagnósis revisada (trabajos posteriores a Bonaparte, 1985).....	495
1.4. Diagnósis revisada en esta Tesis Doctoral.....	497
1.5. Procedencia geográfica y estratigráfica.....	497
2. Comentarios.....	498
2.1. Cráneo.....	499
2.2. Esqueleto axial.....	504
2.3. Esqueleto apendicular.....	513
3. Discusión.....	525
<i>EKRIXINATOSAURUS NOVASI</i>.....	534
1. Paleontología sistemática.....	534
1.1. Holotipo.....	534
1.2. Diagnósis original.....	534
1.3. Diagnósis revisada.....	535
1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica.....	536
2. Comentarios.....	537
2.1. Cráneo.....	537
2.2. Esqueleto axial.....	542
2.3. Esqueleto apendicular.....	546

3. Discusión.....	551
<i>ILOKELESIA AGUADAGRANDENSIS</i>	556
1. Paleontología sistemática.....	556
1.1. Holotipo.....	556
1.2. Diagnósis original.....	556
1.3. Diagnósis revisada.....	557
1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica.....	557
2. Comentarios.....	558
2.1. Cráneo.....	559
2.2. Esqueleto axial.....	566
2.3. Esqueleto apendicular.....	577
3. Discusión.....	587
<i>QUILMESAURUS CURRIEI</i>	591
1. Paleontología sistemática.....	591
1.1. Holotipo.....	591
1.2. Diagnósis original.....	591
1.3. Diagnósis revisada.....	591
1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica.....	592
2. Comentarios.....	592
2.1. Esqueleto apendicular.....	592
3. Paleohistología de los huesos apendiculares de <i>Quilmesaurus curriei</i>	599
3.1. Materiales y métodos.....	599
3.2. Resultados.....	600
3.3. Inferencias paleobiológicas.....	602
4. Discusión.....	603
<i>VIAVENATOR EXXONI</i>	606
1. Paleontología sistemática.....	606
1.1. Holotipo.....	606
1.2. Diagnósis original.....	606
1.3. Diagnósis revisada.....	608
1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica.....	609

2. Comentarios.....	609
2.1. Cráneo.....	609
2.2. Esqueleto axial.....	612
2.3. Esqueleto apendicular.....	615
3. Discusión.....	618
<i>XENOTARSOSAURUS BONAPARTEI</i>.....	622
1. Paleontología sistemática.....	622
1.1. Holotipo.....	622
1.2. Diagnósis original.....	622
1.3. Diagnósis revisada.....	623
1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica.....	623
2. Comentarios.....	624
2.1. Esqueleto axial.....	624
2.2. Esqueleto apendicular.....	628
3. Discusión.....	637
CAPÍTULO 10-FILOGENIA.....	640
1. Antecedentes.....	640
2. Materiales y métodos.....	659
2.1. Lista de caracteres de Langer et al. (2019).....	661
2.2. Caracteres modificados de la matriz de Langer et al. (2019).....	683
2.3. Caracteres eliminados de la matriz de Langer et al. (2019).....	695
2.4. Caracteres tomados de trabajos previos.....	695
2.5. Caracteres nuevos propuestos para esta Tesis Doctoral.....	704
2.6. Codificaciones nuevas.....	726
2.7. Codificaciones modificadas.....	727
2.8. Taxones incluidos en la base de datos.....	735
2.9. Análisis filogenético.....	737
3. Resultados.....	738
Análisis-1	
3.1. Descripción árbol de consenso estricto, consenso reducido y taxones inestables.....	738
3.2. Sinapomorfías obtenidas en todos los nodos del árbol de consenso....	741

3.3. Robustez de las ramas.....	750
Análisis-2	
3.4. Descripción árbol de consenso estricto, consenso reducido y taxones inestables.....	751
3.5. Sinapomorfías obtenidas en todos los nodos del árbol de consenso....	754
3.6. Robustez de las ramas.....	759
4. Discusión de los resultados obtenidos.....	760
4.1. Autapomorfías obtenidas en los análisis filogenéticos para los taxones descritos en esta Tesis Doctoral.....	771
CAPÍTULO 11-INFERENCIAS PALEOBIOGEOGRÁFICAS.....	777
1. Hipótesis previas de fragmentación de Gondwana.....	777
2. Metodología.....	784
3. Resultados.....	786
3.1. Análisis-1.....	786
3.2. Análisis-2.....	789
4. Discusión.....	790
CAPÍTULO 12-CONCLUSIONES	
1. Aspectos osteológicos.....	796
2. Aspectos histológicos.....	798
3. Aspectos filogenéticos.....	799
4. Aspectos paleobiogeográficos.....	801
NOTAS.....	803
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	804
MATERIAL SUPLEMENTARIO 1-TABLAS DE MEDIDAS.....	863
MATERIAL SUPLEMENTARIO 2-CODIFICACIONES DE TAXONES Y LISTADO DE CARACTERES.....	876

**MATERIAL SUPLEMENTARIO 3-TAXONES INESTABLES Y NÚMEROS DE
LOS NODOS.....906**

**MATERIAL SUPLEMENTARIO 4-VALORES EN PORCENTAJE DE LAS
ÁREAS DE ORIGEN RECONTRUIDAS EN EL ANÁLISIS-1
PALEOBIOGEOGRÁFICO.....908**

CAPÍTULO 1-INTRODUCCIÓN

1. Introducción general

Dinosauria (Owen, 1842), es un exitoso grupo de reptiles que han dominado la tierra por más de 160 millones de años y han sobrevivido a una de las más importantes extinciones (K-Pg). Actualmente, sus representantes vivientes son considerados entre los grupos más diversos (las aves), tanto bajo un aspecto morfológico como ecológico.

Desde sus primeros hallazgos, los dinosaurios han despertado el interés tanto en el imaginario colectivo como en la comunidad científica. De hecho, volviendo atrás en el tiempo, son famosas las historias de los primeros descubrimientos de Mary Ann Woodhouse y su marido Gideon Mantell, o del primer dinosaurio nombrado por William Buckland, o de la guerra de los huesos al final del siglo XIX entre Othniel Charles Marsh y Edward Drinker Cope, que a su vez describieron y nombraron muchos taxones de dinosaurios. Cabe mencionar también los importantes descubrimientos de paleontólogos del siglo XIX y principio del siglo XX, como Luis Dollo, John Ostrom, Henry Osborn, Barnum Brown o Roy Chapman Andrews, entre otros. En este sentido, también en Argentina en el mismo periodo se comunicaron importantes hallazgos de dinosaurios, tal como los de Ameghino, Lydekker, Smith-Woodward o von Huene.

Según Langer et al. (2020), Dinosauria es el clado más chico que incluye a *Iguanodon bernissartensis* Boulenger in Beneden 1881 (Ornithischia: Euornithopoda), *Megalosaurus bucklandii* Mantell 1827 (Theropoda: Megalosauroida) and *Cetiosaurus oxoniensis* Phillips 1871 (Sauropodomorpha). Los Dinosauria se dividen en dos grandes grupos en base a la morfología de la cadera, los saurisquios y los ornitisquios. Seeley (1887) clasifica a los dinosaurios en Ornithischia (= cadera de ave) y Saurischia (=cadera de reptil), donde el primer grupo reúne a todos los dinosaurios con una cadera

definida opistopúbica, es decir el pubis y el isquion están dirigidos posteriormente. Contrariamente el segundo grupo reúne a todos los dinosaurios que presentan una cadera definida propúbica donde el pubis está dirigido anteriormente y el isquion posteriormente (Fig. 1.1A, B) (aunque en la actualidad se conocen distintos saurísquios con cadera opistopúbica).

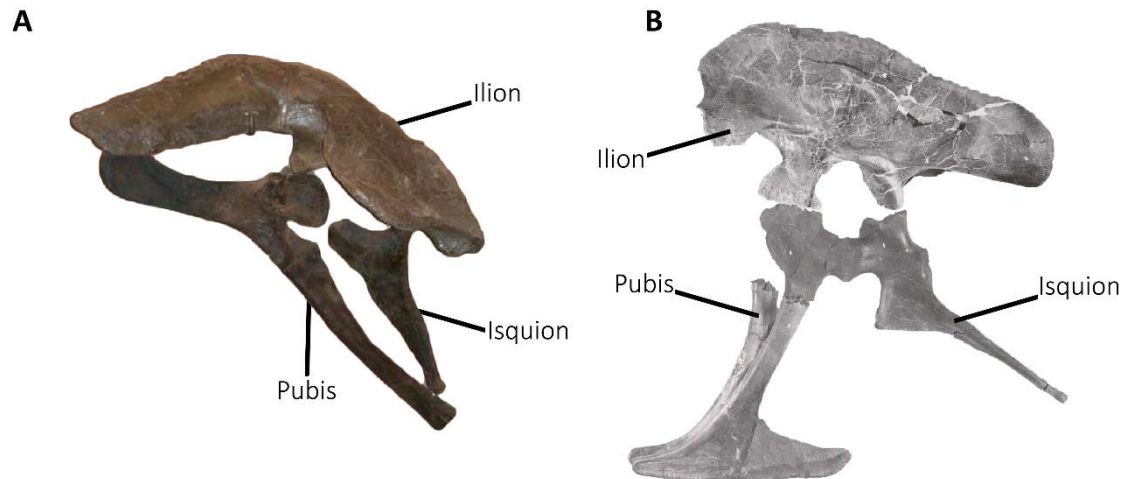


Figura 1.1. Diferentes morfologías de la cadera de los dos grandes grupos dentro de Dinosauria. Cadera opistopúbica presente en los Ornithischia (A), y cadera propúbica presente en los Saurischia (B). Imagen “B” modificada de Brochu (2003). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Estos grupos, y en general las subdivisiones primordiales internas (e.g. Saurischia = Sauropodomorpha + Theropoda) (Fig. 1.2A), han tenido amplia aceptación entre los científicos, respaldados por varios trabajos que han confirmado sus robustez filogenética (e.g. Bakker y Galton, 1974; Bonaparte, 1975; Gauthier, 1986; Yates, 2003; Langer y Benton, 2006; Butler et al., 2008; Langer et al., 2010; Nesbitt, 2011; Padian, 2013). No obstante, varios trabajos han cuestionado sobre todo la monofilia de los Saurischia (e.g. Thulborn, 1975; Cruickshank, 1979). En este sentido, el trabajo de Baron et al. (2017) creó un fuerte debate entre los paleontólogos, dado que propuso una hipótesis filogenética que desafió el paradigma (centenario) de las relaciones de

parentesco entre los Dinosauria. Baron et al. (2017) proponen que los Dinosauria están conformados por dos clados, Saurischia y Ornithoscelida. El primero incluye a los Sauropodomorpha más Herrerasauridae, mientras que el segundo reúne los Ornithischia y a los Theropoda (Fig. 1.2B).

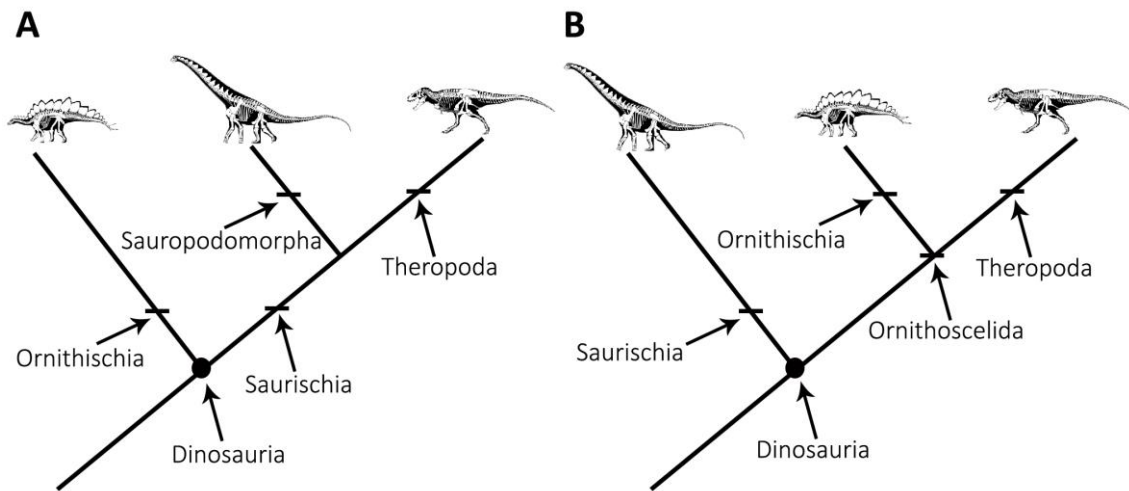


Figura 1.2. Dos distintas topologías filogenéticas del clado Dinosauria. En (A) se destaca la subdivisión de Dinosauria en dos grandes grupos, Ornithischia y Saurischia (Gauthier, 1986). El segundo cladograma muestra de manera simplificada la nueva hipótesis propuesta por Baron et al. (2017).

Además, Baron y colaboradores mencionan la posibilidad de que Dinosauria haya tenido origen en Laurasia en lugar de tener un origen gondwánico (e.g. Brusatte et al., 2010; Langer et al., 2010). Posteriormente, Langer et al. (2017) critican tanto el escenario filogenético como el paleobiogeográfico, argumentando que Baron et al. (2017) no incluyeron en el análisis taxones fundamentales para la optimización de los caracteres, y destacaron distintos problemas en la base de datos (e.g. errores en la codificación) que llevan a Baron et al. (2017) a recuperar el taxón Ornithoscelida. En esta tesis se seguirá la clasificación clásica donde Dinosauria está sub-dividida en ornitisquios y saurisquios, y estos últimos en Sauropodomorpha y Theropoda, ambos monofiléticos (Gauthier, 1986).

Theropoda es uno de los dos grandes grupos dentro de Saurischia, y tiene una extensión temporal que va desde los 233 millones de años aproximadamente, teniendo en cuenta cual sería el primer terópodo en aparecer (e.g. Martínez et al. 2011; Baron et al., 2017; Langer et al., 2017; Langer et al., 2018), hasta la actualidad. De hecho, las aves son un grupo de terópodos maniraptoriformes que siguen viviendo entre nosotros.

En particular, los terópodos no avianos son un grupo de dinosaurios que ha tenido un enorme éxito ecológico con una distribución mundial. De hecho, en general se considera a los Theropoda como un grupo de dinosaurios carnívoros. Sin embargo, se han encontrado varios especímenes donde la morfología del cráneo sobre todo o la presencia de gastrolitos, hace presuponer una dieta al menos omnívora (e.g. Kobayashi et al., 1999; Xu et al., 2009; Zanno et al., 2009; Novas et al., 2015).

Se han encontrado terópodos no avianos desde Antártida como *Cryolophosaurus* (Hammer y Hickerson, 1994) e *Imperobator* (Ely and Case, 2020) hasta el Círculo Polar Ártico, como *Nanuqsaurus* (Fiorillo y Tykoski, 2014). Si bien a lo largo de la propia historia evolutiva los terópodos no avianos han mantenido constantemente una locomoción bípeda (probablemente con la excepción de *Spinosaurus*; Ibrahim et al., 2014), ellos han adoptado una enorme variedad de formas y tamaños, llegando a conquistar el aire con un posible vuelo planar (e.g. *Microraptor*) y aparentemente también el mar (Ibrahim et al., 2014, 2020). En cuanto a los tamaños corporales, se conocen terópodos no avianos de aproximadamente 70 cm de largo máximo como *Microraptor* (Xu et al., 2000) a formas de más de 13 metros de largo, como *Giganotosaurus* (Coria y Salgado, 1995).

Tal como las relaciones filogenéticas en la base de Dinosauria, también la base de Theropoda presenta una cierta incertidumbre sobre todo con respecto a la posición de algunos taxones como herrerasáuridos, *Eoraptor* o *Guaibasaurus* entre otros (e.g.

Langer et al., 2010). De cualquier manera, Theropoda tiene origen en América del Sur dado que los taxones en la base de este grupo proceden del Carniano (Triásico Superior) de Argentina, como *Herrerasaurus*, *Edromaeus* y *Sanjuansaurus* (Reig, 1963; Alcober y Martinez, 2010; Martinez et al., 2011), y Brasil, como *Staurikosaurus* (Colbert, 1970).

Dentro de Theropoda, la primera gran subdivisión ocurre entre los Coelophysoidea y los Averostra (juntos forman el clado Neotheropoda). Finalmente, dentro de Averostra, los terópodos se dividen en dos grandes grupos: los Tetanurae que incluye formas como *Spinosaurus*, *Allosaurus*, *Giganotosaurus*, *Tyrannosaurus* y las aves, y los Ceratosauria.

Este último grupo fue creado por Marsh (1884a, b) para la inclusión solo de *Ceratosaurus*, y sucesivamente solamente pocos taxones fueron asignados a dicho clado. Estos mismos taxones fueron posteriormente asignados a otros grupos o considerados como de asignación sistemática dudosa (Carrano y Sampson, 2008). Después de haber caído en desuso por muchos años, Gauthier (1986) recuperó a un Ceratosauria monofilético y como el grupo hermano de Tetanurae. Con el pasar de los años, nuevo taxones se fueron incluyendo a un grupo de terópodos dentro de los Ceratosauria, los abelisauroideos. Abelisauroidea incluye a dos familias de terópodos prevalentemente de Gondwana con características peculiares en el cráneo, los Noosauridae y Abelisauridae, y la mayoría de los taxones incluidos en esta superfamilia, se han encontrados en Argentina.

2. Abelisauridae: antecedentes

Los dinosaurios abelisáuridos son un taxón de terópodos ceratosaurios de tamaño mediano y grande, con un registro distribuido ampliamente en el supercontinente de Gondwana, que va posiblemente desde el Berriasiano-Valanginiano

(Cretácico Inferior; si no se considera *Eoabelisaurus* como un abelisáurido) hasta el Cretácico Superior (Huene y Matley, 1933; Lavocat, 1955; Chatterjee, 1978; Bonaparte y Novas, 1985; Martínez et al., 1986; Bonaparte et al., 1990; Bertini, 1996; Sampson et al., 1998; Coria y Salgado, 2000; Coria, 2001; Coria et al., 2002; Kellner y Campos, 2002; Lamanna et al., 2002; Rauhut et al., 2003; Wilson et al., 2003; Calvo et al., 2004a; Candeiro et al., 2004; Martinez et al., 2004; Sereno et al., 2004; Mahler, 2005; Coria et al., 2006; Smith y Dalla Vecchia, 2006; Smith y Lamanna, 2006; Novas et al., 2008; Sereno y Brusatte, 2008; Canale et al., 2009; Ezcurra y Méndez, 2009; Méndez et al., 2010; Novas et al. 2010; Porchetti et al., 2011; Pol y Rauhut, 2012; Kear et al., 2013; Gianechini et al., 2015; Chiarenza y Cau, 2016; Canale et al., 2016; Filippi et al., 2016; Canale et al., 2017; Delcourt y Grillo, 2017; Longrich et al., 2017; Méndez et al., 2018; Zitouni et al., 2019; Cerroni et al., 2020a).

Se conocen registros de Abelisauridae en el Cretácico Tardío de Europa, principalmente de Francia (Buffetaut et al., 1988; Le Loeuff y Buffetaut, 1991; Accarie et al., 1995; Tortosa et al., 2013) y posiblemente de Hungría (Ősi et al., 2010), aunque la identificación taxonómica de algunos de estos hallazgos ha sido cuestionada (e.g. Sampson et al., 1998; Allain y Pereda Suberbiola, 2003). La aparición de nuevos materiales de abelisauroideos (Coria y Salgado, 1993; Novas et al., 2006; Ezcurra et al., 2010; Baiano et al., 2020a, b) ha permitido fijar ciertos caracteres diagnósticos tanto a nivel superfamiliar como familiar. En particular, el registro fósil de Abelisauridae de Argentina resulta ser el más amplio respecto a cualquier otra región gondwánica. De hecho, son múltiples los hallazgos referidos a este grupo procedentes de Argentina, en donde la totalidad ha sido recuperado de los estratos del Grupo Neuquén, Grupo Malargüe (Cuenca Neuquina) y Grupo Chubut (Cuenca Golfo de San Jorge), Patagonia. De esta región se han dado a conocer diversas formas tales como *Abelisaurus*

(Bonaparte y Novas, 1985), *Carnotaurus* (Bonaparte, 1985), *Ilokelesia* (Coria y Salgado, 2000), *Aucasaurus* (Coria et al., 2002), *Ekrixinatosaurus* (Calvo et al., 2004a), *Quilmesaurus* (Coria, 2007), *Skorpiovenator* (Canale et al., 2009), *Viavenator* (Filippi et al., 2016) y *Tralkasaurus* (Cerroni et al., 2020a), y taxones controvertidos como *Eoabelisaurus* (Pol y Rauhut, 2012) y *Xenotarsosaurus* (Martínez et al., 1986).

3. Consideraciones generales sobre los abelisáuridos

Abelisauridae es un grupo que incluye taxones de terópodos con conspicuos caracteres morfológicos en casi todo su esqueleto. El cráneo es probablemente la parte esquelética más llamativa de estos dinosaurios. El mismo se caracteriza por presentar un rostro anteroposteriormente largos como en *Rugops*, *Abelisaurus*, *Majungasaurus* y *Aucasaurus*, y en algunos casos asociados a cráneos anteroposteriormente cortos, como en *Skorpiovenator* y *Carnotaurus* (Bonaparte y Novas, 1985; Bonaparte, 1985; Coria et al., 2002; Sereno et al., 2004; Sampson y Witmer, 2007; Canale et al., 2009). Todos estos taxones, junto a materiales innominados (e.g. los Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 y MPCN PV 69), presentan un extrema ornamentación de varios huesos del cráneo, como el premaxilar, maxilar, nasal, postorbital, entre otros. Si bien un cráneo esculpido se puede encontrar en otros grupos (e.g. Carcharodontosauridae; Novas et al., 2013) en los abelisáuridos dicha ornamentación se presenta como surcos, forámenes, crestas y pequeños tubérculos. Es remarcable la vistosa ornamentación de los frontales, que en *Carnotaurus* llega ser extrema y acompañada por dos grandes cuernos y proyectados lateralmente.

En otros abelisáuridos estas ornamentaciones toman formas y distribuciones craneanas distintas. De hecho, algunos muestran protuberancias laterales como *Aucasaurus* y *Abelisaurus*, mientras que otros presentan un cuerno en la parte central

del frontal como *Rajasaurus* y *Majungasaurus*. Por último, algunos taxones presentan un postorbital inflado, como *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator*. Cabe mencionar una característica inusual para cualquier otro terópodo y que se observa en *Rugops*, *Skorpiovenator* y *Carnotaurus*, la que consiste en la presencia de una serie de forámenes alineados entre sí en los nasales. Estos forámenes estaban conectados a un canal y que probablemente eran la salida de paquetes neurovasculares (Cerroni et al., 2020b).

También la mandíbula es característica de este grupo, dado que en los taxones donde se la conoce (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator* y *Carnotaurus*) se observa una articulación muy débil entre el dentario y los huesos postdentarios, con la presencia de una fenestra mandibular amplia. Por último, se destaca la presencia de un proceso retroarticular muy desarrollado, probablemente relacionado al anclaje de importantes músculos mandibulares.

La secuencia vertebral en los abelisáuridos también muestra rasgos únicos. Todos los abelisáuridos presentan cervicales con epipófisis robustas y muy desarrolladas dorsalmente con un importante proceso posterior. Algunos de estos, como *Rahiolisaurus*, *Viavenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* también presentan un proceso anterior. Esta estructuras habrían determinado un robustecimiento del cuello, dándole menor flexibilidad, con una probable reorganización de los músculos en esta parte de la secuencia vertebral (Méndez, 2014). Además, se ha propuesto un posible correlato ecológico y comportamental para la morfología del cuello en estos taxones. Delcourt (2018) propone que el robustecimiento del cuello podría ser útil para las descargas de fuerzas en los actos de lucha intraespecífica. Asimismo, las vértebras caudales de los abelisáuridos muestran una morfología particular como por ejemplo una articulación hipósfeno-hipantro presente desde la primera vértebra hasta vértebras medias. A esto se

suma la extrema modificación de los procesos transversos que en los abelisáuridos patagónicos presentan un proceso anterior como en *Viavenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, o anterior y posterior como en *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator*. Estas estructuras habrían dado mayor rigidez a la cola, con una restructuración de los músculos a lo largo de la misma, y que probablemente habría tenido un correlato paleoecológico (Persons y Currie, 2011; Méndez, 2014).

Una de las características más llamativas de los abelisáuridos, es la reducción de los miembros anteriores. Si bien una disminución de los brazos ocurre en varios linajes dentro de Theropoda (e.g. Carcharodontosauridae, Tyrannosauridae), y por ende evidenciando una evolución paralela, probablemente la manera de alcanzar esta reducción fue diferente por cada uno de estos clados (Apesteguía et al., 2016). En este sentido, es importante mencionar que la reducción del miembro anterior observada en *Aucasaurus* y los otros abelisáuridos es probablemente el resultado final de una evolución de tipo modular, donde el miembro empieza a reducirse tempranamente, en Ceratosauria, desde los elementos más distales a los más proximales (Burch y Carrano, 2012; Pol y Rauhut, 2012). De hecho, en los abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*) no solamente se produce una disminución del tamaño del estilopodio y zeugopodio, sino también del autopodio. En este último caso, además de reducirse extremadamente los metacarpianos y falanges, existen fosas de ligamentos laterales reducidas y ausencia de la fosa hiperextensora. Todas estas características han hecho suponer una movilidad casi nula de las manos en este grupo (e.g. Bonaparte et al., 1990; Senter y Parrish, 2006; Agnolin y Chiarelli, 2010). Interesante es la hipótesis de que la reducción del miembro anterior en los abelisáuridos más profundamente anidados sea el resultado de una deriva génica debido al aislamiento insular (Apesteguía, 2002a, b), y por ende creando formas endémicas. Dicha hipótesis se formula sobre la

ocurrencia de una mutación en los genes HOX en los abelisáuridos perdiendo su función, dado que los mismos participan en la esquelotogénesis de las extremidades (Vargas, 2002). Otras características destacables son una cabeza humeral esférica, reducción de la cresta deltopectoral y superficies articulares de ulna y radio fuertemente convexas.

4. Consideraciones generales sobre *Aucasaurus garridoi*

La especie *Aucasaurus garridoi* (Coria et al., 2002) está representada por un único ejemplar, y es uno de los esqueletos de abelisáuridos más completos que se conoce. Fue hallado en marzo de 1999 en la localidad fosilífera de Auca Mahuevo (Fig. 1.3A-H), al norte de la Provincia del Neuquén, Argentina, en niveles de la Formación Anacleto del Subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén, Campaniano temprano-medio, Cretácico Tardío (Dingus et al., 2000).

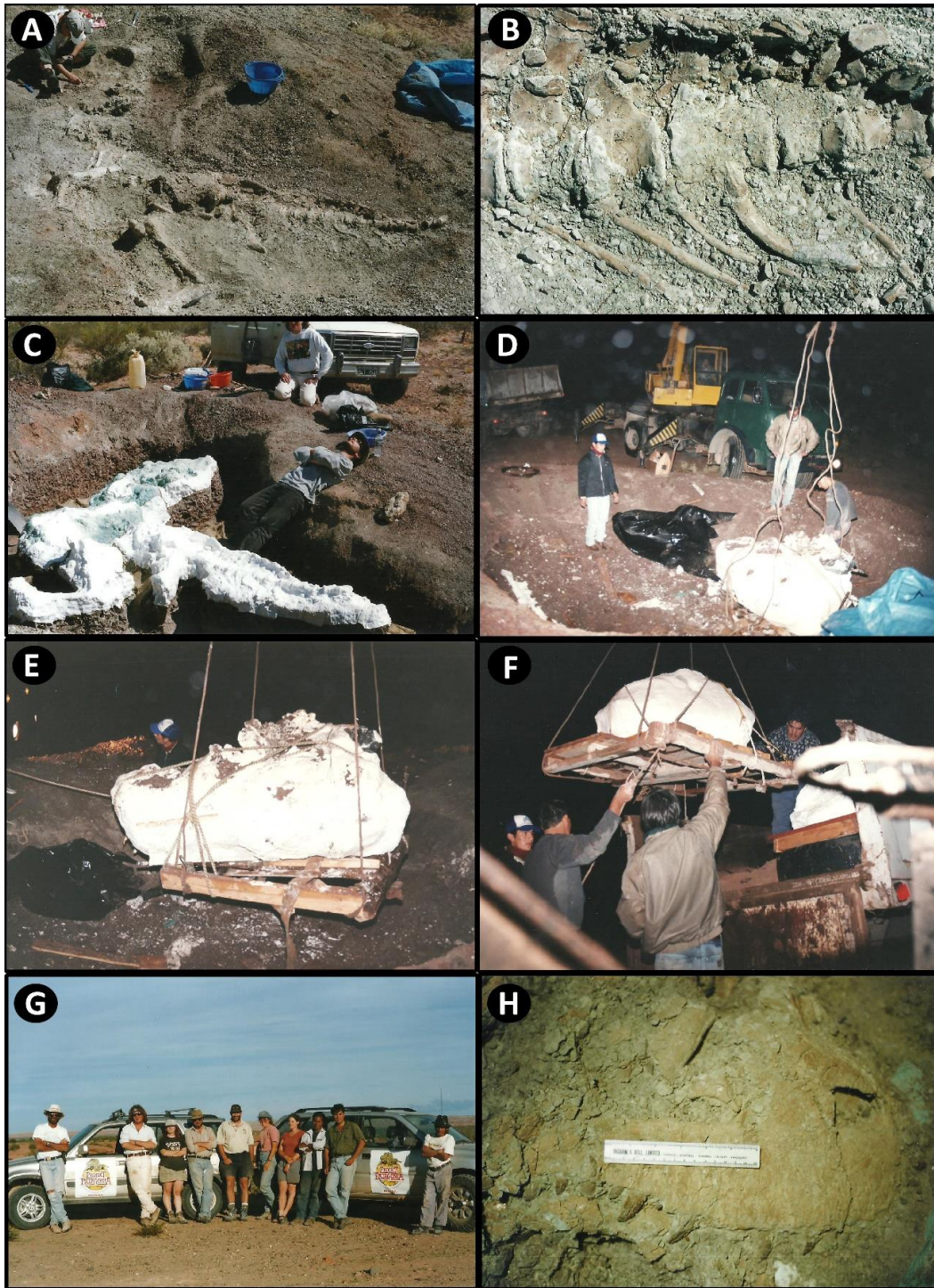


Figura 1.3. Distintos momentos durante la excavación y recuperación del ejemplar holotipo de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. Holotipo *Aucasaurus garridoi* en el campo (A), detalle de la región anterior de la cola (B), preparación de empapelado (C), extracción y suba de la carga a un medio de transporte (D-F), miembros del grupo de investigación que hizo parte a la campaña paleontológica (G), y detalle del cráneo (H). Imágenes concedidas por cortesía de R. A. Coria.

El ejemplar holotipo de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236, descrito preliminarmente por Coria et al. (2002), está constituido por un esqueleto casi completo y articulado que preservó parte del cráneo, vértebras cervicales, vértebras dorsales anteriores y medias, el sacro, el primer tercio de la cola, cinturas pectorales y miembros anteriores casi completos, cintura pélvica y miembros posteriores completos (Fig. 1.4A, B).

Aucasaurus garridoi fue colectado de la misma unidad estratigráfica (Fm Anacleto) de la que procede el ejemplar que representa el género tipo de la familia *Abelisaurus comahuensis* (Bonaparte y Novas, 1985; Heredia y Salgado, 1999), del cual solo se conoce un cráneo incompleto. La procedencia estratigráfica de los restos del ejemplar holotipo de *Abelisaurus comahuensis* (MPCA PV 11098) ha sido recientemente cuestionada, aunque sin un análisis geológico que lo soporte (Gianechini et al., 2015).

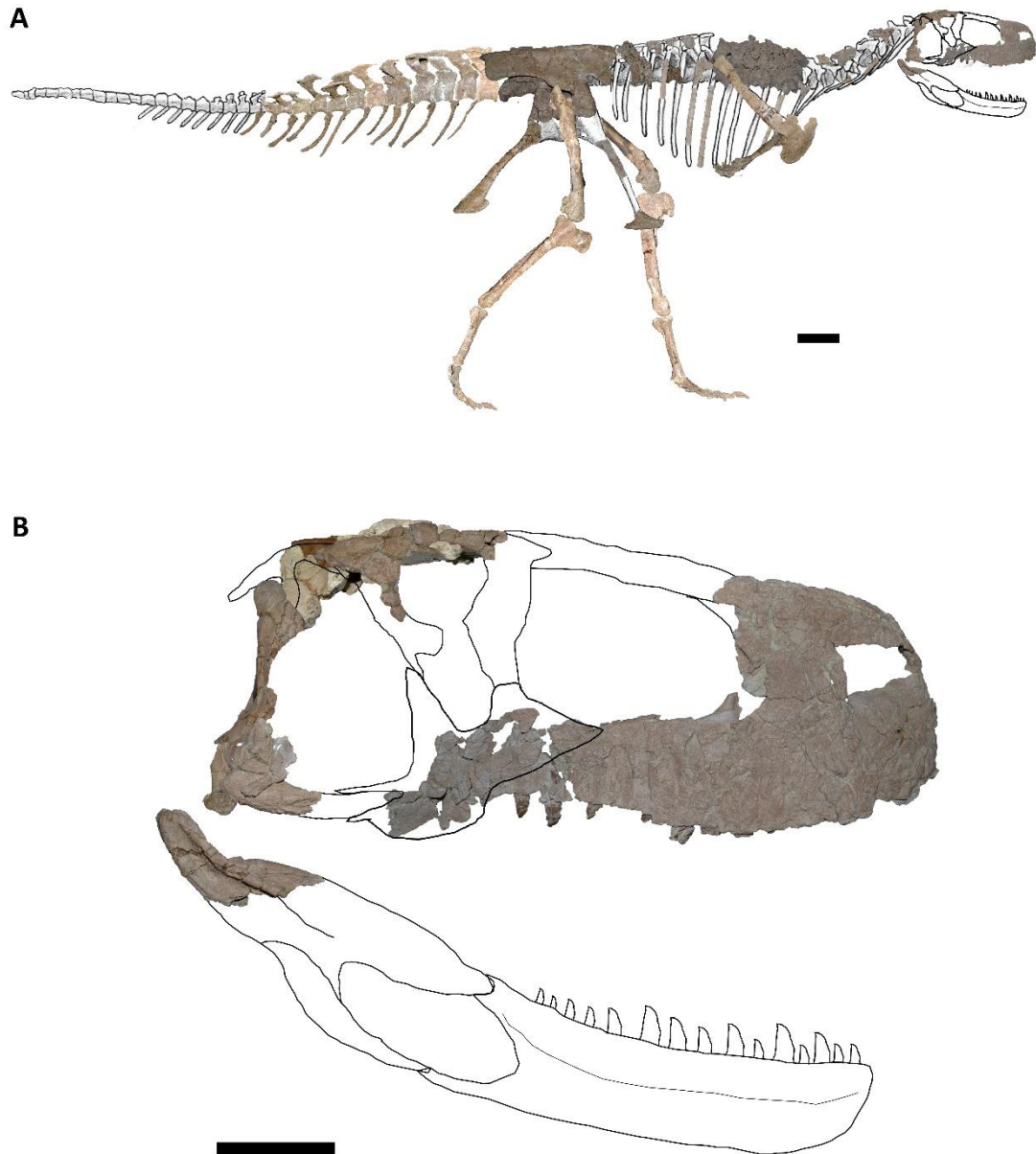


Figura 1.4. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Reconstrucción del esqueleto (A) y del cráneo (B) en vista lateral derecha. Escalas: 20 cm (A), y 10 cm (B).

El hecho de que ambos taxones procedan de la misma unidad estratigráfica y ciertas similitudes entre los cráneos de *Aucasaurus* y *Abelisaurus* llevaron a algún autor a predecir que estudios comparativos en detalle entre los cráneos de *Aucasaurus* y *Abelisaurus* comprobarían que estos taxones eran sinónimos (Novas, 2009). Sin embargo, la diferenciación taxonómica entre ambas formas está sustentada por

diferencias significativas en varios huesos del cráneo, como en el maxilar, parietal, frontal, basioccipital y proótico (ver también Paulina Carabajal, 2011a). La comparación de elementos craneanos de *Aucasaurus* con *Abelisaurus*, y con los otros abelisáuridos como el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 recientemente descrito por Gianechini et al. (2015), nos ha ayudado a esclarecer algunos aspectos de la diversidad de abelisáuridos en el Cretácico Superior de Patagonia. En este sentido, se pondrá también en consideración la extrema semejanza entre *Aucasaurus* y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, dado que este último también procede de la Formación Anacleto.

Se hizo una extensa comparación también con *Carnotaurus sastrei* (Bonaparte, 1985), resaltando las diferencias y las semejanzas. En este sentido se pudieron detectar varios caracteres compartidos con este ejemplar, pero ausentes en cualquier otro abelisáurido. La espectacular preservación de los miembros anteriores de ambos taxones ha permitido una detallada comparación. De hecho, diversos autores (Coria et al., 2002; Carrano y Sampson, 2008) han destacado la buena preservación del miembro anterior de *Aucasaurus garridoi* y la excelente oportunidad que ofrece para comprender la modificación y reducción estructural de estos elementos dentro del clado. En general, los miembros anteriores de *Aucasaurus* se asemejan a la inusual morfología que presenta *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La mano en los ceratosaurianos es poco conocida, siendo *Ceratosaurus* y *Limusaurus* los únicos géneros ceratosaurios no abelisauroideos en los que la mano ha sido descrita (Gilmore, 1920; Xu et al. 2009). Además, la mano de *Aucasaurus* es la única completamente articulada que se conoce para la familia *Abelisauridae*, dando la posibilidad de observar la verdadera posición entre los elementos del autopodio. Los ejemplares de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) son los únicos otros

abelisauroides del que se conocen numerosos elementos de la mano (Bonaparte et al., 1990; Burch y Carrano, 2012; Pol y Rauhut, 2012), sin embargo éstos están mayormente desarticulados.

También la preservación del primer tercio de la cola ha permitido una mayor comprensión de características antes observadas solamente en *Carnotaurus* y algún espécimen aislado. Con el descubrimiento de esta zona de la cola, se reconocieron características únicas dentro de Abelisauridae.

Otro aspecto muy importante es la preservación completa de los miembros posteriores (excepto la falange ungueal del dígito III del pie izquierdo que no se preservó), lo que permite comparaciones detalladas con otros ejemplares. De hecho entre los abelisáuridos sudamericanos, *Aucasaurus* es el taxón con el mayor grado de preservación de esta región del esqueleto.

La descripción en detalle del ejemplar holotipo de *Aucasaurus garridoi* y la comparación con otros miembros de Abelisauridae, ha permitido reconocer características adicionales únicas para dicho taxón. Por ese motivo se amplió la diagnosis haciendo una enmienda de la misma. También se hizo un estudio histológico de diferentes huesos del ejemplar holotipo para determinar su estadio ontogenético. En ese sentido se compararon las características microestructurales de los huesos de *Aucasaurus* con otros terópodos, especialmente abelisauroides (e.g. *Quilmesaurus*; ver CAPÍTULO 9-REVISIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS ARGENTINOS). Esto permitió especular sobre la manera de crecimiento tanto de *Aucasaurus* como de Abelisauridae. El estudio histológico de *Aucasaurus garridoi* es el primero enfoque específicamente histológico que tiene en cuenta más de dos elementos esqueléticos para el clado Ceratosauria.

Además de la descripción detallada de *Aucasaurus*, en esta Tesis Doctoral se describen formas novedosas, *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 y *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820, que estaban resguardadas en el Museo Carmen Funes. Finalmente, se hizo una revisión osteológica de distintos taxones argentinos (e.g. *Quilmesaurus*, *Xenotarsosaurus*), proponiendo donde hacía falta una nueva diagnosis.

Si bien *Abelisauridae* ha sido el centro de varios estudios filogenéticos, la mayoría de las veces el corazón de dichos trabajos siempre fue la descripción de nuevos ejemplares. Con la revisión de varios taxones argentinos y la descripción de nuevas formas, en esta Tesis Doctoral se llevó a cabo un amplio análisis filogenético. Mediante la modificación de una base de datos publicada recientemente (Langer et al., 2019), con un aumento del porcentaje de codificación de varios taxones y la propuesta de varios caracteres nuevos, se presenta una nueva filogenia con un mayor número de unidades taxonómicas operativas (OTUs).

Los abelisáuridos fueron un importante grupo de consumidores secundarios de los ecosistemas gondwánicos durante el Cretácico post-Cenomaniano (Coria y Salgado, 2005; Coria, 2007; Carrano y Sampson, 2008). Es por eso que diversos autores consideran importante el estudio de la historia paleobiogeográfica de este grupo para establecer patrones de vicarianza y dispersión en la evolución de estos vertebrados y sustentar hipótesis relacionadas, por ejemplo con la fragmentación de Gondwana. Actualmente, hay cuatro modelos biogeográficos principales: Sámáfrica, África primera, Pangondwánico y Eurogondwana (Serenó et al., 2004; Upchurch, 2008; Ezcurra y Agnolin, 2012a). Sin embargo, la presencia de abelisáuridos por lo menos desde el Cretácico Inferior de América del Sur (Argentina) y África, hace especular sobre la unión de ambos continentes por lo menos hasta final del Cretácico Inferior (Rauhut et al., 2003; Sereno et al., 2004; Sereno y Brusatte, 2008; Smith et al., 2010).

Finalmente, se hará una evaluación de los posibles modelos paleobiogeográficos con respecto a los resultados obtenidos del análisis filogenético.

Esta Tesis Doctoral resulta ser novedosa por la amplia y detallada descripción osteológica de *Aucasaurus garridoi* (Coria et al., 2002), la descripción de nuevos terópodos Abelisauridae, la revisión de varios Abelisauroides de Argentina, la propuesta de un nuevo análisis filogenético basado en una base de datos ampliada, y la comparación entre el resultado filogenético y sus implicancias sobre la historia paleobiogeográfica de Gondwana.

5. Objetivo general de la presente Tesis Doctoral

El objetivo general de esta Tesis Doctoral es contribuir al conocimiento de la anatomía y sistemática del dinosaurio Theropoda Abelisauridae *Aucasaurus garridoi* (Coria et al., 2002), el análisis de sus relaciones filogenéticas dentro del clado Abelisauridae y contribuir al conocimiento de la evolución de los dinosaurios terópodos abelisáuridos.

6. Objetivos específicos de la presente Tesis Doctoral

a) Describir en detalle la morfología de los elementos óseos que componen el esqueleto de *Aucasaurus garridoi*.

b) Analizar las relaciones filogenéticas de *Aucasaurus garridoi* dentro del marco teórico de la metodología cladística.

c) Analizar las relaciones filogenéticas de aquellos taxones actualmente identificados como Abelisauridae, en particular las formas de Argentina, para poder entender la topología dentro de dicho grupo.

d) Comparar *Aucasaurus garridoi* con ejemplares ya descritos, incluyendo los que se consideran de dudosa posición filogenética dentro de Abelisauroidea en primer lugar y Abelisauridae en segundo lugar.

e) Describir y comparar posibles nuevas formas de abelisáuridos a partir de ejemplares inéditos depositados en el Museo Carmen Funes.

f) Revisar los ejemplares holotipo de formas de Abelisauridae depositados en instituciones de la Argentina con el fin de confirmar o no interpretaciones vigentes en la actualidad.

g) Analizar la distribución geográfica de los abelisáuridos y usar los resultados obtenidos en el análisis filogenético para poner a prueba las hipótesis paleobiogeográficas en conflicto, relacionadas a la fragmentación de Gondwana.

7. Hipótesis de trabajo para la presente Tesis Doctoral

H1. *Aucasaurus garridoi* es un taxón válido.

H2. *Aucasaurus garridoi* representa el taxón hermano de *Carnotaurus sastrei*.

H3. Las especies de abelisáuridos de Patagonia (e.g., *Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Ilokelesia*, *Skorpiovenator*) son miembros de un linaje endémico del continente Gondwana.

CAPÍTULO 2-MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

1. Procedencia geográfica y estratigráfica del registro de los abelisáuridos de

Argentina

Como ya fue mencionado previamente, el registro fósil de Abelisauridae se extiende desde el Berriasiano-Valanginiano (Cretácico Inferior) al Maastrichtiano (Cretácico Superior), y tiene una distribución mayoritariamente gondwánica. Más en concreto se puede considerar, en base a los últimos descubrimientos (Filippi et al., 2016; Delcourt y Iori, 2018; Cerroni et al., 2020a), que más del 40% de los componentes de Abelisauridae proceden de Argentina.

A continuación se enunciará la procedencia estratigráfica y geográfica de aquellas formas del clado Abelisauridae. Si bien actualmente distintos trabajos no lo consideran como un abelisáurido, sino como un ceratosaurio o abelisauroideo no abelisáurido, el único hallazgo procedente del Jurásico es *Eoabelisaurus mefi* (Pol y Rauhut, 2012), procedente de la Formación Cañadon Asfalto (Grupo Chubut) y datado como Aaleniano-Bajociano (Jurásico Medio) (Fig. 2.1). De dicho espécimen se encontró un esqueleto muy completo, faltando solamente el rostro, la mandíbula, varias vértebras cervicales y unos cuantos huesos axiales.

MESOZOICO	CRETÁCICO	Maastrichtiano	Fm. La Colonia		← Carnotaurus	
		Campaniano	Fm. Paso del Sapo			
		Santoniano	Grupo Chubut	Fm. Cerro Barcino	Manuel Arce/Bayo Overo	
		Coniaciano			Las Plumas	
		Turoniano			Cerro Castaño	← MPEF V 1699
		Cenomaniano			Puesto La Paloma	
		Albiano			Bardas Coloradas	
		Aptiano	Fm. Los Adobes	Arroyo del Pajarito		
		Barremiano				
		Hauteriviano				
		Valanginiano	Fm. Cañadón Calcáreo (Localidad tipo)			
		Berriasiano				
		JURÁSICO	Tithoniano	Fm. Cañadón Asfalto	Puesto Almada	
	Kimmeridgiano					
	Oxfordiano		Las Chacritas			
	Calloviano					
	Bathoniano					
	Bajociano					
	Aaleniano				Fm. Lonco Trapial	

Figura 2.1. Estratigrafía de las formaciones del Grupo Chubut y el registro de algunos taxones/especímenes considerados en algún momento como Abelisauridae por cada unidad litoestratigráfica (modificado de Cabaleri et al., 2010).

En el Cretácico Inferior el registro es muy escaso, siendo posiblemente el único material conocido referible a Abelisauridae un extremo proximal de tibia (MMCh PV 66), procedente de la Formación Bajada Colorada (Berrasio-Valanginiano; Canale et al., 2017) (Fig. 2.2).

CRETÁCICO INFERIOR	129.4	Hauteriviano	GRUPO MENDOZA	Discordancia Miránica inicial	
				Fm Agrio	Zona de transición
	132.6	Valanginiano		Discordancia Catanillica	
			Fm Bajada Colorada	← MMCh PV 66	
	139.8	Berriasiano	Fm Picún Leufú	Gr. F. Noqueirra	Fm Limay
	145		Tithoniano	Fm Vaca Muerta	Fm Ortíz
152.1	Kimmeridgiano	Fm Qda. del Sapo		Fm Pichi P. Leufú	
157.3			Discordancia Araucánica		

Figura 2.2. Estratigrafía de las formaciones del Grupo Mendoza y el registro de un posible Abelisauridae de la Formación Bajada Colorada (modificado de Leanza et al., 2004). Las dataciones fueron tomadas de la tabla cronoestratigráfica versión 2020 (<https://stratigraphy.org/chart>).

En cambio, en el Cretácico Superior hay una amplia distribución de los abelisáuridos en Argentina y su diversificación en posiblemente dos grupos diferentes, los abelisáuridos de la parte baja del Cretácico Superior (*Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator* e *Ilokelesia*) y los Furileosauria.

En la parte más baja del Grupo Neuquén se encuentra la Formación Candeleros datada como Cenomaniano (Fig. 2.3). De esta unidad litoestratigráfica proceden *Ekrixinatosaurus novasi* (Calvo et al., 2004a), que incluye un maxilar, un dentario, el techo craneano, vértebras cervicales, dorsales y caudales y huesos del miembro posterior. De la misma formación procede el Abelisauridae indet. MMCh PV 69 (Canale et al., 2016), que incluye un frontal izquierdo, dos centros sacros, fragmentos de costillas, una cadera incompleta constituida por ilion derecho (incompleto), pubis derecho e izquierdo (este último la mitad distal), fémur derecho sin las epífisis y metatarsianos izquierdos II y III incompletos. Cabe destacar que según un estudio histológico, este ejemplar sería un abelisáurido adulto de tamaño reducido (con una posible masa corporal de 243 kg; Canale et al., 2016), si lo comparamos con los miembros de la misma familia. Además, recientemente se comunicó, también de la Formación Candeleros, un posible nuevo abelisáurido temprano que presenta un conjunto de estados de caracteres primitivos y derivados (Lamanna et al., 2019). La Formación Candeleros infrayace a la Formación Huincul (Fig. 2.3), siendo esta última la unidad donde hay más registro de abelisáuridos, y abarca desde el Cenomaniano medio hasta el Turoniano inferior. De dicha formación proceden *Tralkasaurus cuyi* (Cerroni et al., 2020a) de la Provincia de Río Negro y *Skorpiovenator bustingorryi*

(Canale et al., 2009) e *Ilokelesia aguadagrandensis* (Coria y Salgado, 2000) de la Provincia del Neuquén. Sin embargo, este último espécimen procede de la sección superior de la Formación Huincul y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) de la sección inferior (Garrido, 2010; Garrido, 2019). El único registro del Turoniano procede de la Formación Lisandro de la Provincia del Neuquén, representado por el espécimen *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-237 (Coria et al., 2006) compuesto por una cadera articulada (Fig.2. 3).

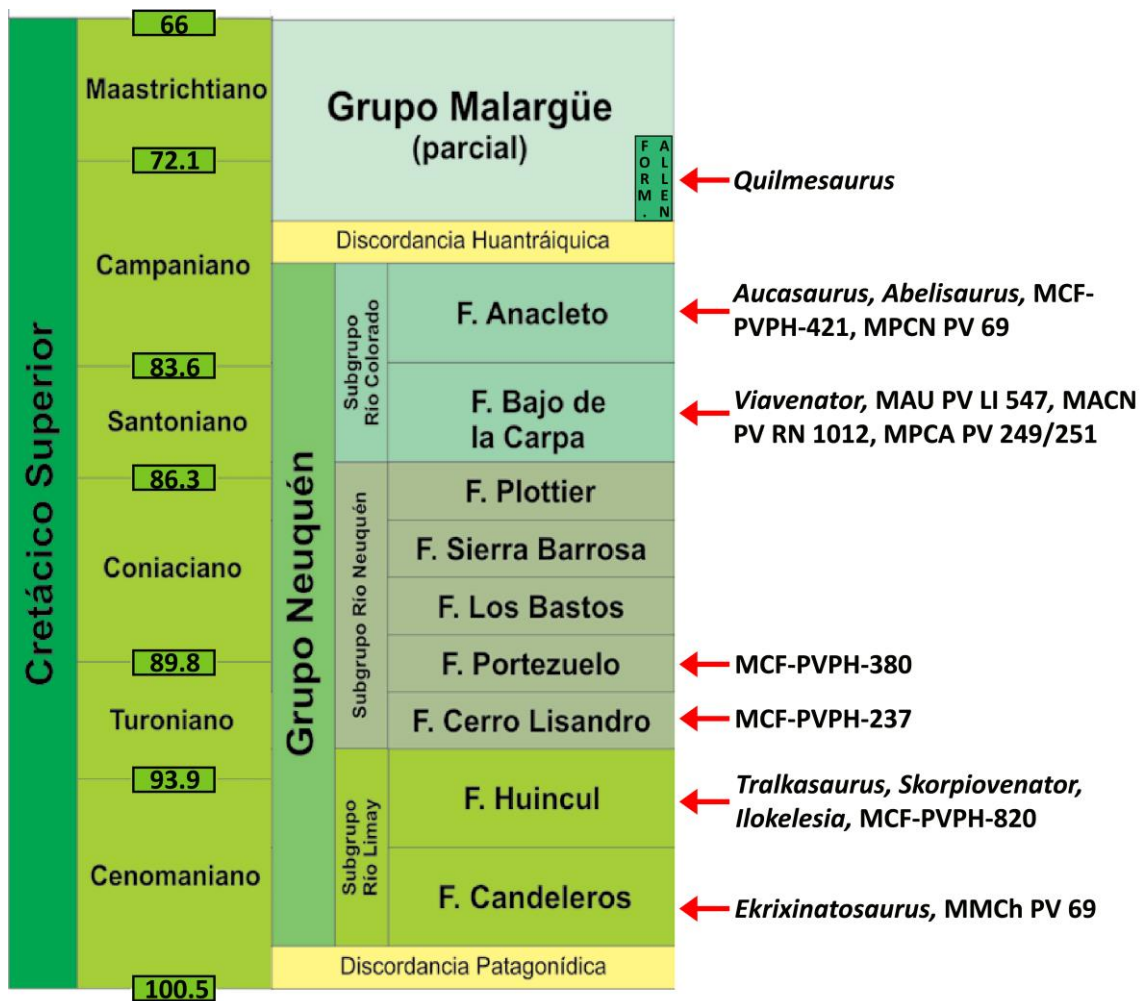


Figura 2.3. Estratigrafía de las formaciones del Grupo Neuquén y Malargüe, y el registro de *Abelisauridae* (y otros ceratosaurios) por cada unidad litoestratigráfica (modificado de Garrido, 2010). Las dataciones fueron tomadas de la tabla cronoestratigráfica versión 2020 (<https://stratigraphy.org/chart>).

Desde el centro de la Patagonia, en la Provincia del Chubut y más específicamente de la Formación Bajo Barreal (Grupo Chubut, Cenomaniano-Turoniano, Cretácico Superior, aunque a lo largo de los años la Formación Bajo Barreal tuvo varias asignaciones cronológicas; ver Suárez et al., 2014 y Casal et al., 2016 por más referencias bibliográficas) (Fig. 2.4) procede uno de los primeros especímenes considerados por varios autores como un abelisáurido, *Xenotarsosaurus bonapartei* (Martinez et al., 1986), compuesto por una pata derecha completa y dos vértebras dorsales media incompletas. Sin embargo, actualmente varios trabajos han destacado la posibilidad de que sea un Ceratosauria no Abelisauridae (e.g. Carrano y Sampson, 2008). También de la Formación Bajo Barreal, pero en la Provincia de Santa Cruz (Fig. 2.4), proceden un maxilar aislado (UNPSJB PV 247; Lamanna et al., 2002) y un conjunto de vértebras cervicales, dorsales y caudales de abelisáurido (MPM 99; Martinez et al., 2004). Además, se ha mencionado la presencia de un posible nuevo Abelisauridae temprano en los mismos niveles, pero lamentablemente no se puede comparar con *Xenotarsosaurus* (Lamanna et al., 2012) por falta de huesos que se puedan solapar. Recientemente se ha descrito un ulterior conjunto de material aislado procedente de la misma formación que consta de, un diente, una vértebra cervical, y un extremo distal de una tibia derecha (UNPSJB PV 1067; Ibiricu et al., 2020) (Fig. 2.4). Finalmente, Rauhut et al. (2003) comunicaron dos vértebras fragmentarias (MPEF V 1699) que podrían pertenecer a un abelisáurido y proceden de el Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino (Turoniano, Cretácico Superior) (Fig. 2.1).

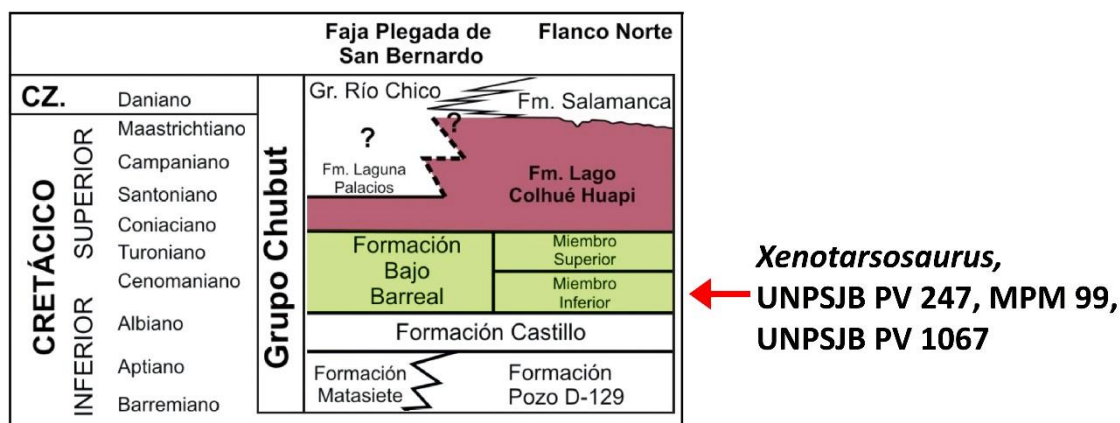


Figura 2.4. Estratigrafía de algunas de las formaciones del Grupo Chubut y el registro de Abelisauridae (y otros ceratosaurios) procedentes de la Formación Bajo Barreal (modificado de Casal et al., 2016).

Sorprendentemente, desde el Turoniano tardío hay un gap en el registro fósil de Abelisauridae por lo menos hasta el Santoniano, excepto por el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 procedente de la Formación Portezuelo (Turoniano superior-Coniaciano inferior) (Fig. 2.3). *Viavenator exxoni* y otros materiales fragmentarios (un sacro, una fúrcula, parte de un proceso transverso de una vértebra caudal y un diente; MAU Pv LI 547; Méndez et al., 2018) se han encontrado en la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano) del norte neuquino. De la misma formación, pero del lado rionegrino, se dieron a conocer el Abelisauridae indet. MACN-Pv-RN 1012 (Ezcurra y Méndez, 2009) que está representado por una vértebra caudal aislada, y dos dientes aislados (MPCA PV 249/251; Gianechini et al., 2011) (Fig. 2.3).

Suprayacente a la Formación Bajo de la Carpa, encontramos la Formación Anacleto, última unidad del Grupo Neuquén y datada como Campaniano. De esa formación se rescató *Aucasaurus garridoi*, de Neuquén, y *Abelisaurus comahuensis* de Río Negro (Fig. 2.3). En la descripción original de esta última especie, los autores la atribuyen a la Formación Allen (Grupo Malargüe) y solamente posteriormente se reinterpretó como procedente de la Formación Anacleto (Heredia y Salgado, 1999). En

estos niveles se encontraron también dientes de Abelisauridae indet. MCF-PVPH-421 (Coria y Arcucci, 2004) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 procedente de la Formación Anacleto pero del lado rionegrino (Gianechini et al., 2015; Baiano et al., 2020b), compuesto por un premaxilar, por lo menos dos vértebras dorsales, un sacro incompleto, varias vértebras caudales, los extremos proximales de ambos húmeros, el pie púxico derecho y varias falanges pedales (Fig. 2.3).

Más joven es el enigmático *Quilmesaurus curriei* de la Formación Allen (Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano), de Río Negro, compuesto por un extremo distal de un fémur y una tibia completa (Fig. 2.3). Dicho taxón fue considerado un Theropoda *incertae sedis* previamente (Coria, 2001), luego un Abelisauridae indet., aunque sin autapomorfías válidas (Juárez Valieri et al., 2011), y por último un abelisauroideo posiblemente perteneciente a Abelisauridae debido a su tamaño (Carrano y Sampson, 2008). Finalmente, el abelisáurido probablemente más conocido por algunas características en el cráneo, *Carnotaurus sastrei* (Bonaparte, 1985) de la Formación La Colonia, Provincia del Chubut (Maastrichtiano, Cretácico Superior). Este ejemplar se presenta casi completo hasta la vértebra caudal diez, careciendo de la parte media y distal de la cola, mientras que de los miembros posteriores preservó desde el fémur hasta los extremos proximales de las tibias.

2. Procedencia geográfica y estratigráfica de otros abelisáuridos gondwánicos y laurásicos

Como fuera mencionado antes, la distribución de los Abelisauridae es ampliamente gondwánica, aunque su presencia en otras zonas del Hemisferio Sur es mucho más escasa e incompleta que en Argentina.

Varios hallazgos se han comunicado desde Brasil, sobre todos se destacan *Spectrovenator ragei* (Zaher et al., 2020) del Barremiano-Aptiano (Formación Quiricó), *Thanos simonattoi* (Delcourt y Iori, 2017) del Santoniano y *Pycnonemosaurus nevesi* (Kellner y Campos, 2002) del Campaniano-Maastrichtiano. Otros restos asignados a Abelisauridae indet. proceden del Campaniano-Maastrichtiano (Formación Adamantina) o del Maastrichtiano (Formación Marilia) (Candeiro et al., 2004; 2006a, b; 2012). Siempre de Brasil, cabe destacar un posible abelisáurido (UFRJ-DG409-R) de la Formación Presidente Prudente (Campaniano-Maastrichtiano) que fue originariamente descrito como un Carcharodontosauridae indet. (Avezedo et al., 2013; Delcourt y Grillo, 2017).

En la parte alta del Cretácico Inferior tenemos la presencia de abelisáuridos en África, más específicamente de el Aptiano-Albiano de Níger, de donde procede *Kryptops palaios* (Serenio y Brusatte, 2008). También de Níger, pero Cenomaniano en edad, procede *Rugops primus* (Serenio et al., 2004). Contemporáneo a este último pero de Marruecos se conoce la presencia de un material muy fragmentario asignado como Abelisauridae indet. (MHNM KK 04), varios maxilares (MPUR NS 153/01-02; UCPC 10), una falange ungueal pedal (MPCM 13573) y el extremo proximal de un fémur (OLPH 025) (Mahler, 2005; Novas et al., 2005; Porchetti et al., 2011; Chiarenza y Cau, 2016; Zitouni et al., 2019).

Desde el Turoniano de Madagascar (África) proviene *Dahalokely tokana* (Farke y Sertich, 2013), considerado un Noosauridae y posteriormente reubicado dentro de los Abelisauridae (e.g. Farke y Sertich, 2013; Gianechini et al., 2015; Canale et al., 2016; Delcourt, 2017; Delcourt, 2018). En la parte más alta del Cretácico, los abelisáuridos siguen teniendo un buen registro gondwánico, sobre todo en África e India. Del continente africano, más precisamente del Campaniano-Maastrichtiano de Madagascar,

se conoce *Majungasaurus crenatissimus* (Depéret, 1896; Lavocat, 1955) y de la misma edad pero en Arabia Saudita se conoce un diente que posiblemente sea de un abelisáurido (SGS 0061; Kear et al., 2013). Del Maastrichtiano tardío de Marruecos procede otro abelisáurido muy incompleto, *Chenanisaurus barbaricus* (Longrich et al., 2017). La presencia de Abelisauridae en el Maastrichtiano de África también está confirmada por un diente (MGUP MEGA002) encontrado en Egipto (Smith y Lamanna, 2006).

En India, la Formación Lameta (datada Maastrichtiano) es la más rica en presencia de abelisáuridos. De hecho, de esa unidad litoestratigráfica proceden *Indosaurus matleyi*, *Rajasaurus narmadensis* y *Rahiolisaurus gujaratensis* (Wilson et al., 2003; Novas et al., 2010). También se conocen de la misma formación varios materiales indeterminados que podrían pertenecer a Abelisauridae (Novas et al., 2004) y un húmero (ISIR 657; Méndez et al., 2010).

El registro de Abelisauridae jurásico es muy escaso y fragmentario (Carrano y Sampson, 2008). Todos los hallazgos que se han considerados como Abelisauridae proceden de Francia. *Genusaurus sisteronis* (Accarie et al., 1995), procedente del Albiano (Cretácico Inferior), es considerado en algunas filogenias como un abelisáurido (Tortosa et al., 2013; Filippi et al., 2016; Rauhut y Carrano, 2016; Delcourt, 2017; Delcourt, 2018), mientras en otras filogenias como un noasáurido (Wang et al., 2017). Del Albiano se pasa directamente al Campaniano temprano, con la presencia de *Tarascosaurus* (Le Loeuff y Buffetaut, 1991), y del Campaniano tardío de donde se conoce *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), un abelisáurido majungasaurino que relaciona los abelisáuridos europeos con los de Madagascar e India, y también una tibia (conocida como el espécimen de La Boucharde; Allain y Suberbiola, 2003).

CAPÍTULO 3-MATERIALES Y MÉTODOS

1. Nomenclatura anatómica

Para una correcta descripción y orientación de cada elemento óseo tanto de *Aucasaurus* como así también de los demás ejemplares descritos en esta tesis se recurrió a diferentes trabajos de nomenclatura osteológica. Para la descripción y orientación de cada hueso en el espacio se utilizaron las terminologías propuestas por Romer (1956). Por ende, se utilizó para huesos y estructuras anteriores, para las vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales y para los elementos apendiculares la definición **anterior** y **posterior** principalmente en base al plano transversal, debido a que el uso de términos como **craneal** y **caudal** pueden crear confusión, sobre todo en el cráneo y en la cola. En base al plano sagital se utilizaron los términos **medial**, **lateral** o **transversal** para cualquier elemento óseo (excepto para las piezas dentales). Teniendo en cuenta el plano frontal, se usan los términos **dorsal** y **ventral**, mientras que para los huesos apendiculares se utilizan los términos **proximal** y **distal**.

Para las estructuras y morfología de los arcos neurales y centros vertebrales se ha hecho referencia a las terminologías propuestas en los trabajos de Wilson (1999, 2012) y Wilson et al. (2011).

Para la descripción de zonas de inserción muscular y para la nomenclatura muscular se utiliza la terminología empleada por Hutchinson (2001) y Carrano y Hutchinson (2002).

Para las piezas dentales se utilizará la terminología anatómica y orientación propuesta por Smith y Dodson (2003), en la que para alguna estructura o vista dirigida hacia la sínfisis maxilar o mandibular se utiliza el término **mesial**, mientras que para el sentido opuesto se utiliza el término **distal**. En base al plano sagital se utilizan los

términos **labial** en lugar de lateral, y el término **lingual** en lugar de medial. Y por último, lo que se refiere hacia la punta del diente se definirá como **apical**, y lo que se refiere hacia la base de la corona se utilizará el término **basal**. Finalmente, para la terminología de las medidas usadas para los dientes se utilizan las propuestas por Smith et al. (2005) y Hendrickx et al. (2015).

2. Nomenclatura sistemática

Debido al hecho de que tanto *Aucasaurus* como otros taxones abelisáuridos revisados y presentados en esta tesis se han comparado con grupos de terópodos de diversas afinidades filogenéticas, en varias ocasiones se recurre a la mención de taxones supra-genéricos, los cuales han sido definidos filogenéticamente por diversos autores. A continuación se mencionan dichos taxones, su definición filogenética y la referencia bibliográfica correspondiente.

Dinosauria: el clado más chico que incluye a *Iguanodon bernissartensis* Boulenger in Beneden 1881 (Ornithischia: Euornithopoda), *Megalosaurus bucklandii* Mantell 1827 (Theropoda: Megalosauroidea) y *Cetiosaurus oxoniensis* Phillips 1871 (Sauropodomorpha) (Langer et al., 2020).

Saurischia: el clado más grande que incluye a *Allosaurus fragilis* Marsh 1877 (Theropoda: Carnosauria) y *Camarasaurus supremus* Cope 1877 (Sauropodomorpha), pero no a *Stegosaurus stenops* Marsh 1887 (Ornithischia: Stegosauridae) (Gauthier et al., 2020).

Theropoda: el clado más grande que incluye *Allosaurus fragilis* Marsh 1877 (Theropoda: Carnosauria) pero no a *Plateosaurus engelhardti* Meyer 1837

(Sauropodomorpha) y *Heterodontosaurus tucki* Crompton y Charig 1962 (Ornithischia) (Naish et al., 2020).

Herrerasauridae: clado basado en el nodo, que incluye a *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Novas, 1992a; Langer et al., 2010).

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

Coelophysoidea: clado basado en el tallo, que incluye *Coelophysis bauri* (Cope, 1887) pero no *Ceratosaurus nasicornis* Marsh, 1884 (Ezcurra, 2017)

Averostra: clado basado en el nodo, que incluye a *Ceratosaurus*, Neornithes, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes (Ezcurra y Novas, 2007).

Ceratosauria: clado basado en el tallo, que incluye a todos los neoterópodos más cercanos a *Ceratosaurus* que a Neornithes (Rowe, 1989).

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

Noosauridae: clado basado en el tallo, que incluye a todos los abelisauroideos más cercanamente emparentados con *Noasaurus* que con *Carnotaurus* (Wilson et al., 2003).

Elaphrosaurinae: clado basado en el tallo, que incluye todos los noasáuridos más cercanos a *Elaphrosaurus* que a *Noasaurus*, *Abelisaurus*, *Ceratosaurus*, o *Allosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016).

Noosaurinae: clado basado en el tallo, que incluye todos los noasáuridos más cercanos a *Noasaurus* que a *Elaphrosaurus*, *Abelisaurus*, *Ceratosaurus*, o *Allosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016).

Abelosauridae: clado basado en el tallo, que incluye a todos los abelisauroideos más cercanamente emparentados con *Carnotaurus* que con *Noasaurus* (Wilson et al., 2003).

Majungosaurinae: clado basado en el tallo, que incluye los abelisáuridos más cercanos a *Majungasaurus crenatissimus* que a *Carnotaurus sastrei* (Tortosa et al., 2013).

Carnosaurinae: clado basado en el tallo, que incluye a todos los abelisáuridos más cercanamente emparentados con *Carnotaurus* que con *Abelisaurus* (Serenó, 1998).

Brachyrostra: clado basado en el tallo, que incluye a todos los abelisáuridos más cercanamente emparentados con *Carnotaurus* que con *Majungasaurus* (Canale et al., 2009).

Furileosauria: clado basado en el tallo, que incluye a *Carnotaurus sastrei* pero no a *Ilokelesia aguadagrandensis*, *Skorpiovenator bustingorryi* o *Majungasaurus crenatissimus* (Filippi et al., 2016).

Tetanuræ: clado basado en el tallo, que incluye a todos los neoterópodos más cercanos a Neornithes que a *Ceratosaurus* (Gauthier, 1986).

Allosauroidea: clado basado en el tallo, que incluye a todos los neotetanuros más cercanamente emparentados a *Allosaurus* que a Neornithes (Brusatte y Sereno, 2008).

Coelurosauria: clado basado en el tallo que incluye a todos los neotetanuros más cercanamente emparentados a Neornithes que a *Allosaurus* (Serenó, 1998).

3. Ejemplares consultados e instituciones donde están resguardados

En los dos subcapítulos siguientes se mencionarán todos los ejemplares utilizados con propósito descriptivo y/o comparativo.

3.1. Abreviaturas institucionales

AM, Australian Museum, Sydney, New South Wales, Australia;

CPP, Centro de Pesquisas Paleontológicas Llewellyn Ivor Price, Peirópolis, Minas Gerais, Brasil;

DMNH, Denver Museum of Natural History, Denver, Estados Unidos;

ISIR, Indian Statistical Institute, Calcuta, India;

MACN-Pv, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Nacional de Paleovertebrados, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina;

MAU, Museo Municipal Argentino Urquiza, Rincón de Los Sauces, Neuquén, Argentina;

MB, Museum fur Naturkunde, Berlin, Alemania;

MCF, Museo Municipal Carmen Funes, Plaza Huinca, Neuquén, Argentina;

MGUP MEGA, Museo di Geologia e Paleontologia, Universita di Palermo, Palermo, Italia;

MHNM KK, Natural History Museum of Marrakech, Marrakech, Marruecos;

MLL, Museo Municipal de Las Lajas, Las Lajas, Neuquén, Argentina;

MMCh, Museo Municipal Ernesto Bachmann, Villa El Chocón, Neuquén, Argentina;

MMR/UFU-PV, Museu de Minerais e Rochas, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil;

MOZ, Museo Provincial Prof. Dr. Juan A. Olsacher, Zapala, Neuquén, Argentina;

MPCA, Museo Provincial Carlos Ameghino, Cipoletti, Río Negro, Argentina;

MPCM, Museo Paleontologico Cittadino di Monfalcone, Gorizia, Italia;

MPCN, Museo Patagónico de Ciencias Naturales, General Roca, Río Negro, Argentina;

MPEF, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Chubut, Argentina;

MPM, Museo Padre Manuel Jesús Molina, Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina;

MPMA, Museu de Paleontologia de Monte Alto, São Paulo, Brazil;

MPUR, Museo di Paleontologia Universita’ di Roma, Roma, Italia;

MSNM, Museo di Storia Naturale di Milano, Milano, Italia;

MUC, Museo Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Neuquén, Argentina;

NCSM, North Carolina Museum of Natural Sciences, Raleigh, North Carolina, Estados Unidos;

NMV, Museum Victoria Palaeontology Collection, Melbourne, Australia;

OLPH, Olphin collection, Museo Geologico e Paleontologico “Gaetano Giorgio Gemmellaro”, Università degli Studi di Palermo, Palermo, Italia;

SGS, Paleontological Collection of the Saudi Geological Survey, Jeddah, Arabia Saudita;

UFRJ-DG-R, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil;

UMNH, Utah Museum of Natural History, Salt Lake City, Utah, USA;

UNPSJB, Universidad Nacional de Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina;

YPM, Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Estados Unidos

3.2. Ejemplares revisados personalmente

Abelisaurus comahuensis, (MPCA-PV-18 11908)-ejemplar holotipo;

Carnotaurus sastrei, (MACN-PV-CH 894)-ejemplar holotipo;

Ekrixinatosaurus novasi, (MUC-PV-294)-ejemplar holotipo;

Eoabelisaurus mefi, (MPEF PV 3990)-ejemplar holotipo;

Huinculsaurus montesi, (MCF-PVPH-36)-ejemplar holotipo;

Ilokelesia aguadagrandensis, (MCF-PVPH-35)-ejemplar holotipo;

Lajasvenator asheriae (MLL-PV-Pv-007)-ejemplar holotipo;

Ligabueino andesi, (MACN-PV-N 42)-ejemplar holotipo;

Mapusaurus roseae (MCF-PVPH-108)-ejemplar holotipo;
Murusraptor barrosaensis (MCF-PVPH-411)-ejemplar holotipo;
Quilmesaurus curriei, (MPCA PV 100)-ejemplar holotipo;
Skorpiovenator bustingorryi, (MMCh PV 48)-ejemplar holotipo;
Velocisaurus unicus, (MUCPv 41)-ejemplar holotipo;
Velocisaurus unicus, (MPCN PV 370)-ejemplar asignado;
Viavenator exxoni, (MAU PV LI 530)-ejemplar holotipo;
Xenotarsosaurus bonapartei, (UNPSJB PV 184)-ejemplar holotipo;
Abelisauroidea indet., (MCF-PVPH-53);
Abelisauroidea indet., (MPEF PV 1699);
Abelosauridae indet., (MACN-PV-RN 1012);
Abelosauridae indet., (MAU PV LI 547);
Abelosauridae indet., (MCF-PVPH-237);
Abelosauridae indet., (MCF-PVPH-421);
Abelosauridae indet., (MCF-PVPH-380);
Abelosauridae indet., (MMCh PV 69);
Abelosauridae indet., (MMCh PV 255);
Abelosauridae indet., (MPCN PV 69);
Abelosauridae indet., (MPM 99);

3.3. Especímenes consultados a partir de la bibliografía

Acrocanthosaurus atokensis: Stovall y Langston, 1950;
Aerosteon riocoloradensis: Sereno et al., 2008;
Arcovenator escotae: Tortosa et al., 2013;
Austrocheirus isasii: Ezcurra et al., 2010;

Carcharodontosaurus saharicus: Depéret y Savornin, 1925;

Chenanisaurus barbaricus: Longrich et al., 2017;

Coelophysis bauri: Colbert, 1989; Spielmann et al., 2007;

“*Syntarsus*” *kayentakatae*: Rowe, 1989;

Megapnosaurus rhodesiensis: Ivie et al. 2001 (Raath, 1977);

Dahalokely tokana: Farke y Sertich, 2013;

Dilophosaurus wetherilli: Welles, 1984; Marsh y Rowe, 2020;

Genusaurus sisteronis: Accarie et al., 1995;

Herrerasaurus ischigualastensis: Reig, 1963; Novas, 1993; Sereno, 1993; Sereno y Novas, 1993;

La Boucharde espécimen: Allain y Suberbiola, 2003;

Majungasaurus crenatissimus: Lavocat, 1955 (Depéret, 1896); Carrano, 2007; O’Connor, 2007; Smith, 2007; Sampson y Witmer, 2007; Burch y Carrano, 2012; Burch, 2017;

Masiakasaurus knopfleri: Sampson et al., 2001; Carrano et al., 2002; Carrano et al., 2011;

Megaraptor namunhuaiquii: Novas, 1998; Calvo et al., 2004b;

Neovenator salerii: Hutt et al., 1996; Brusatte et al., 2008;

Rahiolisaurus gujaratensis: Novas et al., 2010;

Rajasaurus narmadensis: Wilson et al., 2003;

Sinraptor dongi: Currie y Zhao, 1993; Currie, 2006;

Streptospondylus altdorfensis: Allain, 2001;

Tarascosaurus salluvicus: Le Loeuff y Buffetaut, 1991;

Thanos simonattoi: Delcourt y Iori, 2018;

Torvosaurus tanneri: Galton y Jensen, 1979;

Tyrannosaurus rex: Osborn, 1905; Brochu, 2003;

Vespersaurus paranaensis: Langer et al., 2019;

Abelisauroidea indet. (CPP 174/692/893; Novas et al., 2008);

Abelisauroidea indet. (MPCA PV 56; Novas y Bandyopadhyay, 2001);

Abelisauroidea indet. (MCT 1783-R; Machado et al., 2013);

Abelisauroidea indet. (MPMA 27-0001-02; MPMA 08-0069-13; Méndez et al., 2014);

Abelisauroidea indet. (MSNM V5255; MSNM V5256; MSNM V6418; MSNM V6419; MSNM V6420; Manganuco et al., 2008);

Abelisauroidea indet. (MPCM 13573; Novas et al., 2005);

Abelisauroidea indet. (MTM PAL 2011.17; Ósi y Buffetaut, 2011);

Abelosauridae indet. (CCP-; Candeiro et al., 2006a; 2012);

Abelosauridae indet. (ISIR 657; Méndez et al., 2010);

Abelosauridae indet. (MGUP MEGA002; Gemmellaro, 1921; Smith y Lamanna, 2006);

Abelosauridae indet. (MHNM KK 04; Zitouni et al., 2019);

Abelosauridae indet. (MMR/UFU-PV 0006; Candeiro et al., 2006b);

Abelosauridae indet. (MPUR NS 153/01-02; Porchetti et al., 2011);

Abelosauridae indet. (OLPH 025; Chiarenza y Cau; 2016);

Abelosauridae indet. (SGS 0090; Kear et al., 2013);

Abelosauridae indet. (UFRJ-DG 371-Rd; Candeiro et al., 2004);

Avetheropoda indet. (AM F112816; Brougham et al., 2019);

Neovenatoridae indet. (NMV P08096; Benson et al., 2012);

4. Confección de láminas y tablas de medidas

Para la elaboración de las láminas se obtuvieron fotografías de las distintas vistas de cada hueso. Las fotografías fueron obtenidas mediante una cámara fotográfica marca Nikon D3100, y tanto para la edición de las mismas como para el armado de las láminas se utilizó el programa Photoshop CS Versión 6.0 con una resolución de 600 dpi. Las fotos de algunos ejemplares (e.g. *Allosaurus*, *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus*) fueron cedidas por el Dr. J. Canale (MMCh).

Los materiales óseos de *Aucasaurus garridoi* y otros especímenes comunicados en esta tesis fueron medidos con un calibre de mano (error de 0,02), y las medidas se expresaron en centímetros. Se elaboraron varias tablas para cada espécimen, que reúnen las medidas consideradas más importante e informativas de cada hueso (ver MATERIAL SUPLEMENTARIO 1).

Para los cortes histológicos la metodología utilizada está explicada en el capítulo de Histología de *Aucasaurus garridoi* (ver CAPÍTULO 5-HISTOLOGÍA DE LOS HUESOS AXIALES Y APENDICULARES DE *AUCASAUROS GARRIDOI* MCF-PVPH-236), y se ha utilizado la escala presente en el objetivo del microscopio electrónico. Asimismo, la metodología utilizada para el análisis filogenético está descrita en el capítulo filogenético (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA).

4.1. Terminología y abreviaturas de las estructuras anatómicas utilizadas en el texto y en las láminas.

1dmx: primer diente maxilar

1dpx-4dpx: primero al cuarto diente

8dmx: octavo diente maxilar

premaxilar

12dmx: decimosegundo diente maxilar

1dr-5dr: primera hasta la quinta vértebra dorsal	IIIId: tercer dedo
1end: espina neural de la primera vértebra dorsal	IVd: cuarto dedo
6end: espina neural de la sexta vértebra dorsal	VIII: foramen para el pasaje del Nervio Craniano VIII
11dr: decimoprimerá vértebra dorsal	XII: foramen para el pasaje del Nervio Craniano XII
12dr: decimosegunda vértebra dorsal	a: alvéolo
1pt: proceso transverso de la primera vértebra sacra	A: astrágalo
2pt: proceso transverso de la segunda vértebra sacra	abp: abultamiento del postorbital
1ptvs-6ptvs: procesos transversos de la primera vértebra sacra hasta la sexta	AC: astrágalo-calcáneo
1sc: primera vértebra sacra	ac: acetábulo
2sc: segunda vértebra sacra	acdl: lámina centrodiapofiseal anterior
3sc: tercera vértebra sacra	acpl: lámina centroparapofiseal anterior
6sc: sexta vértebra sacra	acr: acromion
5vc: quinta vértebra caudal	agm: articulación gastralias medias
6vc: sexta vértebra caudal	ah: arco hemal
12vc: decimosegunda vértebra caudal	amg: ala medial de la gastralia
13vc: decimotercera vértebra caudal	AnC: ángulo de la corona
4°tr: cuarto trocánter	ant: antitrocánter
Id: primer dedo	apc: ala pterigoidea del cuadrado
IId: segundo dedo	BSF: Parabasiesfenoides
	BO: basioccipital
	bor: bóveda de la órbita
	C: calcáneo
	c: cresta

caah: cresta anterior del arco hemal	cint: cresta intercostal
cap: capítulo	cisil: contacto isquion-ilion
capi: cresta anteroproximal del isquion	cl: cóndilo lateral
card: carpal distal	clc: cóndilo lateral del cuadrado
cbo: cavidad del bulbo olfatorio	clh: cóndilo lateral del húmero
cc: cresta cnemial	cm: cóndilo medial
cce: capa circunferencial externa	cmc: cóndilo medial del cuadrado
ccu: cresta cuadrática	cmh: cóndilo medial del húmero
cdc: cóndilo dorsal del cuadrado	cmint: cresta de la membrana interósea
cdcap: cresta distal del capítulo	cmldf: cresta mediolateral distal del fémur
cdf: fosa centrodiapofiseal	cmry: cresta medial de la rama yugal
cdmi: crestas dorsomediales del ilion	cn: canal neural
cdl: lámina centrodiapofiseal	cnv: canal vascular
cdp: cresta deltopectoral	CO: coracoides
cdpp: canal distal del pie púbico	co: cresta ósea de la fíbula
cdt: cresta distal de la tibia	coc: cóndilo occipital
cem: cresta epicondilar medial	colf: conducto olfatorio
cf: <i>crista fibularis</i>	con: concavidad del canal neural
cfe: cabeza femoral	cp: cresta proximal
cfi: cóndilo fibular	cpaf: fosa centroparapofiseal
cfr: cuerno frontal	cpah: cresta posterior arco hemal
cg: cavidad glenoidea	cpcd: cresta posterior de los cóndilos distales
ch: canal hemal	
chu: cabeza humeral	
cic: cresta intercondilar	

epcf: cresta posterior de la cabeza femoral

epdi: cresta posterodistal del isquion

epdmm: cresta proximodistal del maléolo medial

epmt: cresta proximomedial de la tibia

epol: lámina centropostzigapofiseal

eprasur: contacto prearticular-surangular

cprf: fosa centroprezigapofisial

cprl: lámina centropoprezigapofisial

cr: cavidad de resorción

cra: condilo radial

crc: canal para el receso columelar

crl: cresta lateral

crn: cresta nucal

cs: costilla sacra

csa: cresta supracetabular

csag: cresta sagital

csctf: cresta secundaria de la cresta tibiofibular

cso: cresta supraoccipital

css: costilla sacra

ct: cóndilo tibial

ctf: cresta tibiofibular

ctic: cresta transversal intercondilar

ctl: lámina capitotubercular

CU: Cuadrado

cul: cóndilo ulnar

cvm: cresta ventromedial

cvl: cresta ventrolateral

cvpt: cresta ventral del proceso transverso

CY: Cuadradoyugal

d: diente

del: ducto endolinfático

delp: delantal púbico

df: domo frontal

dlev: depresión lateral del cuerpo vertebral

dm: depresión medial

dn: depresión neumática

dp: diapófisis

dpv: depresión proximoventral

dr: diente de remplazo

dvco: depresión ventral del cóndilo occipital

ecf: escalón de la cabeza femoral

ectc: ectepicóndilo

ed: escalón distal

edc: extremo distal de la costilla	fb: fosa <i>brevis</i>
emct: escalón medial del cóndilo tibial	fc: foramen cuadrático
en: espina neural	fcah: faceta de contacto para el arco hemal
ens: espina neural sacra	fco: fosa <i>cuppediticus</i>
ent: ensanchamiento de la tibia	fct: foramen chorda tympani
entc: entepicóndilo	fcvc: faceta de contacto para la vértebra caudal
EO: exoccipital	feant: fenestra antorbital
ep: eminencia parietal	feint: fenestra infratemporal
epi: epipófisis	fen: fosa externa de la narina
epri: lámina epipofiseal prezigapofiseal	fgl: fosa glenoidea del surangular
ES: escápula	fi: fosa hiperextensora
ESC: Escamoso	fint: fosa intercondilar
ev: eminencia vestibular	fl: fosa lateral
F: fíbula	flc: fosa del ligamento colateral
f: fosa	fm: fosa medial
f I-1: primera falange del primer dedo	fn: foramen nutricio
f II-1: primera falange del segundo dedo	fni: fragmento nasal izquierdo
f III-1: primera falange del tercer dedo	fnl: foramen nasolacrimal
f III-2: segunda falange del tercer dedo	fnv: foramen vascular
f IV-1: primera falange del cuarto dedo	fo: foramen obturador
fad: fosa aductora	foant: fosa antorbital
faf: faceta articular para la fíbula	for: foramen
fapa: faceta articular para el proceso ascendente del astrágalo-calcáneo	forco: foramen coracoideo

fost: fosa supratemporal	li: línea intermuscular
fplf: fenestra postorbital-lacrimal-frontal	lia: línea intermuscular anterior
fpopi: fosa posterproximal del isquion	lil: línea intermuscular lateral
fpp: fosa posterior del parietal	lip: línea intermuscular posterior
fps: foramen posterior del surangular	lo: laguna de osteocito
FR: Frontal	lr: línea de resorción
fS: fibras de Sharpey	m.amb: sitio anclaje musculus ambiens
fsg: fosa supraglenoidea	m.ame: sitio de anclaje del musculus aductor mandibulae externus
fst: fenestra supratemporal	m.bb: sitio anclaje musculus bíceps brachii
fv: fosa ventral	Mc-I: metacarpiano I
fvc: foramen para la vena cerebral	Mc-II: metacarpiano II
fvp: fosa ventral del postorbital	Mc-III: metacarpiano III
ha: hipantro	Mc-IV: metacarpiano IV
ho: hipósfeno	m.cfb: sitio anclaje musculus caudofemoralis brevis
hpr: hoja preacetabular	m.cbr: sitio anclaje musculus coracobrachialis
IL: Ilion	m.ds: sitio anclaje musculus deltoideus scapularis
ina: intercentro del atlas	m.edl: sitio anclaje musculus extensor digitorum longus
inax: intercentro del axis	m.fmt: sitio anclaje musculus femorotibialis
IS: Isquion	
LA: Lacrimal	
la: lámina accesoria	
lap: lámina del postorbital	
ld: labio distal	
ldr: labio distal del radio	

m.fti3: sitio anclaje musculus flexor
tibialis internus 3

m.gpl: sitio anclaje musculus
gastrocnemius pars lateralis

m.gpm: sitio anclaje musculus
gastrocnemius pars medialis

m.ife: sitio anclaje musculus
iliofemoralis externus

m.ilfb: sitio anclaje musculus
iliofibularis

m.istr: sitio anclaje musculus
ischiotrochantericus

m.it: sitio anclaje musculus iliotibialis

m.ite: sitio anclaje musculus
iliotrochantericus caudalis

m.ld: sitio anclaje musculus latissimus
dorsi

m.sc: sitio anclaje musculus
sternocoracoideus

m.tbl: sitio anclaje musculus tríceps
brachii longus

m.tbm: sitio anclaje musculus tríceps
brachii medialis

m.tbs: sitio anclaje musculus tríceps
brachii scapularis

ml: maléolo lateral

mlfg: mitad lateral de la fosa glenoidea

mm: maléolo medial

mmfg: mitad medial de la fosa
glenoidea

Mt-I: Metatarsiano I

Mt-II: Metatarsiano II

Mt-III: Metatarsiano III

Mt-IV: Metatarsiano IV

Mt-V: Metatarsiano V

MX: Maxilar

N: Nasal

na: narina

nrp: neurapófisis

od: proceso odontoides

op: osteona primaria

OR: órbita

os: osteona secundaria

OTF: orbitoesfenoides

pa: proceso ascendente

paah: proceso anterior del arco hemal

pacdf: fosa centrodiapofiseal
parapofiseal

padi: proceso anterodistal del isquion

PA/FR: contacto parietal/frontal

PA/SO: contacto parietal/supraoccipital	pdcc: proceso distal de la cresta cnemial
pamx: proceso ascendente del maxilar	pdg: proceso distal de la gastralía
panden: proceso anterodorsal de la espina neural	pdl: proceso dorsolateral
pane: proceso anterior de la epipófisis	pdp: proyección dorsoproximal
panen: proceso anterior de la espina neural	pf: paquete de fibras
panf: pared anterior de la fíbula	pga: proceso a gancho del atlas
panpt: proceso anterior del proceso transversal	pji: pedúnculo isquiático del ilion
pars: proceso articular del surangular	piis: pedúnculo iliaco del isquion
pat: patología	pilp: pedúnculo iliaco del pubis
pavi: proceso anteroventral del ilion	pina: proceso interespinoso accesorio
pbcen: proceso basal anterior de la espina neural	pint: placas interdentes
pc: protuberancia del calcáneo	pis: pie isquiático
pcdl: lámina centrodiafiseal posterior	pisp: pedúnculo isquiático del pubis
pcl: proceso anterolateral	pl: pleurocelo
pcmm: proceso del condilo medial mandibular del cuadrado	plin: proceso para el ligamento interespinosos
pcpl: lámina centroparapofiseal posterior	plpr: proceso lateral de la prezygapophysis
pcvc: proceso posteroventral del coracoides	pm: proceso maxilar
	PMX: Premaxilar
	pn: proceso nasal
	PO: Postorbital
	pocdf: fosa centrodiafiseal postzigapofiseal

podl: lámina postzigodiapofiseal	ppopt: proceso posterior del proceso transversal
pol: proceso olécranon	pppo: prominencia proximoposterior
POP: Proceso Paraoccipital	ppse: proceso posterior de la epipófisis
poz: postzigapófisis	ppu: pedúnculo púbico
pp: parapófisis	ppub: pie púbico
ppan: prominencia proximoanterior	ppvcy: proceso posteroventral del cuadradoyugal
ppc: proceso posterior del cuadrado	ppvp: proceso posteroventral del postorbital
ppden: proceso posterodorsal de la espina neural	PRA: Prearticular
ppdl: lámina paradiapofiseal	prcdf: fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal
ppexo: proceso posterior del exoccipital	prdl: lámina prezigodiapofiseal
ppfant: pilar posterior de la fosa antorbital	pret: proceso retroarticular
ppi: pedúnculo púbico del ilion	PRF: Prefrontal
ppil: proceso posterior del ilion	PRO: proótico
ppis: pedúnculo púbico del isquion	prrt: protuberancia
ppmn: proceso premaxilar del nasal	prz: prezigapófisis
ppmtIV: proceso posterior del metatarsiano IV	psol: proceso suborbital del lacrimal
ppmx: proceso palatal del maxilar	pt: proceso transversal
ppoden: proceso posterodorsal de la espina neural	PTR: pterigoides
ppoen: proceso posterior de la espina neural	pt1°s: proceso transversal de la primera vértebra sacra
ppof: pared posterior de la fíbula	PU: Pubis

px/mx: articulación premaxilar/maxilar	rrmn: ranura para la rama maxilar del nasal
pva: proceso ventral del atlas	rt: repisa trocantérica
pvp: proyección ventroproximal	ry: rama yugal
r: rugosidad	s: sínfisis
RA: Radio	saF: superficie articulación fíbula
ral: rama anterior del lacrimal	sat: superficie articulación tibia
rbl: repisa <i>brevis</i> lateral	scac: surco anterior del astrágalo-calcáneo
rbm: repisa <i>brevis</i> medial	scax: superficie de contacto para el axis
rcb: receso del basiesfenoides	scc: superficie de contacto para el cuadrado
rcye: rama cuadradoyugal del escamoso	scco: superficie de contacto para el cóndilo occipital
rdlp: repisa dorsolateral del postorbital	sce: superficie de contacto para el escamoso
rep: rama escamosa del postorbital	scf: superficie de contacto para el frontal
rfl: receso flocular	scin: superficie de contacto internasal
rli: reborde lateral del ilion	scl: superficie de contacto para el lateroesfenoides
rll: repisa lateral del lacrimal	sclg: superficie de contacto para el lacrimal
rlp: rama lacrimal del postorbital	scp: superficie de contacto para el postorbital
rlpo: repisa lateral del postorbital	
rlpt: rugosidad lateral del proceso transverso	
rls: repisa lateral del surangular	
rn: receso neumático	
rp: rugosidad proximal	
rpdp: rugosidad posterodorsal del proceso transverso	
rpl: rama postorbital del lacrimal	

scMt-I: superficie de contacto para el Metatarsiano I

scMt-II: superficie de contacto para el Metatarsiano II

scMt-III: superficie de contacto para el Metatarsiano III

scMt-IV: superficie de contacto para el Metatarsiano IV

scPRF: superficie de contacto para el prefrontal

sCY: superficie de contacto para el cuadradoyugal

sec: sutura escapulocoracoides

sES: superficie de contacto para el escamoso

sf: sutura frontal

sg: surco de la gastralia

sic: surco intercondilar

sicc: surco intercondilar del cuadrado

sif: sutura interfrontal

sin: sutura internasal

sip: sutura ilion/pubis

sld: surco lateral del dentario

slo: surco ligamento oblicuo

sLTF: superficie de contacto para el lateroesfenoides

smp: sínfisis medial del pubis

sN: superficie de contacto para el prefrontal

snc: sutura neurocentral

spah: surco posterior arco hemal

spof: fosa espinopostzigapofiseal

spol: lámina espinopostzigapofiseal

sprf: fosa espinoprezigapofiseal

sprl: lámina espinoprezigapofiseal

spt: septo

stac: surco transversal del astrágalo-calcáneo

SUR: Surangular

sv: surco ventral

svco: superficie ventral del cóndilo occipital

svd: surco vascular dorsal

svp: surco vascular proximal

svv: surco vascular ventral

sYU: superficie de contacto para el yugal

t: tubérculo

ta: trocánter accesorio

tab: tabique

tb: túbera basal

tcc: tubérculo de la cresta cnemial

tcr: trocánter anterior

td-III: tarsal distal III

tdr: tubérculo distal rugoso

tif: tubérculo iliofibularis

tint: tuberosidad interna

tm: trocánter mayor

tmy: tubérculo mayor

tp: tuberosidad posterior

tpf: tubérculo proximal de la fibula

tr: tróclea

tra: trabéculas

tso: tuberosidad del supraoccipital

tub: tuberculum

u: ungueal

UL: Ulna

v: marca de una vena

YU: Yugal

CAPÍTULO 4-OSTEOLOGÍA DE *AUCASAURUS GARRIDOI* MCF-PVPH-236

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroidea (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Abelisauridae Bonaparte y Novas, 1985 *sensu* Wilson et al. (2003)

Carnosaurinae Sereno, 1998 *sensu* Sereno (1998)

Brachyrostra Canale, Scanferla, Agnolin y Novas, 2009 *sensu* Canale et al. (2009)

Furileosauria Filippi, Méndez, Juárez-Valieri y Garrido, 2016 *sensu* Filippi et al. (2016)

Aucasaurus Coria, Chiappe y Dingus, 2002

Aucasaurus garridoi Coria, Chiappe y Dingus, 2002

1.1. Holotipo

El espécimen holotipo de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 está constituido por: premaxilar derecho, maxilar derecho, nasal derecho, lacrimal derecho, postorbital derecho, cuadradoyugal derecho, cuadrado derecho, ambos frontales, fragmentos de los parietales, supraoccipital, exoccipital, basioccipital, parabasiesfenoides, proótico derecho, ambos lateroesfenoides, ambos orbitoesfenoides, elementos etmoidales, prearticular derecho, surangular derecho, articular derecho, dientes aislados, atlas, fragmentos de vértebras cervicales, desde la primera hasta la sexta vértebra dorsal, vértebras dorsales posteriores muy fragmentarias, sacro, desde la primera hasta la decimotercera vértebra caudal, varios fragmentos de vértebras caudales medias y posteriores, fragmentos de costillas cervicales y dorsales, fragmentos de gastralias,

desde el primero hasta el decimosegundo arco hemal, ambas escápulas, coracoides, húmeros, ulnas y radios, un carpal distal, metacarpianos I-IV derechos, metacarpianos I-III izquierdos, falanges manuales derechas I-1, II-1, II-2, III-1 y IV-1, y falange manual izquierda I-1, más una posible falange IV-1 izquierda, ambos iliones, pubis, isquiones, fémures, tibias, fíbulas, astrágalo-calcáneos, tarsales distales (probablemente el tercero de ambos lados), metatarsianos I-V, falanges pedales derechas I-1, I-2, II-1, III-1, III-2, IV-3, IV-4 y IV-5, y las falanges pedales izquierdas I-1, I-2, II-1, II-2, II-3, III-1, III-2, III-3, III-4, IV-1, IV-2, IV-3, IV-4 y IV-5.

1.2. Diagnósis original

Aucasaurus garridoi (MCF-PVPH-236) fue diagnosticado por Coria et al. (2002) como un terópodo carnotauro (término usado para referir a los Carnosaurini, sensu Coria et al, 2002) diferente de *Carnotaurus sastrei* por un rostro y una fenestra antorbital externa más larga anteroposteriormente y más baja dorsoventralmente; una fenestra antorbital externa con un margen ventral horizontal; una exposición completa lateral de la fenestra maxilar; abultamientos frontales en lugar de cuernos; y un margen ventral del maxilar de forma sigmoide.

1.3. Diagnósis revisada

Aucasaurus garridoi (MCF-PVPH-236) se distingue de otros terópodos por presentar las siguientes autapomorfías (*) y combinación única de estados de carácter: proceso posterior del maxilar largo anteroposteriormente con una relación largo anteroposterior/largo fémur mayor a 0,5, y margen ventral del maxilar de forma sigmoidea siendo la mitad anterior fuertemente convexa y la mitad posterior fuertemente cóncava, distinta de la condición observada en algunos megalosáuridos o

tiranosáuridos en los que el punto de transición de convexo a cóncavo es más anterior o más posterior respectivamente (*); cuadradoyugal con un proceso posterior puntiagudo dirigido medioventralmente (*); área de contacto para la rama posteroventral del yugal ocupando mayoritariamente la superficie lateral del cuadradoyugal (*); cuadrado con vástago sigmoideo en vista lateral (*); presencia de forámenes lateralmente a la base de la espina neural en las vértebras caudales anteriores más posteriores, y vértebras caudales medias (presente también en *Acrocanthosaurus* y *Giganotosaurus*); tubérculo lateral a las prezigapófisis de las vértebras caudales medias (presente también en *Aoniraptor*); marcada rugosidad, a veces bajo la forma de un tubérculo prominente, en el borde lateral de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y medias (*); primeros cuatro arcos hemales abiertos proximalmente (*); marca en la superficie anterior y posterior del vástago del húmero para el anclaje del *M. triceps brachii medialis* (*); húmero con una fosa intercondilar en vista anterior profunda, y delimitada medialmente y lateralmente por dos marcadas crestas que conectan los cóndilos distales a la diáfisis (*); cóndilo ulnar del húmero extremadamente desarrollado anteriormente y distalmente con un contorno triangular en vista medial (*); superficie proximal del radio de forma ovalada, estrecha mediolateralmente y terminando posteriormente en forma puntiaguda (*); completa fusión entre las dos mitades del pie púbico (presente también en *Masiakasaurus*); pie púbico con la región anterior más larga que la región posterior (presente también en los siguientes taxones, *Microvenator*, *Avimimus*, *Deltadromeus*, oviraptorosaurios, therizinosaurios, y tiranosáuridos); extremo posterior del pie púbico con un escalón en la superficie dorsal (*); superficie proximal de fémur con una protuberancia en el borde anterior y otra más desarrollada en el borde posterior (posiblemente presente también en “*Syntarsus*” *kayentakatae*; Rowe 1989); trocánter anterior con el extremo anterior dirigida medialmente y con dos protuberancias en la

superficie lateral, una proximal y otra distal (considerada como trocánter accesorio) (*); metatarsiano IV con un contorno de la superficie proximal en forma de coma y un importante desarrollo del proceso posteromedial (*); metatarsiano IV con cóndilos distales en vista posterior, se unen mediante una cresta (*).

1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica

En esta tesis se hace referencia a cualquier hallazgo en el Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina como perteneciente al Grupo Neuquén, tomando en consideración las inferencias estratigráficas y sedimentológicas de Garrido (2010). Según este autor, el Grupo Neuquén está datado como Cenomaniano-Campaniano, y propone una subdivisión del mismo en nueve formaciones, en lugar de siete (Cazau y Uliana, 1973; Uliana y Dellapé, 1981; Ramos 1981) (Fig. 2.3).

El sitio de Auca Mahuevo se encuentra a 120 km al NO de la ciudad de Neuquén en el extremo noreste de la provincia homónima, en Argentina (Fig. 4.1A, B). Esta localidad es famosa por la abundancia de huevos y embriones de saurópodos (Chiappe et al., 1998, 2000). La sección de 140 m de espesor que contenía los restos de *Aucasaurus garridoi* se extiende transicionalmente desde la Formación Anacleto hasta la suprayacente Formación Allen (Fig. 4.1C). La Formación Anacleto comprende la parte inferior de dicha sección, tiene 85 metros de espesor y presenta una edad aproximada de entre 83,5 y 79,5 millones de años, lo que corresponde al Campaniano temprano-medio (Chiappe et al., 1998; Dingus et al., 2000). Está constituida por fangolitas rojas con intercalaciones de areniscas verdes depositadas en un paleoambiente fluvial (Sánchez et al., 2006). Los 45 metros más bajos contienen 4 niveles de lutitas y limolitas que han brindado huevos fosilizados y embriones de saurópodos (Chiappe et al., 1998; Chiappe et al., 2000). El espécimen de *Aucasaurus*

garridoi (MCF-PVPH-236) fue hallado en una unidad laminada inusual, compuesta por varvas de periodicidad desconocida de lutitas gris verdosas y areniscas de grano muy fino a unos 70 metros por encima de la base de la sección que se encuentra cerca de la parte superior de las exposiciones de la Formación Anacleto (Coria et al., 2002) (Fig. 4.1C). Estos estratos se encuentran laminados y presentan restos de artrópodos de agua dulce por lo que representaría un depósito lacustre de aguas poco profundas (Coria et al., 2002). Cabe destacar que en los niveles portadores de nidos y embriones de saurópodos también se han hallado, en asociación con huesos de titanosaurios adultos, piezas dentales que fueron identificadas por Coria y Arcucci (2004) como de un Theropoda indet. Los autores observaron que el material compartiría numerosas características con los dientes maxilares del holotipo de *Aucasaurus garridoi* y no presentarían diferencias significativas con este (Fig. 4.1C).

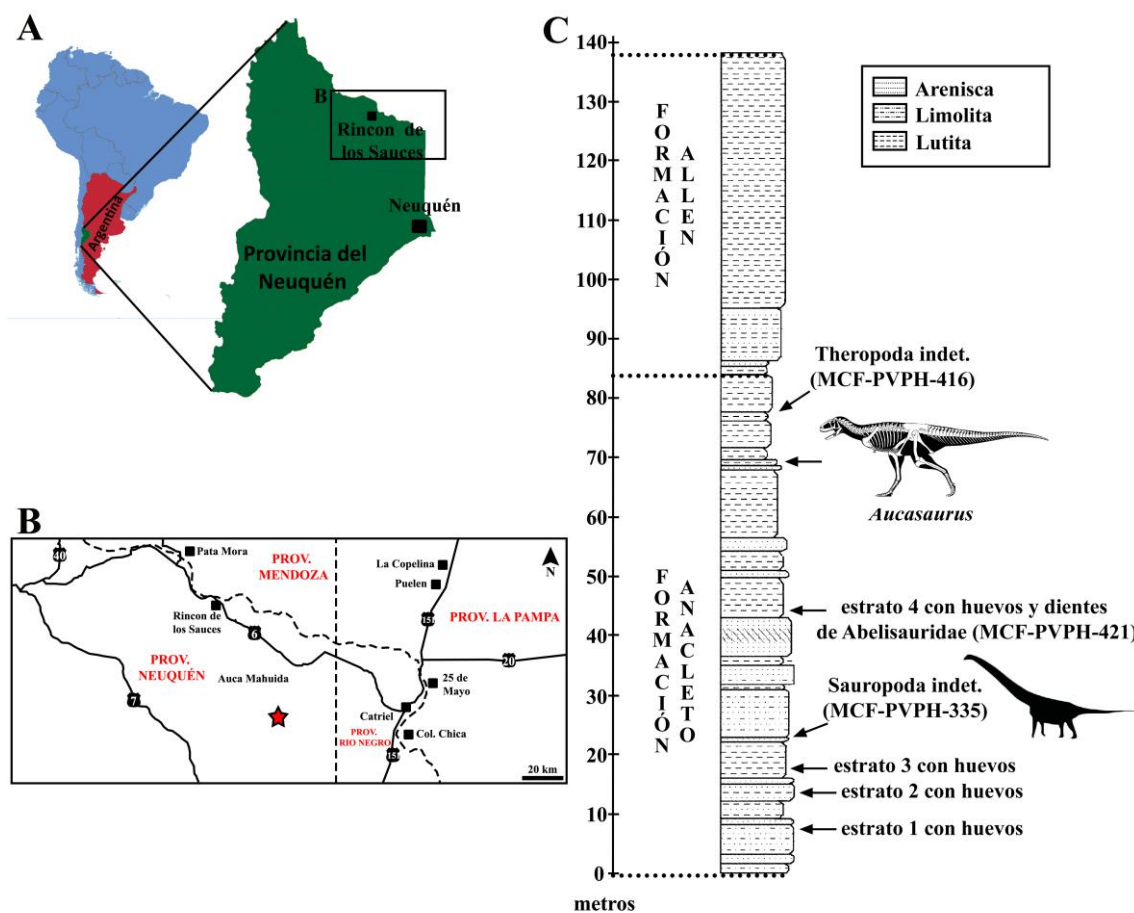


Figura 4.1. Ubicación geográfica (A, B) y estratigráfica (C) del ejemplar tipo de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. (C) modificado de Chiappe et al. (2000). La silueta de *Aucasaurus* fue tomada de <https://www.skeletaldrawing.com/theropods> (Scott Hartman). Los especímenes MCF-PVPH-421 y MCF-PVPH-416 fueron descritos por Coria y Arcucci (2004).

2. Descripción cráneo

2.1. Premaxilar

El premaxilar derecho está casi totalmente preservado. Únicamente le falta la superficie medial por meteorización. Es evidente una deformación diagenética, dado que no presenta la curvatura en la zona de la sínfisis. En general, el premaxilar se puede dividir en tres partes: el cuerpo, el proceso dorsal o nasal y el proceso posterior o maxilar (Fig. 4.2A-E; Tabla 1).

El proceso nasal tiene una longitud igual al borde de la sínfisis anterior (Fig. 4.2A, B, D), y no supera el borde posterior de la narina como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Allosaurus* (Madsen, 1976) y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993). A lo largo de su longitud, el proceso nasal muestra una morfología diferente, siendo más delgado en su parte más anteroventral, más robusto en la parte media y vuelve a acunarse en su extremo posterodorsal. Los procesos nasales de ambos premaxilares se dirigen lateralmente a medida que contactan posteriormente con el nasal. Una condición similar se observa en *Rugops* (Serenio et al., 2004) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2004), donde los procesos nasales de los premaxilares forman una articulación en “W” con los nasales en vista dorsal. La condición observada en *Aucasaurus* difiere de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), donde los procesos nasales se contactan entre sí a lo largo de toda la longitud sin separarse. La morfología de los procesos nasales en *Aucasaurus* también difiere de

Abelisaurus (MPCA PV 11098), donde si bien preservados solamente en su base, se puede inferir que eran mucho más robustos, siendo más profundos anteroposteriormente y anchos transversalmente.

En vista ventral (Fig. 4.2C), la articulación entre premaxilar y maxilar es de tipo “*peg and socket*” donde el premaxilar encaja en el maxilar, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2004), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69.

En vista lateral (Fig. 4.2D), el cuerpo del premaxilar tiene forma rectangular con el eje mayor dirigido dorsoventralmente, como otros abelisáuridos y terópodos (e.g. *Ceratosaurus*, *Abelisaurus*, *Yangchuanosaurus*, y *Torvosaurus*). La superficie es rugosa, con varios surcos y crestas con orientación dorsoventral o ligeramente inclinadas anteroventralmente-posterodorsalmente, y perforada por varios forámenes de diferentes tamaños que se concentran sobre todo en la parte ventral, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 (aunque en este último espécimen, los forámenes también se desarrollan principalmente en la parte central del cuerpo premaxilar). Diferente de *Aucasaurus*, *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) presenta una distribución más homogénea de los forámenes en el cuerpo del premaxilar. En *Aucasaurus* el borde de la sínfisis está orientado en un ángulo de 90 grados con respecto al borde ventral, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Por debajo de la narina externa, la superficie ya no presenta la rugosidad vista en el resto del cuerpo sino que es más bien lisa, formando una fosa. Esta superficie está también presente en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Rugops* (Serenó et al., 2004) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2004), mientras que es más profunda en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El

contacto con el maxilar está parcialmente desplazado hacia la parte posterior, debido a la deformación que sufrió el premaxilar. Sin embargo, parecía tener una leve inclinación anteroventral-posterodorsal, como en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69.

En vista medial (Fig. 4.2E), la superficie del cuerpo del premaxilar está mal preservada. Sólo se conservó parte de la sínfisis a media altura, parte del borde de la narina y del proceso maxilar. Se pueden observar cuatro alvéolos con los respectivos dientes, como la mayoría de los terópodos y distinto a *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) y *Torvosaurus* (Britt, 1991) que tienen tres, o *Allosaurus* (Madsen, 1976) y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) que tienen cinco. Los dientes se encuentran muy fracturados y con varias partes faltantes. Probablemente el segundo diente sea el de mayor tamaño, dado que tiene un mayor ancho mesiodistal, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2004) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, y distinto a *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde el diente más grande es el tercero. Todos los alvéolos excepto el segundo, muestran dientes de remplazo. La superficie de contacto entre los premaxilares es plana y lisa, sin crestas ni surcos, diferente de la superficie altamente rugosa observada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2004), o a la presencia de crestas rectas y oblicuas observadas en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. La parte medial del borde de la narina muestra posteriormente una posible concavidad, posicionada dorsalmente al proceso palatal, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2004) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Además, como en estos dos últimos taxones, en *Aucasaurus* el proceso palatal es una cresta horizontal poco marcada. El proceso maxilar parece ser muy reducido, casi vestigial, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2004), además presenta una superficie rugosa. También se preservó parte del proceso nasal izquierdo, con la superficie de contacto para el nasal expuesta. Ésta misma tiene una concavidad entre dos bordes donde

articulaba la parte medial del nasal. La superficie interna de esa concavidad muestra una leve rugosidad con estrías y crestas paralelas al proceso. No se puede observar si la superficie medial presentaba algún tipo de ornamentación como otros abelisáuridos o era lisa como *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010).

2.2. Maxilar

Se preservó el maxilar derecho casi por completo, careciendo del extremo dorsal del proceso ascendente, el extremo dorsoanterior del contacto con el yugal, y parte de la superficie medial. Además, este hueso sufrió una deformación por compresión en el sentido mediolateral, y la superficie medial presenta un mayor deterioro respecto a la superficie lateral (Fig. 4.2A, C-E; Tabla 1).

En vista lateral (Fig. 4.2D), la superficie muestra la típica rugosidad de los abelisáuridos y carcarodontosáuridos, formada por surcos y crestas en general dirigidas dorsoventralmente. Como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), en *Aucasaurus* no se observan los surcos curvados en la zona media y posterior que si están presentes en *Rugops* (Serenio et al., 2004), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 y el Abelisauridae indet MPUR NS 153/01-02 (Porchetti et al., 2011). La rugosidad se acentúa en la parte ventral del cuerpo y en la parte anterior, por debajo del proceso ascendente. Varios forámenes perforan el cuerpo del maxilar, aunque parece que no son tan numerosos como en otros abelisáuridos y se concentran sobre todo en la zona ventral del cuerpo, en correspondencia con los alvéolos, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), el Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 y el Abelisauridae indet MPUR NS 153/01-02 (Porchetti et al., 2011). El proceso anterior del maxilar es casi inexistente, dado que el borde anterior del proceso ascendente del

maxilar es continuo con el proceso anterior, como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), y diferente del un proceso anterior alto y reducido observado en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247. No es posible observar la superficie de articulación con el premaxilar debido a la erosión y deformación diagenética que ha sufrido el hueso en esta zona. Un proceso anterior ausente y un proceso maxilar del nasal bien desarrollado hacen que el maxilar no participe en la narina externa, como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002, 2011), *Rugops* (Serenó et al., 2004), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), pero diferente a *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Baryonyx* (Charig y Milner, 1997) y *Allosaurus* (Madsen, 1976) donde el maxilar sí participa en el borde de la narina externa. El proceso ascendente del maxilar es reducido anteroposteriormente como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y el borde anterior es casi plano como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247. No obstante, *Aucasaurus* muestra una mayor inclinación posterior del proceso ascendente, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), pero diferente del proceso ascendente casi vertical de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dado que la parte más posterior del proceso ascendente no está preservada, no se puede inferir sobre un posible contacto con el proceso anterior del lacrimal. De la fosa antorbital sólo se preserva la parte posteroventral y una porción de la parte dorsal, sin embargo, parecería estar reducida a la parte rostral y dorsal a la fenestra antorbital (desde el nasal hasta la base del proceso ascendente). Esta reducción de la fosa antorbital se observa en otros

abelisáuridos como *Kryptops* (Serenio y Brusatte, 2008), *Rugops* (Serenio et al., 2004), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 y varios abelisáuridos procedentes de la Formación Lameta (Sampson y Witmer, 2007). Esta condición difiere de *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), donde hay una mayor exposición dorsal y ventral de la fosa, y de *Tralkasaurus* (Cerroni et al., 2020a), donde es más amplia posteriormente. En la parte posterior de la fosa antorbital hay un delgado pilar vertical, tal como se observa en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098). No es posible observar la fenestra promaxilar y tampoco se preservó la lámina lateral del proceso ascendente que oculta dicha fenestra. Sin embargo, parece que estaba ocultada y visible sólo posterolateralmente. Debido a una mala preservación de la lámina medial del proceso ascendente, no se puede discernir la presencia de una fenestra maxilar. La fenestra antorbital interna se presenta, en su parte ventral, al mismo nivel que la externa, como en *Rugops* (Serenio et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), donde se presenta más dorsalmente posicionada. La superficie de contacto para la rama maxilar del nasal está parcialmente expuesta, y se muestra como lisa o ligeramente rugosa. En la base de la rama ascendente presenta una ranura para la inserción de la rama maxilar del nasal, tal como se observa en otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*). *Aucasaurus* presenta una superficie muy amplia para el contacto con el yugal, de manera que no hay contacto entre el maxilar y la rama ventral del lacrimal, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y los tetanuros *Sinraptor* y *Tyrannosaurus* (Currie y Zhao, 1993; Brochu, 2003). Diferente es lo observado en otros

tetanuros como *Torvosaurus* y *Allosaurus*, donde el maxilar contacta el lacrimal (Madsen, 1976; Britt, 1991; Hendrickx y Mateus, 2014b). El borde anterior de esta superficie tiene una inclinación acentuada (más de 45 grados), conllevando también una inclinación elevada de la rama maxilar del yugal y una completa exposición lateral del yugal. Esta condición está presente en varios abelisáuridos, como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247 y el *Abelisauridae* indet MPUR NS 153/01-02 (Porchetti et al., 2011), pero diferente de *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920; Madsen y Welles, 2000), donde dicha inclinación es mucho menor a 45°. *Aucasaurus* no presenta la superficie lisa cerca del borde dorsal del cuerpo y ventralmente a la fenestra antorbital observada en el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247 (la cual podría considerarse un carácter autapomórfico de este ejemplar), y que según Lamanna et al. (2002) esa zona sería el resto de la fosa antorbital. En *Aucasaurus* el borde ventral del maxilar tiene un contorno sinusoide, siendo convexo hasta el octavo alvéolo y cóncavo desde allí hasta el borde posterior. La misma condición pero de forma mucho más leve se puede observar en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247. Además, en estos taxones la concavidad del borde ventral del maxilar empieza más posteriormente respecto a *Aucasaurus*. Si bien en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) no está preservada la parte posterior del maxilar, se observa un borde ventral recto anteriormente. Una acentuada sinuosidad del borde ventral del maxilar también se observa en los megalosáuridos (Hendrickx and Mateus, 2014b) y tiranosáuridos (Brochu, 2003). Sin embargo, en los primeros la concavidad empieza un poco más anteriormente que *Aucasaurus*, mientras que en los segundos más posteriormente. Cabe destacar la mayor

longitud del maxilar de *Aucasaurus* con respecto a otros abelisáuridos. De hecho, se estimó la relación entre el largo anteroposterior del maxilar y la longitud del fémur respecto a otros abelisáuridos, y *Aucasaurus* tiene el valor más alto. De hecho, *Aucasaurus* tiene un valor de 0,53, mientras que *Ekrixinatosaurus* de 0,47, *Skorpiovenator* de 0,42, y *Carnotaurus* de 0,31.

En vista ventral (Fig. 4.2C), se destaca la convexidad lateral del maxilar, como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247. El maxilar de *Aucasaurus* tiene entre 14 y 15 alvéolos de forma rectangular, siendo el octavo el más largo mesiodistalmente, como en el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247, aunque en este ejemplar los alvéolos de mayor tamaño anteroposterior son el 6, 8 y 10. Todos los alvéolos, excepto el cuarto, muestran dientes total o parcialmente erupcionados y, debido a la falta de una parte de la superficie medial del hueso es posible ver dientes de reemplazo en los alvéolos 1, 2, 3 y 7. Cabe destacar que en todos los abelisáuridos hay alvéolos con contorno rectangular, hasta los más mesiales, y con el eje mayor dirigido mesiodistalmente (Hendrickx y Mateus, 2014).

La cantidad de alvéolos por maxilar varía muchos entre los terópodos. Existen hasta 26 alvéolos en *Coelophysis* (Colbert, 1989), hasta 22 en *Suchomimus* (Serenó et al., 1998), 17-18 en *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993), 15 en *Ceratosaurus* y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993; Madsen y Welles, 2000), 14-16 en *Allosaurus* (Madsen, 1976), entre 12 y 13 en *Torvosaurus tanneri* (Britt, 1991), 10 en *Torvosaurus gurneyi* (Hendrickx y Mateus, 2014b), 12-13 *Tarbosaurus* (Maalev, 1974), 11-12 *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003). También en los abelisáuridos hay variabilidad en la cantidad de alvéolos. *Rugops* (Serenó et al., 2004) es el taxón con la mayor cantidad, ya que presenta 18 alvéolos, 17 en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), por lo

menos 16 en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y 12 en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista medial (Fig. 4.2E), la superficie del cuerpo del maxilar está rota en la parte anterior, a lo largo del borde posterior de la fenestra antorbital y en la parte posterior, por lo tanto no se puede observar el contacto con el premaxilar y tampoco se preservó el proceso palatal (anteromedial). La ausencia del proceso palatal hace que no se pueda estimar el ancho del rostro, dado que en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) estos procesos, a diferencia de otros terópodos, no se contactan medialmente justificando una importante amplitud transversal del rostro. Las placas interdentes están fusionadas entre sí, y tienen una altura igual o superior a la mitad del cuerpo del maxilar, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247 y el *Abelisauridae* indet. MPUR NS 153/01-02 (Porchetti et al., 2011), pero diferente de *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), donde las placas son más reducidas dorsoventralmente. Como en el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247, *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), dorsalmente a cada alvéolo está presente una elevación, y entre los domos se observan depresiones. Esta serie de domos y depresiones son más evidentes entre el cuarto y séptimo alvéolo, y probablemente reflejaban la presencia de las raíces y/o dientes de reemplazo (Lamanna et al., 2002). En *Aucasaurus* no se observan las crestas verticales de las placas interdentes en correspondencia con los alvéolos, que si se observan en *Kryptops* (Serenó y Brusatte, 2008), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), el *Abelisauridae* indet. MPUR NS 153/01-02 (Porchetti et al., 2011) y el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247 (en este último las crestas y surcos tienen una dirección dorsoventral hasta el 5° alvéolo, después tienen una inclinación anterodorsal-posteroventral). Sin embargo, en *Aucasaurus* es

visible una leve rugosidad de la superficie. Debido a que no se preservó la mitad dorsal de la superficie medial del cuerpo del maxilar, no es posible observar con certeza la morfología de la superficie de contacto con el palatino. Sin embargo, se pudieron identificar varios fragmentos de esta zona de la cual uno de ellos, entre los alvéolos octavo y décimo, se encuentra aun en posición. Dichos fragmentos presentan una superficie rugosa y con crestas leves, siendo probablemente parte de la superficie que articulaba con el palatino. No es visible la fila de forámenes observada dorsalmente a las placas interdentes, que contrariamente son visibles en *Kryptops* (Serenó y Brusatte, 2008), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247.

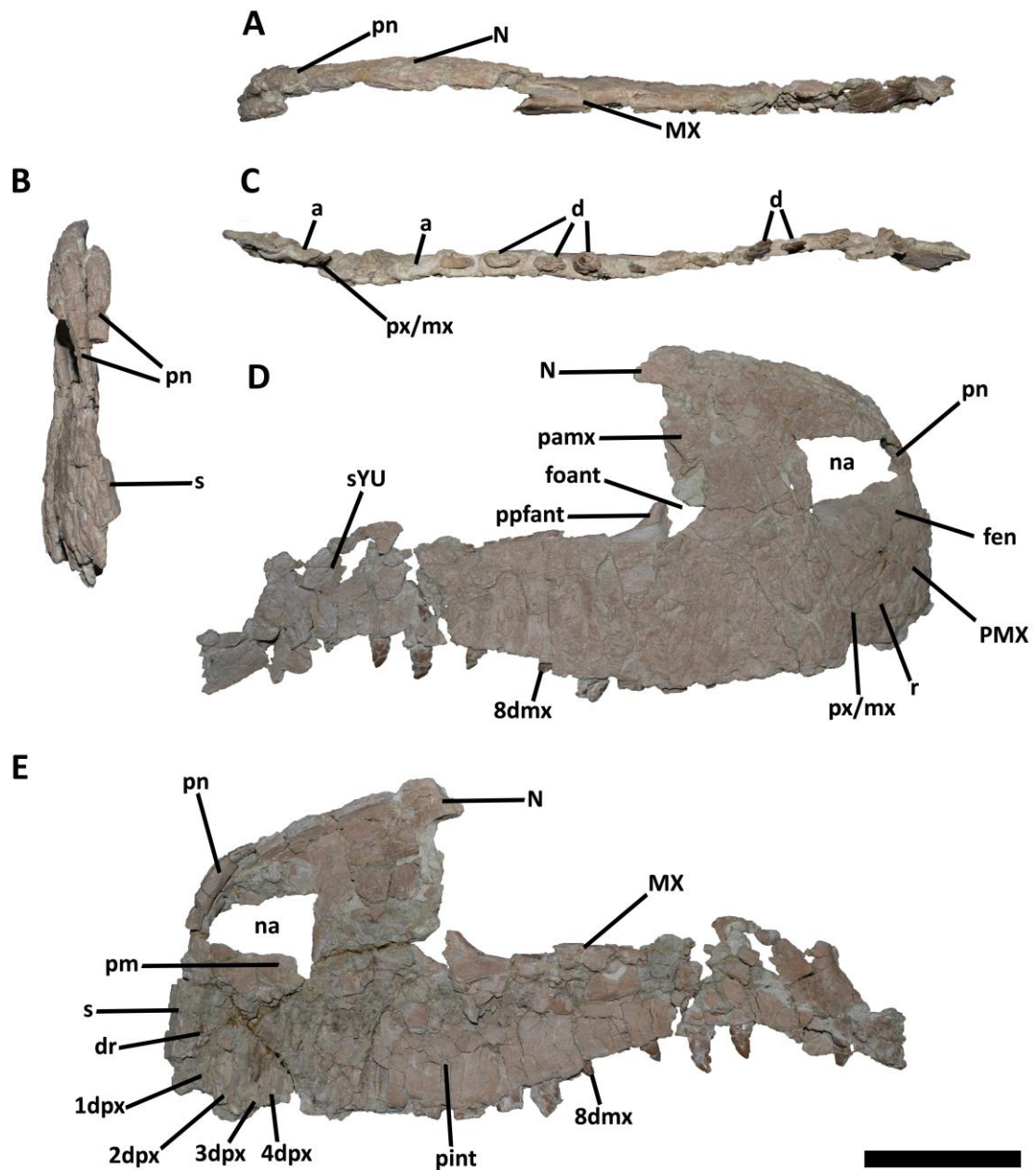


Figura 4.2. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Premaxilar, maxilar y nasal en vista dorsal (A), anterior (B), ventral (C), lateral (D), y medial (E). Continua abajo. Escala: 10 cm.

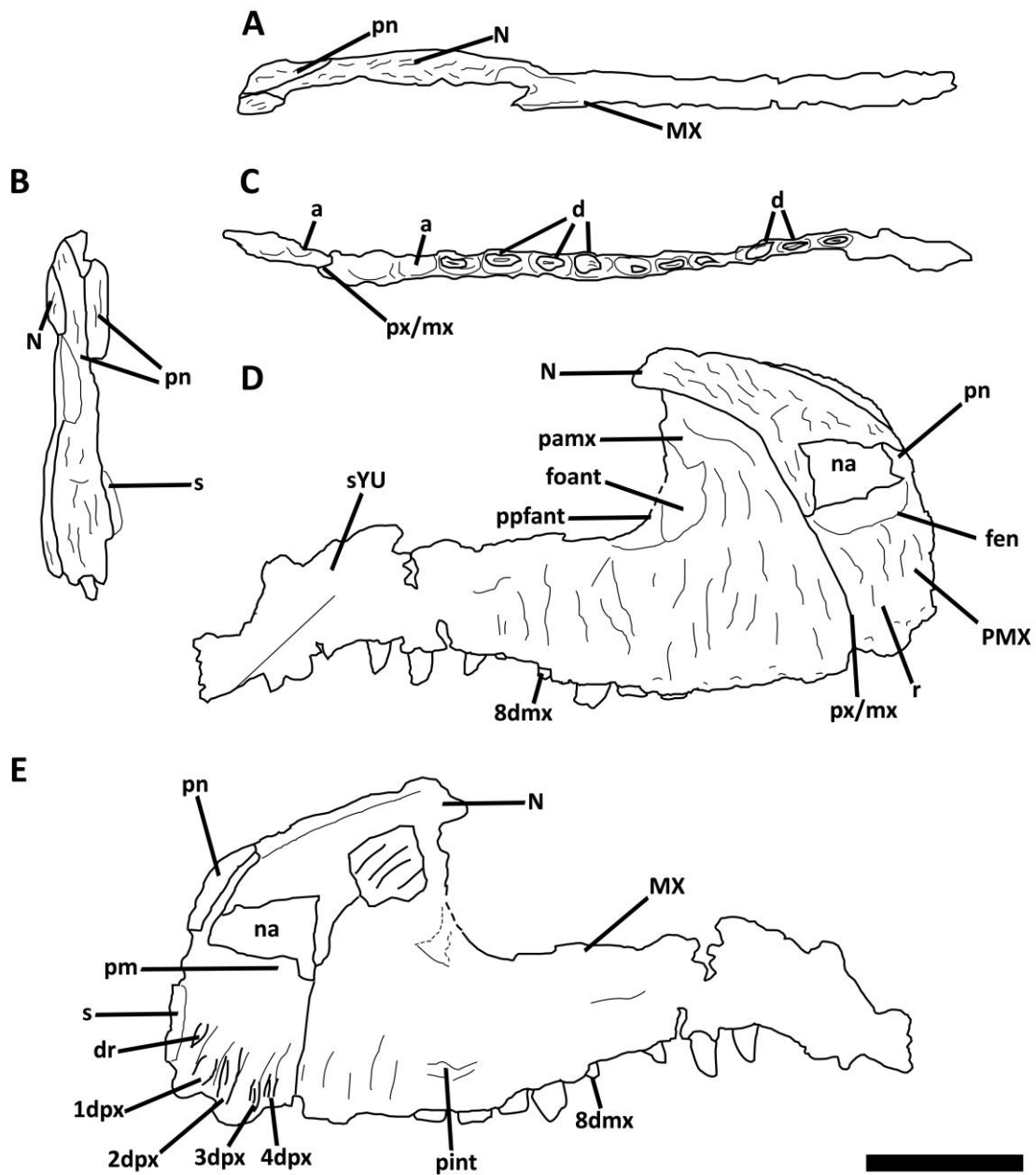


Figura 4.2. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Dibujos interpretativos del premaxilar, maxilar y nasal en vista dorsal (A), anterior (B), ventral (C), lateral (D), y medial (E). Escala: 10 cm.

2.3. Nasal

El ejemplar holotipo de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 preservó el nasal derecho casi completo (carece solamente parte del extremo posterior) (Fig. 4.2A, B, D, E; Fig. 4.3A-C; Tabla 1), y varios fragmentos del nasal izquierdo. El nasal derecho muestra una fuerte deformación por compresión mediolateral. En general, es un hueso

delgado dorsoventralmente. No se observa fusión internasal como en *Rugops* (Sereno et al., 2004), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero diferente de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), donde sí están fusionados.

En vista dorsal (Fig. 4.2A; Fig. 4.3A), se destaca el contacto con el proceso nasal del premaxilar. La superficie del nasal que contacta el proceso nasal del premaxilar se extiende lateralmente, por debajo y medialmente a este último, por lo tanto se articula con el otro nasal en una sínfisis media yustaponiéndose entre sí y confiriendo una forma a “W” a la articulación con el premaxilar (ver subcapítulo Premaxilar). Un fragmento del nasal izquierdo muestra la superficie de contacto para el proceso nasal del premaxilar, siendo cóncava y lisa.

En vista lateral (Fig. 4.2D; Fig. 4.3B), parece tener una convexidad dorsal poco acentuada, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Esto difiere de la morfología observada en *Majungasaurus* donde se puede apreciar un perfil llamado “nariz romana” (Sampson y Witmer, 2007). Los procesos premaxilar y maxilar están bien desarrollados y separados como en *Rugops* (Sereno et al., 2004), pero diferentes de la condición observada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) dado que en estos dos taxones dichos procesos tienen una extensión ventral menor. El proceso premaxilar termina a 2 cm de la base del proceso nasal del premaxilar con el extremo ahusado. El proceso maxilar está bien desarrollado, y el contacto con el borde anterior del maxilar se mantiene hasta a 2 cm ventralmente del borde ventral de la fenestra antorbital. Así, el proceso maxilar del nasal excluye al maxilar de la narina externa, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero diferente de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) que si hay participación del maxilar en la narina. A pesar de su deformación, el nasal parece

ser convexo transversalmente como en otros abelisáuridos excepto *Rugops* (Serenio et al., 2004), dado que en este último es cóncavo. En *Aucasaurus*, no es posible observar el proceso articular y el foramen nasal presente en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), dado que no se preservó esta parte del nasal. Debido a la falta de la parte media y posterior no es posible apreciar la participación del nasal en la fosa antorbital.

En vista medial (Fig. 4.2E; Fig. 4.3C), la superficie que contacta con el nasal opuesto se ensancha dorsoventralmente, como se observa también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie de contacto entre el nasal y premaxilar es mucho más extensa que en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). El contacto entre los nasales parece ser plana con una superficie rugosa en la parte anterior y media, convirtiéndose en un contacto entre dos superficies convexas en la parte posteromedial. Esta condición observada en *Aucasaurus* parece estar presente también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), por lo observado en la pequeña parte medial del nasal izquierdo que se solapa sobre el opuesto, y el contacto parece ser plano con superficie rugosa. En *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) están fusionados, por ende no se puede observar el contacto. Como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Aucasaurus* no presenta la fila de forámenes que se observan en *Rugops* (Serenio et al., 2004), *Skorpiovenator* (Cerroni et al., 2020b) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En vista medioventral, la superficie es lisa y cóncava transversalmente y es posible observar pequeños forámenes nutricios.

El extremo posterior que contacta el lacrimal y el frontal no se preservó. Sin embargo, en vista posterior es posible notar un ensanchamiento dorsoventral del hueso respecto a la parte media y anterior, probablemente debido a la fuerte ornamentación presente en los abelisáuridos en esta zona del cráneo. En *Carnotaurus* (MACN-PV-CH

894) se observa la misma condición. Desde la vista posterior, se observa una superficie ventral cóncava y lisa del proceso maxilar.

La rugosidad observada en el nasal no es uniforme y no presenta un patrón específico, dado que en la parte dorsomedial la rugosidad es mucho más acentuada respecto al resto. Se observan surcos, fosas y crestas a lo largo de todo el hueso. Sin embargo, se destacan varios surcos a lo largo del proceso premaxilar dirigidos anteroposteriormente. Entre dichos surcos, uno en particular recorre todo el proceso, bordeando el proceso nasal del premaxilar, y terminando posteriormente a dicho proceso. Hay otros surcos más reducidos y menos profundos, y uno de estos, posicionado posteriormente, es levemente más ancho y largo. Cabe destacar que este tipo de ornamentación es distinta de la que se observa en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), dado que en este taxón se observan pequeños tubérculos distribuidos aleatoriamente en la superficie dorsal del nasal. La porción dorsal preservada que bordea la fenestra antorbital presenta una rugosidad leve con respecto a otras zonas del hueso, la misma condición es visible en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Varios surcos son visibles también en el fragmento del nasal izquierdo con una dirección anteroposterior o ligeramente dirigidos anterolateralmente.

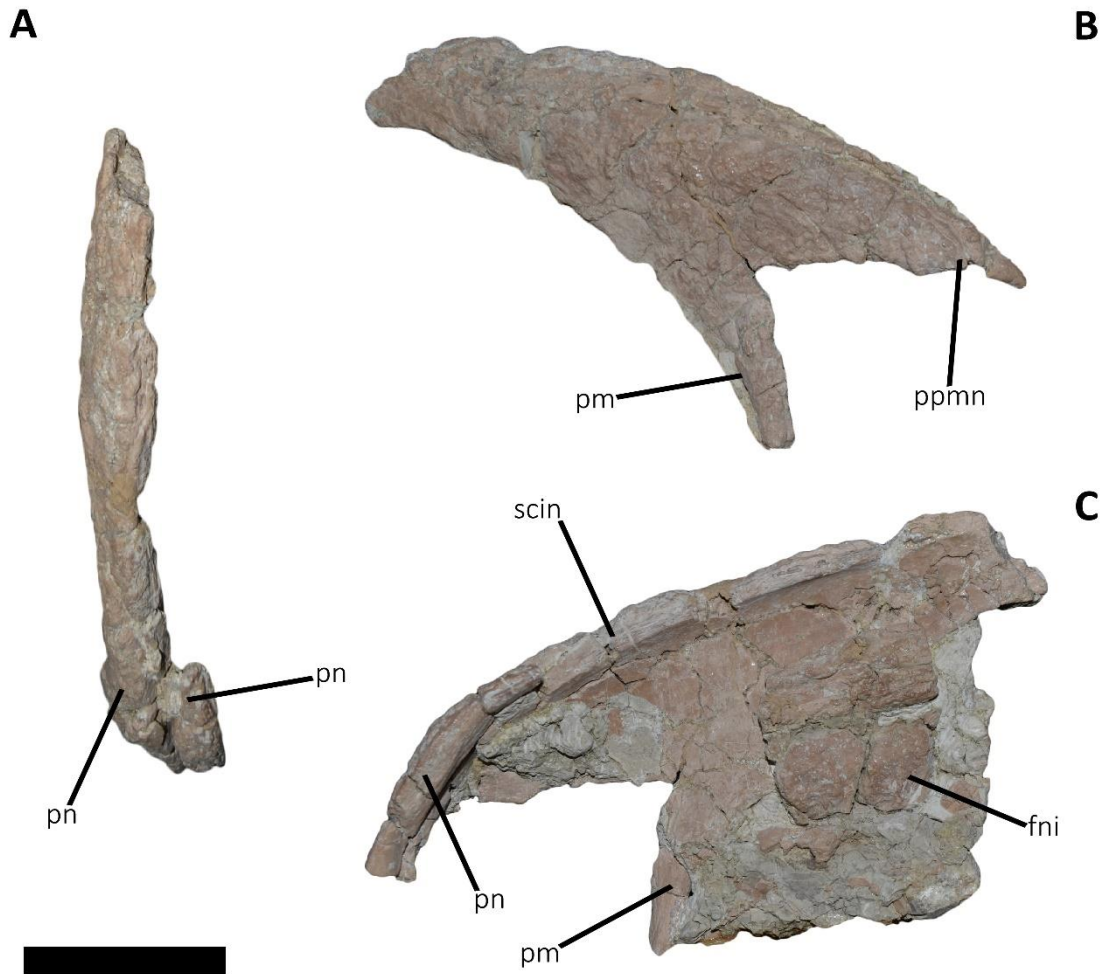


Figura 4.3. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Nasal en vista dorsal (A), lateral (B), y medial (C). Escala: 5 cm.

2.4. Lacrimal

El lacrimal derecho preservado es muy fragmentario, dado que se pudo recuperar solamente la rama posterior que contacta el postorbital posterodorsalmente, el frontal y prefrontal mediodorsalmente (probablemente este último este fusionado a la parte dorsomedial del lacrimal), y un fragmento de la parte más dorsal de la rama yugal (Fig. 4.4A-F; Tabla 1).

En vista lateral (Fig. 4.4A), el lacrimal de *Aucasaurus* exhibe una extrema reducción anteroposterior de la rama anterior (si bien parcialmente rota), mientras que la rama posterior está bien desarrollada. Dicha morfología es parecida a la de *Rugops*

(Serenio et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y probablemente *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), pero diferente de *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) y los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*) donde la rama anterior es mucho más larga que la posterior. En este sentido, la rama anterior solamente formaba la parte más posterior de la fosa antorbital sin ser parte de la fenestra antorbital externa, como en *Rugops* (Serenio et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Esta morfología difiere de los lacrimales de otros terópodos como *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) o *Allosaurus* (Madsen, 1976), donde la rama anterior es robusta y está incluida tanto en la fosa antorbital que en la fenestra antorbital externa. Debido al hecho que tanto la rama anterior que la rama yugal están rotas, se puede observar la parte interna de lo que sería un foramen neumático que en algunos taxones como *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) está cubierto lateralmente por un sobre crecimiento de hueso. La rama posterior del lacrimal entra en contacto con la rama anterior del postorbital excluyendo el frontal de la fosa antorbital, como en los abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*, *Carnotaurus*). *Aucasaurus*, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rugops* (Serenio et al., 2004), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), presenta un crecimiento excesivo de la ornamentación lateral de la parte dorsolateral, implicando que la fosa lateral está oculta en esta vista. La región dorsolateral en correspondencia del cuerpo del lacrimal y de la parte supraorbital se observa una repisa, tal como se observa en *Rugops* (Serenio et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y

Carnotaurus (MACN-PV-CH 894), mientras que es ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista medial (Fig. 4.4B), la fusión con el prefrontal no es muy clara, sin embargo, si fuera así mostraría un rasgo observado en varios abelisáuridos (e.g. *Rugops*, *Abelisaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*). Sin embargo, en *Aucasaurus* el prefrontal podría ser masivo como en *Rugops* y no estiloides como en *Majungasaurus*. En la región anterior se observa una grande cavidad neumática en la parte medial de la rama yugal.

En vista anterior (Fig. 4.4C), es posible ver la parte interna del cuerpo del lacrimal debido a que la región anterior está rota. Se pueden observar tres grandes recesos con superficies lisas, separados por septos. El receso que probablemente podría ser el más grande se posiciona medialmente, mientras que lateralmente se observa un receso ventral más reducido y el último posicionado dorsal que se extiende también posteriormente, y tiene forma esférica. A causa de la mala preservación, se desconoce si los tres recesos comunicaban entre sí. El receso más dorsal se comunica anteriormente con un canal que podría ser la salida para un foramen neumático. Esta morfología interna de la parte dorsal del lacrimal es parecida a la observada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). La falta de la rama yugal no permite observar la morfología de esta parte y tampoco que tipo de contacto tenía con el yugal.

En vista posterior (Fig. 4.4D), el contacto dorsal con el postorbital es de tipo interdigitado y es más delgado dorsoventralmente respecto al contacto con el frontal, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La órbita es cóncava transversalmente, y se destaca un mayor espesor dorsoventral de la parte medial del hueso, en correspondencia de lo que debería ser el prefrontal. Probablemente este último tenía una articulación con el

frontal de tipo interdigitada. En el fondo, en la superficie posterior de lo que debería ser la porción más dorsal de la rama yugal se observa un surco dirigido ventralmente. Probablemente podría ser la entrada del canal nasolacrimal, como se observa en la misma posición en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.4E), la superficie del lacrimal está fuertemente ornamentada por pequeños surcos, crestas y forámenes. En la parte media se observa un desnivel que probablemente estaría marcando el contacto entre el lacrimal y el prefrontal. El lacrimal (plus prefrontal?) en esta vista tiene un contorno triangular, con el borde medial y lateral que convergen anteriormente, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007).

En vista ventral (Fig. 4.4F), la órbita presenta una superficie con varios forámenes (probablemente neurovasculares) y en correspondencia de estos se pueden observar marcas de lo que podrían haber sido canales neurovasculares. Tal como *Majungasaurus* ((Sampson y Witmer, 2007), en *Aucasaurus* estos forámenes están ubicados dorsalmente al foramen nasolacrimal y en el techo de la órbita. Cerca del borde lateral de la órbita se destaca la presencia de una serie de surcos dirigidos transversalmente entre sí.

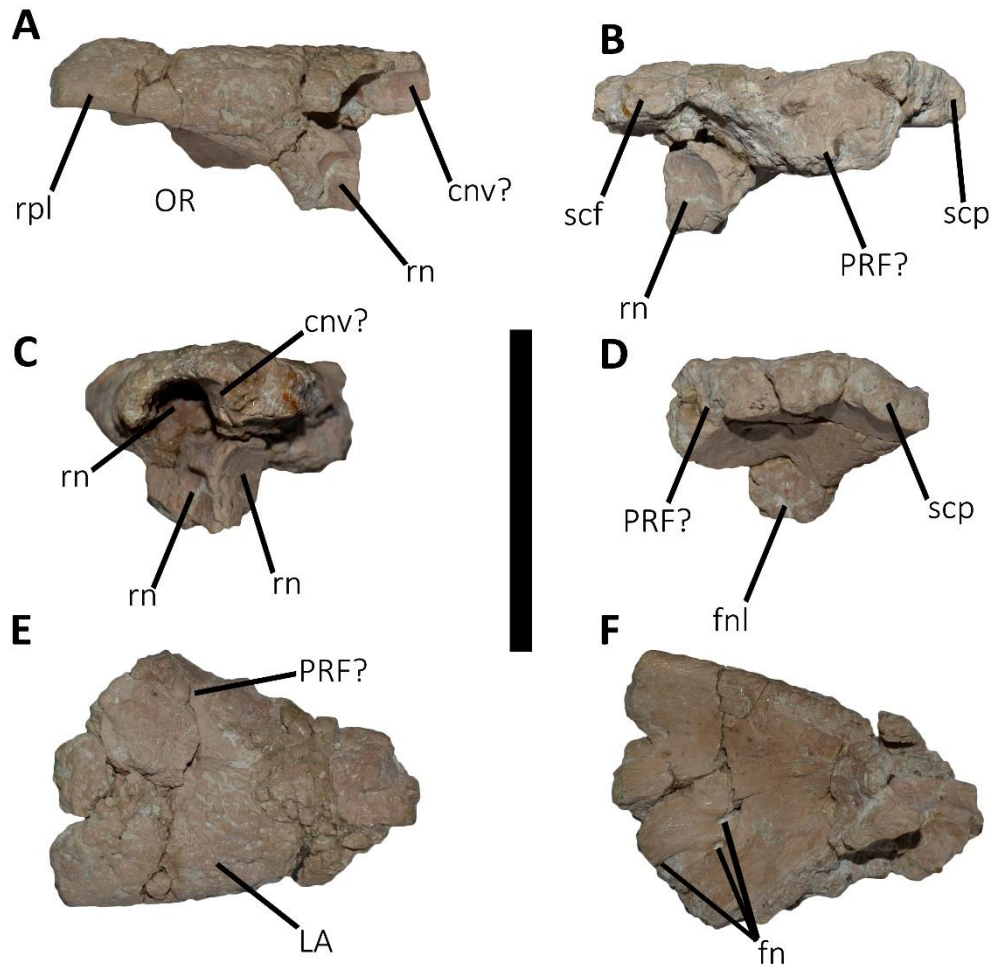


Figura 4.4. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Lacrimal derecho en vista lateral (A), medial (B), anterior (C), posterior (D), dorsal (E), y ventral (F). Escala: 5 cm.

2.5. Postorbital

Se preservó un postorbital derecho casi completo (Fig. 4.5A-F; Tabla 1), careciendo solamente de la parte posterior de la rama para el yugal. En línea general, el postorbital de *Aucasaurus* no parece tener la robustez de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En este sentido, es más parecido a *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Viavenator* (MAU PV LI 100). El postorbital articulaba con el lacrimal anterodorsalmente, con el escamoso

posterodorsalmente, el frontal y lateroesfenoides dorsomedialmente. El postorbital es la parte posterodorsal de la órbita, es la parte anterodorsal de la fenestra laterotemporal, y junto con el escamoso forma la barra lateral de la fenestra supratemporal.

En vista lateral (Fig. 4.5A), toda la superficie del postorbital se muestra rugosa, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Además, en *Aucasaurus* se puede observar una cierto abultamiento de la parte dorsal del postorbital, que de todos modos no llega alcanzar el grado de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). El postorbital de *Aucasaurus* presenta una morfología trirradiada debido a que la rama posterior se presenta bien desarrollada. Dicha morfología se observa en varios terópodos como *Allosaurus* (Madsen, 1976), *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), pero diferente de algunos abelisáuridos por tener una rama posterior reducida respecto la rama anterior como *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En ese sentido, *Aucasaurus* muestra una rama posterior muy desarrollada, siendo más larga de la rama anterior, que dentro de los ceratosaurios se observa en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Sin embargo, la longitud anteroposterior parece ser aproximadamente igual que el alto dorsoventral, tal como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) donde hay una condición invertida. Si bien

el borde anterior de la rama yugal es fuertemente cóncavo, no se puede apreciar si formaba un proceso suborbital marcando el límite ventral del ojo, tal como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Tampoco se puede observar si el borde posterior fuera recto como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y otros abelisáuridos, o convexo como en los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*). En *Aucasaurus*, tampoco se preservó el escalón ventral de la rama yugal típico de algunos abelisáuridos.

En vista medial (Fig. 4.5B), dorsalmente se observa un importante proceso dirigido medialmente y que articulaba con la parte lateral del frontal y del lateroesfenoides, y también constituía la esquina anterolateral de la fosa supratemporal. Dicha estructura parece tener un menor desarrollo en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y es más robusto que en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000). Además lateromedialmente se observa como este proceso está dirigido dorsalmente para ir a formar junto con la parte lateral del frontal, una sobreelevación en forma de domo. Desde este proceso, una cresta se dirige ventralmente a lo largo de la rama yugal, tal como *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dicha cresta separaba la cámara aductora de la cavidad orbital y que servía para el anclaje de membrana circumorbital (Sampson y Witmer, 2007). Sin embargo, siendo la rama yugal parcialmente preservada, no se puede saber si esta cresta en la parte final si separaba en dos como partes como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894): una dirigida anteroventralmente, y

la otra dirigida ventralmente. En la región posterodorsal de la superficie medial se pueden observar varios forámenes nutricios y una posible marca de un vaso sanguíneo (Fig. 4.5B), diferente de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) donde parece tener una mayor distribución de los forámenes en la región anterior. En la parte más posterior se observa una concavidad de forma triangular bordeada dorsalmente por una cresta inclinada anteroventralmente, donde probablemente contactaría la rama postorbital del escamoso (Fig. 4.5B). Esta área de contacto para el escamoso es más amplia y larga en *Aucasaurus* que en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), probablemente relacionado a un mayor desarrollo de la rama escamosa en el primero. En *Aucasaurus*, no se observa la extrema rugosidad de la superficie en correspondencia del contacto con el frontal presente en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007).

En vista anterior (Fig. 4.5C), la rama yugal está levemente dirigida medialmente, formando un borde convexo lateral y un borde medial cóncavo, como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). Dicha morfología difiere de una rama yugal recta presente en *Eoabelisaurus* (MPEF 3990), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En esta vista, se puede observar la cavidad orbital y el espesor que va aumentando medialmente en correspondencia de la articulación postorbital-frontal/lateroesfenoides. Un foramen nutricio perfora la superficie dorsomedial de la rama yugal. En la esquina anterolateral la superficie de contacto para el lacrimal es cóncava, tiene contorno ovalado y tiene su eje mayor está orientado oblicuamente.

En vista posterior (Fig. 4.5D), se puede observar la curvatura medial de la rama yugal. En la región dorsal, es visible la superficie dorsal de la fosa supratemporal. También son visibles los forámenes nutricios visibles medialmente.

En vista dorsal (Fig. 4.5E), se aprecia como la rama escamosa va a constituir una parte importante de la barra supratemporal. Es visible el abultamiento lateral, y la rugosidad se extiende también en la región dorsal aunque desaparezca en la parte más posterior. Se destaca la poca participación del postorbital en la parte anterior de la fosa supratemporal, tal como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993). Además, la fosa supratemporal no se extiende lateralmente, en la parte medial de la rama escamosa, como contrariamente aparece ocurrir en *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993).

En vista ventral (Fig. 4.5F), se puede apreciar como la cresta que une la parte dorsal con la rama yugal constituye la pared posterior de la órbita. La rama escamosa es cóncava medialmente y se conecta con la rama yugal mediante una lámina de hueso.

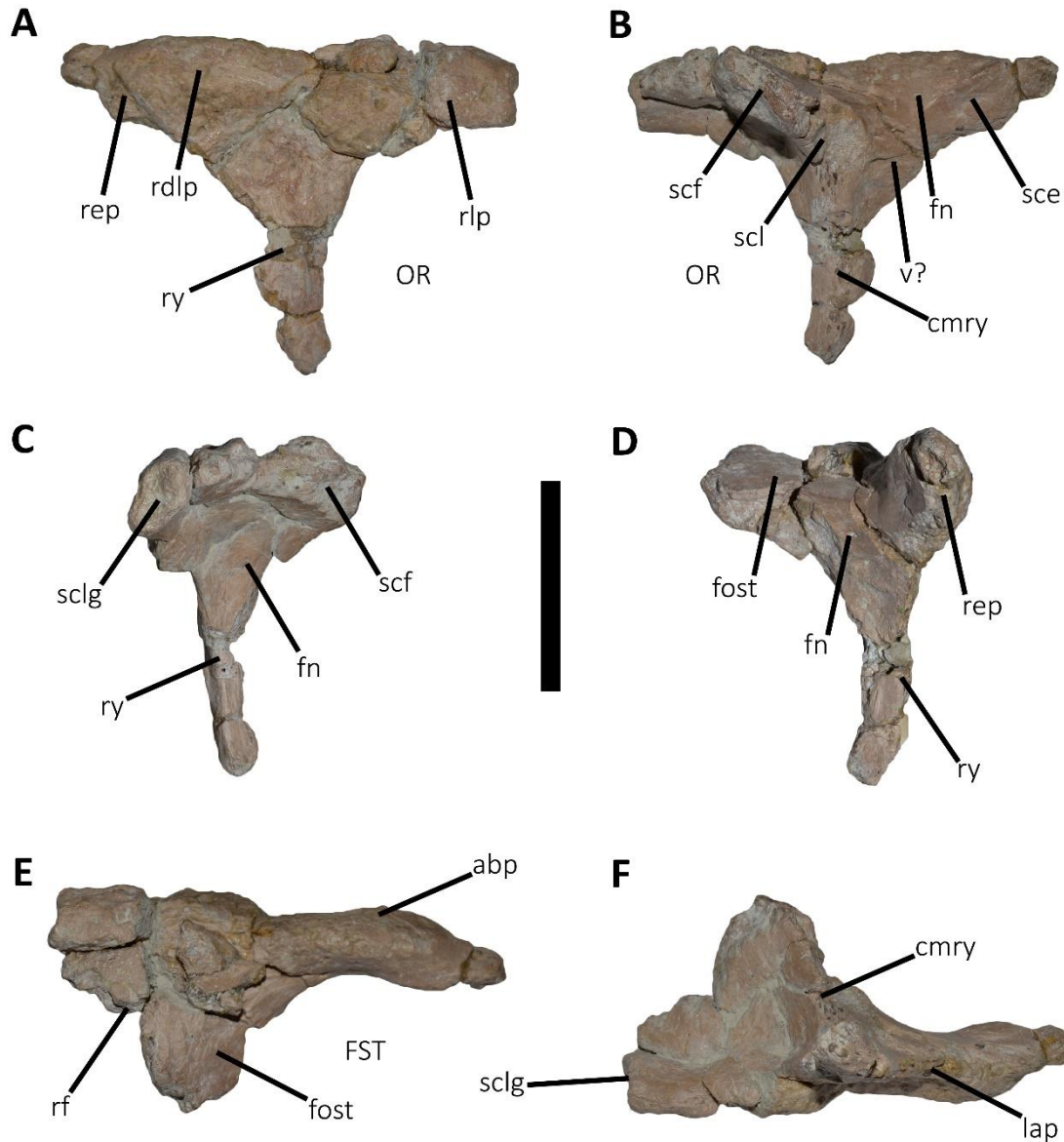


Figura 4.5. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Postorbital derecho en vista lateral (A), medial (B), anterior (C), posterior (D), dorsal (E), y ventral (F). Escala: 5 cm.

2.6. Cuadradoyugal

Ambos cuadradoyugales se preservaron aunque con una preservación distinta, siendo el derecho mejor conservado (Fig. 4.6A-H; Tabla 1). El cuadradoyugal articulaba con el yugal anteriormente, el cuadrado posteromedialmente y el escamoso dorsalmente. En su aspecto general el cuadradoyugal tiene un contorno a “L”, parecido a muchos

otros terópodos aunque diferente de la morfología a reloj de arena observada en los tiranosáuridos (Russell, 1970; Maleev, 1974; Brochu, 2003). Presenta una rama escamosa muy delgada transversalmente, que no preservó la parte más dorsal imposibilitando observar si había contacto con el escamoso y de que tipo era.

En vista lateral (Fig. 4.6A, F), la rama escamosa se presenta, por lo menos a la base, alargada anteroposteriormente y se va estrechando dorsalmente como en *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Allosaurus* (Madsen, 1976). *Aucasaurus* se diferencia de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y probablemente *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), porque en este último la rama escamosa tiene aproximadamente el mismo ancho a lo largo de toda su altura. De la misma manera, la rama escamosa se presenta a la base más larga anteroposteriormente que el alto a la base de la rama yugal. Esta última característica se observa también en *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Allosaurus* (Madsen, 1976), mientras que la condición contraria se puede observar en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993), *Lajasvenator* (MLL-PV-Pv-007), *Acrocanthosaurus* (Eddy y Clarke, 2011) y probablemente *Abelisaurus* (MPCA PV 11098). La rama yugal es más ancha posteriormente, estrechándose hacia la parte anterior (aunque la parte más anterior está rota). Dicha morfología es parecida a lo se observa en *Lajasvenator* (MLL-PV-Pv-007), y diferente de otros ceratosaurios como *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), donde el alto de la rama anterior se mantiene anteroposteriormente aproximadamente igual. La pérdida de la porción anterior impide una correcta evaluación de la morfología y de una comparación en tamaño entre el largo anteroposterior de la rama yugal y el alto

dorsoventral de la rama escamosa. Dicho carácter varía mucho dentro de Theropoda, por ejemplo hay una rama escamosa más alta que el largo de la rama yugal en *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993), *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), los tiranosáuridos (e.g. Brochu, 2003; Currie, 2003), y probablemente *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), mientras que la condición inversa es visible en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Allosaurus* (Madsen, 1976), *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) y *Acrocanthosaurus* (Currie y Carpenter, 2000). La rama yugal (o anterior), pese a estar rota, tiene una leve inclinación dorsal presentando el margen dorsal cóncavo y el margen ventral convexo. La superficie es convexa dorsoventralmente y presenta una mayor rugosidad que la rama escamosa (sobre todo en la zona más anterior), como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). La rama yugal tiene una depresión con contorno triangular, dentro de la cual son observables dos crestas paralelas. Dicha depresión es el sitio de articulación de la rama posteroventral del yugal. Sin embargo, en *Aucasaurus* parece tener una condición autapomórfica, dado que en otros terópodos la articulación con la rama ventral del yugal ocurre mayoritariamente en la parte ventral del cuadradoyugal. Posteriormente, no presenta la rama para el contacto con el cuadrado como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), sino un autapomórfico proceso puntiagudo de contorno triangular que se dirige medioventralmente.

En vista medial (Fig. 4.6B, G), toda la superficie es cóncava sobre todo en la zona de la rama escamosa. El borde posterior presenta la superficie de contacto con el cuadrado. Dicha superficie se desanCHA transversalmente hacia la parte ventral, donde se observa una depresión lateral separada por una cresta de otra depresión medial más reducida. Medialmente, la rama yugal presenta un surco que es más profundo anteriormente y más superficial posteriormente, y que podría ser sitio de articulación

con una tercera rama posterior (medial) del yugal, como se observa en *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993). En la parte más posterior, donde termina el surco, la superficie se convierte en una repisa que llega hasta el proceso posteroventral.

En vista posterior (Fig. 4.6C), la rama escamosa se extiende también posteromedialmente, creando un ala que contacta el cuadrado. Son bien visibles las depresiones posteroventrales donde contacta el cuadrado. El proceso posterior tiene una orientación también levemente medial. Siendo un hueso desarticulado del cuadrado, difiere de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde por lo menos externamente en estos taxones el cuadradoyugal fue encontrado fusionado al cuadrado.

En vista anterior (Fig. 4.6D), el cuadradoyugal es convexo lateralmente. Se pueden observar dorsalmente y ventrolateralmente a la rama yugal las ranuras para los procesos posteriores de la rama cuadradoyugal del yugal.

En vista dorsal, la rama yugal tiene el surco donde contacta la rama posterodorsal del yugal que no llega a la rama escamosa del cuadradoyugal.

En vista ventral (Fig. 4.6E, H), la superficie es rugosa y tiene un borde lateral convexo y el medial levemente cóncavo. Desde la mitad de la superficie, una cresta rugosa que curva posterolateralmente delimita un surco que termina en el proceso posteroventral. El surco es delimitado medialmente por la repisa posterior mencionada previamente en la vista medial. Varios pequeños forámenes penetran la superficie ventral.

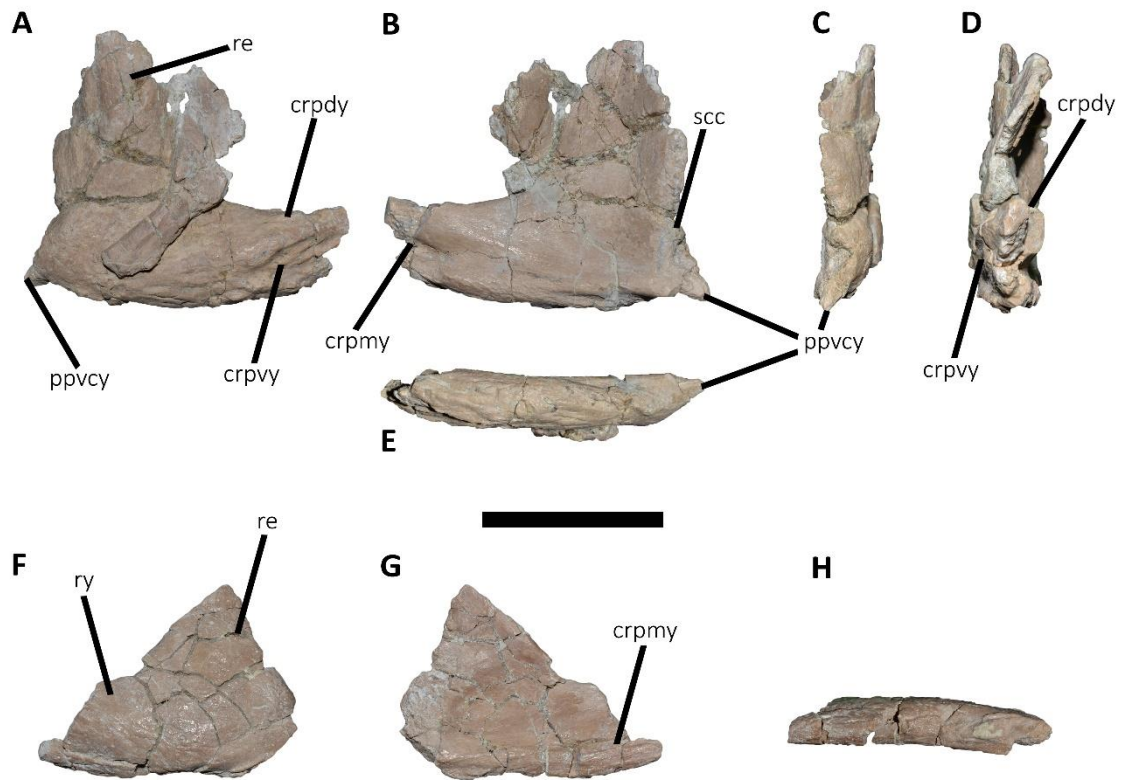


Figura 4.6. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Cuadradoyugal derecho (A-E) e izquierdo (F-H) en vista lateral (A, F), medial (B, G), posterior (C), anterior (D), y ventral (E, H). Escala: 5 cm.

2.7. Cuadrado

Se preservó parcialmente un cuadrado derecho en dos partes, un fragmento proximal constituido por los cóndilos articulares y una parte del cuerpo, y un segundo fragmento formado por la casi totalidad del vástago del cuadrado incluyendo el cóndilo proximal que articula con el escamoso. Sin embargo, no se preservó el ala pterigoidea y parte de la superficie que articulaba con el cuadradoyugal. La falta de estas dos partes impide una correcta evaluación de la extensión transversal del cuadrado (Fig. 4.7A-F; Tabla 1).

En vista anterior (Fig. 4.7A), es presente una pequeña fosa a aproximadamente 3,5 cm dorsalmente al cóndilo mandibular medial. Dicha fosa no está presente en

Majungasaurus (Sampson y Witmer, 2007) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), que a diferencia de *Aucasaurus* tienen una fosa más amplia y posicionada apenas dorsalmente al cóndilo mandibular medial. El cóndilo medial ventral se proyecta más ventralmente como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista posterior (Fig. 4.7B), *Aucasaurus* presenta a 2.5 cm del cóndilo lateral y cerca del borde lateral una fosa, ésta podría ser el vestigio de un foramen cuadrático o la fosa posterior según Hendrickx et al. (2015). Esa condición difiere totalmente de lo que se observa en otros ceratosaurios como *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde el vástago del cuadrado no tiene ninguno tipo de foramen o fosa. Sin embargo, dicha fosa difiere del foramen observado en otros terópodos como *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993), *Allosaurus* (Madsen, 1976) o *Sinraptor* (Currie, 2006). Dorsalmente a los cóndilos ventrales se desarrolla una robusta cresta cuadrática dirigida dorsalmente y que termina en el ápice posterior del cóndilo dorsal. Esta cresta es convexa medialmente, condición que se observa también en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y distinta de una cresta más recta en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). En *Aucasaurus* parecen estar ausentes las fosas en el vástago del cuadrado, observadas en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). La superficie para el contacto con el cuadradoyugal se extiende más lateralmente que el cóndilo lateral ventral (Fig. 4.7B), como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Está condición es diferente de otros terópodos donde la cresta

para el cuadradoyugal termina en correspondencia del borde lateral del cóndilo lateral (e.g. *Eustreptospondylus*, *Allosaurus*, *Aerosteon*, *Sinraptor*) o está ausente (e.g. *Eoabelisaurus*, *Dilophosaurus*, *Baryonyx*, *Bambiraptor*). Se destaca la presencia de un proceso puntiagudo a una distancia de 2,3 cm. dorsalmente al cóndilo lateral (Fig. 4.7B), como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35). Además, en *Aucasaurus* al igual que *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) se observa que la superficie articular para la mandíbula en vista posterior está formado completamente por el cóndilo medial, diferente de *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Allosaurus* (UUVP 2154).

En vista lateral (Fig. 4.7C), el cuadrado de *Aucasaurus* muestra una característica peculiar: en los primero 6 cm desde los cóndilos proximales hacia el vástago la superficie es convexa posteriormente, mientras que el resto del vástago se convierte en cóncavo posteriormente. El resultado es un contorno sigmoideo en vista lateral. Dicha morfología difiere de lo que se observa en otros terópodos tal como *Herrerasaurus* (Sereno y Novas, 1993), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) o los tetanuros *Allosaurus* y *Sinraptor*, donde el borde posterior totalmente cóncavo (Madsen, 1976; Currie, 2006). La concavidad posterior del cuadrado conlleva un desplazamiento anterior de la articulación cuadrado-escamoso con respecto a la articulación craneomandibular (Fig. 4.7C). Dicha condición se observa también en otros terópodos como *Herrerasaurus* (Sereno y Novas, 1993), abelisáuridos y varios tetanuros, y diferente de una orientación vertical del cuadrado observada en otros terópodos (e.g. *Eoraptor*), o de los barioníquidos o ornithomimosaurios donde hay una condición invertida (Rauhut, 2003). En *Aucasaurus*, la cresta lateral que articulaba con el

cuadradoyugal está rota, probablemente empezaba dorsalmente a la fosa cuadrática y se proyectaba dorsalmente, terminando con una cresta que se perdía gradualmente en el cóndilo dorsal. En *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) dicha condición es menos marcada, mientras que en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) el borde lateral termina más dorsalmente y de manera abrupta, a la base del cóndilo dorsal.

En vista medial (Fig. 4.7D), del ala pterigoidea solamente se preservó un fragmento dorsal. El ala probablemente era anteroposteriormente amplia y de forma triangular como otros terópodos, y termina dorsalmente directamente en el cóndilo dorsal. El fragmento que se conservó es transversalmente delgado, aunque el borde dorsal es levemente más grueso. El borde ventral del ala pterigoidea terminaba bien arriba del cóndilo medial, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Esta posición tan alta del ala pterigoidea es distinta de otros terópodos que muestran una posición más ventral, como *Baryonyx*, *Sinraptor*, *Aerosteon*, *Alioramus* o *Falcarius* (Hendrickx et al., 2015).

En vista ventral (Fig. 4.7E), la superficie articular presenta un contorno anterior sigmoideo y un contorno posterior convexo, con un leve tubérculo en correspondencia del extremo lateral del cóndilo medial. *Aucasaurus*, presenta la muesca anterior entre los cóndilos mucho menos desarrollada que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Majungasaurus* (Hendrickx et al., 2015). La superficie de articulación se extiende tanto anteriormente que posteriormente y sobre todo en el cóndilo medial, procurando que este último tenga una proyección dorsal (observable en vista anterior). Probablemente esta extensión de la superficie articular resultaba en una amplia excursión de la mandíbula. Esta morfología, sobre todo del cóndilo medial está presente también en

Majungasaurus (Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Los cóndilos son asimétricos en forma y orientación. El cóndilo medial es más amplio transversalmente y más largo anteroposteriormente (Fig. 4.7E), como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Majungasaurus* (Hendrickx et al., 2015) donde el cóndilo lateral es más ancho transversalmente. El surco intercondilar está orientado anteromedialmente-posterolateralmente (Fig. 4.7E), formando un ángulo más agudo respecto al borde posterior del cuadrado, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Majungasaurus* y otros terópodos (Hendrickx et al., 2015). Además, el surco intercondilar es superficial si lo comparamos con el surco profundo observado en *Majungasaurus* (Hendrickx et al., 2015) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.7F), el cóndilo dorsal tiene un contorno triangular con el vértice apuntando posteriormente, como en *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus* e *Ilokelesia*, y diferente del contorno ovalado presente en *Majungasaurus* u otras morfologías observadas en los tetanuros (Hendrickx et al., 2015). *Aucasaurus* y también *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) difieren del taxón malgache, mostrando un borde medial del cóndilo dorsal convexo. La superficie de cóndilo dorsal en *Aucasaurus* se extiende ventralmente tal como *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y otros terópodos (Hendrickx et al., 2015).

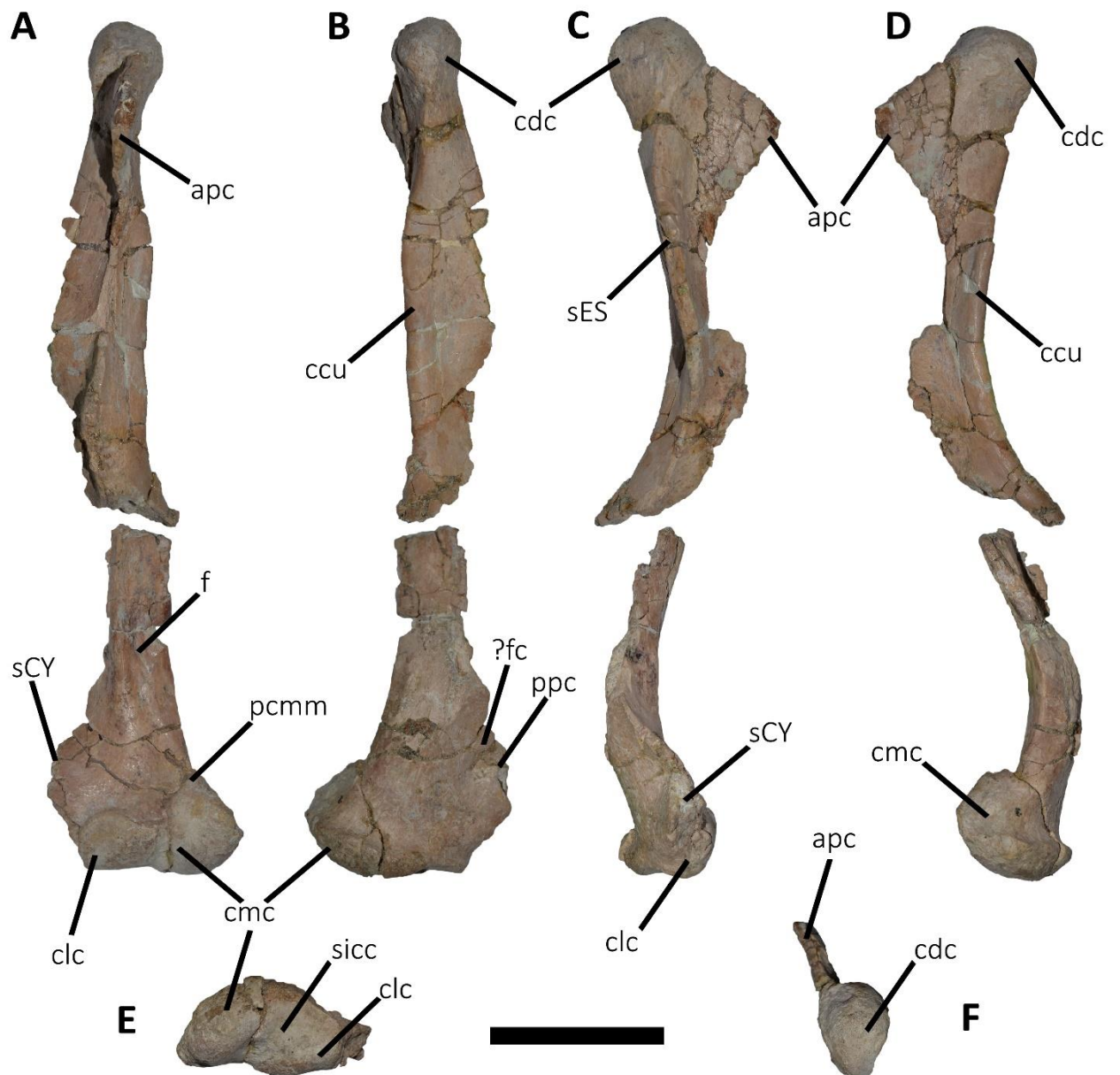


Figura 4.7. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Cuadrado derecho en vista anterior (A), posterior (B), lateral (C), medial (D), ventral (E), y dorsal (F). Escala: 5 cm.

2.8. Frontal

En *Aucasaurus* se preservaron parcialmente ambos frontales, y además se encontraron articulados, en la parte posterior, solamente con los parietales (Fig. 4.8A-F; Tabla 1).

En vista dorsal (Fig. 4.8A), los frontales están muy fracturados sobre todo en la parte anterior y media. Juntos, los frontales son parte del techo de la caja craneana, son huesos muy robustos y amplios tanto anteroposteriormente que transversalmente. Esta amplia estructura se observa en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) presenta una menor extensión anteroposterior y en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) es más reducido tanto anteroposteriormente que transversalmente. No se puede observar una clara sutura entre los frontales, debido también a una fractura que recorre anteroposteriormente la parte media de los frontales, sin embargo parece que no estuvieron fusionados cuando los recolectaron (Paulina Carabajal, 2011a), como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69. La condición de *Aucasaurus* difiere de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde los frontales están completamente fusionados. Los frontales en *Aucasaurus*, como otros huesos del cráneo, presentan una marcada ornamentación como pequeños tubérculos y crestitas separados por surcos, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferentes de otros abelisáuridos donde hay poca ornamentación o nula (e.g. *Rugops*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69). Los procesos nasales de los frontales se perdieron, sin embargo, en la parte medial se observa lo que podría ser la superficie posterior de la articulación, de tipo interdigitada, frontal-nasal. Pese a la falta de los procesos nasales, *Aucasaurus* presentaba el contacto frontal-nasal ubicado anteriormente al punto más alto de la órbita, como en *Indosuchus* (Carrano y Sampson, 2008), *Rugops* (Serenó et al., 2004), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y

Carnotaurus (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Indosaurus* y *Majungasaurus* (Carrano y Sampson, 2008; Filippi et al., 2017). *Aucasaurus* no presenta un desarrollado “cuerno” central como *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), o dos cuernos hiperdesarrollados y posicionados lateralmente como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Sin embargo, los frontales son cóncavos transversalmente, creando leves protuberancias ubicadas lateralmente, en correspondencia del contacto lacrimal-postorbital. La falta de la articulación *in situ* lacrimal-postorbital-frontal, impide saber si este último participaba, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Allosaurus* (Madsen, 1976; McClelland, 1990) y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993), o no participaba como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69, en la órbita. Además, la falta de la articulación de estos tres huesos y la parcial preservación de los extremos laterales de ambos frontales en *Aucasaurus*, impide reconocer la posible presencia de una fenestra dorsal accesoria. De hecho, dicha fenestra se observa en *Arcovenator* (Tortosa et al., 2014), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Rugops* (Serenio et al., 2004) y probablemente *Skorpiovenator* (MMCh PV 48; ver también Cerroni et al., 2020b), y ausente en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En la parte posterior, los frontales participan en la fosa supratemporal, por lo menos en su parte dorsal. En *Aucasaurus*, la fosa supratemporal parece tener una extensión anteroposterior igual o menos que un tercio respecto la fenestra supratemporal, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Abelisaurus* (MPCA 11098), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Carnotaurus* (MACN-

PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. MMCh PV 48. La condición observada en *Aucasaurus* y los otros abelisáuridos es diferente a lo que se observa en otros terópodos donde la fosa supratemporal tiene mucho más desarrollo anteroposterior, siendo levemente menos de la mitad o en algunos casos más respecto la longitud de la fenestra supratemporal (e.g. *Herrerasaurus*, *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Allosaurus*, *Sinraptor* y *Tyrannosaurus*). Una cresta que separa la fosa supratemporal en dos partes asimétricas podría ser la sutura frontal-parietal (Paulina Carabajal, 2011a). Cabe destacar la presencia de una cresta oblicua adicional que según Paulina Carabajal (2011a) separaría la fosa supratemporal de la superficie de contacto para el postorbital. Sin embargo, en esta Tesis Doctoral esta superficie se considera como parte de la fosa supratemporal y no como superficie de contacto para el postorbital. Esta inferencia está suportada por el hecho que si fuera una superficie de contacto para el postorbital, el mismo tendría una posición muy inclinada respecto el eje anteroposterior del cráneo. Toda la superficie de la fosa presenta una leve rugosidad probablemente debida a la inserción de músculos (Paulina Carabajal, 2011a). *Aucasaurus* podía haber tenido una fenestra supratemporal más ancha transversalmente que larga anteroposteriormente. Esta condición se observa también en algunos abelisáuridos como *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en otro es más larga que ancha como en *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson, 2003) y *Abelisaurus* (MPCA PV 11098). Dichas fenestras están separadas por una cresta sagital parcialmente preservada y que resulta muy reducida transversalmente con la parte más anterior de forma triangular, como *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007),

Ekrixinatosaurus (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferentes de algunos tetanuros donde es casi o igual a la mitad del ancho transversal de la fenestra (e.g. *Allosaurus* y *Sinraptor*). Cabe destacar que la condición observada en *Aucasaurus* también difiere de *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), donde hay si una forma triangular de la parte anterior de la cresta sagital, pero la misma es mucho más ancha transversalmente que los abelisáuridos. Paulina Carabajal (2011a) menciona para *Aucasaurus* (y *Ekrixinatosaurus*) una cresta sagital más ancha y menos inclinada anteroventralmente que *Abelisaurus* o *Carnotaurus*. En esta tesis se considera efímera la diferencia del ancho transversal de la cresta sagital entre *Aucasaurus* y *Carnotaurus* o *Abelisaurus*.

En vista ventral (Fig. 4.8B), Paulina Carabajal, (2011a) ilustra pero no menciona el contacto con el prefrontal. De hecho, se puede observar una amplia superficie lisa en la esquina anterolateral para el contacto con el prefrontal. La superficie ocular es cóncava tanto anteroposteriormente que transversalmente. Se preservó el contacto con el lateroesfenoides y orbitoesfenoides. En esta vista se puede observar como los frontales bordean laterodorsalmente la cavidad olfatoria, y dorsalmente la cavidad para los bulbos olfatorios.

En vista lateral (Fig. 4.8C, D), se aprecia el importante grosor dorsoventral de los frontales, tal como se observa en otros abelisáuridos. En esta vista también se observa que el contacto entre frontal y nasal se sitúa en la región anterior a la parte más alta de la órbita. Una cresta en la región posterior (dentro de la fosa supratemporal), podría ser la sutura entre el frontal y parietal (Paulina Carabajal, 2011a). El contacto con el postorbital parece ser espeso dorsoventralmente.

En vista anterior y posterior (Fig. 4.8E, F), se observan los domos laterales que crean una concavidad en la parte media de los frontales. Esta morfología es parecida a la observada en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098).

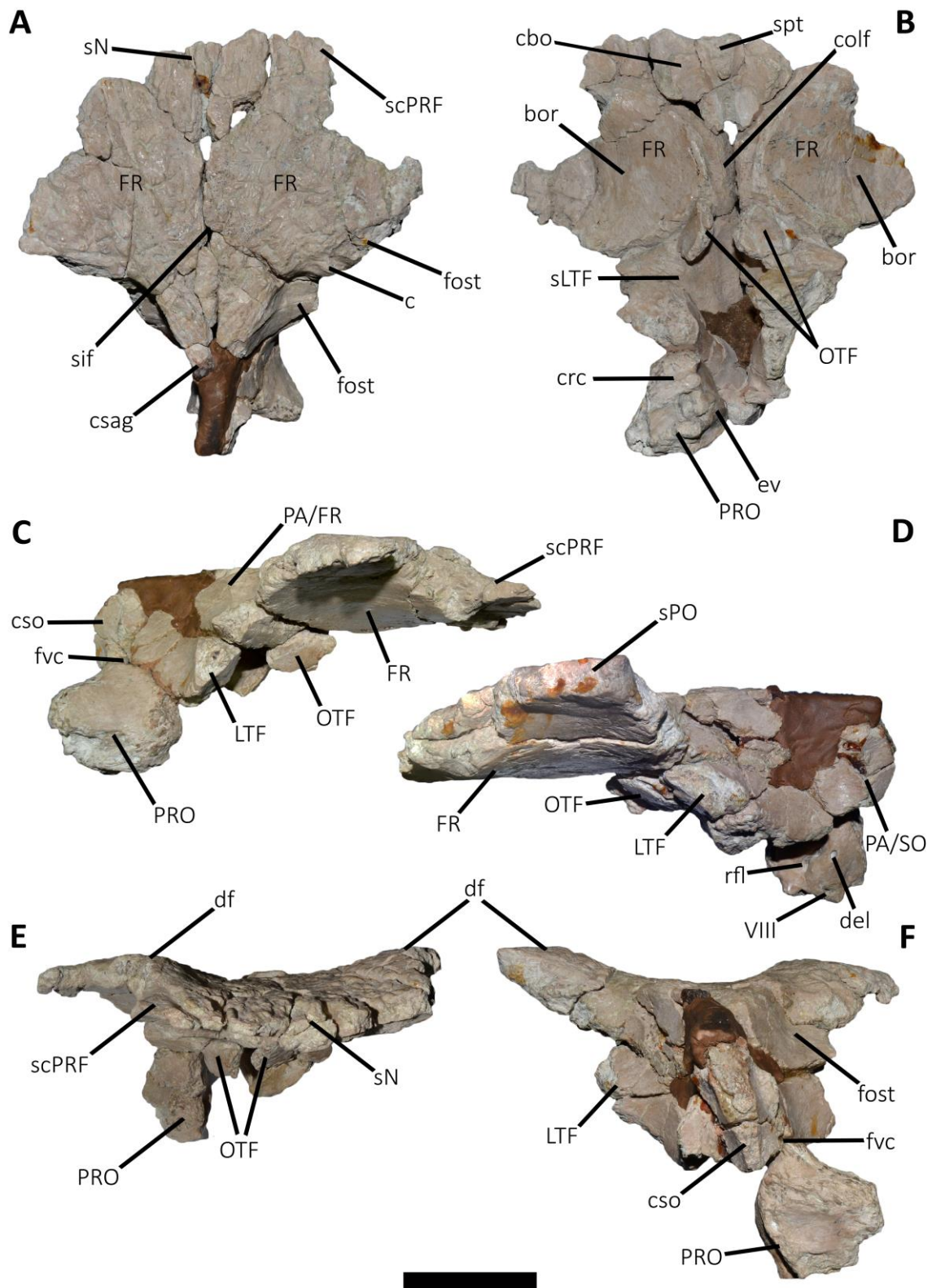


Figura 4.8. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Techo craneano en vista dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C), lateral izquierda (D), anterior (E), y posterior (F). Escala: 5 cm.

2.9. Parietal

El parietal se preservó parcialmente, una parte articulada con el techo craneano y otro fragmento desarticulado (Fig. 4.8A, C, D, F; Fig. 4.9A-E; Tabla 1).

En vista dorsal, la cresta sagital está casi totalmente rota y en la parte más anterior que se preservó no se puede observar la articulación con los frontales. Sin embargo, una pequeña porción posterior se preservó junta con la eminencia del parietal (Fig. 4.9A). La cresta sagital es muy delgada transversalmente y presenta la superficie dorsal cóncava, formando una depresión anteroposterior. Una cresta sagital tan delgada (0,9 cm de ancho transversal) se puede observar en otros abelisáuridos, como *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde es más ancha transversalmente. Una parte del parietal va a formar la parte anterior de la fosa supratemporal (Fig. 4.8A). Como fuera mencionado por Paulina Carabajal (2011a), la eminencia parietal es baja, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y diferente de la más alta observada en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Paulina Carabajal (2011a), menciona una forma romboidal de la eminencia parietal para *Aucasaurus*, tal como otros abelisáuridos. Sin embargo, una verdadera forma romboidal se observa solamente en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y probablemente *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), mientras que los otros abelisáuridos como *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) juntos con *Aucasaurus* presentan una forma más bien triangular. En *Aucasaurus*, la eminencia

parietal presenta una superficie rugosa (Paulina Carabajal, 2011) y levemente cóncava transversalmente. La cresta nucal casi no se preservó en *Aucasaurus*, solamente una pequeña extensión derecha desde la eminencia parietal. Dicha cresta probablemente se desarrollaba transversalmente al eje sagital, y la porción preservada es fuertemente cóncava anteriormente (Fig. 4.9B, C).

En vista ventral (Fig. 4.9D), la eminencia nucal presenta un cuerpo cuadrangular con superficie levemente cóncava. Lateralmente a la eminencia nucal una cresta separa la fosa supratemporal con la fosa posterior del parietal.

En vista posterior (Fig. 4.9E), se observa que la cresta nucal se eleva muy poco por encima de la eminencia parietal, implicando una pared posterior baja, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Ekrixinosaurus* (MUCPV 294) y diferente de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde es mucho más alta. En esta vista la superficie del parietal es fuertemente cóncava a modo de una fosa.

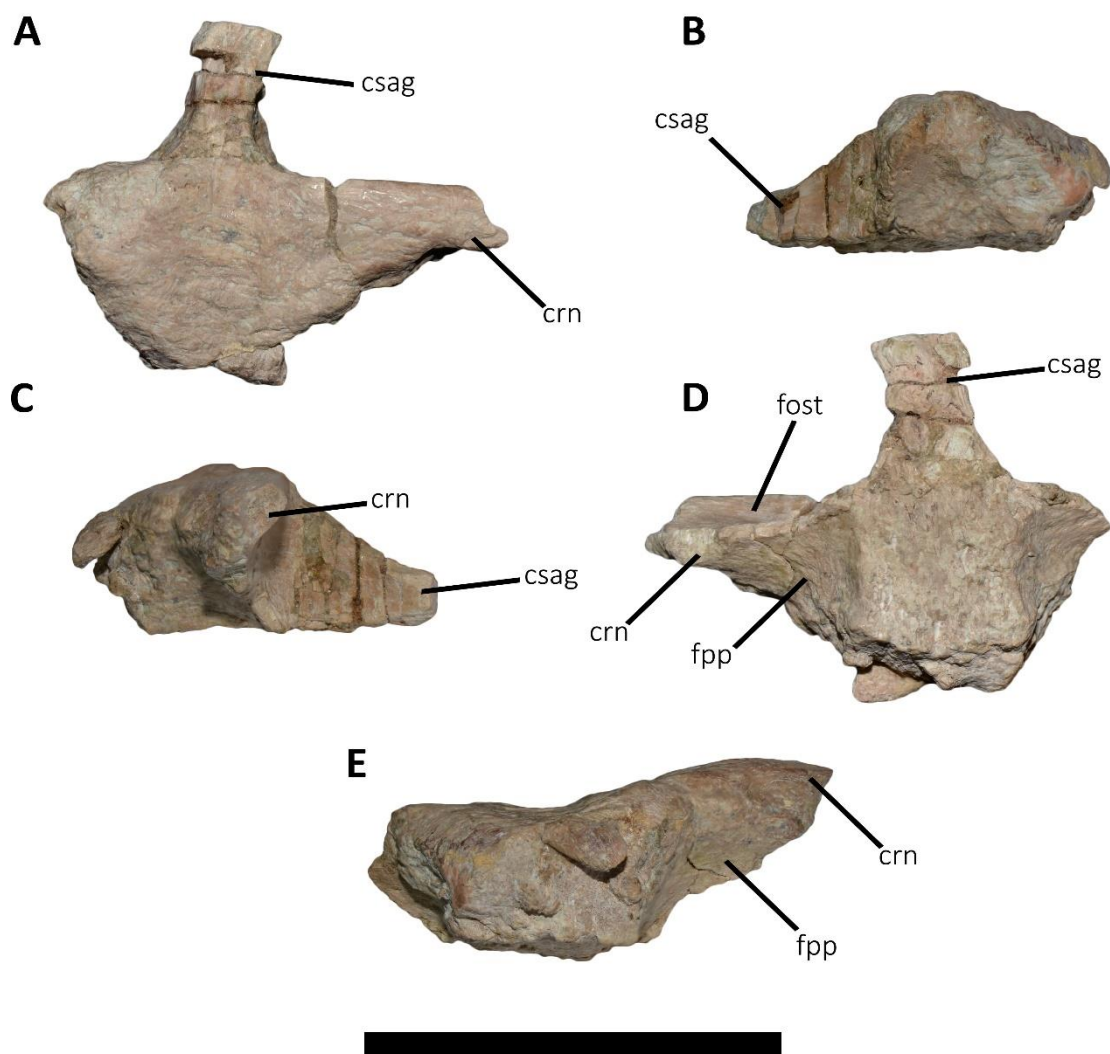


Figura 4.9. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Parietal en vista dorsal (A), lateral izquierda (B), lateral derecha (C), ventral (D), y posterior (E). Escala: 5 cm.

2.10. Supraoccipital

Como es mencionado por Paulina Carabajal (2011a), en *Aucasaurus* el supraoccipital se preservó parcialmente (Fig. 4.8C, D, F).

En vista lateral (Fig. 4.8C, D), la cresta supraoccipital tiene una extensión dorsoventral de 3,5 cm y de 1,8 cm su máxima extensión anteroposterior. La cresta va disminuyéndose en el sentido anteroposterior hacia la parte ventral. Se puede observar una porción de lo que debería ser el contacto lateral entre el supraoccipital y el parietal.

Son visibles los forámenes para la salida de las venas cerebrales caudales medias, que se sitúan en la articulación entre supraoccipital y parietal (Paulina Carabajal, 2011a).

En vista posterior (Fig. 4.8F), la cresta supraoccipital tiene una orientación vertical y probablemente participaba en la parte dorsal del foramen magnum, como se observa en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En esta vista, la cresta supraoccipital tiene un contorno triangular siendo más ancha transversalmente en el extremo dorsal. El foramen de la vena cerebral caudal media tiene un contorno ovalado siendo más alto que ancho, tiene un diámetro de 4 mm aproximadamente, y dista 9 mm desde el borde posterior de la cresta supraoccipital.

2.11. Exoccipital

En *Aucasaurus* del exoccipital se preservó solamente una pequeña porción fusionada al basioccipital y formando parte del cóndilo occipital (Fig. 4.10A-D).

En vista lateral (Fig. 4.10B), el exoccipital es la parte anterodorsal del cuello del cóndilo occipital. Hay un receso ovalado por cada lado del exoccipital que, como mencionado por Paulina Carabajal (2011a), alojaría el foramen para el Nervio Craneal XII y el foramen metótico que incluye los canales para los Nervios Craneales IX/X/XI. No se puede observar la presencia de un segundo foramen para la salida del Nervio Craneal XII (Paulina Carabajal, 2011a). En particular, el foramen para el Nervio Craneal XII es bien visible, dado que está cortado en sección. El receso se presenta poco profundo como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.10C), el exoccipital forma parte del canal neural del cuello condilar, sobre todo las porciones laterales. Parece que la participación del

exoccipital está limitada al cuello del cóndilo, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dicha condición parece ser derivada y diferente de otros terópodos donde el exoccipital forma parte de la superficie articular del cóndilo, tal como *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Allosaurus* (McClelland, 1990), *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) y *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003).

2.12. Basioccipital

El basioccipital forma la casi totalidad del cóndilo occipital y los tubérculos basales. En *Aucasaurus*, se encontró separado del cráneo solamente el cóndilo occipital, implicando una pérdida parcial del basioccipital (Fig. 4.10A-F; Tabla 1).

En vista lateral (Fig. 4.10B, E), el cuello del cóndilo es mucho más reducido anteroposteriormente que en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.10C), el cuello del cóndilo occipital presenta una leve concavidad como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Viavenator* (MAU PV LI 530) tienen una concavidad más marcada. Dicha concavidad es transversalmente estrecha, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de una más amplia observada en *Arcovenator*, *Indosaurus* y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007; Tortosa et al., 2013).

En vista posterior (Fig. 4.10D), el cóndilo occipital tiene forma esférica y es levemente más ancho que alto y tiene un tamaño inferior respecto *Abelisaurus* (MPCA

PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La forma del cóndilo occipital en *Aucasaurus* difiere de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), donde tiene un contorno más ovalado siendo mucho más ancho que alto.

En vista ventral (Fig. 4.10F), el cuello del cóndilo occipital en *Aucasaurus* es bien definido como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530) donde la constricción es leve. En *Aucasaurus* el cuello presenta una leve cresta que se extiende hasta la mitad de la superficie. En *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), también se observa dicha cresta pero es más marcada, mientras que en *Viavenator* (MAU PV LI 530) hay una fosa que se desarrolla anteroposteriormente a lo largo de todo el cuello. El borde ventral del cóndilo es recto, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente del borde anteriormente convexo observado en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), o anteriormente cóncavo observado en *Viavenator* (MAU PV LI 530).

2.13. Parabasiesfenoides

En *Aucasaurus* el parabasiesfenoides es muy fragmentario, preservándose una pequeña parte junto con el basioccipital y otro fragmento desarticulado (Fig. 4.10A-C, E, F). No se preservó toda la parte ventral y lateral que incluye el receso basiesfenoideos, el receso subselar, los procesos basiesfenoideos, el receso timpánico lateral y los procesos basiepteroideoes.

En vista ventral (Fig. 4.10F), la parte articulada con el basioccipital presenta dos recesos separados por un tabique, presente también en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) pero más superficiales que en este último (Paulina Carabajal, 2011a). Dichos recesos están presentes en otros terópodos como *Piatnitzkysaurus*, *Sinraptor*, *Giganotosaurus* y *Murusraptor* (Paulina Carabajal, 2011a).

El fragmento suelto correspondería a la parte izquierda del dorsum sellae (Paulina Carabajal, 2011a). Este último se presenta bajo dorsoventralmente y presenta un foramen para el pasaje del Nervio Craneal VI.

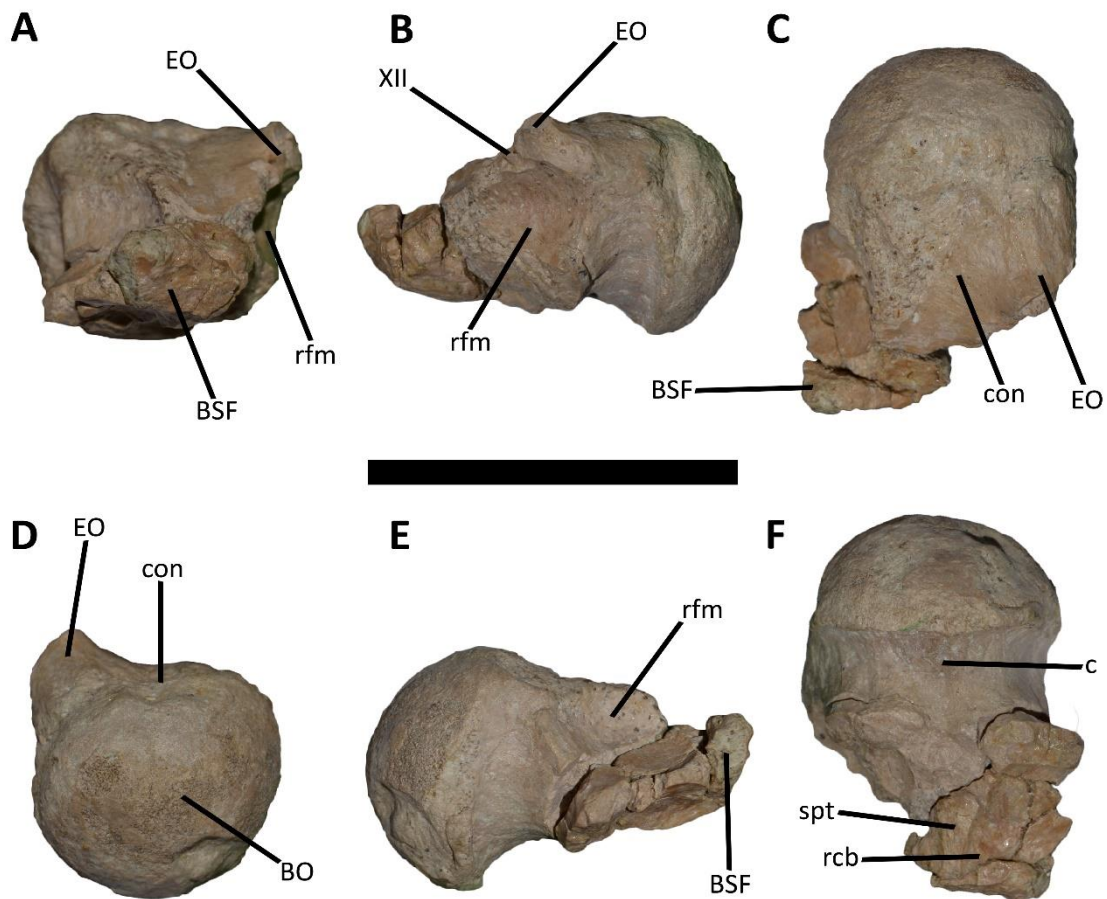


Figura 4.10. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Cóndilo occipital en vista anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 5 cm.

2.14. Proótico

El proótico en *Aucasaurus* se preservó únicamente un fragmento posterodorsal, que probablemente articulaba con el opistótico posteriormente y ventralmente y el parietal dorsalmente (aunque no se pudo identificar bien los contactos con estos huesos). De hecho, en *Aucasaurus* el proótico parece que era una parte importante de la parte anterior del proceso paraoccipital (Fig. 4.8B-F).

En vista lateral (Fig. 4.8C), la superficie es cóncava anteroposteriormente debido a la curvatura lateral del proceso paraoccipital. La fenestra ovalis se preservó parcialmente, y como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Murusraptor* (MCF-PVPH-411), el proótico delimita anteriormente y dorsalmente dicha fenestra. El receso columelar donde pasa la columela, también está parcialmente preservado.

En vista medial (Fig. 4.8D), la superficie interna es visible debido a la falta de varios huesos que articulaban con el proótico. La eminencia vestibular está delimitada anteriormente por el receso flocular (Paulina Carabajal, 2011a), que tiene un contorno a “8” dado que un pequeño tabique lo divide en una parte dorsal y otra ventral. Dicha morfología se observa también en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Majungasaurus* (y otros terópodos como *Sinraptor* y *Daspletosaurus*, Paulina Carabajal 2011a), pero diferente de otros terópodos donde tiene un contorno ovalado, como en *Murusraptor* y otros tetanuros (ver Paulina Carabajal 2011a). Posteriormente al receso flocular, el ducto endolinfático tiene un contorno ovalado más alto dorsoposteriormente que largo anteroposteriormente. Cabe destacar que Sampson y Witmer (2007) para *Majungasaurus*, consideran ese foramen como la salida del Nervio Craneal VII. Como mencionado por (Paulina Carabajal, 2011a), dorsalmente al receso flocular y el conducto endolinfático se observa un leve surco que se conecta con el foramen de la vena dorsal del cráneo. Ventralmente al conducto endolinfático, un foramen podría ser

la salida para el Nervio Craneal VIII (Paulina Carabajal, 2011a). Posteriormente a este foramen hay dos forámenes que conducen a un receso que podría ser el foramen metótico.

2.15. Lateroesfenoides

El lateroesfenoides de *Aucasaurus* es muy fragmentario en ambos lados, sin embargo, se puede observar el contacto con el frontal lateralmente y ventralmente, con el proótico posteriormente y con el orbitoesfenoides anteromedialmente (Fig. 4.8B-D).

En vista ventral (Fig. 4.8B), el lateroesfenoides tiene un contorno triangular. Ventralmente al frontal derecho, entre un fragmento del lateroesfenoides y el orbitoesfenoides, se observa una serie de crestas y surcos que probablemente indican una sutura entre el frontal y lateroesfenoides.

En vista lateral (Fig. 4.8C, D), como lo menciona Paulina Carabajal (2011a) se preservó solamente la base del proceso postorbital. Probablemente, en base a la porción que se preservó, tenía una forma parecida a la de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Como menciona Paulina Carabajal (2011a), es visible un pequeño foramen cerca del contacto lateroesfenoides-frontal, que internamente se comunica con otro foramen ubicado anterodorsalmente al receso flocular. Desde este foramen saldría la vena cerebral media, y que se observa también en *Abelisaurus*, *Majungasaurus* y *Carnotaurus* (Paulina Carabajal, 2011a). El lateroesfenoides contacta posteroposteriormente el proótico.

2.16. Orbitoesfenoides

Como mencionado por Paulina Carabajal (2011a), ambos orbitoesfenoides están muy erosionados, preservándose solamente un fragmento de forma romboidal por cada

lado (Fig. 4.8B-E). En vista ventral, este hueso contacta posteriormente el lateroesfenoides y dorsalmente el frontal, y con los dos mantiene un tipo de sutura parecida que se puede observar en las zona donde no se preservó (Fig. 4.8B).

En vista lateral, se puede observar como los orbitoesfenoides van a formar parte de la pared interna de la órbita, y se contactaban ventralmente entre sí formando la entrada para el canal del Nervio Craneal I, el conducto olfatorio (Fig. 4.8B, C, D) (Paulina Carabajal, 2011a). Varias pequeñas crestas y surcos caracterizan la superficie medial y lateral del orbitoesfenoides, probablemente son las marcas de capilares sanguíneos. A diferencia de *Abelisaurus* y *Carnotaurus*, no se puede observar (a causa de la preservación) ninguno de los canales del Nervios Craneales II/III/IV (Paulina Carabajal, 2011a).

En vista anterior (Fig. 4.8E), se aprecia la inclinación medial de ambos orbitoesfenoides que forman la pared interna de la órbita y a la vez la pared externa del conducto olfatorio.

2.17. Elementos etmoidales

Ninguno de los elementos etmoidales (esfenetmoides y mesetmoides) que delimitan el ducto y los bulbos olfatorios se preservaron. Tampoco se preservó el septo interorbital (lámina de hueso que separa las dos orbitas y que está en contacto con el esfenetmoides, orbitoesfenoides y con el proceso cultriforme). Sin embargo, se puede observar las marcas del contacto entre el esfenetmoides y mesetmoides con el frontal (Fig. 4.7B). De consecuencia, se puede así comprender los límites laterales del conducto olfatorio y de las cavidades que hospedaban los bulbos olfatorios. Se nota la presencia de varios surcos en la superficie dorsal del conducto olfatorio, que probablemente son las marcas de capilares. Eso implica que el Nervio Craneal I rellenaba la cavidad del

conducto. Anteriormente los bulbos olfatorios, que posiblemente estaban envueltos por el mesoetmoides, están separados por un incompleto septo internasal (Fig. 4.8B). Por ende, las cavidades tenían una forma ovalada. En estas cavidades se puede observar las marcas de los bulbos (Paulina Carabajal, 2011a). Este último tiene sección triangular con el ápice dirigido posteriormente. La salida del Nervio Craneal I está orientada anteriormente, como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). *Aucasaurus*, como *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) presenta el foramen de salida del Nervio Craneal I reducido respecto a *Abelisaurus*.

Descripción de la Mandíbula

2.18. Prearticular

Solamente se preservó la parte posterior del prearticular derecho (Fig. 4.11A, D, F). Este fragmento se encuentra articulado y fusionado con el surangular lateralmente y con el articular lateralmente y levemente ventralmente.

En vista medial, la parte posterior del prearticular contacta el surangular y mediodorsalmente es parte del proceso articular del surangular, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Medialmente y ventralmente contacta el articular y termina posteriormente con un proceso en forma de dedo que contacta el proceso retroarticular, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y algunos tetanuros como *Allosaurus* y *Sinraptor* (Madsen, 1976; Currie y Zhao, 1993). En *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) dicho proceso es más estrecho dorsoventralmente. El proceso surangular del prearticular contacta el surangular y juntos crean la pared anterior de la fosa glenoidea (Fig. 4.11A). Dicha

pared es muy alta, más que en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

2.19. Surangular

Se preservó un fragmento posterior del surangular derecho (Fig. 4.11A-F; Tabla 1), fusionado con el articular medialmente y posteriormente y parte del prearticular medialmente. También se preservó parte de la repisa lateral y pared lateral de la fosa aductora. Se desconoce toda la parte anterior, imposibilitando la observación de lo que era el contacto con el dentario y el angular, y el grado de participación en la fenestra mandibular exterior.

En vista anterior (Fig. 4.11E), el proceso articular está levemente inclinado medialmente y forma una leve cresta anterior debido a su morfología triangular. El proceso articular del surangular contacta posteriormente el articular y medialmente y ventralmente el prearticular. Dicho proceso forma la parte anterior de la fosa glenoidea. Entre el proceso articular y la pared lateral se forma una concavidad profunda que en *Aucasaurus* y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) es transversalmente más ancha que *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Se puede observar como el proceso retroarticular está posicionado más dorsalmente que el surangular y la fosa glenoidea.

En vista medial (Fig. 4.11A), el surangular forma la pared lateral y el techo de la fosa aductora que sirve para el anclaje de la porción intramandibular del *M. adductor mandibulae internus*. En la parte ventromedial de la fosa aductora, es presente un foramen que probablemente se comunicaba con otro foramen ubicado ventralmente a la repisa lateral. Este foramen es el foramen posterior del surangular presente también en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y algunos tetanuros (e.g. *Murusraptor*). El proceso articular se presenta muy desarrollado dorsalmente creando, junto con el

prearticular una pared anteriormente a la fosa glenoidea y ampliando la superficie articular. Dicha condición refleja también la amplia superficie articular del cóndilo medial del cuadrado. A pesar que también otros terópodos presentan una pared anterior a la fosa glenoidea, solamente en *Aucasaurus*, *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) el proceso articular del surangular está iperdesarrollado y con una inclinación vertical o levemente posterior.

En vista lateral (Fig. 4.11B), el surangular tiene una repisa muy desarrollada lateralmente, aunque esté parcialmente deformada. De la mencionada repisa se desconoce su parte más anterior mientras que posteriormente termina a 3 cm del borde posterior del proceso retroarticular. Entre el extremo posterior de la repisa lateral y el borde posterior del proceso retroarticular la superficie es rugosa. Pese a la deformación, la repisa lateral parece ser cóncava dorsalmente, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Por debajo de la repisa lateral se desarrolla una amplia fosa muscular para el anclaje del *M. adductor mandibulae externus*, tal como se observa en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La pared lateral dorsalmente a la repisa lateral es muy convexa dorsalmente, como se observa también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003), pero diferente de otros terópodos donde esta convexidad es menos marcada (Sampson y Witmer, 2007; Madsen, 1976; Currie and Zhao, 1993). No se preservó el proceso ventral que contacta el angular, sin embargo, el borde anterior (está parcialmente roto) a la fosa muscular debería ser el límite donde contactaba el angular.

En vista dorsal (Fig. 4.11C), es presenta un leve surco cerca del borde medial de la pared lateral. En la parte más posterior de la repisa lateral es presente un foramen, que probablemente sería el foramen chorda tympani ubicado aproximadamente en la misma

posición en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). Posteriormente el surangular termina con una lámina que bordea lateralmente el articular y el proceso retroarticular, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El surangular forma la mitad lateral de la fosa glenoidea, y está separado de la mitad medial (formada por el articular) por una cresta inclinada anterolateralmente-posteromedialmente.

En vista ventral (Fig. 4.11D), la repisa lateral es muy expuesta lateralmente. Se observa el contacto con el prearticular que parece ser una articulación simple y anteroposteriormente dirigida como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El surangular y el prearticular llegan hasta el extremo posterior, tapando el proceso retroarticular en esta vista.

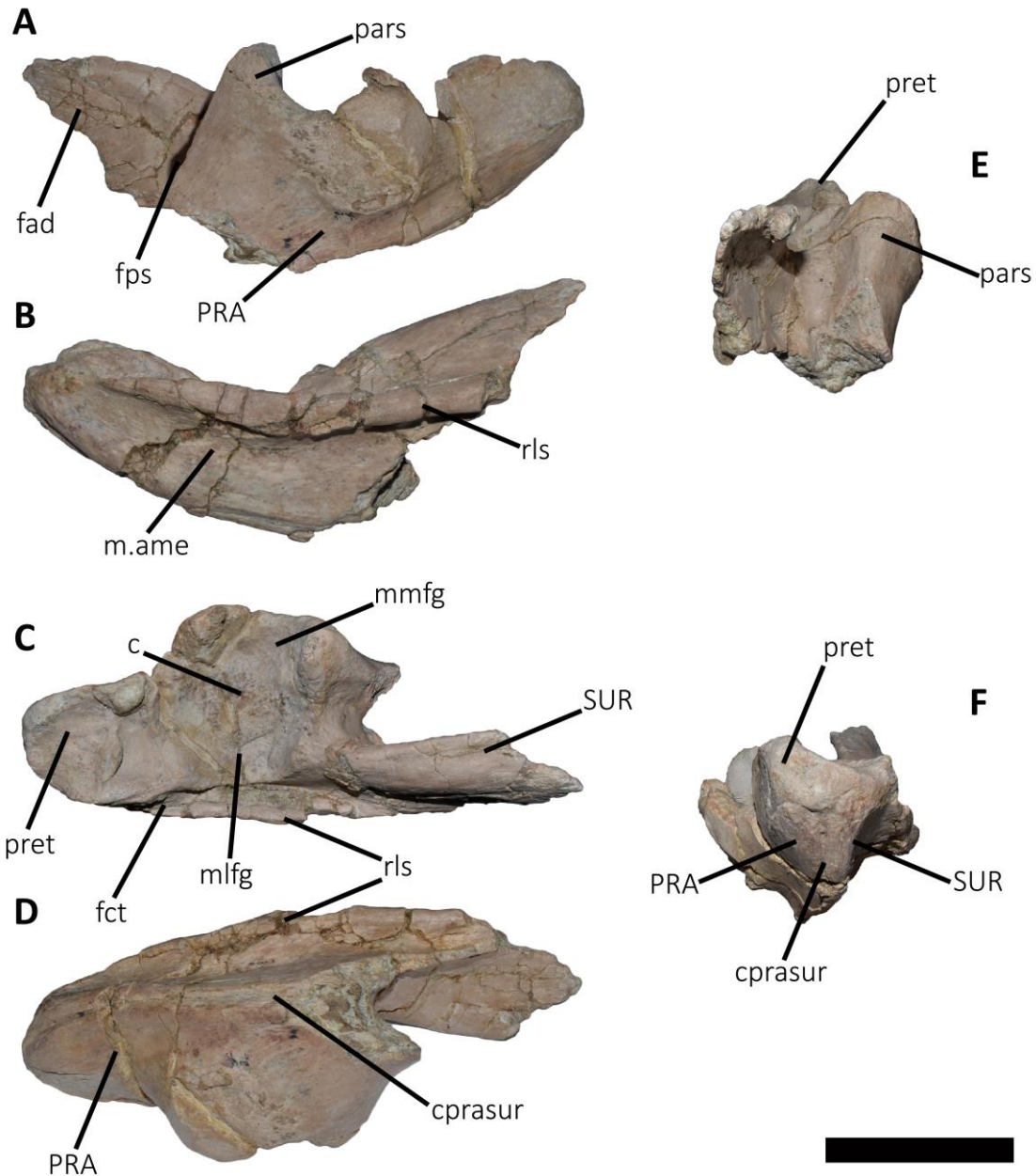


Figura 4.11. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Prearticular, surangular y articular en vista medial (A), lateral (B), dorsal (C), ventral (D), anterior (E), y posterior (F). Escala: 5 cm.

2.20. Articular

El articular derecho se preservó articulado con el surangular anteriormente y lateralmente y con el prearticular medialmente y levemente ventralmente (Fig. 4.11A, C, F; Fig. 4.12A; Tabla 1). Presenta un proceso retroarticular muy desarrollado sobre

todo en el sentido anteroposterior. Más de la mitad de la fosa glenoidea está formada por el articular.

En vista medial (Fig. 4.11A), el proceso retroarticular en *Aucasaurus* está dirigido posteriormente y dorsalmente. Eso lo diferencia de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), donde no hay esta componente dorsal. La pared medial de la fosa glenoidea es muy alta, sobre todo en su parte más posterior. Dicha condición se observa en *Herrerasaurus* (Sereno y Novas, 1993), *Ceratosaurus* (USNM 4735) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.11C; Fig. 4.12A), la mitad medial de la fosa glenoidea es más larga y amplia de la lateral. La cresta que divide la fosa se conecta anteriormente con el extremo dorsal del proceso articular del surangular, y posteriormente con la esquina anterolateral del proceso retroarticular. La mitad medial de la fosa glenoidea está delimitada anteriormente y posteriormente por paredes altas, implicando una amplia superficie de articulación para el cóndilo medial del cuadrado, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La fosa glenoidea está separada del proceso retroarticular por un escalón (Fig. 4.11C; Fig. 4.12A). El proceso retroarticular es muy desarrollado anteroposteriormente tomando una forma rectangular (Fig. 4.11C; Fig. 4.12A), como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dicho proceso es el lugar donde ancla del *M. depressor mandibulae* y que sirve para abrir la mandíbula. Se observan muchos forámenes que atraviesan el piso del proceso retroarticular como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). La fosa del proceso retroarticular está delimitada medialmente y lateralmente por dos paredes que se elevan dorsalmente, tal como se observa en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Una cresta dirigida lateroposteriormente-medioanteriormente

divide la fosa retroarticular en dos partes. Dicha cresta es presente solamente en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y ausente en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y otros terópodos (Madsen, 1976; Currie y Zhao, 1993; Brochu, 2003). El proceso retroarticular en *Aucasaurus*, termina posteriormente con un leve tubérculo, tal como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), mientras que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) termina de forma levemente convexa.

En vista posterior (Fig. 4.11F), el proceso retroarticular es más profundo medialmente aparentando una inclinación ventrolateral. En esta vista se puede observar el contacto entre el proceso retroarticular, surangular y prearticular. En este sentido los extremos posteriores del prearticular y surangular terminan de manera roma y se van alejando entre sí, donde se yuxtapone el retroarticular.

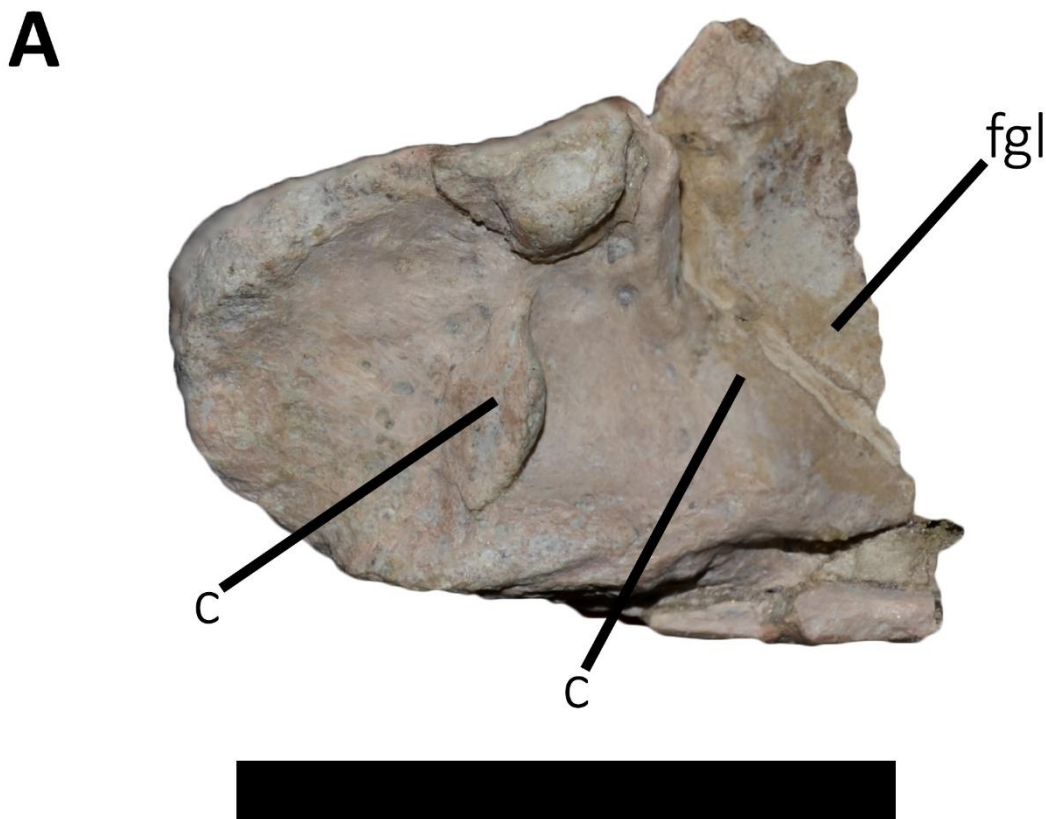


Figura 4.12. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Proceso retroarticular en vista dorsal (A). Escala: 5 cm.

2.21. Dientes

En *Aucasaurus*, la preservación de huesos dentígeros ha llevado a la preservación tanto de dientes todavía puestos en los alvéolos como dientes aislados. El premaxilar y maxilar derechos presentan todos los dientes en los correspondientes alvéolos, y como mencionado previamente en algunos casos se observan dientes de remplazo. Sin embargo, la mayoría de los dientes que quedaron en los alvéolos están rotos y se puede deducir muy poco de la morfología. Los mejores preservados son el octavo, décimo, decimoprimer y decimosegundo diente maxilar. Entre los dientes aislados, solamente de nueve se pueden observar características morfológicas (Fig. 4.13A-L; Fig. 4.14A-L; Fig. 4.15A-L; Tabla 2).

En vista lateral, la mayoría de los dientes presentan una reducida curvatura distal con la carena distal recta o levemente cóncava (Fig. 4.13A, E, I; Fig. 4.14I; Fig. 4.15A, E), y en el resto de los dientes la curvatura es nula con la carena distal recta o levemente convexa (Fig. 4.14A, E; Fig. 4.15I). Por ende, los dientes que presentan una reducida curvatura distal tienen un perfil a “D”, mientras que los dientes que no presentan curvatura tienen un perfil en forma de triángulo isósceles. Estas morfologías se encontraron en otros dientes asignados a Abelisauridae (e.g. Candeiro et al., 2004; Coria y Arcucci, 2004; Smith y Dalla Vecchia, 2006; Smith y Lamanna, 2006; Smith, 2007; Candeiro et al., 2006b; Gianechini et al., 2011; Kear et al., 2013; Hendrickx y Mateus, 2014a). Si bien en general los Abelisauridae tienen dientes con una corona baja (Candeiro et al., 2006a; Gianechini et al., 2011; Kear et al., 2013; Hendrickx y Mateus, 2014a), en *Aucasaurus* hay un diente que supera los 5 cm y otros que son fragmentario y que podrían casi alcanzar los 5 cm. Dientes con un alto de la corona de más de 5 cm

se observan en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Majungasaurus* (Smith et al., 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247 todos los dientes son inferiores a los 4,5 cm. El ápice de la corona puede presentarse de varias morfologías que van de una forma puntiaguda (Fig. 4.13E, F; Fig. 4.15I, J) a un ápice romo (Fig. 4.14E, F; Fig. 4.15E, F). Tanto la superficie lingual como la labial presentan las ondulaciones transversales a lo largo de toda la corona, como en otros terópodos (e.g. Coria y Arcucci, 2004; Gianechini et al., 2011; Hendrickx y Mateus, 2014a). Ningún diente parece presentar superficie de desgaste, en alguna zona de la corona. Todos los dientes de *Aucasaurus* carecen de las cresta longitudinales y dirigidas apicobasalmente observadas en un diente aislado de Arabia Saudita (SGS 0090; Kear et al., 2013).

La mayoría de los dientes tienen tanto la carena mesial como la distal posicionadas centralmente en vista mesial y distal, respectivamente. Sin embargo, otros tres dientes presentan una carena mesial que se desplaza lingualmente hacia la base de la corona (Fig. 4.14C, G; Fig. 4.15G). Ninguno de los dientes de *Aucasaurus*, excepto uno (Fig. 4.13E-H), presenta una superficie cóncava o plana adyacente y a lo largo de la carena mesial y/o distal. Esta morfología se encuentra en los dientes más mesiales de los abelisáuridos (Fanti y Therrien, 2007; Smith, 2007; Hendrickx y Mateus, 2014a), por ende se presupone que estos dientes de *Aucasaurus* sueltos son dientes laterales. En vista mesial o distal, la corona se presenta curvata lingualmente, y de consecuencia ambas carenas son convexas labialmente. En algunos dientes dicha curvatura es más pronunciada que en otros dientes (Fig. 4.13C, D, K, L).

La sección transversal de la base de la corona no es visible en casi ningún diente, debido a la meteorización. Sin embargo en algunos dientes se puede inferir una sección

transversal de forma lanceolada (Fig. 4.13E-H), lenticular (Fig. 4.14I-L) o elíptica (Fig. 4.15E-H).

Los dentículos tienen una densidad en la región media de la carena mesial que va desde 13 hasta 16 por cada 5 mm. Pese a que en la mayoría de los dientes los dentículos de la carena mesial están erosionados, en algunos se puede distinguir la morfología. Estos dentículos tienen un contorno rectangular siendo más alto en el sentido apicobasal que largos mesiodistalmente como en otros abelisáuridos (Candeiro et al., 2006b; Gianechini et al., 2011; Hendrickx y Mateus, 2014a), y están inclinados apicalmente (Fig. 4.13B1; Fig. 4.14B1, J1) como algunos dientes de Brasil y Argentina (e.g. UFRJ-DG 371-Rd-Candeiro et al., 2004; MPCA PV 249-Gianechini et al., 2011). Esta morfología se observa en otros dientes de abelisáuridos (Hendrickx y Mateus, 2014a). El espacio entre los dentículos es reducido y superficial, y no hay los surcos interdenticulares. El margen externo de los dentículos es asimétricamente convexo, dado que el mayor grado de convexidad se observa en la mitad apical de los dentículos (Fig. 4.14B1, J1), como en *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-421. La superficie lingual y labial de los dentículos son convexas apicobasalmente.

La carena distal tiene una densidad en la región media que va desde los 13 hasta los 15 dentículos por 5 mm. Solamente un diente presenta una densidad de dentículos de 10 por 5 mm (Fig. 4.15E-H). Los dentículos tienen un contorno rectangular siendo más largos mesiodistalmente que altos en sentido apicobasal, diferente de un posible abelisáurido de Brasil (Candeiro et al., 2006b). Esta morfología se observa también en el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-421, pero en este último son levemente más largos. Algunos dientes presentan dentículos distales orientados apicalmente (Fig. 4.14I1; Fig. 4.15A1, E1) o están perpendiculares a eje apicobasal de la corona (Fig. 4.13A1, E1; Fig. 4.14A1, E1; Fig. 4.15I1). Los dentículos tienen el margen externo asimétricamente

convexo, dado que la parte apical de dicha convexidad es más pronunciada, como en el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-421. El espacio interdenticular es más ancho apicobasalmente y más profundo que en los dentículos mesiales. En la carena distal no se observan surcos interdenticulares u ondulaciones marginales, estos últimos están presentes en otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-421).

Cabe destacar que Coria y Arcucci (2004) remarcan las semejanzas entre MCF-PVPH-421 y *Aucasaurus*, atribuyendo las diferencias entre los dientes de ambos especímenes a variaciones intraespecíficas. Sin embargo, las características morfología observada en MCF-PVPH-421 no solamente están compartidas con *Aucasaurus*, sino están ampliamente distribuidas en otros abelisáuridos (e.g. *Skorpiovenator*, *Majungasaurus*).

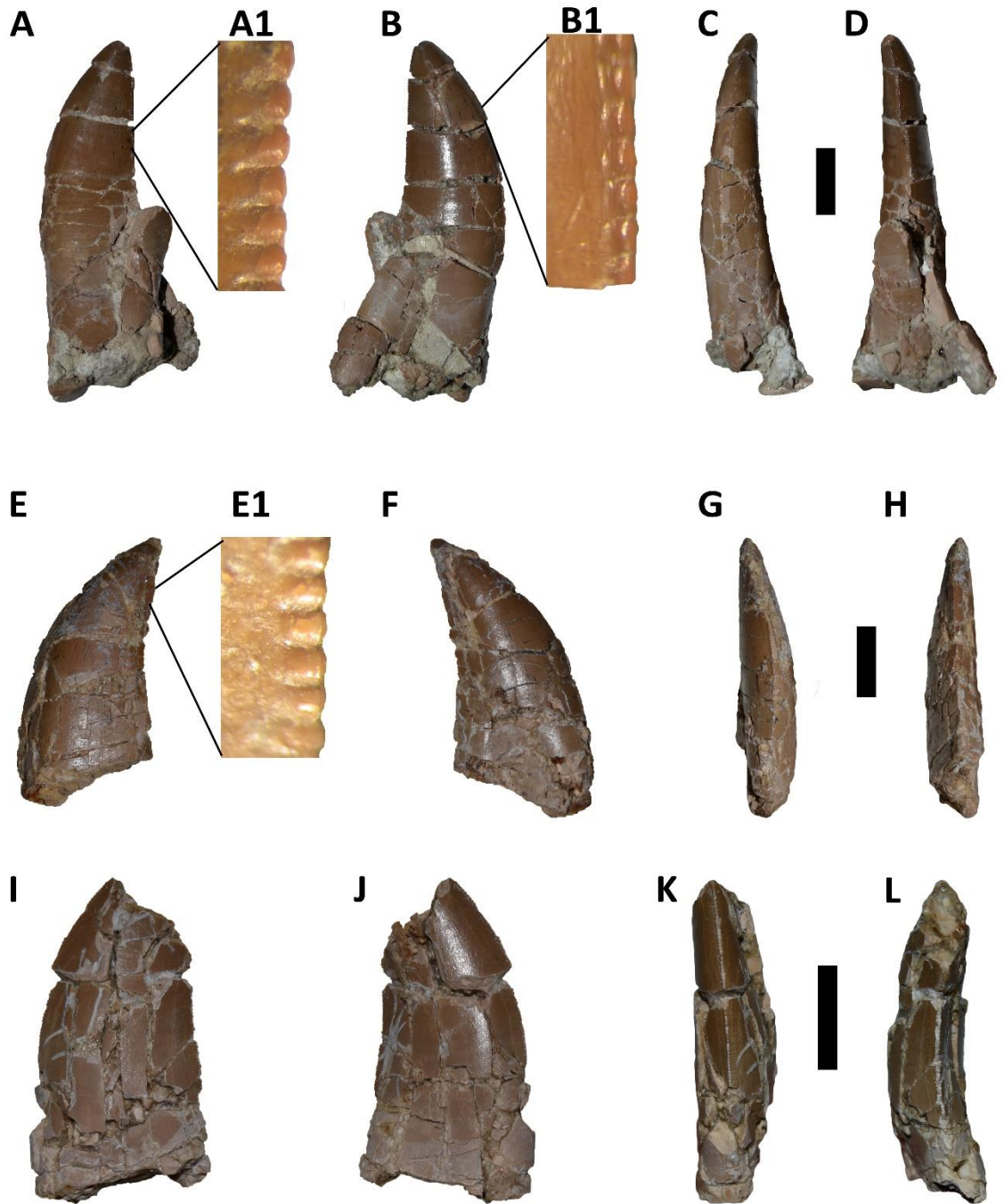


Figura 4.13. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Dientes aislados en vista lingual (A, F, J), labial (B, E, I), mesial (C, G, K), y distal (D, H, L). Escala: 1 cm. Detalle de los dentículos mesiales (B1), y distales (A1, E1). Imágenes fuera de escala.

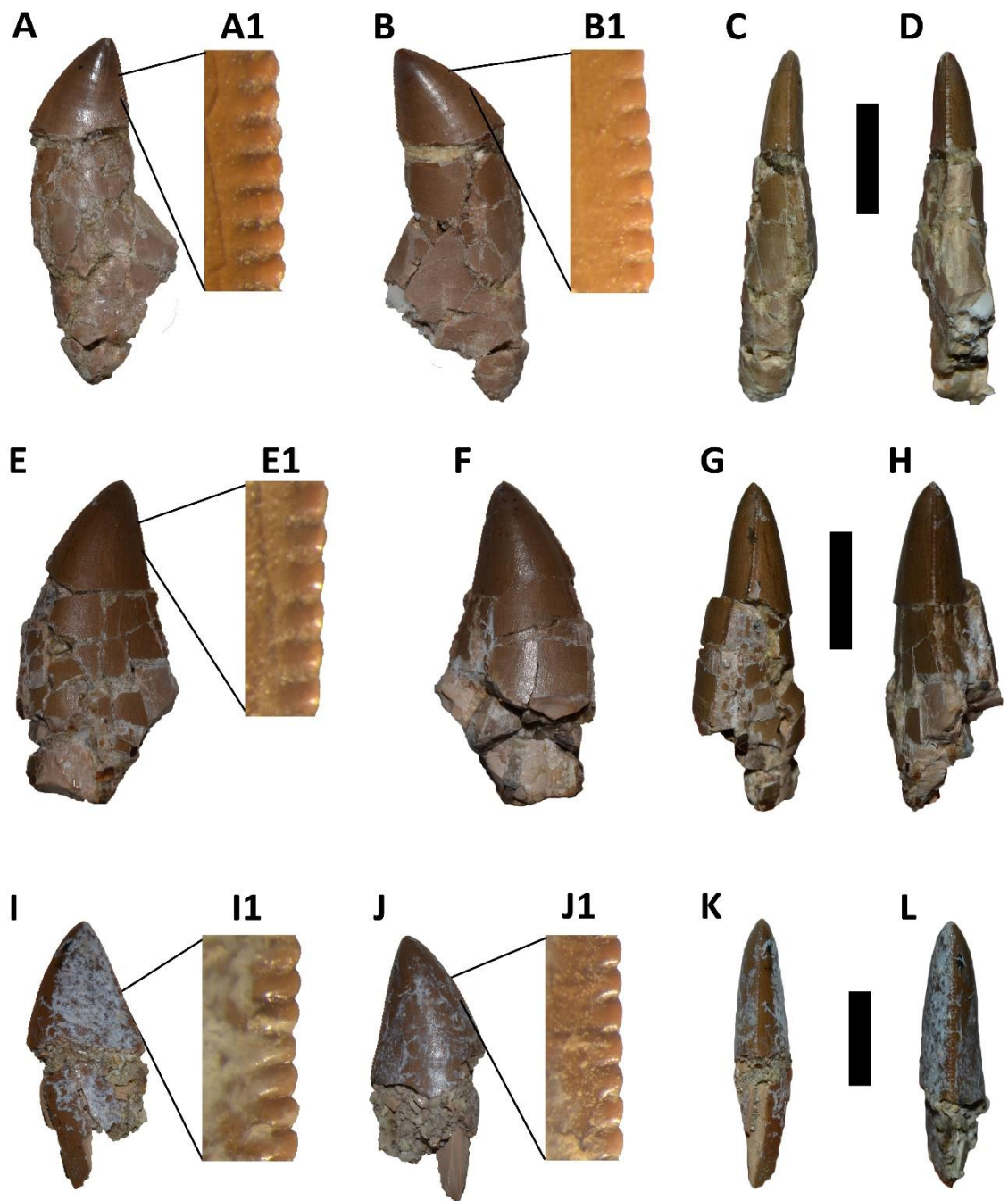


Figura 4.14. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Dientes aislados en vista lingual (A, F, J), labial (B, E, I), mesial (C, G, K), y distal (D, H, L). Escala: 1 cm. Detalle de los dentículos mesiales (B1, J1), y distales (A1, E1, I1). Imágenes fuera de escala.

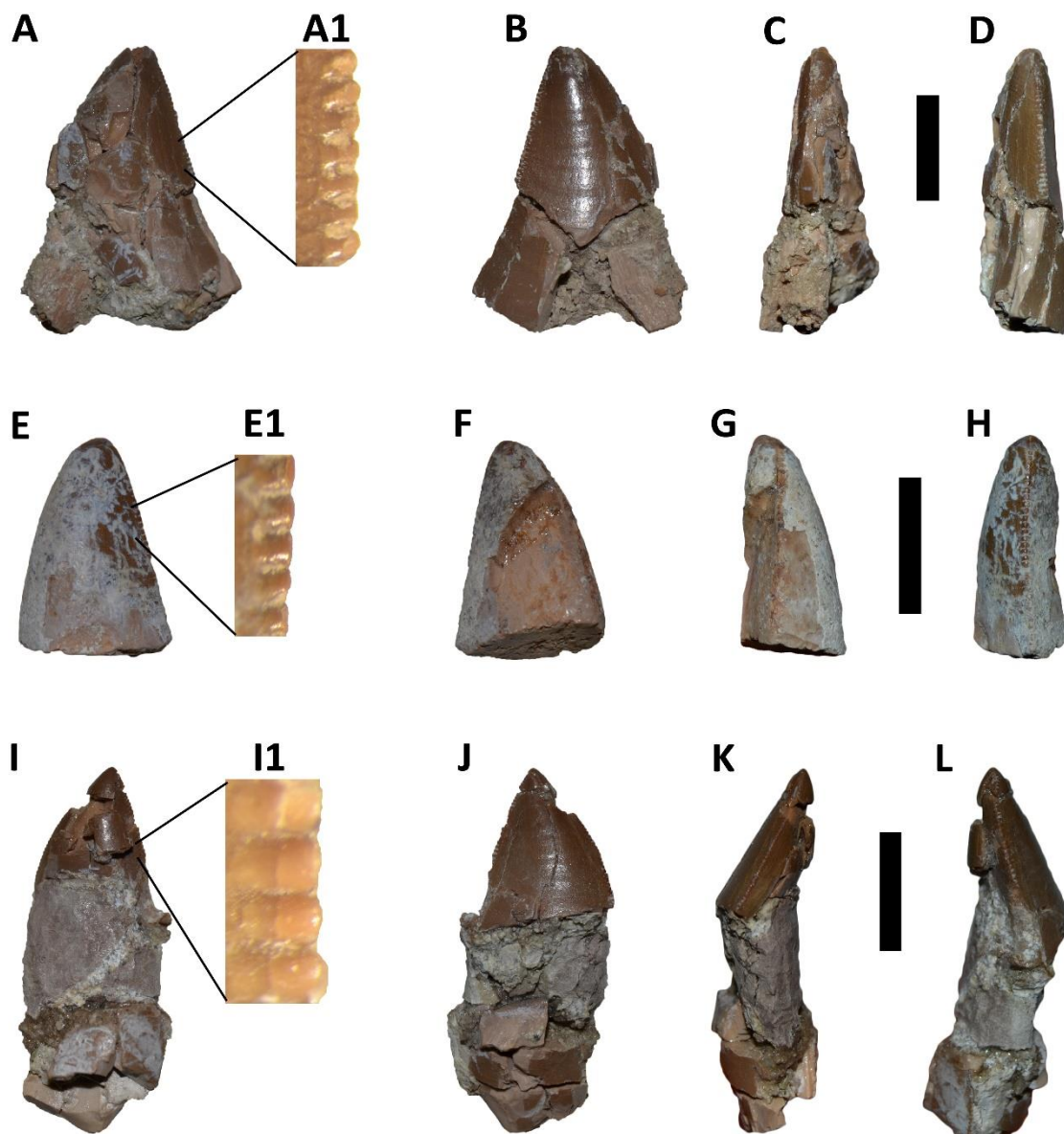


Figura 4.15. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Dientes aislados en vista lingual (A, F, J), labial (B, E, I), mesial (C, G, K), y distal (D, H, L). Escala: 1 cm. Detalle de los dentículos distales (A1, E1, I1). Imágenes fuera de escala.

3. Descripción esqueleto axial

Debido a que *Aucasaurus* se encontró casi articulado, muchos huesos pudieron ser ubicados a lo largo de la columna vertebral, como por ejemplo las vértebras dorsales y sobre todo las vértebras caudales. Por ende, se comparó hueso por hueso con

ejemplares donde, como en *Aucasaurus*, las vértebras están bien localizadas en la serie vertebral. En otros ejemplares donde la identificación de sus vértebras es incierta (e.g. dorsal anterior, caudal media, etc.), se hicieron comparaciones generales.

De la vértebras cervicales solamente se encontraron un atlas con articulado un proceso odontoides y varios fragmentos dorsales de epipófisis de cervicales medias/posteriores. También se encontró un posible fragmento de un arco neural de una posible cervical 4 (Fig. 4.16A-E; Fig. 4.17A-G).

Las vértebras dorsales preservadas son muy fragmentarias y en mal estado de preservación (Fig. 4.18A, B; Fig. 4.19A-D; Fig. 4.20A-K; Fig. 4.21A-F). Sin embargo, se pueden destacar distintas características observadas en otros abelisáuridos. Se pudo identificar una serie de vértebras dorsales anteriores que, en base a la morfología de las espinas neurales y de la posición de las parapófisis, se estima que corresponde a la vértebra dorsal 1 hasta la vértebra dorsal 5, más la espina neural de la sexta vértebra dorsal. También se rescató una vértebra dorsal más posterior, un cuerpo vertebral también posterior y varios extremos dorsales de espinas neurales de vértebras dorsales posteriores.

El sacro se preservó parcialmente, dado que el lado izquierdo está muy deformado y erosionado. Los cuerpos vertebrales se preservaron casi completamente, aunque con un cierto grado de deformación (Fig. 4.22A-E).

De la secuencia caudal se pudieron rescatar las primeras trece vértebras (Fig. 4.23/33A-F), más algunos fragmentos de arcos neurales (Fig. 4.34A-D; Fig. 4.35A-D). En general, se destaca una reducción del tamaño del cuerpo vertebral en sentido posterior, y un estrechamiento transversal del arco neural en las vértebras caudales anteriores más distales en la zona de los pedicelos. Un desplazamiento posterior de la espina neural en la parte posterior de la secuencia caudal. La sutura entre los arcos

neurales y sus respectivos cuerpos vertebrales está completamente obliterada en todas las vértebras caudales (excepto las más posteriores). La presencia de un proceso anterior en el borde lateral del proceso transversal. Una reducción de la inclinación de los procesos transversales más posteriores, y la presencia de una marcada lámina centrodiapofiseal.

Se encontraron varios fragmentos de costillas, unos pocos fragmentos de costillas cervicales (Fig. 4.36A-H) y mayoritariamente dorsales (Fig. 4.37A-F). También fragmentos de gastralias, donde en algunos casos estaban fusionadas entre sí (Fig. 4.38A-D). Por últimos, se preservaron los primeros doce arcos hemales (Fig. 4.39A-M3).

3.1. 1ª vértebra cervical o atlas

El atlas preservó el intercentro y fusionada una porción de la neurapófisis derecha (Fig. 4.16A-E; Tabla 3). En vista anterior (Fig. 4.16A), la superficie es fuertemente cóncava para la articulación con el cóndilo occipital. El contorno es subcircular como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Viavenator* (MAU PV LI 530), más que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) o algunos tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*) donde la superficie que contacta el cóndilo occipital es más comprimida dorsoventralmente. Si bien está parcialmente tapado por el proceso odontoides, el borde dorsal del intercentro es cóncavo para acoger al mismo. La neurapófisis se dirige dorsolateralmente, y en su parte ventromedial presenta un proceso en forma de gancho dirigido anteromedialmente, como en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La ausencia de prezigapófisis hace suponer que *Aucasaurus*

carecía de un protoatlas, como en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista posterior (Fig. 4.16B), la superficie es plana como en *Viavenator* (MAU PV LI 530) pero diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y tetanuros como *Allosaurus* (Madsen, 1976) y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) donde es convexa. En la parte ventral de la faceta posterior, la superficie presenta un escalón debido a dos procesos en la superficie ventral, este escalón es presente también en *Allosaurus* (Madsen, 1976) y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993). La neurapófisis parece más robusta posteriormente que anteriormente.

En vista lateral (Fig. 4.16C), La superficie tiene contorno rectangular, aunque se va estrechando ventralmente. La neurapófisis está firmemente fusionada al intercentro y no hay suturas visibles. El borde posterior de la neurapófisis forma una cresta que termina ventralmente en el centro, anteriormente a dicha cresta la superficie es levemente cóncava.

En vista ventral (Fig. 4.16D), la superficie presenta dos procesos dirigidos ventralmente tal como se observan en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), que podrían ser una estructura tipo parapófisis donde articulan las costillas. Sin embargo, en *Aucasaurus* estos procesos están divididos por un surco más superficial que en *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.16E), la poca preservación de las neurapófisis impide evaluar la presencia y morfología de las postzigapófisis y de los procesos mediales que forman el techo del canal neural y que están presente en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La porción de neurapófisis preservada tiene una sección

transversal ovalada, aunque se va estrechando levemente anteriormente. Además, se observa una torsión de la neurapófisis que presenta el eje mayor dirigido anteromedialmente-posterolateralmente. Esto implica que la misma está fuertemente dirigida lateralmente.

3.2. Proceso odontoides

Se preservó un fragmento del proceso odontoides en la parte dorsal del atlas (Fig. 4.16A, B, E). El mismo tiene forma triangular en vista dorsal, diferente de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde tiene un contorno más circular. La superficie dorsal es cóncava, mientras que las laterales y la ventral son fuertemente convexas para acomodarse en el borde dorsal del intercentro del atlas. En vista posterior el proceso odontoides está roto, mostrando una estructura interna muy neumática dado que presenta varias cámaras pequeñas (aparentando una estructura interna de tipo camelada).

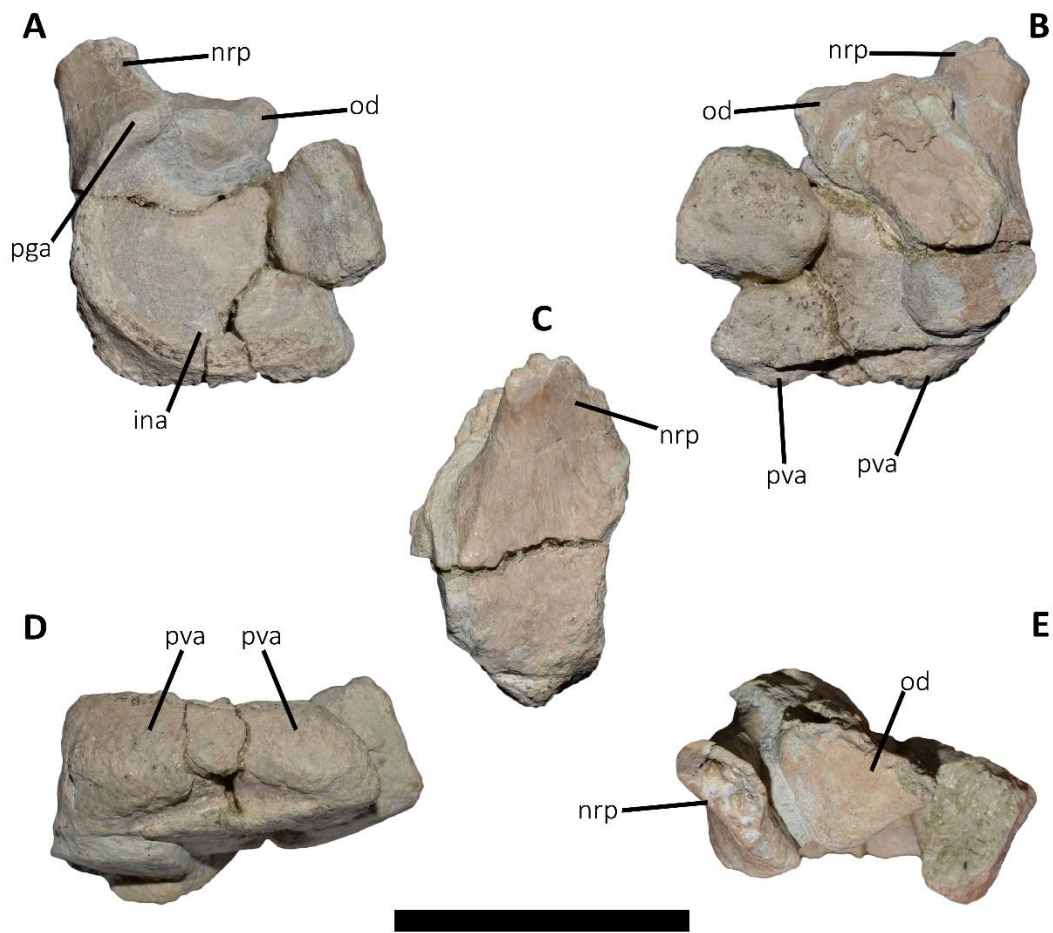


Figura 4.16. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Atlas y fragmento del proceso odontoides en vista anterior (A), posterior (B), lateral (C), ventral (D), y dorsal (E). Escala: 5 cm.

3.3. Vértebras cervicales postaxiales

Se hallaron varios fragmentos pertenecientes a vértebras cervicales (Fig. 4.17A-G). La pieza más destacable es un fragmento derecho de arco neural que correspondería a la cuarta vértebra cervical (Fig. 4.17A-C). En vista anterior, la prezigapófisis presenta una faceta plana e inclinada dorsomedialmente. En vista dorsal (Fig. 4.17A), la prezigapófisis tiene un contorno en forma de gota con el el eje mayor dirigido mediolateralmente, y con la parte más ancha proyectada lateralmente. La misma condición se observa en *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48),

Carnotaurus (MACN-PV-CH 894) y Abelisauridae indet. MPM 99. Una bien definida lámina epipofiseal prezigapofiseal (**eprl**) conecta la prezigapófisis con la epipófisis (Fig. 4.17A, B), separando la región lateral del proceso transversal de la parte dorsal del arco neural, tal como ocurre en otros abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Noasaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*). Además, dicha lámina, aunque está rota en algunas partes, parece ser recta como en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530) donde es cóncava o de *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013) donde es fuertemente convexa. En el extremo posterior, la lámina epipofiseal prezigapofiseal (**eprl**) empieza a dirigirse dorsalmente (Fig. 4.17B), sugiriendo su continuación hacia su contacto con la epipófisis. Posteriormente a la prezigapófisis, una leve concavidad la separa de una robusta lámina espinoprezigapofiseal (**spri**) que preserva solamente su base (Fig. 4.17A, B). Esta lámina tiene una orientación anterolateral-posteromedial.

El proceso transversal tiene un contorno triangular y está dirigido ventralmente y levemente en sentido lateral (Fig. 4.17B). Tiene una superficie plana, y presenta un borde anterior recto y un borde posterior cóncavo. La postzigapófisis está parcialmente preservada. Se ubica a 1,5 cm de donde empieza el borde posterior del proceso transversal. La postzigapófisis tiene una faceta articular plana, dirigida ventrolateralmente, y está muy desarrollada anteroposteriormente. Sin embargo, el borde medial está parcialmente roto. Presuntamente se extendía medialmente con el consecuente contorno en forma de gota, como en la prezigapófisis (Fig. 4.17B, C). La lámina postzigodiapofiseal parece ser muy reducida (Fig. 4.17C), como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Viavenator* (MAU PV LI 530). Dorsalmente a la postzigapófisis, la epipófisis se preservó solamente su base.

Se encontraron varios fragmentos dorsales de epipófisis de cervicales medias/posteriores, lo cual en dos casos están articuladas entre sí (Fig. 4.17D-G). El borde dorsal de las epipófisis es levemente convexo y también es levemente más grueso que el resto de la epipófisis, y por lo menos dos de las epipófisis recuperadas muestran tener ambos procesos posterior y anterior, como en *Noasaurus* (Bonaparte y Powell, 1980), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. MPM 99, y diferente de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde se observa solamente el proceso posterior. La superficie externa del borde dorsal, el proceso anterior y posterior de todas las epipófisis es rugoso. Una de las epipófisis probablemente pertenecía a una cervical 8 o a una cervical 9, debido a que presenta un proceso posterior anteroposteriormente reducido y una postzigapófisis ubicada totalmente en posición ventral al proceso posterior. Probablemente las epipófisis de cada vértebra estaban cerca entre sí. Esa característica, probablemente junto con otras que no se pueden observar en *Aucasaurus* pero sí en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), probablemente estaban asociadas al desarrollo de una arquitectura muscular que confería al cuello una cierta rigidez (Méndez, 2014a).

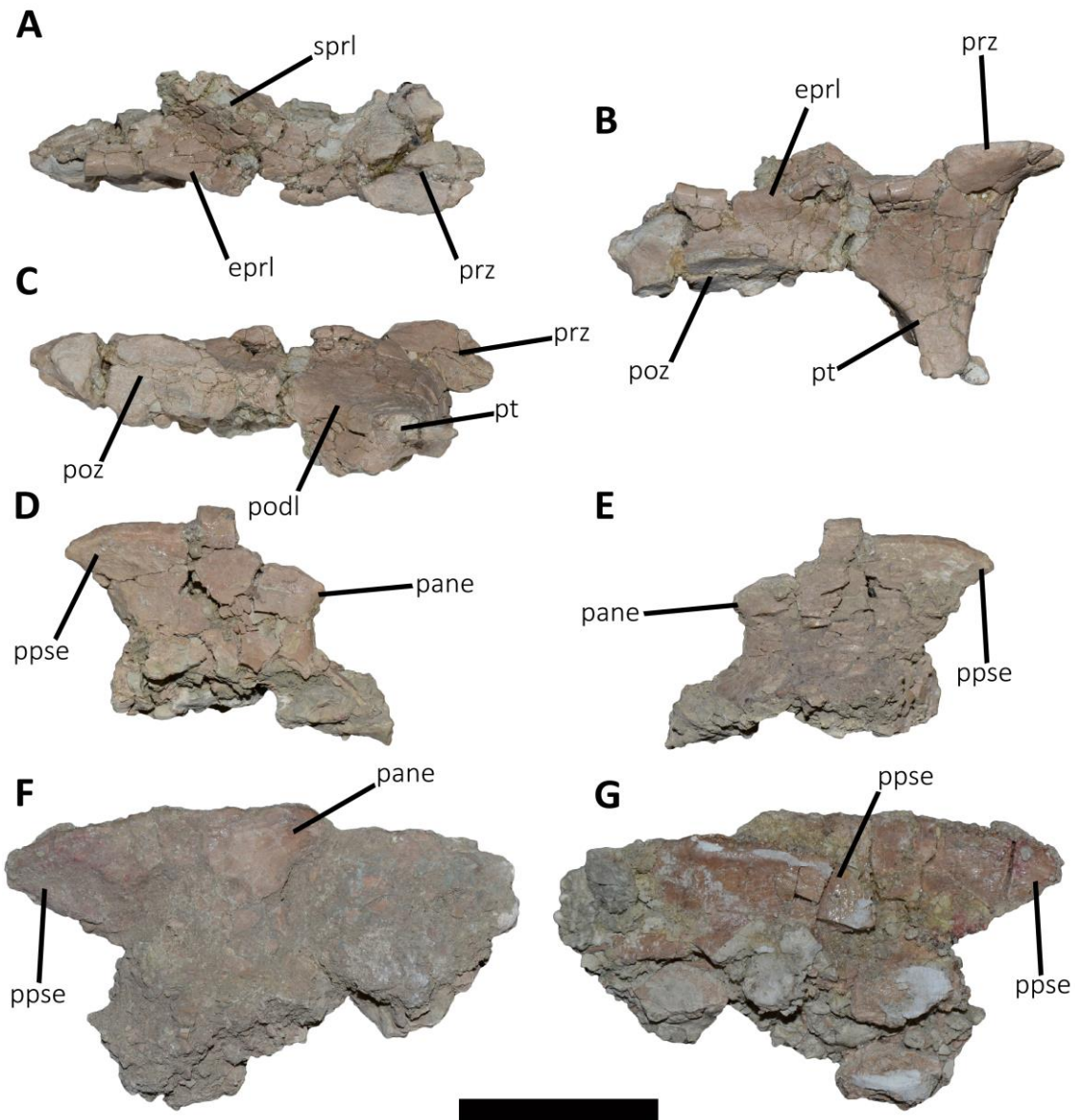


Figura 4.17. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Fragmentos de vértebras cervicales en vista dorsal (A), lateral (B, D, F), ventral (C), y medial (E, G). Escala: 5 cm.

3.4. 1ª vértebra dorsal

La primera vértebra dorsal está muy mal preservada, el cuerpo está fracturado en varias partes, parcialmente colapsado transversalmente y falta parte de la superficie articular anterior y parte de la superficie lateral. El arco neural está casi totalmente

perdido, excepto por la espina neural, aunque se encuentre desplazada posteriormente (Fig. 4.18A, B; Fig. 4.19A-D; Tabla 3).

Pese a estar muy rota y colapsada, se puede observar que la superficie articular anterior es cóncava. En vista lateral el cuerpo vertebral está muy mal preservado (Fig. 4.18A, B), aunque es visible parte de la parapófisis, que se encuentra en una posición ventral y probablemente tenía un contorno elíptico. La superficie articular posterior se presenta un poco más completa. Aunque el aplastamiento nos impide evaluar el contorno, muestra la concavidad de la faceta articular. La superficie ventral parece no tener surco ni quilla, como en *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Carnotaurus* (MACN PV 894) donde por lo menos en la mitad anterior hay dos crestas.

El arco neural está casi totalmente perdido, solamente se preservó la espina neural. La espina neural se presenta reducida anteroposteriormente, y más ancha transversalmente. En vista lateral (Fig. 4.18A, B), la superficie de la espina es levemente cóncava en casi toda su altura, dejando el borde anterior y posterior más expuesto lateralmente (probablemente debido a deformación diagenética). El extremo dorsal de la espina neural es grueso, y presenta un proceso anterior donde se ancla el ligamento interespinoso (Fig. 4.19C, D). Dicho proceso está separado del resto de la espina por dos surcos laterales. En vista lateral, es visible un pequeño proceso que de la parte dorsal de la espina neural se dirige posteriormente.

3.5. 2ª vértebra dorsal

La segunda vértebra dorsal está mejor preservada que la primera. Sin embargo, presenta un importante grado de deformación y de fracturación que, junto con el hecho que está articulada tanto con la vértebra que la precede como con la que la sigue, no

permite observar varias características morfológicas (Fig. 4.18A, B; Fig. 4.19A-D; Tabla 3).

El cuerpo vertebral está menos fracturado y colapsado que la vértebra precedente. En vista anterior, la superficie articular está parcialmente oculta por la articulación con la primera vértebra, aunque parece ser levemente cóncava. En vista lateral (Fig. 4.18A, B), el borde anterior y posterior son paralelos entre sí. La parapófisis se posiciona más dorsalmente que en la vértebra dorsal anterior, tiene contorno elíptico y es levemente más estrecha anteroposteriormente en su parte más ventral. El eje mayor de la parapófisis está levemente inclinado posteriormente. Una fosa con contorno ovalado recorre anteroposteriormente toda la superficie lateral, dorsoposteriormente a la parapófisis y ventralmente a la sutura neurocentral. En el extremo anterior de la fosa se observa un pleurocelo de contorno circular, que a su vez está separado dorsalmente por un tabique de otros dos pequeños forámenes. La presencia de un foramen anterior en el cuerpo vertebral se observa también en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN PV 894). En vista posterior, la faceta articular está ocultada por el cuerpo de la vértebra que le sigue. Sin embargo, una parte reducida está expuesta haciendo suponer una superficie cóncava. En vista ventral (Fig. 4.19A, B), a pesar de la deformación del cuerpo, no se observa la presencia de quilla ni surco, como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) donde hay una quilla incipiente y de *Carnotaurus* (MACN PV 894) donde hay dos quillas posicionadas anteriormente.

El arco neural está más completo que el arco de la primera vértebra dorsal. No obstante, tiene un elevado grado de deformación que complica la comprensión de varias estructuras. En vista anterior, a causa de la articulación con el arco neural que lo antecede, no es posible observar la presencia y morfología del hipantro, la morfología

de las prezigapófisis y de las láminas espinoprezigapofiseales (**sprl**) y de la fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**). Lo único que se puede observar es la superficie anterior de la espina neural. Esta última presenta una morfología peculiar, dado que la cresta para el anclaje del ligamento interespinal crea una protuberancia dorsal que sobresale respecto al resto de la superficie dorsal de la espina.

En vista lateral (Fig. 4.18A, B), el proceso transversal derecho no se preservó. Solamente se pueden observar la lámina centrodiapofiseal anterior (**acdl**), la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**) y lo que podía ser la fosa centrodiapofiseal/centroparapofiseal (**cdf/cpaf**). Se aprecia una mayor longitud anteroposterior de la espina respecto la vértebra dorsal 1, lo cual otorga un contorno cuadrado a la sección transversal. Del lado izquierdo se preservó parcialmente el proceso transversal, lo cual es observable solamente la superficie dorsal. Esta última tiene contorno triangular con mayor espesor en correspondencia de la diapófisis. En vista lateral se observa mejor el proceso dorsoanterior de la espina neural para el ligamento interespinoso. Los dos surcos laterales a dichos procesos son más profundos que la espina neural de la vértebra anterior (Fig. 4.19C, D). También *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Canotaurus* (MACN-PV-CH 894) presentan esta morfología de la parte dorsoanterior de la espina neural. Lateralmente al proceso dorsoanterior, otro proceso se dirige anteriormente.

En vista posterior, únicamente son visibles las postzigapófisis que, a pesar de estar articuladas con la prezigapófisis de la vértebra dorsal que la sigue, son más largas anteroposteriormente que anchas transversalmente. En vista dorsal, la espina neural tiene un contorno en forma de reloj de arena debido a los dos surcos laterales. Dicha

morfología se observa también en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

3.6. 3ª vértebra dorsal

El cuerpo vertebral de la tercera vértebra dorsal es, por lo menos anteroposteriormente, levemente más grande que el cuerpo de la vértebra dorsal 2 (Fig. 4.18A, B; Fig. 4.19A-D; Tabla 3). Ambas superficies articulares son levemente cóncavas y, pese a la deformación, probablemente habían tenido un mayor desarrollo dorsoventral que transversal. La superficie lateral del cuerpo vertebral presenta una fosa amplia con un foramen neumático ubicado más en el centro de la fosa respecto a la vértebra dorsal 2 (Fig. 4.18A, B). La parapófisis está en una posición más dorsal respecto a la parapófisis del cuerpo vertebral precedente, aunque sigue estando enteramente en el cuerpo vertebral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN PV 894). La superficie ventral no parece tener quilla o surco (Fig. 4.19A, B).

En vista anterior, no es visible toda la parte anterior del arco neural excepto la espina neural que se presenta más estrecha transversalmente. El proceso dorsoanterior de la espina neural para el ligamento interespinoso es desarrollado y tiene una superficie rugosa, como en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde está poco desarrollado.

En vista lateral (Fig. 4.18A, B), son visibles los extremos ventrales de las láminas centrodiafiseal anterior y posterior (**acdl** y **pcdl**) derechas, que alejándose entre sí se unen en los pedicelos del arco. La fosa centrodiafiseal/centroparapofiseal es parcialmente visible entre estas dichas láminas. La prezigapófisis derecha está articulada con la postzigapófisis precedente. Es más larga anteroposteriormente que

mediolateralmente y parece estar levemente inclinada medialmente. La prezigapófisis no presenta ningún proceso ventral (atribuible como pared lateral del hipantro). Por primera vez, la espina neural es más larga anteroposteriormente que ancha transversalmente y tiene una superficie lateral levemente cóncava, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Esta condición difiere de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN PV 894), dado que en estos abelisáuridos hay un mayor desarrollo transversal de la espina. El extremo dorsal de la espina neural presenta un engrosamiento lateral y un marcado proceso para el ligamento interespinoso. Dicha estructura está dirigida anteriormente y separada por el resto de la superficie dorsal por dos surcos que se unen dorsalmente, diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde si hay los dos surcos dorsales a separar la superficie del ligamento interespinoso pero superficiales. A diferencia de la espina neural de la vértebra dorsal 2, el proceso no supera dorsalmente la superficie dorsal del resto de la espina neural. Como en la vértebra dorsal 2, en vista lateral es visible la superficie dorsal del proceso transversal (dado que está deformado) y tiene contorno triangular, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) mientras que en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN PV 894) es rectangular. El proceso transversal parece aumentar de espesor lateralmente, en correspondencia de la diapófisis.

En vista posterior, solamente se conservó la postzigapófisis articulada con la prezigapófisis de la vértebra dorsal 4. Como ocurre en las vértebras precedentes, la postzigapófisis es más larga que ancha y probablemente tenía una inclinación levemente ventrolateral, diferente de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN PV 894) donde es más ancha que larga. El extremo dorsal de la espina neural muestra una fuerte concavidad entre dos procesos, parcialmente rotos y que se dirigen posteriormente.

En vista dorsal (Fig. 4.19C, D), la espina neural tiene un contorno de reloj de arena, debido a los surcos laterales que separan el proceso dorsoanterior. Esta morfología observada en *Aucasaurus* es parecida a *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde es más rectangular. Sin embargo, en *Aucasaurus* el proceso anterior para el ligamento interespinoso tiene una mayor longitud anteroposterior que en otros abelisáuridos.

3.7. 4ª vértebra dorsal

La cuarta vértebra dorsal presenta un cuerpo completo, aunque muy deformado y un arco neural parcialmente preservado. Se destaca un desplazamiento anterior de la espina neural debido a algún tipo de deformación (Fig. 4.18A, B; Fig. 4.19A-D; Tabla 3).

A pesar de la deformación diagenética, las superficies articulares anterior y posterior son cóncavas y tienen un contorno elíptico con su eje mayor dirigido dorsoventralmente, como en *Rajasaurus* (Wilson, 2003) pero diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde el cuerpo es más ancho que alto o de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde el cuerpo es circular. Las superficies laterales del cuerpo vertebral presentan una fosa más superficial que las vértebras más anteriores, y no se observan forámenes neumáticos (Fig. 4.18A, B), tal como se observa en *Rajasaurus* (Wilson, 2003) y diferente de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde si hay un fosa con pleurocelo. La parapófisis ya no está en el cuerpo, dado que migró dorsalmente en el arco neural, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Skorpiovenator*

(MMCh PV 48) la parte ventral de la parapófisis sigue en el cuerpo. La faceta ventral no presenta surco o quilla (Fig. 4.19A, B).

En vista anterior, como la vértebras previas la articulación impide evaluar varias características morfológicas del arco. Ventrolateralmente a la prezigapófisis derecha es visible una cprf bien profunda. Las prezigapófisis son más larga anteroposteriormente que mediolateralmente y las facetas articulares están dirigida dorsalmente o levemente dorsolateralmente, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde están inclinadas dorsomedialmente. En *Aucasaurus* no se observa ningún proceso columnar ventral de las prezigapófisis, ausente también en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Si bien la espina neural se presenta engrosada transversalmente en la parte más dorsal, es más reducida transversalmente que las espinas neurales más anteriores. Es presente el proceso dorsoanterior para el ligamento interespinoso de la espina neural.

En vista lateral (Fig. 4.18A, B), tanto el procesos transversos derecho que el izquierdo se perdieron. Tampoco se preservaron las láminas ventrales al proceso transversos. La única que se pudo identificar es la lámina centroparapofiseal anterior (**acpl**). Dicha lámina es robusta y termina dorsalmente en las parapófisis. La parapófisis no está situada en su posición original, a causa de rotura y desplazamiento dorsal y posterior de la misma. Sin embargo, ya es una estructura colgante como en *Viavenator* (MAU PV LI 530), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde está compartida entre cuerpo y arco neural y no tiene un importante desarrollo lateral. La sección transversal de la parapófisis tiene contorno a gota, con la parte dorsal más ancha, como en *Rajasaurus* (Wilson et al.,

2003), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) se observa la condición invertida donde la parte más ancha está dorsalmente. La espina neural, como mencionado anteriormente, se encuentra desplazada anteriormente, posicionándose en el medio de las vértebras dorsales 3 y 4. La espina neural tiene un mayor tamaño respecto a la que la precede, siendo más larga anteroposteriormente y más alta dorsoventralmente. La espina neural presenta la parte dorsal más engrosada y su borde ventral es subhorizontal. La superficie lateral de la zona más dorsal es rugosa mostrando varios surcos dirigidos anteroposteriormente. El proceso dorsoanterior de la espina neural se proyecta más dorsalmente del resto de la superficie y los surcos laterales son más superficiales que las vértebras más anteriores, diferente de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde el proceso dorsoanterior está a la misma altura del resto de la espina neural.

En vista posterior, únicamente se puede observar la superficie de la espina neural, que mantiene el mismo ancho transversal que el borde anterior con solamente un mayor espesor del extremo más dorsal.

En vista dorsal (Fig. 4.19C-D), la superficie de la espina neural es tenuemente convexa transversalmente en su parte media y posterior. El contorno de la superficie dorsal no tiene una forma de reloj de arena como la vértebra dorsal 3, debido a que se amplía anteroposteriormente y los bordes laterales son casi paralelos. Una pequeña fosa posterior probablemente separaba dos procesos que se dirigían posteriormente.

3.8. 5ª vértebra dorsal

La quinta vértebra dorsal presenta un cuerpo levemente más alto dorsoventralmente y más largo anteroposteriormente que todas las otras vértebras más

anteriores (Fig. 4.18A, B; Fig. 4.19A-D; Tabla 3), como se observa en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

El cuerpo presenta la superficie articulares anterior y posterior (a esta última le falta los bordes laterales) con un grado de concavidad mayor respecto las vértebras más anteriores y tienen contorno ovalado. La fosa lateral tal como la vértebra dorsal 4 es más superficial y carecen de forámenes neumáticos (Fig. 4.18A, B), como en la misma vértebra de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauroida* indet. CPP 893 (Novas et al., 2008) que si tienen forámenes laterales. Se destaca un aumento dorsoventral del cuerpo, que alcanza a tener la misma medida que el largo anteroposterior. Ventralmente (Fig. 4.19A, B), a pesar de la deformación, no se observan surco ni quilla, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

El arco neural está muy deteriorado y aplastado con poca posibilidad de poder distinguir las estructuras. En vista anterior, la espina neural vuelve a ensancharse transversalmente y la superficie anterior termina dorsalmente en el proceso dorsoanterior para el ligamento interespinoso.

En vista lateral (Fig. 4.18A, B), muy poco está preservado y distinguible, de hecho la parapófisis es lo único que quedó y se presenta parcialmente rota y desplazada anterodorsalmente. La espina neural está totalmente corrida anteriormente, posicionándose casi totalmente dorsalmente a la vértebra dorsal 4. La misma, se presenta muy extendida anteroposteriormente llegando a superar la mitad de la longitud del cuerpo vertebral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Abelisauroida* indet. CPP 893 (Novas et al., 2008) y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde es mucho más reducidas. La espina neural

sigue teniendo la expansión dorsal, con leves surcos laterales dirigidos anteroposteriormente. El proceso dorsoanterior para el ligamento interespinoso está parcialmente roto. Sin embargo, se observa la separación de la parte posterior de la superficie dorsal de la espina neural. *Aucasaurus*, carece tanto de la cresta oblicua que del surco anterior presente en la superficie lateral de la espina neural de *Abelisauroida* indet. CPP 893 (Novas et al., 2008).

En vista posterior, solamente se pueden distinguir las postzigapófisis derecha, que está parcialmente articulada. Parece ser más larga anteroposteriormente que ancha transversalmente y la faceta articular está dirigida ventralmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauroida* indet. CPP 893 (Novas et al., 2008).

En vista dorsal (Fig. 4.19C, D), la espina neural tiene la misma morfología de la vértebra dorsal 4, con la única distinción que es de mayor tamaño tanto transversalmente que anteroposteriormente. Sigue teniendo la concavidad posterior que probablemente separaba dos posibles procesos dirigidos posteriormente.

3.9. 6ª vértebra dorsal

De la sexta vértebra dorsal solamente se preservó la prezigapófisis derecha y la espina neural (Fig. 4.18A, B; Fig. 4.19A-D; Tabla 3). La prezigapófisis está parcialmente articulada a la postzigapófisis precedente, tiene una mayor extensión anteroposterior que mediolateral y la faceta articular está levemente dirigida dorsolateralmente, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

La espina neural es exactamente igual a la espina de la vértebra anterior, la única diferencia es que en esta vértebra el proceso dorsoanterior está casi completo,

exhibiendo una inclinación anterior (Fig. 4.18A, B). Además, en el extremo posterodorsal de la espina neural se preservó parcialmente el proceso interespinoso accesorio (Fig. 4.19C, D).

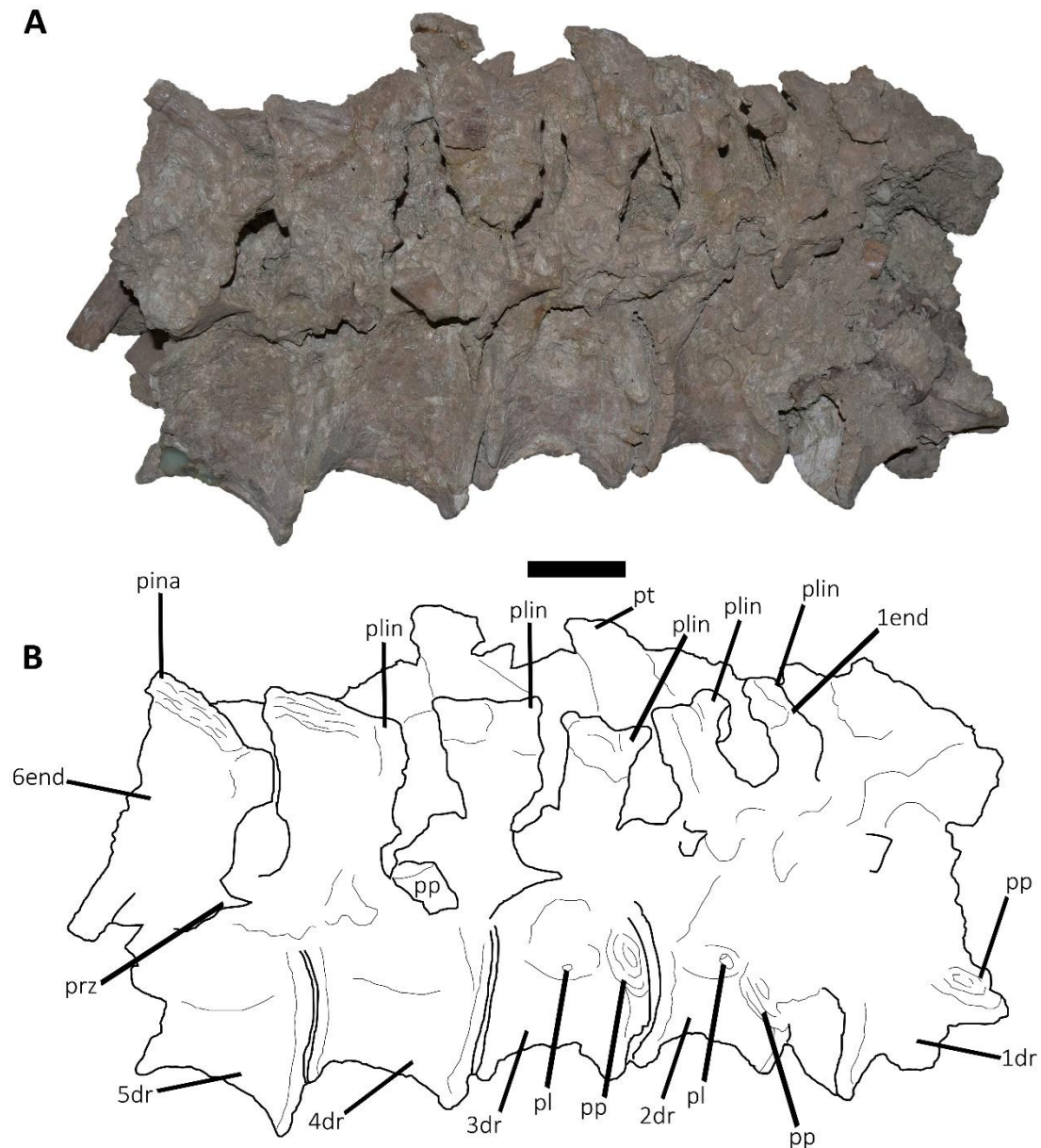


Figura 4.18. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Secuencia vertebral compuesta desde la primera hasta la sexta vértebra dorsal en vista lateral (A, B). (B) Dibujo interpretativo. Escala: 5 cm.

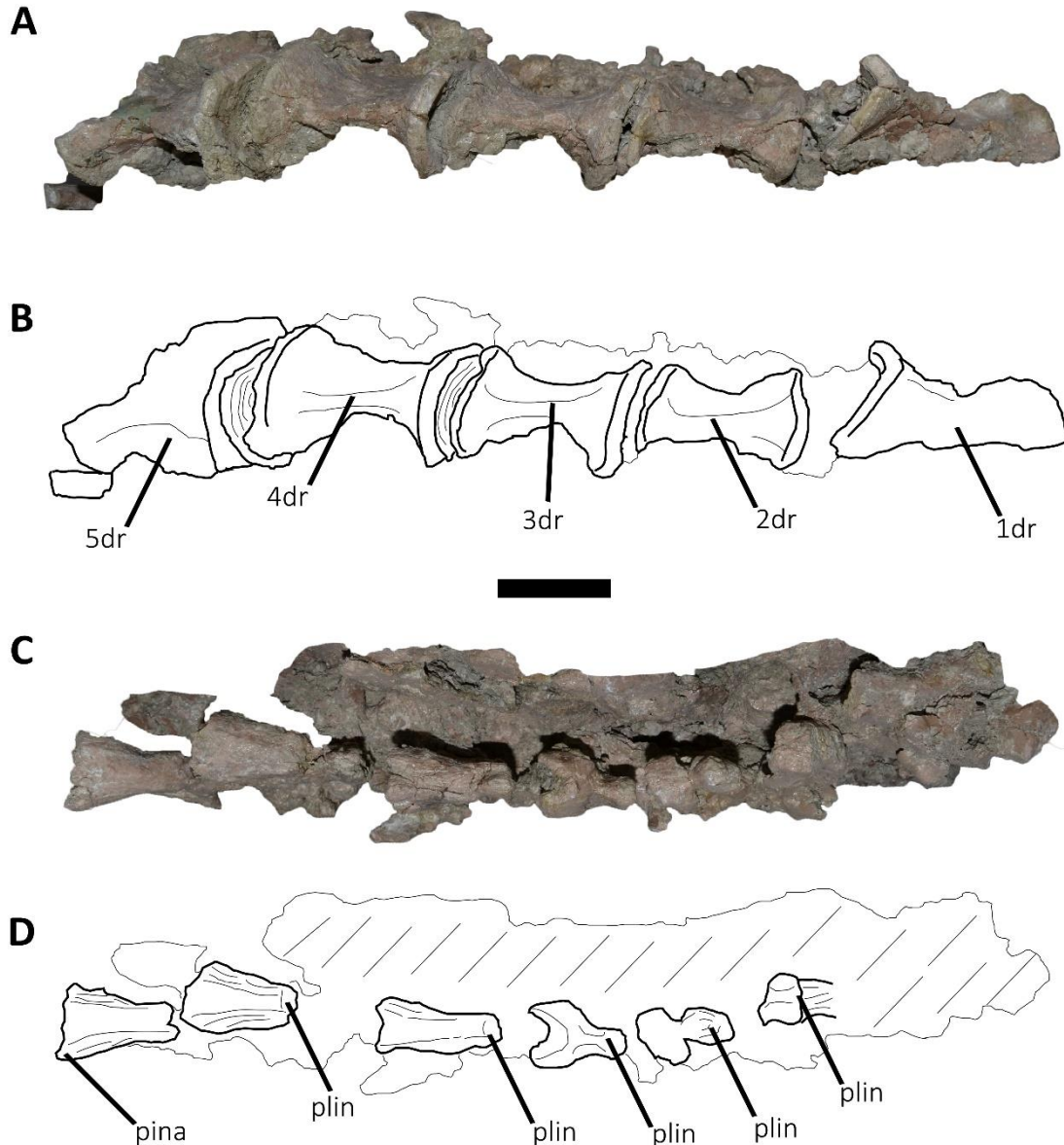


Figura 4.19. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Secuencia vertebral compuesta desde la primera hasta la sexta vértebra dorsal en vista ventral (A, B), y dorsal (C, D). (B, C) Dibujos interpretativos. Escala: 5 cm.

3.10. Vértebras dorsales posteriores

Con las primeras seis vértebras dorsales también se encontraron dos vértebras dorsales posteriores muy deformadas y rotas, la primera preservó solamente el cuerpo mientras que la segunda el cuerpo y parte del arco neural (también muy deformado y roto) (Fig. 4.20A-K; Tabla 3).

El cuerpo de la primera tiene forma de bobina (Fig. 4.20A-F), con las superficies articulares levemente cóncavas y con contorno subcircular (Fig. 4.20A, B). Las superficies laterales tienen una fosa superficial, y hay la presencia de un foramen neumático por cada lado (Fig. 4.20C, D), como en las vértebras dorsales posteriores de *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde los cuerpos de las vértebras posteriores carecen de pleurocelos. La superficie ventral no presenta surco o quilla, tal como todas las otras vértebras dorsales (Fig. 4.20F). En la segunda vértebra (Fig. 4.20G-K), el cuerpo presenta un lateral mejor preservado y otro muy deformado. Las superficies articulares del cuerpo son cóncavas con contorno ligeramente ovalado (Fig. 4.20G, H). En vista lateral, la superficie menos afectada por la deformación presenta una fosa profunda. En ambas fosas del cuerpo de esa dorsal posterior carecen de foramen neumático (Fig. 4.20I, J), como en dorsal posterior de *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y las vértebras dorsales posteriores de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La superficie ventral carece de surco o quilla (Fig. 4.20K). El arco neural está muy mal preservado, lo único que se puede rescatar es que la espina neural sigue teniendo un importante desarrollo anteroposterior, siendo más larga de la mitad de la longitud del arco neural (Fig. 4.20I, J). Cabe destacar que la presencia de forámenes neumáticos sin tener un patrón, es decir que hay vértebras donde no están presentes y otras en las que sí, tal como se observa en *Aucasaurus*, está confirmando que no es un carácter con valor sistemático.

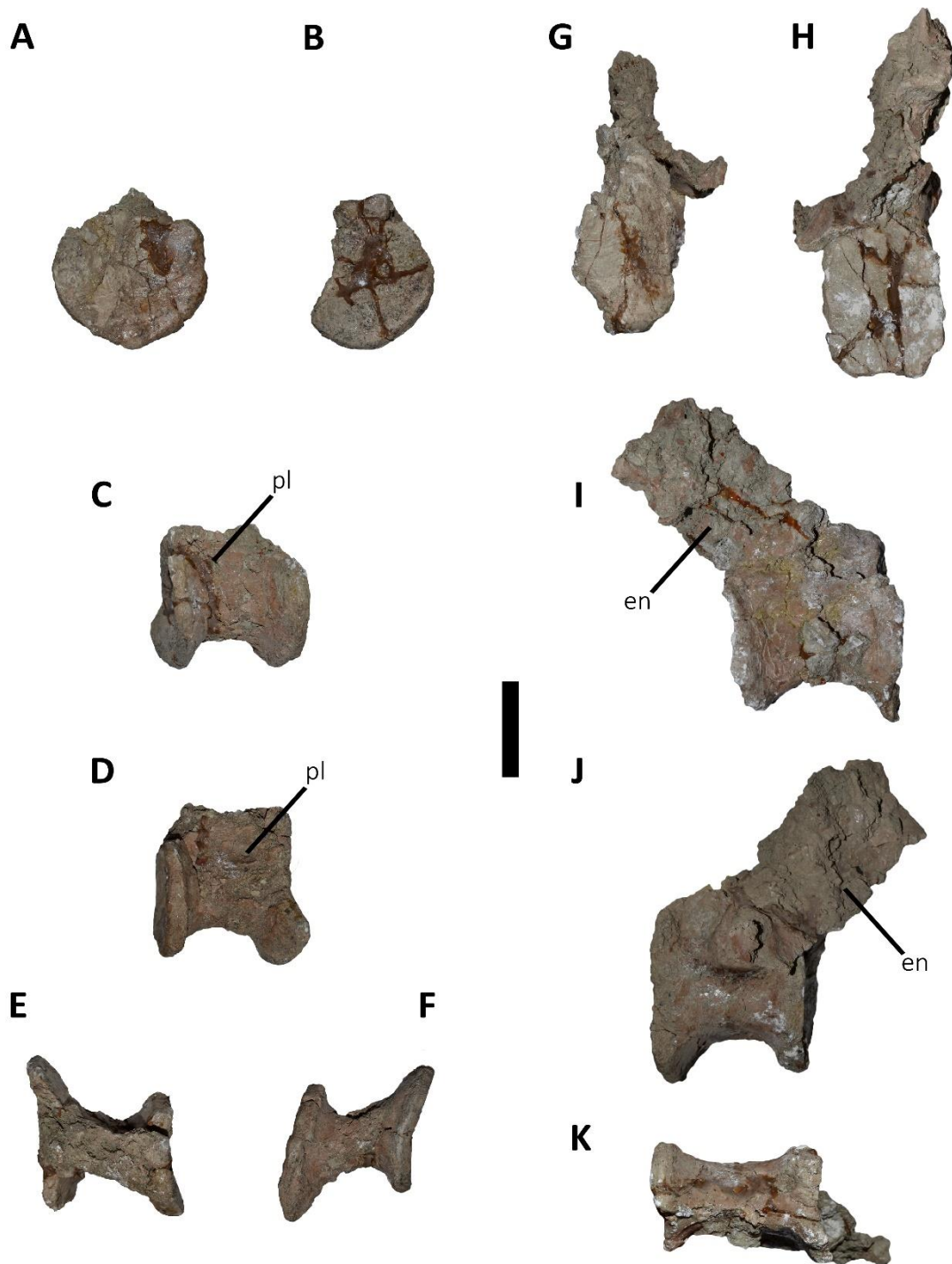


Figura 4.20. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Vértabras dorsales posteriores en vista anterior (A, G), posterior (B, H), lateral derecha (C, I), lateral izquierda (D, J), dorsal (E), y ventral (F, K). Escala: 5 cm.

3.11. Espinas neurales dorsales

Se encontraron varias espinas neurales dorsales aisladas, preservando aproximadamente la mitad dorsal (Fig. 4.21A-F). Todas presentan una menor extensión anteroposterior respecto a la sexta espina neural, implicando una reducción de la longitud hacia la parte posterior. Todas las espinas neurales presentan el proceso dorsoanterior para el ligamento interespinoso (Fig. 4.21A-C), y está separado por dos surcos laterales del resto de la espina neural. Dicho proceso termina dorsalmente antes que el resto de la espina neural (Fig. 4.21D-F). El engrosamiento de la espina neural sobre sale lateralmente de la espina de manera abrupta creando un escalón, y lateralmente presenta varias crestas longitudinales (Fig. 4.21D-F). Precisamente en la primera espina neural de la secuencia es visible un abultamiento dorsal.

En vista dorsal, todas las espina tienen un contorno de “Y” (Fig. 4.21A-C), adelgazándose anteriormente. Todas presentan una fosa superficial posterior que separaba dos procesos. En una espina neural, se preservó uno de estos procesos, y tiene forma de dedo dirigiéndose posteriormente (Fig. 4.21C, F). Dichos procesos, fueron considerados como una articulación accesoria interespinosa en *Viavenator* (Filippi et al., 2016) y autapomórfica para dicho taxón. Sin embargo, esta característica que se observa tanto en *Aucasaurus* como en *Viavenator* (MAU PV LI 530) difiere de la expansión dorsal de las espinas neurales que se observa en otros abelisauroideos como *Elaphrosaurus* (Janensch, 1920; Rauhut y Carrano, 2016), *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013) y *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36; Baiano et al., 2020a).

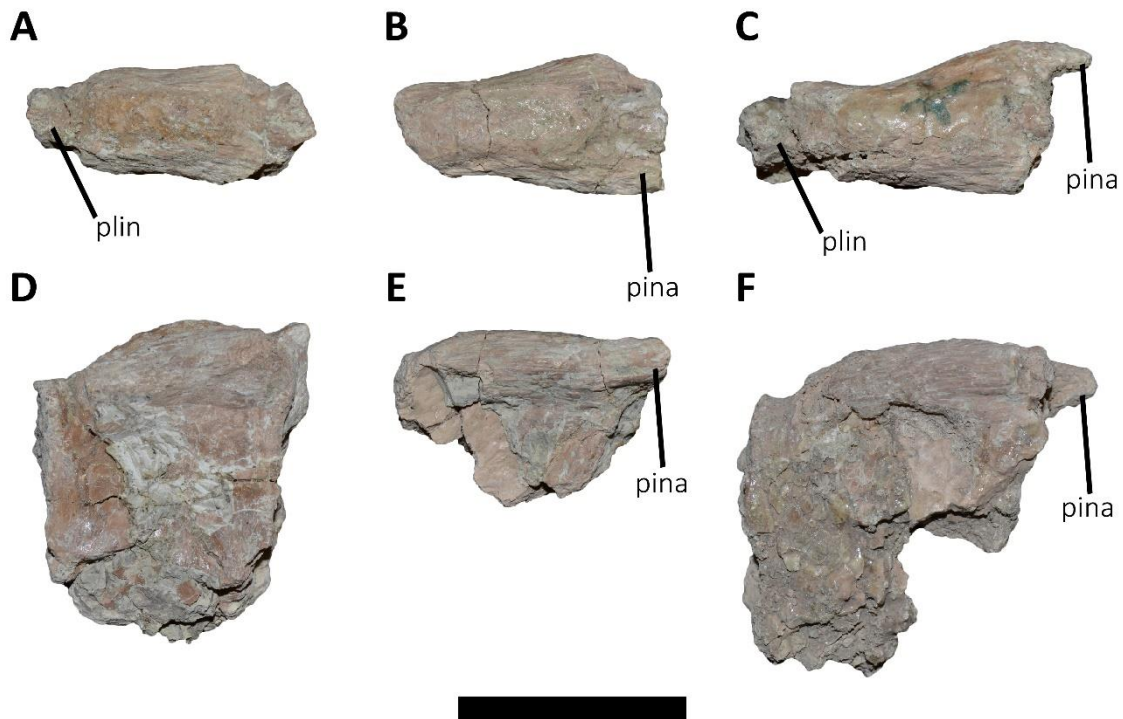


Figura 4.21. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Espinas de vértebras dorsales posteriores en vista dorsal (A-C), y lateral (D-F). Escala: 5 cm.

3.12. Sacro

El sacro está preservado parcialmente y los cuerpos vertebrales sufrieron cierto grado de deformación. Todo el lado derecho se encontró fusionado con el ilion derecho, mientras que el lado izquierdo está totalmente expuesto, excepto el tercer y cuarto cuerpo vertebral, que están fusionados y a su vez tapados por el pedúnculo púbico del ilion y parte del pedúnculo iliaco del pubis (Fig. 4.22A-E; Tabla 3).

Aunque parcialmente deformados, se preservaron los seis cuerpos vertebrales fusionados entre sí (Fig. 4.22A, B). La fusión de los seis cuerpos no se observa en todos los abelisáuridos, como por ejemplo en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) donde la primera y sexta vértebra sacra están libres. El primer cuerpo vertebral presenta la superficie articular anterior muy deformada y parcialmente rota. Aun así se puede observar una leve concavidad, y una longitud dorsoventral y mediolateral mayor que

todos los otros cuerpos vertebrales. Dicha condición está presente en casi todos los ceratosaurios (e.g. *Elaphrosaurus*, *Rajasaurus*, *Carnotaurus*). De hecho, los cuatro cuerpos intermedios presentan una reducción tanto transversal que dorsoventral. A diferencia de *Aucasaurus*, en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), los cuerpos vertebrales se reducen transversalmente con una menor magnitud. Ninguno de los cuerpos presenta fosas o forámenes neumáticos, por lo tanto las paredes laterales son planas o levemente cóncavas (Fig. 4.22C).

En vista lateral (Fig. 4.22A, C), el sacro se presenta levemente arqueado dando al borde ventral de los cuerpos un contorno cóncavo, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), mientras que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) la concavidad ventral es mucho más marcada, y en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) es casi horizontal. Los arcos neurales están parcialmente preservados. Están totalmente fusionados entre sí creando una pared media axial. Sin embargo, muy poco es identificable de la morfología dado que el lado derecho está completamente fusionado al ilion y el lado izquierdo no está bien preservado. Solamente se pudo identificar un fragmento del proceso transversal derecho fusionado al ilion, justo ventralmente a la espina neural. Esta porción del proceso transversal derecho tiene una mayor extensión dorsoventral que anteroposterior, diferente a los procesos transversales más posteriores que son más largos que altos. No hay evidencia de fusión entre la primera costilla y el ilion.

Se pudieron identificar 4 costillas izquierdas, de las cuales la mejor preservada es la tercera. Esta última se presenta muy robusta y con una fosa en su parte ventral. De las otras tres no es posible describir mucho por sus estados de preservación. Tampoco es posible estimar la neumaticidad o la laminación ventral a los procesos transversales. Las espinas neurales están completamente fusionadas. Son muy delgadas en sentido

transversal y se afinan en el borde dorsal creando una repisa que recorre todas las espinas neurales fusionadas, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) también tiene todas las espinas fusionadas, pero se diferencia de *Aucasaurus* y otros abelisáuridos por no tener esta repisa en la parte más dorsal de las espinas. Se destacan varios surcos y crestas dirigidas craneoposteriormente en el borde dorsal de las espinas, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Las espinas neurales fusionadas son visibles lateralmente por arriba del borde dorsal del ilion, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-237 donde están ocultas por el ilion.

En vista ventral (Fig. 4.22B), se pueden distinguir por lo menos cinco de los cuerpos sacros. Además, se aprecia la constricción transversal de los cuerpos en la parte media del sacro. No hay presencia de surcos o crestas en ninguno de los cuerpos, tal como se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.22D), se puede observar como los procesos transversos de los arcos neurales 2-5 están fusionados al ilion a una distancia de 2 cm desde el borde dorsal, mientras que el primero toma una posición más ventral. También se observa que los procesos 2-5 tienen una inclinación casi horizontal, mientras que el sexto tiene una mayor inclinación dorsal (probablemente anticipando la morfología de los procesos transversos de las vértebras caudales). Los procesos transversos 2, 3 y 4 tienen el mayor largo anteroposterior respecto a los otros, y a parte fusionarse con el ilion también se fusionan entre sí en su parte más lateral, dejando un pasaje entre los procesos transversos en su parte medial, condición visible también en *Skorpiovenator* (MMCh

PV 48) y Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. La parte dorsal de las espinas neurales forman una tabla, por lo menos las primeras tres que presentan un mayor ancho transversal respecto a las siguientes tres, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. Además, las espinas presentan dos procesos dorsales anteriores y dos posteriores que articulaban entre espina y espina, como en el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. Este último carácter no se puede observar en *Viavenator* (MAU PV LI 530), dado que no se preservaron elementos vertebrales del sacro. Los bordes dorsolaterales de las espinas también llevan varias crestas dirigidas anteroposteriormente.

En vista posterior (Fig. 4.22E), el sexto cuerpo sacro presenta la misma situación pero invertida respecto a la primera, dado que es la superficie articular posterior a ser levemente cóncava y es la que tiene un mayor alto dorsoventral y largo mediolateral. La espina neural muestra la expansión en el extremo dorsal.

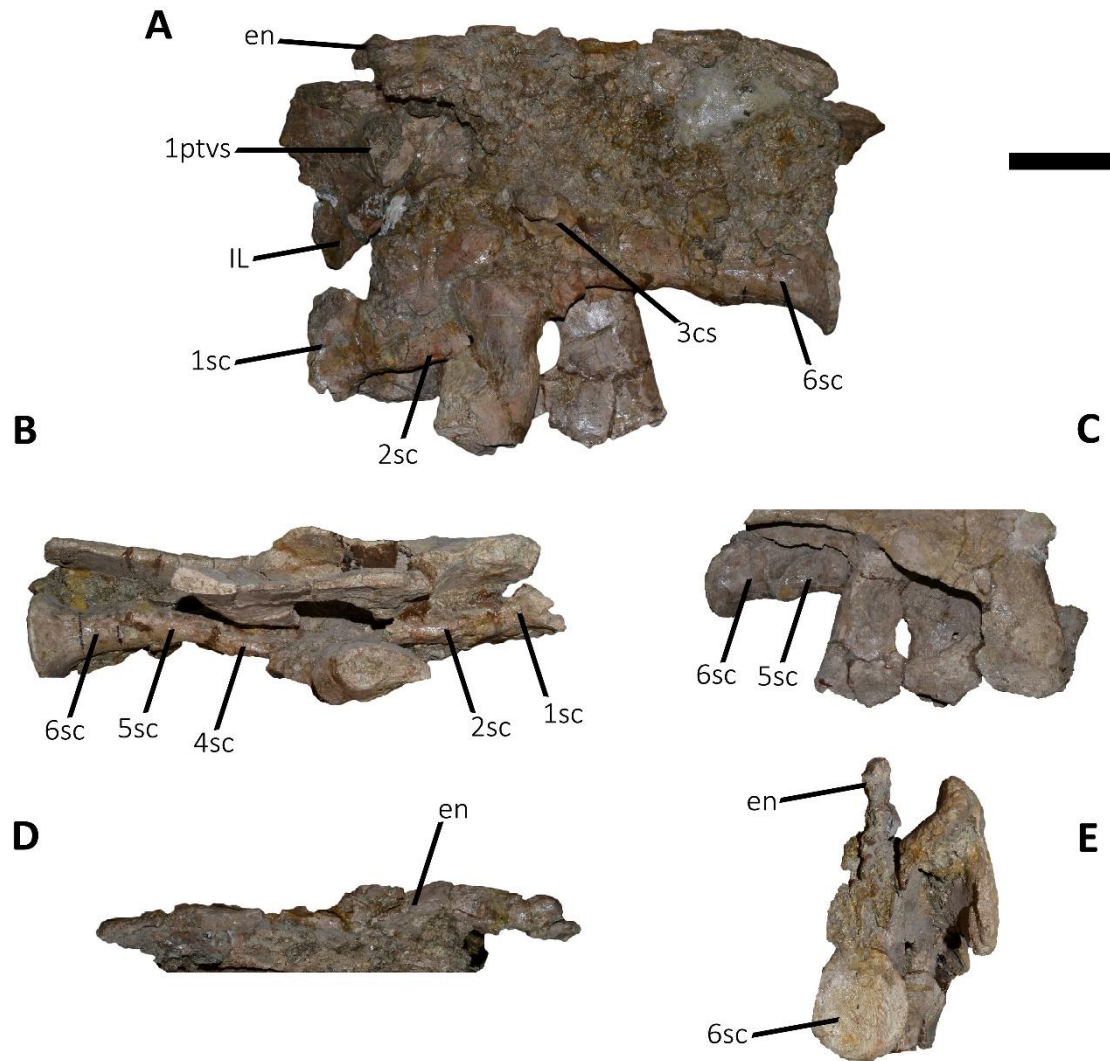


Figura 4.22. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Sacro en vista lateral izquierda (A), ventral (B), lateral derecha (C), dorsal (D), y posterior (E). Escala: 10 cm.

3.13. 1ª vértebra caudal

La primera vértebra caudal se preservó completa (Fig. 4.23A-F; Tabla 3). El cuerpo vertebral presenta una superficie anterior cóncava (Fig. 4.23A) y un contorno levemente ovalado con su eje mayor dirigido dorsoventralmente como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde la superficie articular tiene contorno circular. No hay forámenes laterales sino una concavidad anteroposteriormente extensa, justo por debajo

de la sutura entre el cuerpo y el arco neural como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) esa concavidad es poco profunda. En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Abelisauridae* indet. MPM 99 dicha concavidad no está presente en ninguna de las vértebras caudales. En vista lateral (Fig. 4.23B, E), el cuerpo tiene una forma de paralelogramo donde el margen anterior es cóncavo y el margen posterior es convexo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie posterior también es cóncava y su contorno es elíptico con el eje mayor dirigido dorsoventralmente (Fig. 4.23D), como en *Dilophosaurus* y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente a *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde el eje mayor está dirigido mediolateralmente. Ventralmente a la superficie posterior se observa la faceta que contacta con el arco hemal. En vista ventral (Fig. 4.23F), la superficie no presenta surco, concavidad o crestas como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Esta condición difiere a la observada en *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), donde existe un surco ventral.

En vista anterior (Fig. 4.23A), el canal neural muestra un contorno elíptico diferente a las formas circulares observadas en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El hipantro está muy reducido y casi no hay espacio entre las superficies articulares internas de las prezigapófisis, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Probablemente la articulación entre la primera vértebra caudal y la última sacra permitía un movimiento muy reducido. Las prezigapófisis (la derecha está parcialmente rota) están orientadas dorsomedialmente tomando una posición casi vertical, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Las láminas prezigodiapofiseal (**prdl**) y la espinoprezigapofiseal (**spri**) están

rotas. Posteriormente a las prezigapófisis hay una profunda fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**), diferente a la observada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde es menos profunda. Lateralmente a las prezigapófisis no se observan las fosas prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**). Sin embargo, en lugar de estas dos fosas, dos concavidades ocupan las mismas posiciones. Estas concavidades están presentes también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), sin embargo en ese último resultan ser más superficiales, y en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) esta superficie es casi plana. Los procesos transversos tienen una fuerte inclinación laterodorsal, en un ángulo de aproximadamente $35^{\circ}/40^{\circ}$ como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) los procesos transversos están levemente menos inclinados siendo aproximadamente menos que 30° . En otros abelisáuridos esta diferencia es aún más marcada, por ejemplo en *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010) los procesos transversos muestran una solamente una ligera inclinación dorsal. Finalmente, en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) los procesos transversos se presentan en un plano horizontal. La espina neural se presenta muy delgada transversalmente y en la parte dorsal se ensancha formando un engrosamiento como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y ausente en todas las vértebras caudales de *Ceratosaurus* (USNM 4735). Se destaca la presencia de dos procesos dorsales de la espina neural que son dirigidos anteriormente, ausentes en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista lateral (Fig. 4.23B, E), las prezigapófisis y postzigapófisis no superan los bordes anterior y posterior del cuerpo vertebral respectivamente, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y a diferencia de

Dilophosaurus (Welles, 1984), *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde sí superan el cuerpo vertebral.

Ventralmente, los procesos transversos exhiben solo la **acdl** y la **pcdl**. En *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), se describe un proceso transversal de forma triangular en sección transversal, probablemente como resultado de un importante desarrollo de la lámina centrodiapofiseal (**cdl**). En *Aucasaurus* y otros abelisáuridos como *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), no hay presencia de fosas en la zona ventral a esta lámina. La lámina centrodiapofiseal termina lateralmente de manera neta y con una cresta bien marcada, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), la cual está ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Una depresión separa esta cresta de otra que también está dirigida anteroposteriormente. Esta característica es observable en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y resulta ausente en *Ceratosaurus* (USNM 4735) y *Dilophosaurus* (Welles, 1984).

La espina neural, en vista lateral, es casi perpendicular al cuerpo vertebral, aunque está incompleta. Probablemente era de contorno rectangular con el extremo dorsal dirigido anterodorsalmente/posteroventralmente. En cambio, en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) la espina neural está fuertemente inclinada posteriormente, proyectándose más allá del cuerpo vertebral, condición presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). En el extremo dorsal presenta estrías dirigidas anteroposteriormente (lugar de anclaje de músculos y/o ligamentos). La longitud anteroposterior de la espina neural (tomada en la base) es la mitad de la longitud del arco neural como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), pero diferente de *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde es más larga.

En vista dorsal (Fig. 4.23C), los procesos transversos están orientados posteriormente respecto a la espina neural y superando posteriormente el cuerpo vertebral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Aunque están parcialmente rotos, los procesos transversos muestran, en el borde lateral, los procesos anteriores como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Estos procesos son totalmente ausentes en todas las vértebras caudales de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). En la parte posterior del proceso transversal es visible una rugosidad con una morfología en forma de “V”, presente en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) pero mucho menos marcada. Entre esta marca y el borde lateral del proceso transversal, la superficie dorsal es levemente cóncava. El borde anterior de los procesos transversos es cóncavo mientras que el posterior es levemente cóncavo. Contrariamente, en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) el borde anterior es más cóncavo, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) es recto. A mitad de la superficie dorsal de los procesos transversos se observa una rugosidad posiblemente muscular o ligamental, con desarrollo anteroposterior.

En vista posterior (Fig. 4.23D), el canal neural cambia ligeramente su forma, que pasa a ser un poco más ancho en la parte dorsal. Se observa una pequeña depresión posteriormente a la entrada del arco neural. El hipófeno es muy reducido y se forma con la unión de las láminas intrapostzigapofisales que surgen ventralmente a las postzigapófisis, como en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000). Lateralmente, dos fosas postzigapofisales centrodiapofisales (**pocdf**) presentan forámenes. Estas concavidades están presentes en todas las vértebras caudales anteriores de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), aunque carecen de forámenes. A diferencia de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Aucasaurus* no presenta ninguna lámina centropostzigapofisales (**cpol**) que delimite ventralmente la **pocdf**. Las postzigapófisis

están parcialmente preservadas, y están dirigida ventrolateralmente, como en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Dilophosaurus* (Welles, 1984) están dirigidas ventromedialmente. Lateralmente a estas últimas las láminas postzigodiapofiseal (**podl**) están levemente desarrolladas. Dorsalmente a las postzigapófisis, las láminas espinopostzigapofiseal (**spol**) son robustas y se unen dorsalmente en la espina neural. Entre estas dos últimas láminas, las postzigapófisis y las láminas ventrales a éstas, hay una fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) estrecha transversalmente como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) dicha fosa es más ancha.

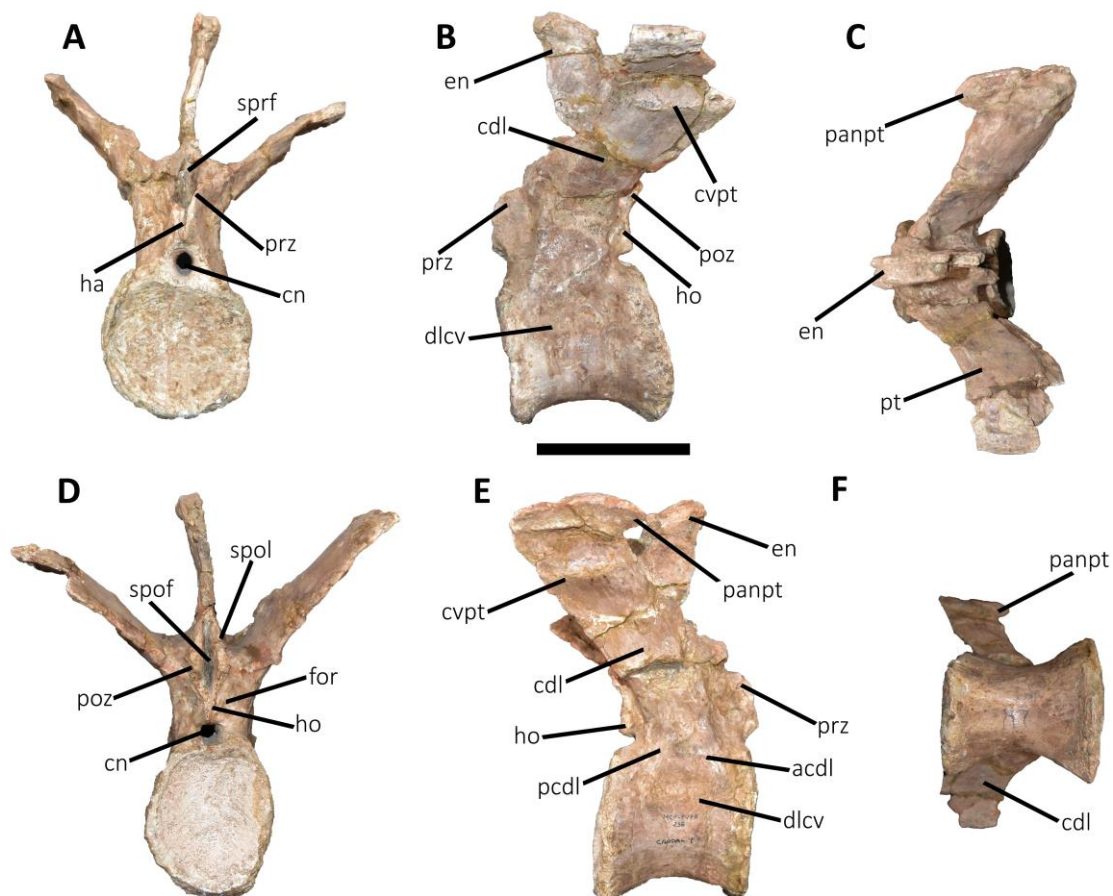


Figura 4.23. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Primera vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.14. 2ª vértebra caudal

La segunda vértebra se preservó casi completa, careciendo solamente los extremos anteriores de las prezigapófisis y de la mitad distal de la espina neural (Fig. 4.24A-F; Tabla 3). El cuerpo vertebral presenta una superficie articular anterior elíptica siendo más alto que ancho (Fig. 4.24A), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde es más ancha que alta. Ventralmente a la faceta anterior se aprecia un leve reborde que representa la zona de contacto con el arco hemal. Como en la primera vértebra caudal, las superficies laterales parecen carecer de forámenes neumáticos (Fig. 4.24B, E), si bien hay una concavidad por debajo de la sutura entre el cuerpo vertebral y el arco neural. En comparación, en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) la superficie lateral del cuerpo vertebral no presenta ninguna depresión o cavidad neumática (en este último abelisáurido esta morfología se observa en todas las vértebras caudales subsiguientes). Como en la primera vértebra caudal, en vista lateral el cuerpo tiene un contorno con forma de paralelogramo, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La superficie articular posterior es de menor tamaño que la superficie articular anterior (Fig. 4.24D), aunque tenga el mismo contorno ovalado. En *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) no es posible observar esta diferencia entre ambas superficies articulares debido a la mala preservación de la misma, mientras que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) tiene un contorno casi circular. Como en la primera vértebra, la superficie de contacto posterior con el arco hemal es más extensa con respecto a la faceta anterior. La superficie ventral presenta un surco que se extiende

a lo largo de toda la superficie en sentido anteroposterior (Fig. 4.24F). Dicho surco está delimitado por dos crestas. Contrariamente, en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) no hay presencia de dicho surco, mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) no es posible una correcta identificación debido a la mala preservación de la superficie.

En vista anterior (Fig. 4.24A), el canal neural tiene contorno circular. Las prezigapófisis están perdidas, así que no se puede observar la forma aunque se puede deducir una orientación fuertemente medial siendo más de 60 grados del plano horizontal, como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El hipantro está casi totalmente roto, habiendo preservado sólo parte de la pared derecha. Como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), en *Aucasaurus* lateralmente a las prezigapófisis no se observan ni forámenes ni concavidades. Las láminas espinoprezigapofiseales (**sprl**) están parcialmente rotas, mostrando un desarrollo reducido. La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) se presenta muy profunda dorsoventralmente. Los procesos transversos siguen teniendo una inclinación dorsolateral pronunciada, aunque el derecho se presenta más inclinado, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Esta mayor inclinación del procesos transversos derecho es probablemente el resultado de una deformación diagenética. Contrariamente, en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) los procesos transversos son aproximadamente horizontales. En *Aucasaurus* la espina neural está parcialmente preservada y es muy delgada lateralmente.

En vista lateral (Fig. 4.24B, E), se observa una rugosidad muy pronunciada de los bordes laterales de los procesos transversos. Ventralmente a los procesos transversos, la lámina centrodiafiseal (**cdl**) está bien marcada, ocupa toda la superficie ventral en sentido anteroposterior del proceso transversos y termina bruscamente con una cresta que recorre el proceso anteroposteriormente, como en la

primera vértebra caudal. En *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) es visible la misma morfología, aunque la cresta que delimita la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) es menos marcada que en *Aucasaurus*. También *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) difiere levemente de *Aucasaurus* dado que presenta una lámina centrodiapofiseal (**cdl**) que se desarrolla mayoritariamente en la parte anterior de la parte ventral del proceso transversal, determinando posteriormente una concavidad que bordea la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) a lo largo de todo el proceso transversal. Otra cresta ubicada lateralmente a la sobre mencionada cresta (observada también en la primera vértebra caudal), se desplaza casi hasta el borde del proceso transversal y es menos profunda. Entre esta y la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) existe una concavidad como en la vértebra anterior.

Ventralmente a los procesos transversales no hay forámenes neumáticos, solamente se observa una leve concavidad de posición dorsal a la sutura con el cuerpo vertebral, separando la lamina centrodiapofiseal anterior (**acd**) de la lamina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**), como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Contrariamente a *Aucasaurus*, en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) estas dos láminas están muy poco desarrolladas. Los procesos transversales presentan una considerable inclinación posterior, dado que se proyectan más allá del cuerpo vertebral, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). De la espina neural solamente se preservó la base, imposibilitando observar la morfología de la región dorsal.

En vista dorsal (Fig. 4.24D), se puede observar la típica forma de punzón del borde lateral del proceso transversal derecho dirigido anteriormente, mientras que el proceso transversal izquierdo presenta el proceso anterior parcialmente roto. Los bordes laterales presentan rugosidades y son convexos lateralmente. Un pequeño proceso es

presente también en la parte posterior del borde, aunque no tenga el mismo desarrollo del proceso anterior. En la superficie dorsal de este reducido proceso posterior apoyaba, con la parte ventral, el proceso anterior del proceso transversal de la vértebra caudal que lo sigue. Este reducido proceso posterior está totalmente ausente en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Sobre la superficie dorsal y en proximidad del borde lateral, la superficie es cóncava. Como en la primera vértebra caudal, pero más marcada, la rugosidad posterior tiene forma de “V”. Esta rugosidad está presente también en la segunda vértebra caudal de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) pero menos marcada que en *Aucasaurus*. Sobre la mitad del proceso transversal la rugosidad observada en la primera vértebra caudal es menos marcada. El borde anterior y posterior de los procesos transversales presenta un contorno levemente sigmoideo. La porción de espina neural preservada es más estrecha transversalmente posteriormente que anteriormente, formando en sección transversal un contorno a hoja. Esta morfología es diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), dado que las espinas neurales de las vértebras caudales tienen una sección trasversal con contorno rectangular. En *Aucasaurus*, en vista dorsal se destaca también la menor inclinación posterior de los procesos transversales respecto a *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista posterior (Fig. 4.24D), el canal neural tiene un contorno parecido al de la vértebra anterior, aunque con una mayor expansión dorsoventral. El hipósforo está roto. Lateralmente a este último dos fosas postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pcodf**) someras incluyen un foramen, el cual está ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y poco desarrollado en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Las postzigapofisis están parcialmente rotas. No obstante, en base a la preservación parcial de la de izquierda se puede deducir una orientación ventrolateral de las facetas articulares. Las láminas espinopostzigapofiseales (**spol**) también están rotas casi totalmente, y delimitaban una

fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) más estrecha lateralmente, menos extensa dorsoventralmente y menos profunda que la vértebra anterior, condición contraria a lo observado en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde la fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) se mantiene profunda y ancha.

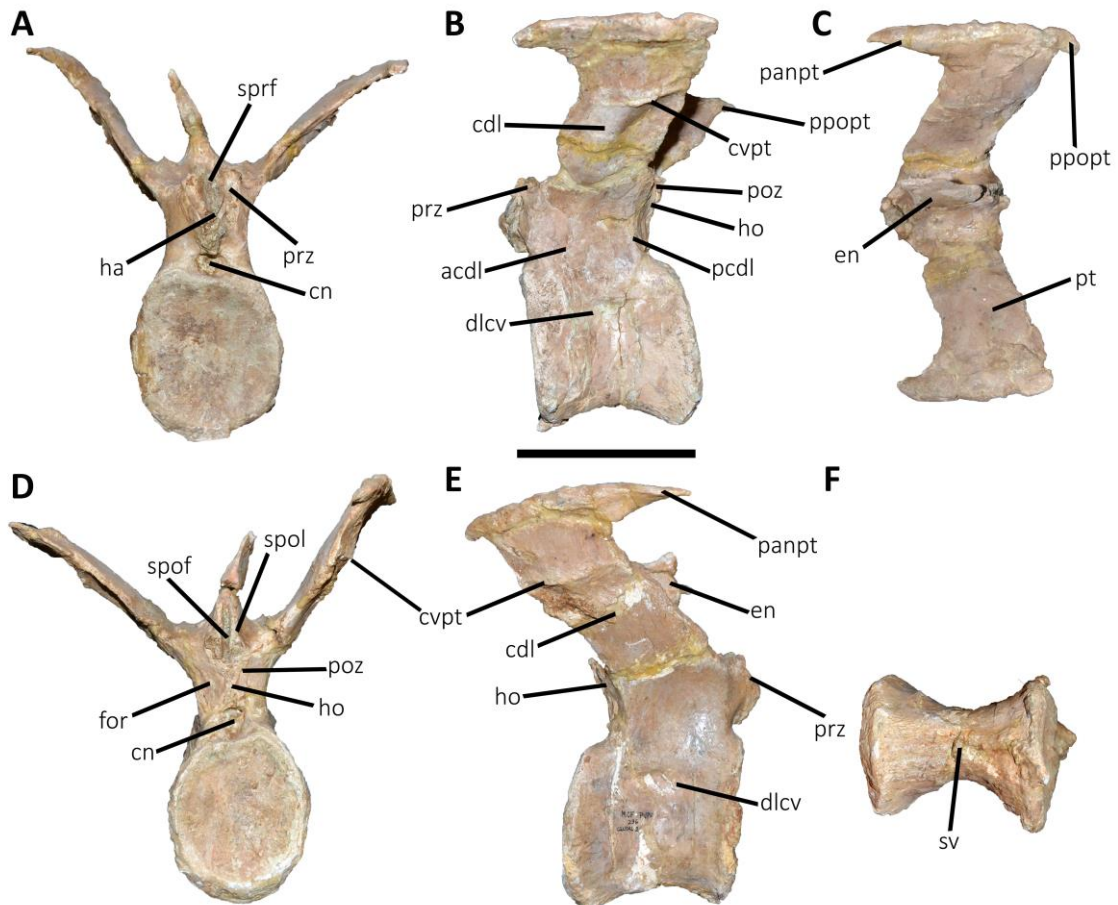


Figura 4.24. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Segunda vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B), vista dorsal (C), vista posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.15. 3ª vértebra caudal

La tercera vértebra caudal se preservó casi completa, careciendo solamente de los extremos anteriores de las prezigapófisis, parte de la espina neural y de los extremos anterior y posterior del borde lateral del proceso transversal izquierdo (Fig. 4.25A-F; Tabla 3). La faceta anterior del cuerpo vertebral presenta un contorno elíptico con su eje

mayor dispuesto dorsoventralmente (Fig. 4.25A), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Esta morfología difiere de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) dado que en este la superficie articular anterior es semicircular. En el borde ventral de la faceta se observan las superficie de contacto para el arco hemal. En vista lateral (Fig. 4.25B, E), la sutura entre arco neural y cuerpo vertebral está totalmente fusionada. El cuerpo se presenta con la típica depresión justo por debajo de la sutura entre arco neural y cuerpo vertebral, y que es ausente en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El margen anterior y posterior del cuerpo vertebral, se presentan ligeramente cóncavo y convexo respectivamente, dando al cuerpo un contorno con forma de paralelogramo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie articular posterior tiene un contorno elíptico con su eje mayor dispuesto dorsoventralmente (Fig. 4.25D), como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Posteriormente, en el borde ventral de la superficie articular se observa una amplia superficie para el contacto con el arco hemal. En vista ventral (Fig. 4.25F), el cuerpo vertebral presenta un surco delimitado por dos leves crestas, lo cual no se observa en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista anterior (Fig. 4.25A), el arco neural es más estrecho transversalmente respecto a la vértebra anterior. El acceso al canal neural tiene un contorno circular. El hipantro está casi completamente roto, sin embargo se puede inferir que es alto dorsoventralmente, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde hay un hipantro muy reducido. Solamente la prezigapófisis de izquierda está preservada parcialmente, mostrando una inclinación dorsomedial de la faceta articular mayor a 60°, diferente a *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) que presentan una inclinación mucho menor. Las láminas espinoprezigapofiseal (**spri**) están completamente rotas, excepto

una parte en la base de la espina neural, conllevando que no se puede estimar la profundidad y el ancho de la fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**). Esta última fosa no presenta el tabique intermedio que la divide en dos, observado en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Los procesos transversos presentan una inclinación dorsal superior a los 45 grados, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde los procesos transversos presentan una inclinación mucho menor de 45°. La espina neural está preservada parcialmente, así que no es posible conocer la verdadera forma sobre todo en la mitad distal, sin embargo es muy delgada transversalmente como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista lateral (Fig. 4.25B, E), como en la vértebra anterior, el borde lateral del proceso transverso presenta una rugosidad bien marcada. La lámina centrodiapofiseal (**cdl**), así como en las dos vértebras anteriores, termina lateralmente con una cresta dirigida anteroposteriormente, y lateralmente a esta cresta es presente una leve depresión. Ventralmente a los procesos transversos se observa la típica concavidad en la base de la lámina centrodiapofiseal (**cdl**), separando la lámina centrodiapofiseal anterior (**acdl**) de la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**), como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) tanto la lámina centrodiapofiseal anterior (**acdl**) que la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**) son muy reducidas. Dorsalmente al pedicelo anterior se observa una fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) muy profunda. En *Aucasaurus* los procesos transversos tienen una importante inclinación posterior dado que van más allá del cuerpo vertebral, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde los procesos transversos no superan

posteriormente el borde del cuerpo vertebral. Aunque incompleta, la espina neural no presenta la orientación posterior observada en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.25D), los procesos transversos exhiben los procesos en forma de punzón dirigidos anteriormente, aunque tanto el derecho como el izquierdo (el izquierdo levemente más) están parcialmente rotos. No parece tener los procesos dirigidos posteriormente observados en la vértebra caudal anterior. El proceso transverso derecho presenta la rugosidad posterodorsal muy marcada, mientras que carece de la rugosidad presente a mitad del proceso transverso (observada en las vértebras caudales anteriores). Los bordes anterior y posterior son sinusoidales, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En esta vista, la espina neural tiene una sección transversal en forma de hoja con la parte más ancha ubicada posteriormente.

En vista posterior (Fig. 4.25D), la entrada al canal neural es muy amplia dorsoventralmente. El hipófeno, aunque parcialmente roto, se presenta más desarrollado que en la primera vértebra caudal. Lateralmente al hipófeno se pueden observar las fosas postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pocdf**) que son someras y presentan forámenes. Las postzigapófisis están parcialmente preservadas, y tienen una orientación lateroventral, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Esto contrasta con la posición casi horizontal de las postzigapófisis observadas en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) parece menos amplia que en las vértebras anteriores, sin embargo una correcta estimación no es posible debido a la completa pérdida de las láminas espinopostzigapofiseal (**spol**). La espina neural es más ancha posteriormente que anteriormente.

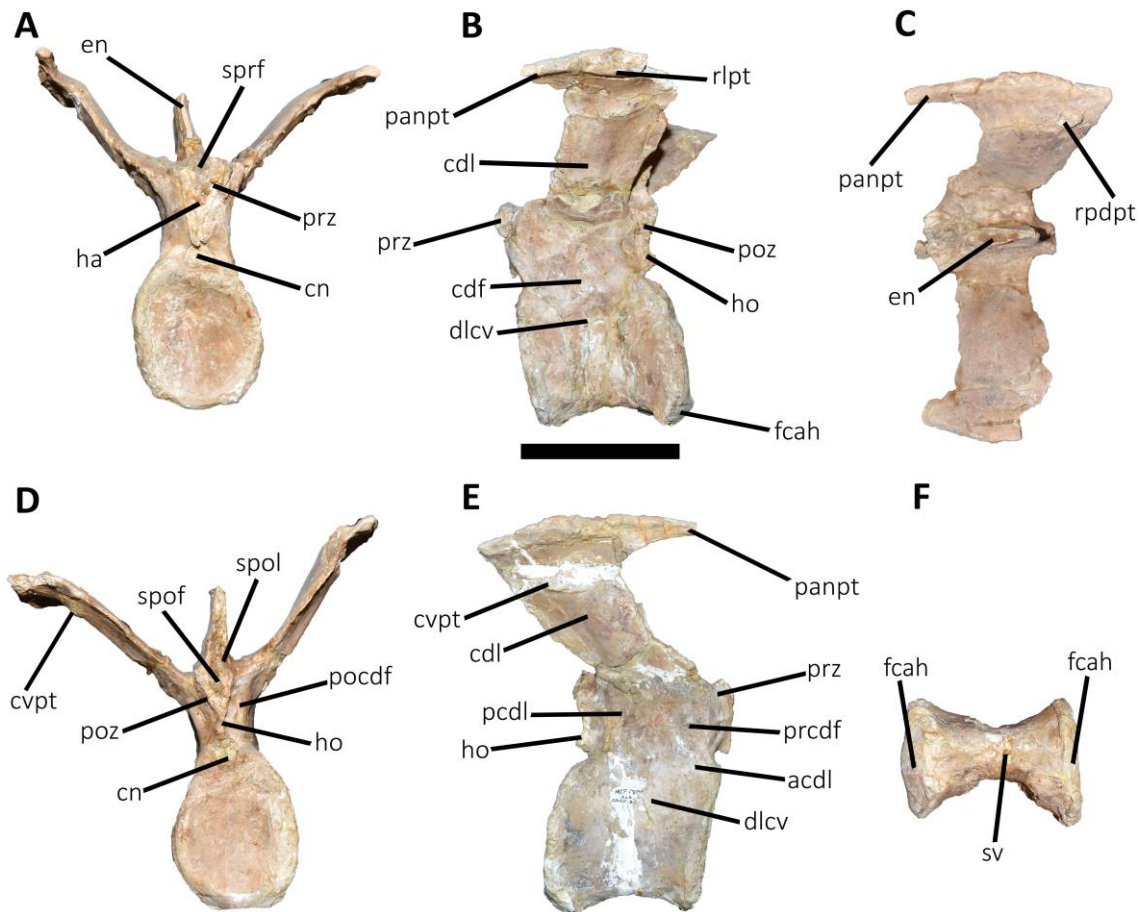


Figura 4.25. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Tercera vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.16. 4ª vértebra caudal

La cuarta vértebra caudal solamente perdió el extremo distal de la espina neural (Fig. 4.26A-F; Tabla 3). La superficie articular anterior del cuerpo vertebral tiene contorno elíptico más alto que ancho (Fig. 4.26A), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Los bordes lateral y ventral de la superficie anterior están parcialmente rotos. Lateralmente (Fig. 4.26B, E), presenta la concavidad por debajo de la sutura, aunque el hecho que la parte central de la faceta lateral está colapsada en ambos lados, dificulta la observación de dicha concavidad. El contorno anterior y posterior de la faceta lateral siguen teniendo

la forma cóncavo-convexo y con una leve inclinación anterior dando a la superficie lateral un contorno en forma de paralelogramo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) tiene un contorno más rectangular. La superficie articular posterior muestra una concavidad menos acentuada respecto a la faceta anterior, y su contorno es elíptico siendo más alta que ancha (Fig. 4.26D), como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie ventral para la articulación del arco hemal es amplia (Fig. 4.26F). Si bien la superficie ventral del cuerpo está parcialmente colapsada, se distingue el típico surco bordeado lateralmente por dos leves crestas.

En vista anterior (Fig. 4.26A), el canal neural vuelve a tener un contorno elíptico como en la primera vértebra caudal, y diferente de la forma circular observada en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El hipantro no es observable, debido a la no preservación de las paredes laterales. Las prezigapófisis están preservadas parcialmente, siguen teniendo una fuerte inclinación medial mayor de 60° , como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) tiene una menor extensión transversal respecto a las dos vértebras anteriores, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Las láminas espinoprezigapofiseal (**sprl**) no están preservadas. Los procesos transversos tienen una inclinación dorsal superior a 45° , como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y mucho más inclinados que *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La espina neural está parcialmente preservada, probablemente los primeros dos tercios, por lo tanto no es posible observar una posible expansión dorsal.

En vista lateral (Fig. 4.26B, E), la rugosidad presente en el borde lateral del proceso transverso es más marcada. Dicha rugosidad y engrosamiento del borde lateral

del proceso transversal es ausente en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), la cuarta vértebra es la primera donde el proceso transversal es completo y no está presente la rugosidad, y además la morfología del borde lateral es diferente de *Aucasaurus*. Mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), sigue teniendo la forma rectangular igual que las otras vértebras caudales anteriores. El proceso anterior del proceso transversal es más esbelto respecto a la cuarta vértebra, y es más desarrollado anteriormente respecto a *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La lámina centrodiapofiseal (**cdl**) termina bruscamente con una cresta como en las vértebras anteriores, y la concavidad lateral a esta lámina es más marcada respecto a las vértebras precedentes, debido a una torsión ventral del borde lateral del proceso transversal. Dicha cresta y concavidad desaparecen en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La fosa centrodiapofiseal (**cdf**) situada por arriba de la sutura neurocentral es marcada como en la vértebra anterior, separando la lámina centrodiapofiseal anterior (**acdl**) de la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**), como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) estas láminas están muy poco desarrolladas. La fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) es más acentuada respecto a la segunda y tercera vértebra caudal, sobre todo en el lado derecho, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Los procesos transversales, tienen una inclinación posterior menor respecto a las vértebras anteriores, debido a que no se proyectan más allá del cuerpo vertebral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) pero diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde continúan a ser dirigidos muy posteriormente. La espina neural es más extendida anteroposteriormente respecto a las vértebras anteriores, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En *Aucasaurus* y todos estos taxones la espina neural tiene una extensión anteroposterior de dos tercios

respecto el arco neural. En *Aucasaurus*, son ausentes los procesos del borde anterior y posterior de la espina neural que le dan la forma de “L”, presentes en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.26C), los procesos transversos no tienen el proceso posterior del margen lateral. Se destaca una reducción de la longitud anteroposterior a medida que el proceso transversal se acerca al arco neural. Sin embargo, cuando se aproxima al arco se alarga de vuelta. El proceso anterior del margen lateral se preservó completamente en el derecho, mientras que en el izquierdo le falta el extremo más anterior. El borde lateral tiene una forma sinusoidal, siendo la mitad posterior convexa y la mitad anterior cóncava, diferente de la forma recta observada en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La rugosidad posterior presente en la parte dorsal es muy desarrollada en el proceso transversal de izquierda. La rugosidad presente en la mitad del proceso transversal, cerca del borde anterior, ya no está presente. El borde anterior es sinusoidal, mientras que el posterior es convexo. En *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) los bordes anterior y posterior del proceso transversal son rectos. En *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el borde anterior no se preservó mientras que el posterior es recto. La espina neural tiene un corte transversal en forma de hoja, y es levemente más ancha transversalmente que *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista posterior (Fig. 4.26D), el contorno del canal neural es similar a la vértebra anterior. El hipófeno sigue teniendo un importante desarrollo, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) que es muy reducido. Lateralmente al hipófeno, las fosas postzigapofiseal y centrodiapofiseal (**pocdf**) son superficiales y tienen un foramen, a diferencia de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde se aprecia una depresión pero no un foramen. *Aucasaurus* no presenta la concavidad a lado del hipófeno visible en la cuarta, quinta y sexta vértebra caudal de

Eoabelisaurus (MPEF PV 3990). Las postzigapófisis están parcialmente rotas y siguen teniendo una inclinación ventrolateral, y junto con *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), se diferencian de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) por tener una menor extensión anteroposterior de la superficie articular. Las láminas espinopostzigapofiseal (**spol**) están parcialmente rotas (aunque la derecha presenta un grado de preservación mejor) y parece que no estaban muy desarrolladas. Eso implica un tamaño reducido de la fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) respecto las vértebras caudales más anteriores, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

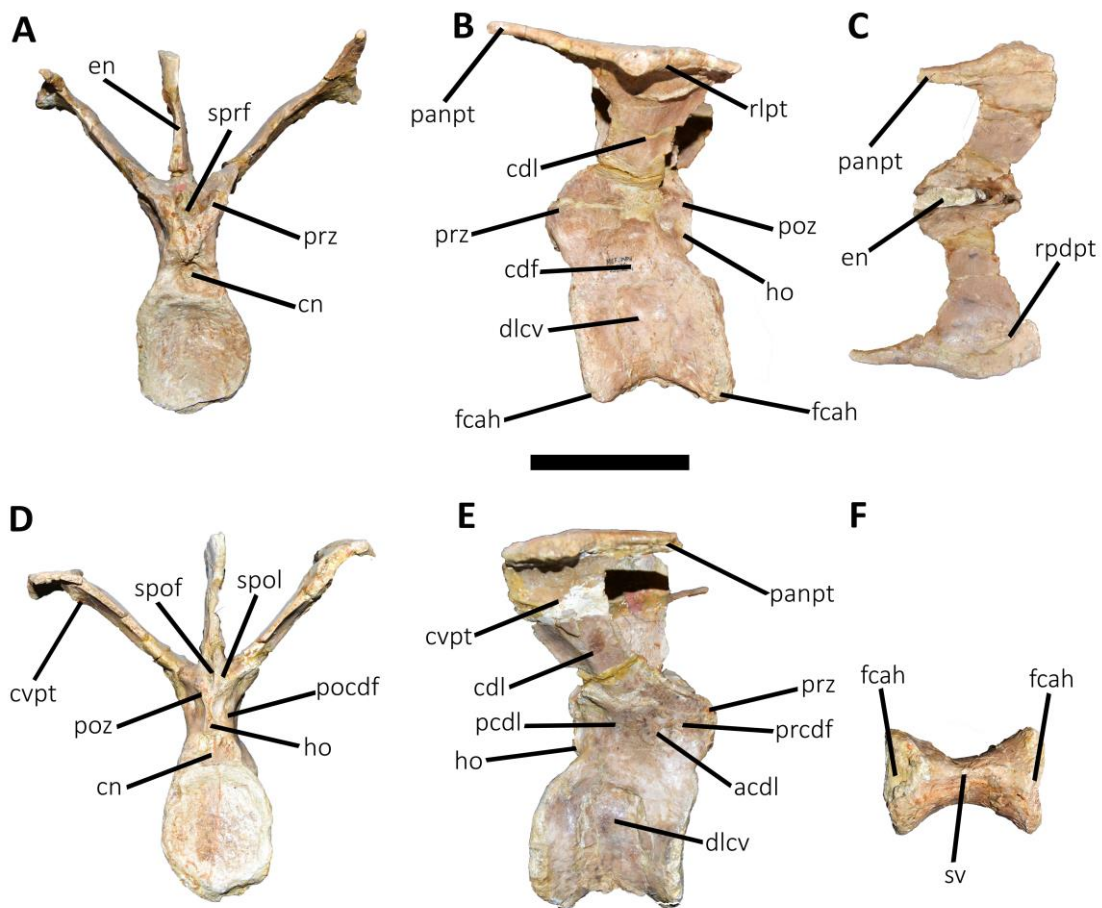


Figura 4.26. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Cuarta vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.17. 5ª vértebra caudal

La quinta y sexta vértebras caudales se presentan fusionadas con la parte proximal del quinto arco hemal, probablemente debido a una patología ocurrida en un estadio ontogénico temprano, ya que el tamaño del cuerpo vertebral de ambas es inferior a lo que debería ser (Fig. 4.27A-C, E, F; Tabla 3).

La superficie articular anterior del cuerpo de la quinta vértebra tiene contorno ovalado con su eje mayor dirigido dorsoventralmente (Fig. 4.27A), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Lateralmente, la concavidad presente ventralmente a la sutura neural es muy superficial (Fig. 4.27B, E). El contorno anterior de la faceta lateral está parcialmente roto, aunque parece ser cóncavo como en las vértebras anteriores. El contorno posterior es recto, aunque es el resultado de la fusión con la sexta vértebra. La superficie articular posterior no es visible aunque parece tener contorno ovalado, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Ventralmente (Fig. 4.27F), el borde ventral de la superficie articular anterior presenta la superficie de contacto para el arco hemal, mientras que el borde ventral de la superficie posterior no es visible, debido a la fusión entre vértebra y arco hemal. Como en las vértebras anteriores, un surco dirigido anteroposteriormente recorre la superficie ventral.

En vista anterior (Fig. 4.27A), el hipantro es muy amplio y las prezigapófisis (la de la izquierda está parcialmente rota) están en una posición casi vertical, por lo tanto la superficies articulares están orientadas casi totalmente medialmente, como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) el hipantro es amplio como en *Aucasaurus*, pero más reducido dorsoventralmente. La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) es muy reducida con respecto a las vértebras precedentes,

como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), y las láminas espinoprezigapofiseal (**sprl**) no están preservadas. *Aucasaurus* no tiene el tabique que separa en dos la sprf visible en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Los procesos transversos tienen una inclinación mayor de las vértebras más anteriores siendo alrededor de los 60°, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde la inclinación dorsal es menor. La espina neural es muy delgada y presenta la expansión dorsal presente en la primera vértebra caudal, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) mientras que es ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista lateral (Fig. 4.27B, E), el borde lateral del proceso transversal derecho (el izquierdo está roto en la parte media) muestra una rugosidad pronunciada, que en la quinta vértebra caudal de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) no está presente. Sin embargo, no presenta la torsión ventral del borde lateral observada en la vértebra precedente. También la concavidad presente entre el borde lateral del proceso transversal y la cresta lateral de la **cdl** es menos pronunciada respecto a la cuarta vértebra caudal. La lámina centrodiapofiseal (**cdl**) tiene un desarrollo importante y termina lateralmente con una cresta oblicua. A diferencia de *Aucasaurus*, en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) dicha cresta no está tan inclinada, mientras en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) termina directamente en el borde lateral del proceso transversal. La fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) es muy pronunciada sobre todo en el lado izquierdo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Los procesos transversos vuelven a tener una importante inclinación posterior, extendiéndose más allá de la superficie articular posterior, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) pero diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde los procesos transversos están dirigidos

lateralmente. No se puede apreciar la superficie posterior, dado a la fusión con la sexta vértebra. En vista lateral, la espina neural es casi completa y es mucho más estrecha anteroposteriormente respecto a las vértebras que la preceden, y además va disminuyendo de largo hacia la parte dorsal. Condición similar observada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde dicha extensión es la mitad de la longitud total del arco neural, mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) la extensión a la base es de dos tercios la longitud del arco neural. Presenta un proceso en la parte ventral del borde anterior que le confiere una forma de “L”. Un proceso similar es presente también en el borde posterior, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La expansión dorsal de la espina neural presenta estrías laterales, probablemente designadas para anclaje muscular, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista dorsal (Fig. 4.27C), el proceso transversal presenta el borde lateral de forma convexa, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En *Aucasaurus* el proceso anterior del borde lateral del proceso transversal es mucho más reducido respecto a las vértebras precedentes, mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) hay, por lo contrario, un leve aumento del mismo. El borde anterior del proceso transversal es cóncavo mientras que el posterior es ligeramente sinusoidal, mientras que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) es recto. Se observa la rugosidad en la esquina posterolateral observada en las vértebras caudales anteriores, mientras que es menos desarrollada en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El vástago del proceso transversal se reduce anteroposteriormente respecto a las vértebras caudales precedentes. A la base de la espina neural, sobre el lado derecho, es visible un pequeño foramen. La expansión dorsal de la espina neural se presenta de forma rectangular. Sin embargo, presenta un proceso dirigido anteriormente (probablemente eran dos, dado que se observa un surco

entre ese proceso y una parte que está rota) y dos dirigidos posteriormente. Estos procesos son ausentes en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

3.18. 6ª vértebra caudal

Como mencionado previamente, la sexta vértebra sacra está fusionada a la quinta (Fig. 4.27B-F; Tabla 3). En vista anterior no es posible poder discernir la morfología del cuerpo vertebral y tampoco la del arco neural, debido a su articulación con la vértebra precedente. Sin embargo, parece tener un contorno ovalado más alto que ancho, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En vista lateral (Fig. 4.27B, E), el cuerpo vertebral no presenta ninguna concavidad, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y el lado derecho presenta la superficie colapsada. El borde anterior del cuerpo vertebral sigue teniendo un contorno convexo, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La superficie posterior presenta una concavidad más pronunciada respecto a todas las vértebras precedentes y se presenta con un contorno elíptico con su eje mayor dirigido dorsoventralmente (Fig. 4.27D), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Ventralmente a la superficie posterior, las facetas articulares para el arco hemal son amplias (anteroventralmente, la superficie para el contacto con el arco hemal no es visible por la presencia de la fusión con el arco hemal). En vista ventral (Fig. 4.27F), una leve quilla recorre la superficie anteroposteriormente y bordea un surco ubicado a la izquierda de la misma.

Por la fusión con la vértebra anterior no es posible observar la morfología de las prezigapófisis. Sin embargo, se puede deducir la fuerte inclinación de las mismas que es mayor a 60°, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH

894) pero diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde hay una inclinación inferior a los 45°.

En vista lateral (Fig. 4.27B, E), el proceso transversal izquierdo está preservado parcialmente careciendo del extremo distal, mientras que el derecho está roto a la base, por lo tanto no es posible apreciar la morfología del extremo lateral. Los procesos transversales muestran una fuerte inclinación dorsal, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) que muestra una menor inclinación dorsal y de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde el proceso transversal está dirigido horizontalmente. En la parte ventral del proceso transversal es visible una lámina centrodiapofiseal (**cdl**) muy desarrollada, otorgando al proceso transversal una sección transversal de forma triangular, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La lámina centrodiapofiseal (**cdl**) sobre todo en el lado derecho, se separa en la lámina centrodiapofiseal anterior (**acd**) y la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**), bordeando una fosa centrodiapofiseal (**cdf**) bien marcada. Esta morfología se observa también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La espina neural es casi completa, la morfología es muy parecida a la de la quinta vértebra caudal. Sin embargo, parece ser un poco más esbelta siendo menos larga anteroposteriormente y ligeramente más larga dorsoventralmente. Los dos procesos presentes a la base de la espina, dirigidos anteriormente y posteriormente, están rotos. Estos mismos procesos están ausentes en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La parte dorsal de la espina es engrosada lateralmente y con rugosidad para el anclaje de músculos y/o ligamentos.

En vista dorsal (Fig. 4.27C), la espina neural presenta los dos procesos anteriores, mientras que en la parte posterior no están preservados. Estos procesos y el

ensanchamiento lateral de la parte distal de la espina neural son ausentes en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). No es posible observar la morfología de los procesos transversos, sobre todo en la parte más lateral debido a una preservación parcial de ambos. Sin embargo, en base a lo que quedó del izquierdo, los procesos transversos de esta vértebra caudal tenían el borde anterior recto o levemente cóncavo y el posterior sigmoideo. Está presente el foramen a la base de la espina neural en el lado derecho, aunque desplazado anteriormente respecto a la posición del mismo en la vértebra precedente.

En vista posterior (Fig. 4.27D), el canal neural tiene contorno elíptico y se destaca la reducción transversal del arco neural, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) pero diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde el canal neural tiene contorno redondo y no presenta la reducción lateral del arco neural. Dorsalmente al canal, es presente un hipósforo reducido dorsoventralmente pero más ancho transversalmente que las vértebras precedentes, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). *Aucasaurus* a diferencia de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) tiene las superficies laterales del hipósforo rectas, mientras son cóncavas en el taxón jurásico. Lateralmente al hipósforo, las fosas postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pocdf**) incluyen un foramen, ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) está reducida a una fisura, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) es más ancha. La postzigapofisis derecha está preservada sólo parcialmente y tiene una orientación lateroventral. Diferente es la condición observada en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), donde desaparece la fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) y las postzigapofisis son más largas anteroposteriormente, sobrepasando el límite posterior del cuerpo vertebral.

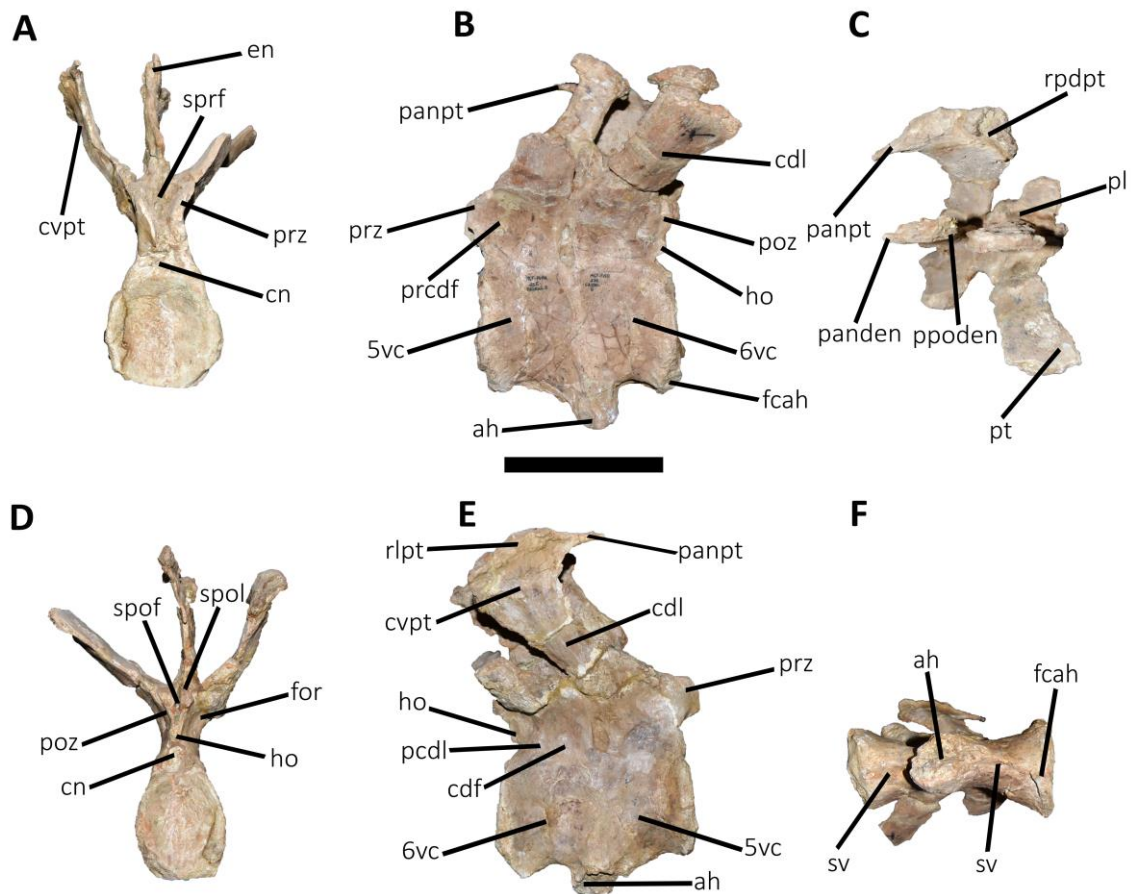


Figura 4.27. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Vértebra caudales quinta y sexta co-osificadas en vista anterior de la quinta vértebra caudal (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), vista posterior de la sexta vértebra caudal (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.19. 7ª vértebra caudal

La séptima vértebra caudal carece solamente del proceso transversal izquierdo (Fig. 4.28A-F; Tabla 3). El cuerpo vertebral de la séptima vértebra es muy reducido respecto a las vértebras precedentes. La superficie anterior tiene un contorno ovalado (Fig. 4.28A), aunque se reduce mucho el grado de concavidad de la misma superficie, siendo casi plana. En *Aucasaurus* la faceta articular anterior para el arco hemal se presenta con una mayor superficie teniendo en cuenta el tamaño total del cuerpo y respecto a las vértebras más anteriores. En vista lateral (Fig. 4.28B, E), como en la dos

vértebras anteriores, no muestra la concavidad debajo de la sutura neurocentral, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Los contornos anterior y posterior son rectos y paralelos entre sí, dando un contorno en forma de rectángulo. A diferencia de *Aucasaurus*, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) muestra un cuerpo vertebral con contorno en forma de paralelogramo. En vista posterior (Fig. 4.28D), el contorno de la faceta es ovalado, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). La superficie de articulación con el arco hemal es muy amplia anteroposteriormente. En vista ventral (Fig. 4.28F), es presente el surco que recorre toda la superficie anteroposteriormente. Lateralmente y posteriormente al surco se observa un foramen neumático. Se destaca la reducción transversal del cuerpo en su parte central, con respecto a *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista anterior (Fig. 4.28A), el arco neural es más estrecho transversalmente respecto a las vértebras anteriores. El canal neural tiene un tamaño importante y es ovalado en su contorno. De las prezigapófisis sólo están preservadas las partes más posteriores y tienen una fuerte orientación medial como las vértebras anteriores, como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde tiene una menor inclinación medial. Se puede deducir que el hipantro era reducido en base a la reducción del hipósforo de la vértebra precedente. La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) también se redujo lateralmente y las láminas espinoprezigapofiseal (**sprl**) aunque estén preservadas parcialmente son reducidas respecto las vértebras más anteriores, situación similar es observable en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En *Aucasaurus*, los procesos transversos tienen la misma inclinación dorsal de la quinta y sexta vértebra, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) los procesos transversos de la séptima vértebra caudal tienen una mayor inclinación de la sexta. Sin embargo, los

procesos transversos en *Aucasaurus* y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) mantienen una mayor inclinación dorsal que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). La espina neural muestra la expansión lateral en su parte más dorsal, la cual está ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista lateral (Fig. 4.28B, E), el proceso transversal derecho está preservado casi por entero, el izquierdo sólo la base, y se observa un desplazamiento posterior de los mismos. La lámina prezigodiapofiseal (**prdl**) está fuertemente desarrollada con un desplazamiento posterior del proceso transversal, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde el proceso transversal ocupa una posición central. Ventralmente al proceso transversal, el borde lateral del mismo tiene una textura rugosa. En la parte posteroventral del proceso transversal la superficie forma una depresión. La cresta anteroposterior que marca donde termina la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) es menos marcada que en las vértebras más anteriores, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La lámina centrodiapofiseal anterior (**acdl**) y la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**) están bien desarrolladas, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). En el lado izquierdo se observa entre la lámina centrodiapofiseal anterior (**acdl**) y la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**) una profunda fosa centrodiapofiseal (**cdf**). Anteriormente a la lámina centrodiapofiseal anterior (**acdl**), la fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) ocupa casi la mitad de la longitud anteroposterior del arco neural, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde hay un menor desarrollo anteroposterior. Se aprecia un mayor desarrollo del proceso anterior de la base de la espina neural respecto a las vértebras precedentes, mientras que el proceso posterior está preservado parcialmente. Estos procesos son ausentes en la misma vértebra de *Eoabelisaurus*

(MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), mientras que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) solamente se observa el posterior. Si se compara la posición del proceso anterior de la espina neural con *Allosaurus* (Madsen, 1976), se nota que en *Aucasaurus* se posiciona más ventralmente. Probablemente eso es debido al acortamiento de la cola. En la parte más dorsal de la espina neural, los procesos anteriores y posteriores están preservados parcialmente, y se observa la rugosidad lateral, a diferencia de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) en el cual se presenta sólo la rugosidad lateral, estando ausentes los procesos dorsales, y a *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) en donde faltan ambas estructuras. La espina neural se sitúa en la mitad posterior del arco neural.

En vista dorsal (Fig. 4.28C), la rugosidad visible en el borde posterior del proceso transversal es muy desarrollada. Se observa un proceso anterior del proceso transversal bien desarrollado, y es más puntiagudo y esbelto que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). No presenta un verdadero proceso posterior en el borde lateral del proceso transversal. El contorno anterior del proceso transversal es cóncavo, mientras que el posterior presenta una forma sinusoidal. En la base de la espina neural, el foramen anterior es más grande que la vértebra precedente.

En vista posterior (Fig. 4.28D), el canal neural tiene forma de corazón. El hipósforo es reducido dorsoventralmente y lateralmente respecto a la sexta vértebra, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) el hipósforo es más reducido que *Aucasaurus*. Lateralmente al hipósforo las fosas postzigapofiseales centrodiapofiseales (**pocdf**) tienen un pequeño foramen, ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Las postzigapofisis están muy poco preservadas, por lo tanto es imposible deducir tamaño y forma. La fosa espinopostzigapofiseal (**spof**), como en la en las otras vértebras más

anteriores, es una fisura, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) es levemente más ancha transversalmente y menos alta dorsoventralmente.

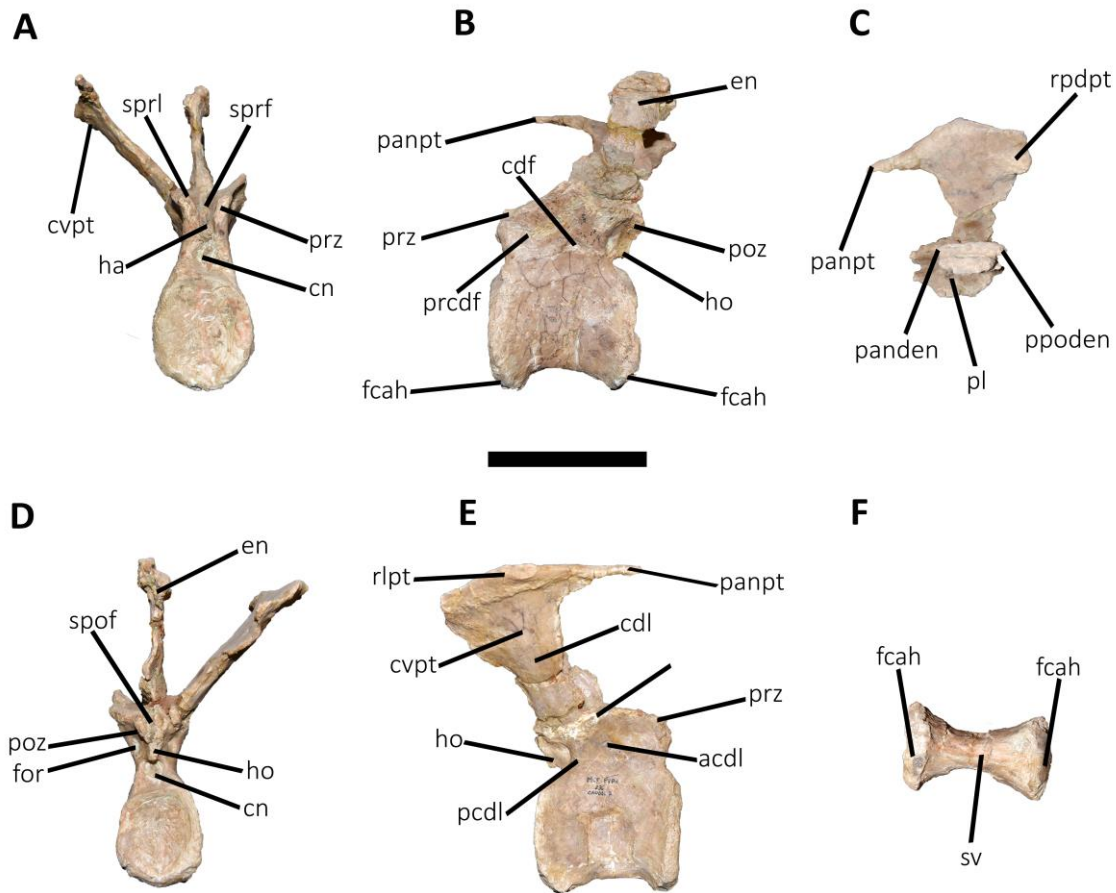


Figura 4.28. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Séptima vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.20. 8ª vértebra caudal

La octava vértebra caudal se preservó casi completa, careciendo solamente del proceso transversal izquierdo (Fig. 4.29A-F; Tabla 3). En vista anterior (Fig. 4.29A), el cuerpo vertebral no cambia mucho respecto a la séptima vértebra caudal, excepto por un grado mayor de concavidad de la superficie articular. El contorno es ovalado, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) aunque este último destaca una mayor compresión lateral. En vista lateral (Fig. 4.29B, E), como en la vértebra anterior el cuerpo tiene un

contorno con forma rectangular. Las superficies laterales están colapsadas, aunque no parecen tener la depresión ubicada ventralmente a la sutura neurocentral. En vista posterior (Fig. 4.29D), el contorno se presenta roto en su lado izquierdo, aunque se puede apreciar una forma ovalada o ligeramente a gota debido a un estrechamiento hacia la parte dorsal, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). La superficie de articulación con el arco hemal es amplia, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En vista ventral (Fig. 4.29F), es posible observar el surco que recorre la superficie, además, las crestas que bordean el surco se hacen más marcadas en correspondencia con la superficie articular posterior para el arco hemal, presentando dos leves tubérculos (se observan a lo largo de todas las siguientes otras vértebras más posteriores).

En vista anterior (Fig. 4.29A), el arco neural es estrecho transversalmente. Las prezigapófisis tienen casi una orientación vertical, y el hipantro es profundo dorsoventralmente aunque presenta un espacio más estrecho que la vértebra anterior, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) las prezigapófisis tienen una orientación dorsomedial con un ángulo mucho menor a 60°. La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) es similar a la observada en la séptima vértebra caudal, aunque es más reducida lateralmente. El proceso transversal derecho presenta una inclinación dorsal menor respecto las vértebras caudales precedentes, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), está dirigido horizontalmente. La espina neural muestra una reducción transversal del engrosamiento dorsal.

En vista lateral (Fig. 4.29B, E), la morfología del proceso transversal es parecida a la vértebra precedente posicionándose en la parte posterior del arco, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La parte más anterior del proceso anterior se perdió imposibilitando deducir inferencias sobre el tamaño. La ornamentación en la parte

ventral y lateral del borde lateral del proceso es muy marcada. Se destaca la ausencia de la cresta que indicaba donde terminaba la lámina centrodiapofiseal (**cdl**), y de consecuencia desaparece la concavidad que se observaba entre esta cresta y el borde lateral del proceso transversal. La lámina centrodiapofiseal (**cdl**) tiene menor espesor de las vértebras caudales precedentes, y no se pueden observar la lámina centrodiapofiseal anterior (**acd**) y la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**), tal como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En el lado izquierdo es visible una fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) superficial. La espina neural se redujo anteroposteriormente, y se posiciona más posteriormente que *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). El proceso anterior en la parte basal de la espina neural se preservó parcialmente. Aunque la parte dorsal de la espina neural tiene varias crestas, no son visibles los procesos que estaban dirigidos anteriormente y posteriormente.

En vista dorsal (Fig. 4.29C), el proceso transversal es similar al de la vértebra precedente, aunque la rugosidad presente en el borde posterior es menos desarrollada. En el lado derecho, es posible observar como el foramen presente en la base de la espina neural se conecta con el canal neural. No se pudo comparar mucho con la octava vértebra de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), debido a la mala preservación en este último.

En vista posterior (Fig. 4.29D), el hipósforo es muy reducido y las postzigapófisis están parcialmente rotas. Lateralmente a las postzigapófisis, las fosas postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pcdf**) parecen tener un foramen vestigial. La fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) como en la vértebra precedente es una fisura, a diferencia de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde es reducida casi a un foramen. La entrada del canal neural se presenta desplazada anteriormente.

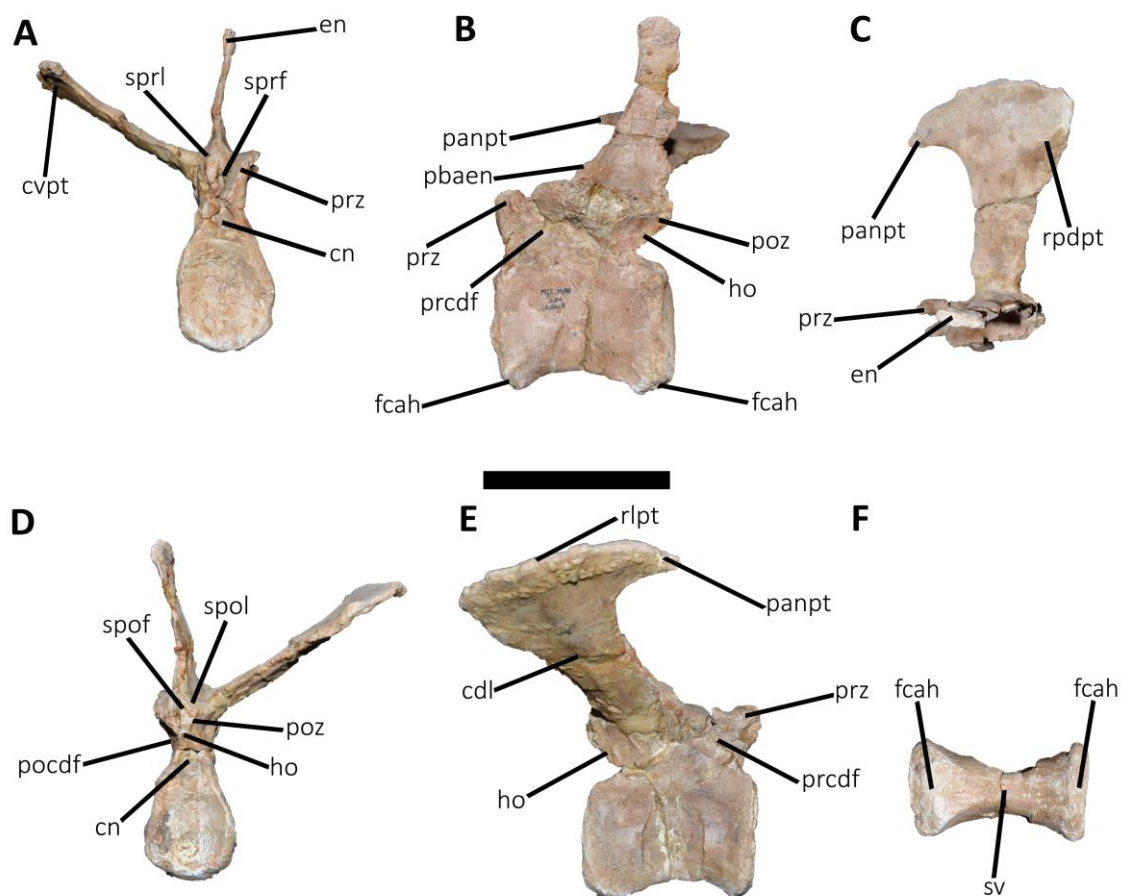


Figura 4.29. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Octava vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.21. 9ª vértebra caudal

De la novena vértebra caudal solamente se perdió la espina neural (Fig. 4.30A-F; Tabla 3). El cuerpo vertebral presenta un contorno anterior circular y la superficie presenta una concavidad mayor respecto la séptima y octava vértebras (Fig. 4.30A), también debido a un reborde muy marcado, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde hay un contorno ovalado. En vista lateral (Fig. 4.30B, E), la morfología del cuerpo es igual a la de la vértebra anterior, aunque presenta los contornos anterior y posterior convexos. En vista posterior (Fig. 4.30D), la superficie se presenta ligeramente más cóncava que la vértebra precedente y

tiene contorno circular con la presencia de un reborde, también en ese caso *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) presentan un contorno bien ovalado. El borde posterior muestra una superficie de articulación para el arco hemal muy amplia. La superficie ventral sigue teniendo el surco anteroposterior (Fig. 4.30F), ausente en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista anterior (Fig. 4.30A), el arco neural empieza es delgado lateralmente. Desaparece el hipantro. Las prezigapófisis tienen una inclinación medial superior a los 60°, como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), aunque a diferencia de éste, en *Aucasaurus* las prezigapófisis se proyectan dorsalmente y anteriormente superando el borde anterior del cuerpo vertebral. Esta desviación dorsal va aumentando en las vértebras más posteriores. La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) es angosta transversalmente y larga anteroposteriormente, y en su parte más posterior se destaca la presencia de una cresta dirigida dorsoventralmente. A lo contrario de *Aucasaurus*, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) tiene una fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) reducida con contorno circular. En *Aucasaurus* las láminas espinoprezigapofiseal (**sprl**) son muy reducidas. Los procesos transversos tienen la misma inclinación de la vértebra precedente. La espina neural está preservada solo en la base.

En vista lateral (Fig. 4.30B, E), las prezigapófisis superan anteriormente el cuerpo. Los procesos transversos apenas superan posteriormente el cuerpo. El borde lateral del proceso transversal tiene una forma irregular, debido a la presencia de la sobre mencionada rugosidad y de la presencia de un tubérculo donde empieza el proceso anterior. Ese tubérculo es presente hasta la vértebra decimosegunda. La lámina centrodiapofiseal (**cdl**) termina lateralmente en el borde lateral, y ya no se separa más en su parte ventral. En *Aucasaurus*, desaparece la fosa centrodiapofiseal (**cdf**), diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde están presentes ambas láminas y separadas por

la dicha fosa. La fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) se extiende mucho anteroposteriormente, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) la fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) es superficial. Las postzigapófisis no superan posteriormente el cuerpo, que por lo contrario es lo que se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista dorsal (Fig. 4.30C), los forámenes a la base de la espina neural son más amplios que las vértebras anteriores. La rugosidad posterior de los procesos transversos es menos marcada. Los procesos anteriores del proceso transversos son muy desarrollados. Como en el caso anterior, la misma vértebra en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) está muy mal preservada, por ende no se pudo comparar mucho.

En vista posterior (Fig. 4.30D), se observa una morfología general parecida a la vértebra caudal anterior, con hipófeno reducido y las postzigapófisis orientadas ventrolateralmente. La fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) tiene una morfología a fisura, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) que se puede considerar como una depresión más que una fosa. Las fosas postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pocdf**) son muy superficiales y presentan un pequeño foramen.

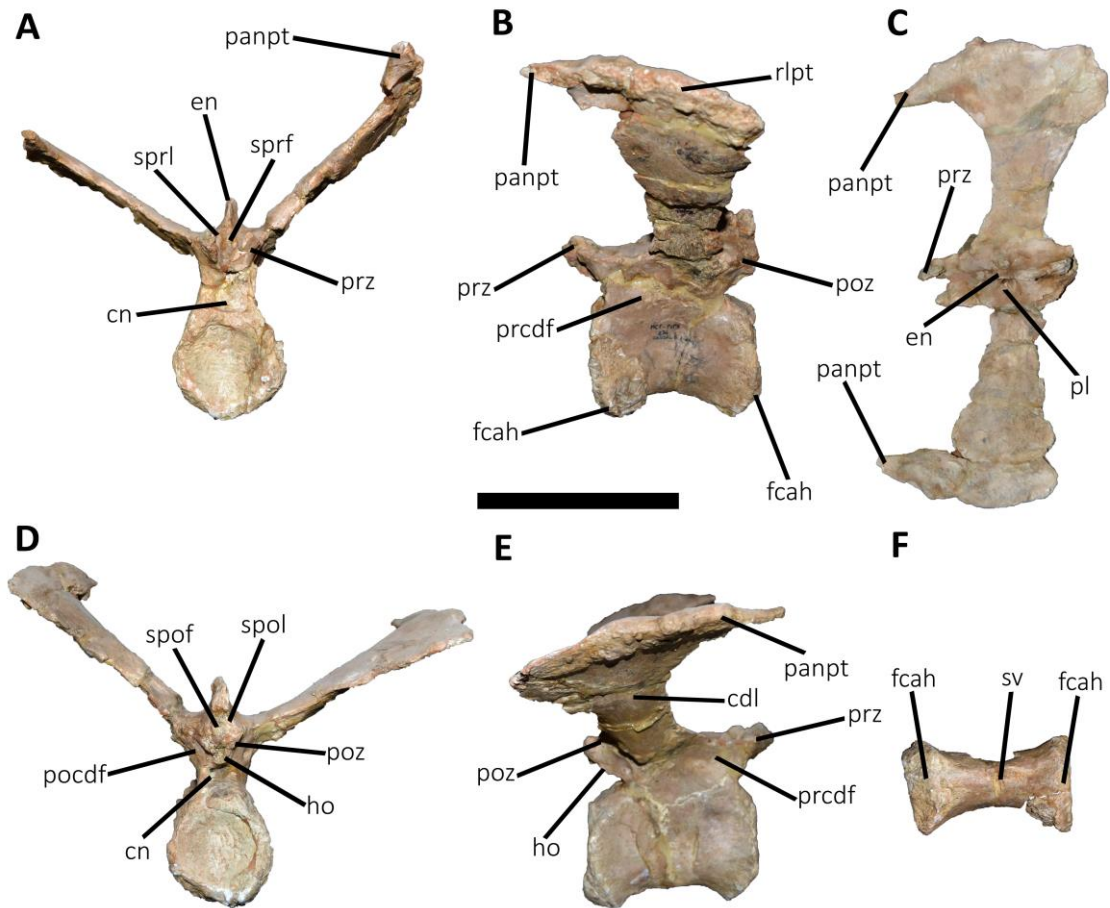


Figura 4.30. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Novena vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.22. 10^a vértebra caudal

La décima vértebra caudal carece de la espina neural y del proceso transversal izquierdo (Fig. 4.31A-F; Tabla 3). El cuerpo vertebral en vista anterior muestra un contorno circular y, así como en la novena vértebra caudal, presenta un reborde muy marcado procurando a la superficie una concavidad acentuada (Fig. 4.31A), diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde el contorno de la superficie articular anterior es ovalado. La superficie lateral sigue teniendo la misma morfología de las dos últimas vértebras, con los bordes anterior y posterior convexos (Fig. 4.31B, E). En vista posterior (Fig. 4.31D), la presencia de sedimento impide la observación de la superficie

articular, aunque parece que el contorno fuera circular, diferente del contorno ovalado de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). En vista ventral (Fig. 4.31F), el área para la articulación del arco hemal es reducida y también están menos desarrolladas las dos crestas que bordean el surco. *Aucasaurus* carece de un proceso que separa en dos la superficie articular para los arcos hemales observada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista anterior (Fig. 4.31A), el canal neural se reduce y muestra un contorno circular. Las prezigapófisis están parcialmente rotas, aunque se puede deducir una morfología y orientación espacial parecida a la vértebra caudal anterior, y superan, anteriormente la superficie articular anterior. La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) es reducida anteroposteriormente respecto la vértebra caudal anterior, aunque presenta el vestigio de un tabique en su parte más posterior, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) dicha fosa es una leve depresión. Los procesos transversos tienen una inclinación dorsal menor respecto a la novena vértebra caudal, parecida a la condición observada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista lateral (Fig. 4.31B, E), el borde lateral del proceso transversal presenta ventralmente una cresta dirigida anteroposteriormente. El proceso anterior del borde lateral es completo, mientras que posteriormente el borde presenta una leve proyección. La lámina centrodiapofiseal (**cdl**) está poco desarrollada, y la fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) es una leve concavidad extendida anteroposteriormente. Diferente es lo que se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), donde la mencionada la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) más desarrollada y la fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) es más profunda. En *Aucasaurus* la fosa postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pcdf**) es superficial, aunque sigue presente el foramen.

En vista dorsal (Fig. 4.31C), es visible el tubérculo en la parte media del borde lateral del proceso transverso, también es visible la rugosidad posicionada cerca del borde posterior del proceso transverso. El vástago del proceso transverso se reduce anteroposteriormente y los bordes anterior y posterior son cóncavos, diferentes de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde el borde anterior es convexo y el posterior es cóncavo. Los forámenes a la base de la espina neural son profundos y amplios, siendo lo de la derecha ligeramente más amplio que el de la izquierda.

En vista posterior, no es posible observar la morfología de espina neural, **spol**, **spof** y postzigapófisis porque están completamente rotas. El canal neural tiene contorno circular.

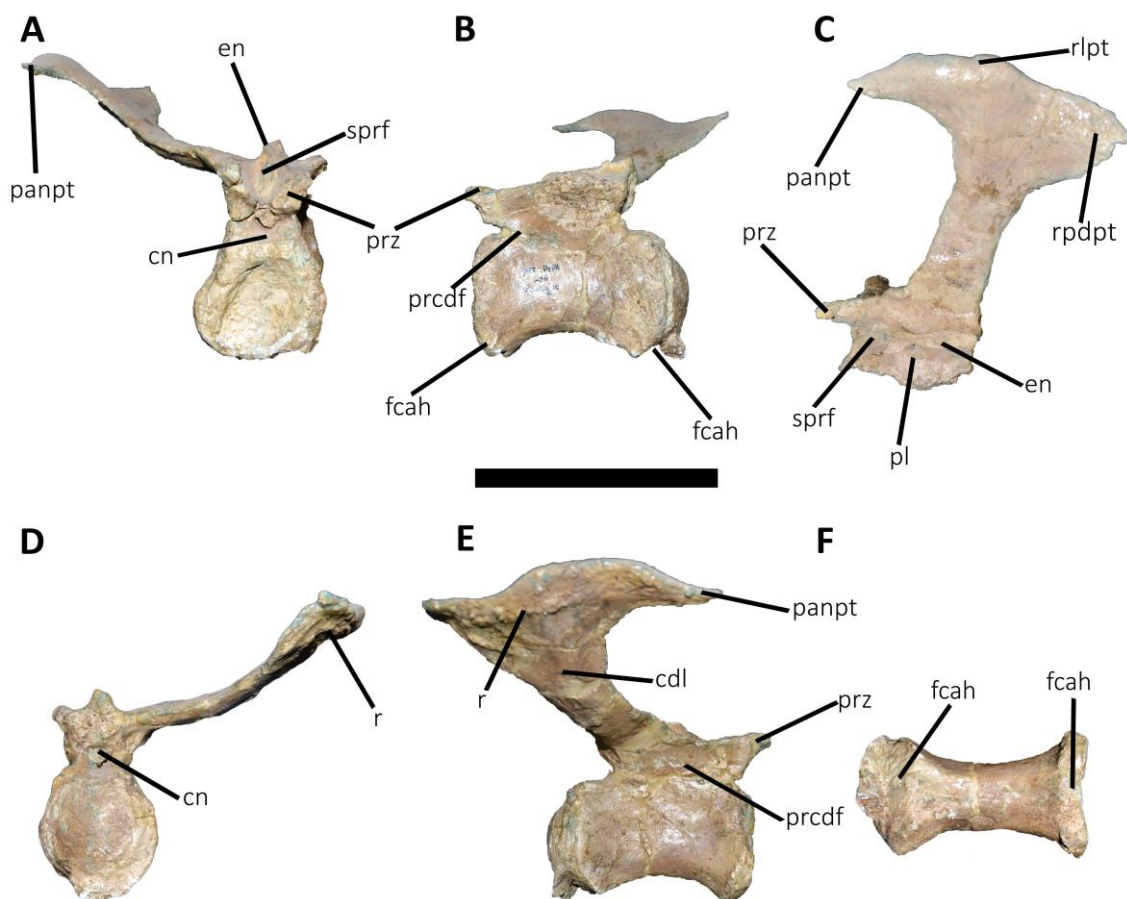


Figura 4.31. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Décima vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.23. 11ª vértebra caudal

Como en la vértebra precedente, la décimo primera vértebra caudal carece de la espina neural y proceso transversal izquierdo (Fig. 4.32A-F; Tabla 3). En vista anterior (Fig. 4.32A), el borde de la superficie articular anterior es circular, y ventralmente la superficie para la articulación del arco hemal es muy reducida, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) el contorno anterior es levemente ovalado. En vista lateral (Fig. 4.32F), los bordes anterior y posterior tienen un contorno convexo. En vista posterior (Fig. 4.32D), la superficie articular es fuertemente cóncava y ventralmente la superficie para el contacto con el arco hemal es amplia. En vista ventral (Fig. 4.32F), el surco y las dos crestas que la bordean se desarrollan por $\frac{3}{4}$ de la longitud anteroposterior de la superficie.

En vista anterior (Fig. 4.32A), el canal neural es circular como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). La prezigapófisis izquierda es casi completa mientras que la derecha está preservada la mitad posterior, y superan anteriormente efímeramente el cuerpo vertebral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Las prezigapófisis tienen una orientación medial menos acentuada respecto la vértebra caudal anterior y se presentan mayormente distanciadas entre sí, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) desaparece totalmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). El proceso transversal derecho tiene una inclinación casi paralela al plano horizontal, aunque de forma sinusoidal, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) dado que el proceso transversal tiene una inclinación dorsal importante.

En vista lateral (Fig. 4.32B, E), el proceso transversal presenta la misma morfología de la vértebra caudal anterior, aunque la fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) es muy superficial, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). La lámina centrodiapofiseal (**cdl**) está poco desarrollada y es presente la cresta lateroventral del proceso transversal. También, desaparece el foramen que ocupaba la fosa postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pocdf**).

En vista dorsal (Fig. 4.32C), se observa una reducción anteroposterior del vástago del proceso transversal. Los bordes anterior y posterior del proceso transversal son cóncavos. El borde lateral del proceso transversal tiene una fuerte extensión anteroposterior debido al proceso anterior. El foramen izquierdo a la base de la espina neural es más amplio que el derecho.

En vista posterior (Fig. 4.32D), las postzigapófisis están parcialmente preservadas y superan posteriormente el cuerpo vertebral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Se destaca una fosa en forma de cueva entre estas las dos postzigapófisis y dorsalmente al canal neural se forma un alero. Esta fosa es ausente en todas las vértebras caudales medias de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

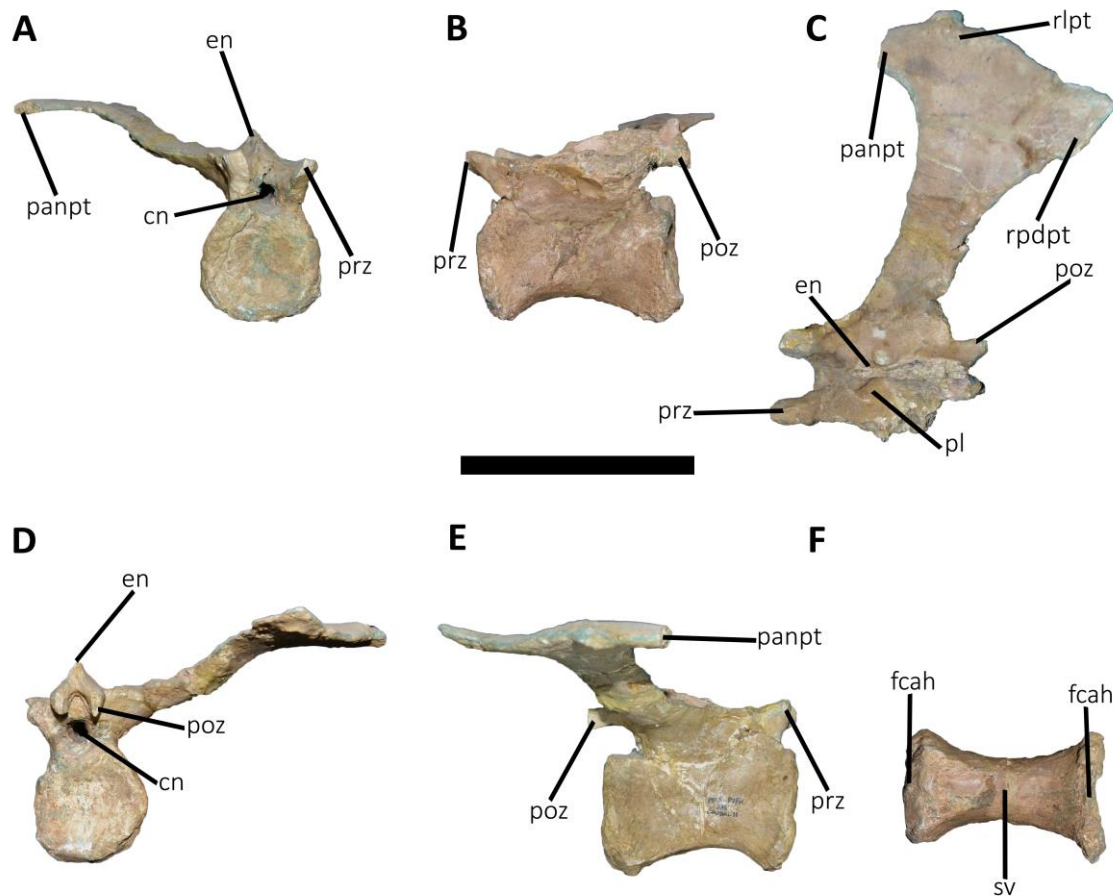


Figura 4.32. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Décimo primera vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.24. 12^a y 13^a vértebras caudales

La décimo segunda y décimo tercera vértebras caudales están fusionadas. La décimo segunda carece de la prezigapófisis derecha, la mayor parte de la espina neural, y el proceso transverso izquierdo. De la décimo tercera se perdieron la mayor parte de la espina neural, los dos procesos transversos, las postzigapófisis y la mitad posterior del cuerpo vertebral (Fig. 4.33A-F; Tabla 3).

En vista anterior (Fig. 4.33A), la superficie articular del cuerpo vertebral-12 tiene contorno circular, aunque se presenta levemente más ancha que alta respecto a la vértebra anterior, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde es ovalada. En

vista lateral (Fig. 4.33B, E), ambas vértebras tienen una superficie plana sin fosas o depresiones. La superficie articular posterior de la décimo segunda vértebra caudal no es visible dado que está fusionada con la vértebra décimo tercera, aunque parece tener un contorno circular. En vista ventral (Fig. 4.33F), ambas vértebras presentan un surco que se desarrolla por $\frac{3}{4}$ de la longitud anteroposterior. Diferente de lo observado en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), donde solamente se observa una marcada protuberancia que separa las facetas para los arcos hemales.

En vista anterior (Fig. 4.33A), las prezigapófisis siguen estando muy inclinadas medialmente, siendo casi vertical en la décima tercera vértebra caudal, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde tienen una menor inclinación medial. Lateralmente a la faceta articular de las prezigapófisis es presente una protuberancia con superficie rugosa dirigida dorsolateralmente, la misma es presente también en *Aoniraptor* (Motta et al., 2016; y considerado una condición autapomórfica de este último). Los procesos transversos tienen una leve inclinación dorsal, aproximadamente de 10-15°. Una amplia área entre las prezigapófisis precede la abertura del canal neural que se sitúa a 2 cm del borde dorsal de la superficie articular anterior, casi a la mitad del cuerpo.

En vista lateral (Fig. 4.33B, E), el proceso transverso es casi idéntico a los de la décimo primera vértebra caudal, aunque presenta una mayor sinuosidad del borde lateral y el tubérculo lateral del mismo borde es levemente reducido anteroposteriormente. La espina neural se posiciona en la mitad posterior del arco neural, y tenía una morfología en “L” dado que una leve cresta desde la espina neural se dirige anteriormente y se conecta a un pequeño proceso. En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) las espinas neurales de las correspondientes vértebras no presentan esta proyección anterior. Tanto las prezigapófisis como la postzigapófisis derecha de la vértebra caudal 12, superan

anteriormente y posteriormente el cuerpo vertebral. Se destaca la morfología del borde ventral de la postzigapófisis que resulta ser fuertemente cóncavo. Diferente es la condición presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), donde las postzigapófisis no superan el cuerpo vertebral.

En vista dorsal (Fig. 4.33C), los forámenes ya desaparecen dando lugar a una fosa en ambos lados de la espina neural. El proceso transverso derecho de la vértebra caudal 12 tiene los bordes anterior y posterior rectos y paralelos entre sí. El proceso anterior del proceso transverso está muy desarrollado.

En vista posterior (Fig. 4.33D), en la vértebra caudal 12 es visible la fosa entre las dos postzigapófisis.

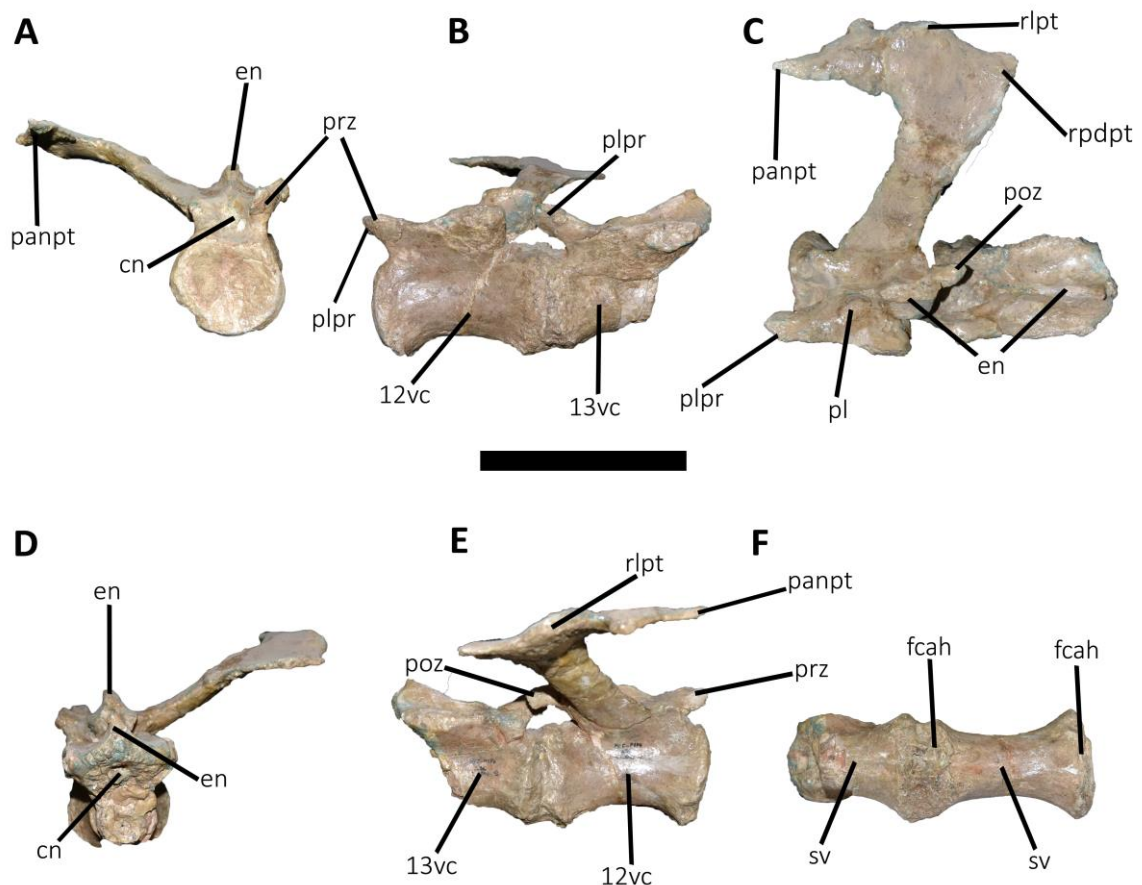


Figura 4.33. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Décimo segunda y décimo tercera vértebras caudales en vista anterior (de la décimo segunda vértebra caudal) (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior de la décimo tercera vértebra caudal (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 10 cm.

3.25. Vértebras caudales posteriores

Otros elementos de la cola que se encontraron son dos cuerpos vertebrales incompletos. El cuerpo más grande parece ser de una vértebra caudal posterior, mientras que el otro cuerpo es más distal probablemente de la parte terminal de la cola. Ambos cuerpos se encontraron totalmente separados del arco neural y preservaron solamente parte de la superficie articular anterior. La misma es cóncava y tiene un contorno circular. La superficie anterodorsal de los cuerpos preservó la base de las prezigapófisis. Lateralmente, no presentan fosas o concavidades, sino una leve cresta anteroposteriormente dirigida. La superficie ventral muestra, en proximidad de la superficie articular para el arco hemal, una tenue cresta dirigida anteroposteriormente y bordeada lateralmente por dos surcos. Esta misma zona presenta una superficie rugosa.

3.26. Espinas neurales y procesos transversos de vértebras caudales

Se encontraron dos espinas neurales (Fig. 4.34A-D) que por su longitud anteroposterior, por el ancho transversal reducido y por la morfología del extremo dorsal se considera perteneciente a vértebras caudales. En vista anterior, ambas espinas son muy angostas transversalmente siendo casi una lámina, y se expanden en su extremo dorsal. En vista lateral (Fig. 4., B), la parte más dorsal de la espina neural es convexa dorsalmente. Además, presenta varios surcos y crestas longitudinales en la superficie lateral de la parte expandida. En ambas se observa un proceso parecido a lo observado en las vértebras dorsales dirigido anteriormente. Siempre en vista lateral, una de las espinas presenta el borde anterior y posterior rugoso, donde probablemente se

insertaba el ligamento interespinoso. En vista dorsal (Fig. 4.34C, D), son visibles los dos procesos anteriores de la espina neural que se dirigen anteriormente, mientras que posteriormente una leve concavidad separaba dos procesos dirigidos posteriormente.

Se encontraron dos procesos transversos aislados de diferente tamaño (Fig. 4.35A-D), probablemente uno perteneciente a una vértebra caudal anterior y el otro a una vértebra caudal media. El más grande presenta un desarrollado proceso anterior en el borde lateral del proceso transverso (Fig. 4.35A, B). El mismo borde lateral es convexo anteroposteriormente y se dobla levemente hacia la parte ventral. En la esquina posterodorsal se observa la marca presente en los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y medias. En vista ventral (Fig. 4.35B), la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) es muy marcada y termina lateralmente en una cresta dirigida anteroposteriormente. El borde lateral es fuertemente rugoso.

El otro proceso transverso es más reducido (Fig. 4.35C, D), los bordes anterior y posterior son cóncavos. También en este transverso se observa el proceso anterior, sin embargo es más reducido anteroposteriormente del fragmento anterior. El borde lateral es fuertemente convexo. También tiene la marca en la región posterodorsal (Fig. 4.35C). En vista ventral, la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) está desarrollada y termina en una cresta rugosa, más lateralmente que en el proceso precedente. La superficie ventral del borde lateral es fuertemente rugosa (Fig. 4.35D).

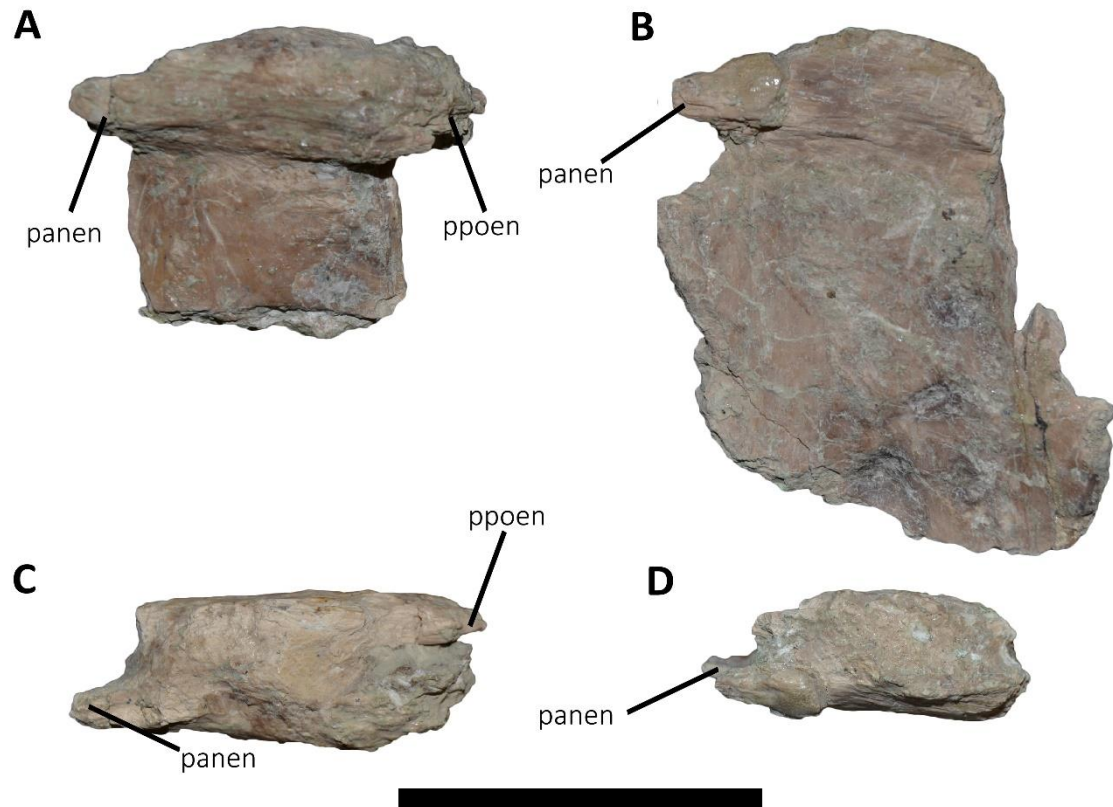


Figura 4.34. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Fragmentos de espinas neurales caudales en vista lateral (A, B), y dorsal (C, D). Escala: 5 cm.

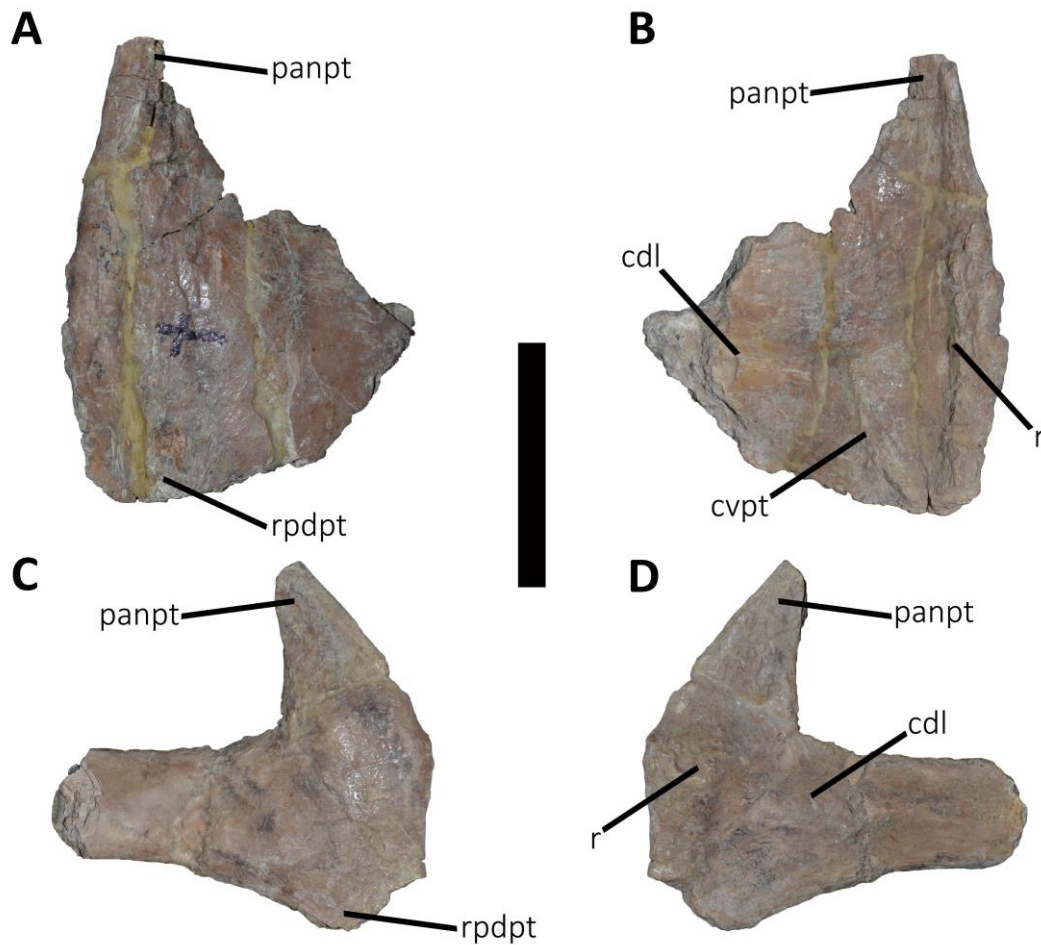


Figura 4.35. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Fragmentos de procesos transversos de vértebras caudales en vista dorsal (A, C), y ventral (B, D). Escala: 5 cm.

3.27. Otras Comparaciones

En este capítulo se compararan las vértebras caudales de *Aucasaurus* con vértebras caudales de otros taxones donde no se pudo ubicar precisamente en la secuencia caudal. Por ende la comparación será hecha en términos generales y tomando en cuenta solamente tres grandes distinciones: vértebras caudales anteriores, caudales medias y caudales posteriores.

Las vértebras caudales anteriores de *Aucasaurus* se diferencian de las vértebras caudales anteriores de *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) por no tener una quilla

anteroposteriormente dirigida en la superficie ventral de los cuerpos vertebrales, presente en este último taxón.

Las vértebras más anteriores de *Aucasaurus* tienen una morfología muy parecida a una vértebra anterior perteneciente a *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. De hecho como este último taxón, *Aucasaurus* presenta un cuerpo con forma de paralelogramo en vista lateral, una lámina centrodiapofiseal (**cdl**) desarrollada que en la parte ventral se separa en una lámina centrodiapofiseal anterior (**acd**) y posterior (**pcdl**). Sin embargo, todas las vértebras caudales anteriores de *Aucasaurus* (excepto la primera) presentan un surco en la superficie ventral del cuerpo vertebral, ausente en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69.

El espécimen *Abelisauridae* indet. MPM 99 preservó tres vértebras caudales anteriores, una muy anterior y las otras dos probablemente pertenecían a la parte media-posterior de la región anterior de la cola (posiblemente una octava y novena vértebra caudal). *Aucasaurus*, difiere de *Abelisauridae* indet. MPM 99 por tener los procesos fuertemente inclinados dorsalmente mientras que en este último están dirigidos lateralmente. La espina neural en *Aucasaurus* presenta un ensanchamiento del extremo dorsal con dos posibles procesos dirigidos anteriormente y posteriormente, como en *Abelisauridae* indet. MPM 99. Sin embargo, en este último dichos procesos parecen ser más reducidos que en *Aucasaurus*. Además, ambos especímenes comparten una lámina centrodiapofiseal (**cdl**) desarrollada y dividida en dos en su parte más ventral y la presencia de un surco en la superficie ventral del centro. *Aucasaurus* tiene en la superficie dorsal y ubicado posterolateralmente, una marcada rugosidad presente también en las dos vértebras caudales más posteriores de *Abelisauridae* indet. MPM 99. La morfología del extremo lateral de los procesos transversos observada en *Aucasaurus* difiere levemente de *Abelisauridae* indet. MPM 99, dado que en este último el borde es

plano y en *Aucasaurus* es muy convexo. No obstante, ambos taxones comparten la presencia de un proceso anterior en el borde lateral del transverso.

También en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) se han encontrado varias vértebras caudales, de la cual una es de la parte más anterior de la cola y otras son vértebras caudales medias. *Aucasaurus* presenta un hipófeno bien desarrollado en todas las vértebras caudales anteriores, como se observa también en la vértebra caudal anterior de *Ekrixinatosaurus*. Además este último presenta una lámina centrodiafiseal (**cdl**) muy desarrollada y dividida en dos ventralmente, como en *Aucasaurus*. La extrema inclinación dorsal de los procesos transversos observada en *Aucasaurus* se observa solamente a la base en *Ekrixinatosaurus*, debido a que están rotos. *Aucasaurus*, comparte con *Ekrixinatosaurus* la presencia de una expansión transversal en el extremo dorsal de la espina neural, aunque en este último no se observan los procesos anteriores y posteriores. Finalmente, *Aucasaurus* y *Ekrixinatosaurus* se diferencian por la morfología de la superficie ventral del cuerpo dado que en el primero hay un surco anteroposteriormente dirigido, mientras que en el segundo taxón la superficie es plana.

Aucasaurus y *Viavenator* (MAU PV LI 530) comparten muchas características observable en las vértebras caudales anteriores y medias. Ambos taxones presenta vértebras caudales anteriores que como en otros abelisáuridos presentan un cuerpo con superficies articulares elípticas, siendo más altas que anchas. Como en *Aucasaurus*, también en *Viavenator* las superficies laterales del cuerpo no llevan depresiones y/o pleurocelos y tiene un contorno con forma de paralelogramo. Sin embargo, *Aucasaurus* presenta un surco ventralmente al cuerpo vertebral bien marcado, mientras que en *Viavenator* es muy superficial. Las prezigapófisis en *Aucasaurus* están muy inclinadas medialmente y entre ellas el hipantro es amplio y profundo, como en *Viavenator*. Mientras que en *Aucasaurus* la fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) es una única fosa, en

Viavenator se observan dos forámenes divididos por un tabique. La inclinación dorsal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores en *Aucasaurus* es mayor que en *Viavenator*. Sin embargo, en ambos taxones el proceso transversal tiene una longitud mucho mayor respecto a la longitud del cuerpo vertebral. Asimismo, *Aucasaurus* y *Viavenator* tienen la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) que termina lateralmente con una cresta y que ventralmente se separa en la lámina centrodiapofiseal anterior (**acd**) y la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**). Además, *Aucasaurus*, *Viavenator* y *Carnotaurus* presentan un borde lateral de los procesos transversos fuertemente convexos, y no tienen el proceso posterior observado en otros abelisáuridos (e.g. *Ilokelesia*). *Aucasaurus* presenta forámenes en la fosa postzigodipofiseal centrodiapofiseal (**pocdf**), que contrariamente están ausentes en *Viavenator*. Este último taxón también carece de los forámenes ubicados a la base de las espinas neurales que están únicamente presentes en *Aucasaurus*. El importante desarrollo de hipósforo observado en *Aucasaurus* está presente también en *Viavenator*.

Aucasaurus también presenta muchas semejanzas y algunas diferencias con el espécimen *Abelisauridae* indet. MACN-Pv-RN 1012. De hecho, en ambos no hay fosas ni pleurocelos en la superficie lateral del cuerpo vertebral. En ambos hay un surco en la superficie ventral. La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) es amplia y profunda, aunque en el *Abelisauridae* indet. MACN-Pv-RN 1012 parece tener un tabique que la dividía en dos y que en *Aucasaurus* está ausente. La inclinación de los procesos transversos en *Aucasaurus* es mayor que en el *Abelisauridae* indet. MACN-Pv-RN 1012. No obstante, en los dos abelisáuridos está presente solamente el proceso anterior del borde lateral del transversal. *Aucasaurus* y el *Abelisauridae* indet. MACN-Pv-RN 1012 comparten la presencia de una cresta lateroventral del proceso transversal. Finalmente, *Aucasaurus* se diferencia del *Abelisauridae* indet. MACN-Pv-RN 1012 por tener el borde posterior del

proceso transverso recto o levemente cóncavo, mientras que en este último es fuertemente convexo.

Finalmente se pudo hacer una comparación entre *Aucasaurus* y el espécimen *Abelisauroida* indet. MPEF PV 1699/1-2. Dicho espécimen consiste en dos vértebras caudales anteriores que proceden desde la Formación La Paloma (Hauteriviano-Barremiano, Cretácico Inferior) de Chubut. *Aucasaurus* y el espécimen MPEF PV 1699/1-2 comparten la presencia de un surco en la superficie ventral del cuerpo vertebral y procesos transversos muy largo transversalmente, más del largo anteroposterior del cuerpo vertebral. Sin embargo, en *Aucasaurus* la inclinación dorsal de los procesos transversos es mucho mayor que *Abelisauroida* indet. MPEF PV 1699/1-2. Si bien ambas vértebras de este espécimen del Cretácico Inferior presentan una cierta expansión lateral de los procesos transversos, el grado de preservación implica estimar si tenían el proceso anterior presente en *Aucasaurus*. Las prezigapófisis en *Aucasaurus* en las vértebras anteriores están muy inclinada medialmente superando los 50° de inclinación respecto la horizontal, mientras que en *Abelisauroida* indet. MPEF PV 1699/1-2 llegan aproximadamente a los 45°. Tal como en *Aucasaurus*, el *Abelisauroida* indet. MPEF PV 1699/1-2 tiene una articulación hipantro-hipósforo bien desarrollada y una lámina centrodiapofiseal (**cdl**) que ventralmente se divide en la lámina centrodiapofiseal anterior (**acdl**) y la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**).

3.28. Costillas cervicales

Las costillas cervicales son muy fragmentarias, y solamente dos preservaron el extremo articular y fragmentos de los vástagos (Fig. 4.36A-H). Los dos fragmentos anteriores son muy similares entre sí, aunque parecen ser opuestos (derecho e izquierdo) (Fig. 4.36A, B). Ambos fragmentos tienen preservado hasta donde se dividen el

tuberculum y el capítulo (careciendo de estas últimas dos partes articulares), y la base del proceso anterolateral, confirmando la morfología trirradiada de la parte proximal de las costillas cervicales. El fragmento más completo también tiene preservado parcialmente el proceso dorsolateral que se separa del vástago, presente también en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

Los fragmentos de vástagos recuperados tienen un diferente grado de curvatura (Fig. 4.36C-H). Sin embargo, todos tienen la misma forma triangular de la sección transversal. Hacia la parte distal, la sección es ovalada.

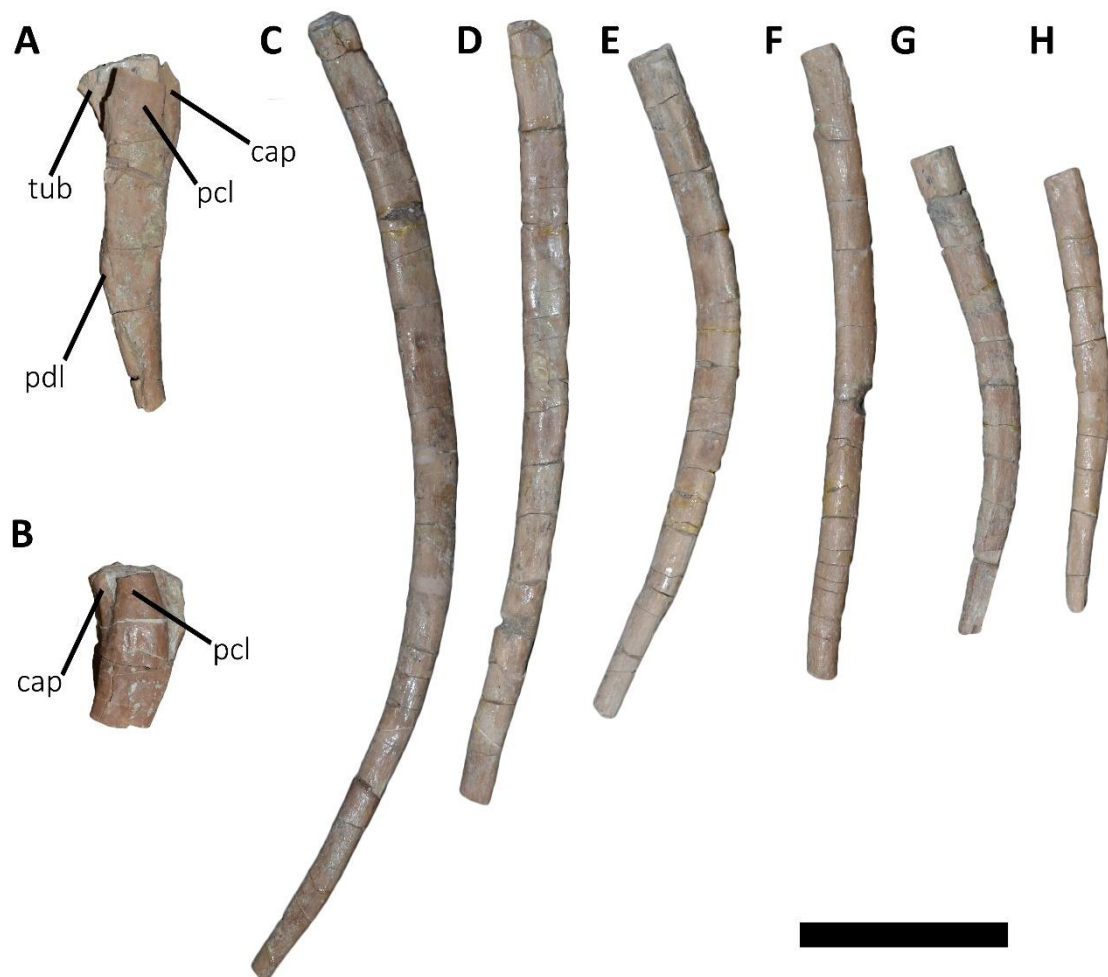


Figura 4.36. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Fragmentos de costillas cervicales en vista lateral (A, B), y ventral (C-H). Escala: 5 cm.

3.29. Costillas dorsales

Se encontraron varios fragmentos de costillas dorsales (Fig. 4.37A-F), algunos correspondientes a la región anterior del tronco y otras a una región más abdominal. También se preservaron varios tubercula separados de los vástagos de las costillas (Fig. 4.37D).

Las costillas dorsales de *Aucasaurus*, presentan el tuberculum y capítulo bien definidos (Fig. 4.37A-D), y el tuberculum separado de la lámina capitotubercular como en *Majungasaurus* (O' Connor, 2007), y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde el tuberculum está en línea con la lámina. La superficie articular del tuberculum y capítulo tienen forma ovalada, aunque la primera es más amplia. La lámina capitotubercular es delgada y presenta una concavidad más marcada que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El capítulo tiene forma triangular en vista lateral, agrandándose hacia el vástago de la costilla (Fig. 4.37A-D). No se observan forámenes neumáticos como en *Majungasaurus* (O' Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) y *Masiakasaurus* que sí tiene (Carrano et al., 2011). Anteriormente y posteriormente, una cresta intercostal se dirige desde el tuberculum hacia el vástago (Fig. 4.37A-C), probablemente para enrobustecer este último (Currie y Zhao, 1993). Cabe destacar la presencia de una rugosidad en la parte proximal de la cresta intercostal anterior, y que probablemente sería la zona de inserción de algún tejido blando. Desde el capítulo, una cresta se dirige distalmente y que recorre la parte medial del vástago. Tanto esta última cresta como las crestas intercostales procuran que el vástago tenga una sección transversal en forma de "T", por lo menos en la región proximal. En la parte media las costillas tienen una sección transversal triangular. También se preservaron fragmentos distales de costillas dorsales de la parte media del tronco, y son planas con sección transversal ovalada.

Estas costillas terminan distalmente de forma rectangular (Fig. 4.37E), como en *Majungasaurus* (O' Connor, 2007). Otros fragmentos, probablemente de costillas más posteriores, se van afinando distalmente y terminando con el extremo distal abultado (Fig. 4.37F).



Figura 4.37. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Fragmentos de costillas dorsales en vista lateral (A, C-F), y medial (B). Escala: 5 cm.

3.30. Gastralias

Se encontraron múltiples fragmentos de gastralias (Fig. 4.38A-D), algunos mostrando la sutura mediana entre dos gastralias medias, otros son porciones de la diáfisis de gastralias medias o laterales. Solamente una sola se encontró casi completa (Fig. 4.38A, B), careciendo de los ápices proximales de las diáfisis de las gastralias medias y de las gastralias laterales articuladas a ellas. Ambas gastralias medias están fusionadas entre sí creando un ángulo de aproximadamente 80%. En vista anterior o posterior, las diáfisis de las gastralias medias tienen una morfología sinusoidal siendo convexas lateralmente en su mitad proximal y cóncava en su mitad distal. En la gastralia media izquierda, es visible un surco anterolateral, donde posiblemente articulaba la gastralia lateral. La diáfisis tiene una forma cilíndrica por casi toda su longitud, solamente en la parte distal se forma medialmente una ala con borde medial delgado, convirtiendo la sección transversal de la diáfisis en esa zona con un contorno en forma de gota. Estas alas presentan una superficie rugosa. Las dos gastralias medias se fusionan mediodistalmente, creando un proceso de contorno triangular y con el ápice dirigido posterodistalmente. Dicho proceso está posicionado distoposteriormente a la fusión de las gastralias, y forma en su parte más proximal una especie de plataforma. Probablemente ese proceso articulaba con las siguientes gastralias medias, y juntas con otras gastralias medias habrían creado un sistema de tipo imbricado como en los tiranosáuridos y allosáuridos (Claessens, 2004).

Otro fragmento bien preservado muestra dos gastralias medias (una más fragmentaria que la otra) fusionadas (Fig. 4.38C). Las diáfisis tienen una sección transversal circular, y son reducidas en tamaño general respecto a la anteriormente descrita. La fusión mediana crea un abultamiento con superficie rugosa, diferente del proceso observado en la gastralia descrita previamente. Las diáfisis fusionadas crean un

ángulo alrededor de 150°. Según Claessens, (2004) una morfología en forma de chevron con un ángulo obtuso es típica de la gastralía más anterior, como en *Tyrannosaurus* o *Troodon*. Sin embargo, en *Aucasaurus* los extremos mediales que se fusionan no son tan planos como observados en los celurosaurios.

Otros fragmentos de gastralías medias presentan una diáfisis tubular (Fig. 4.38D), con un vástago recto y reduciéndose hacia un ápice proximal. Ninguna de las otras piezas muestra el extremo que articula con la otra gastralía media.

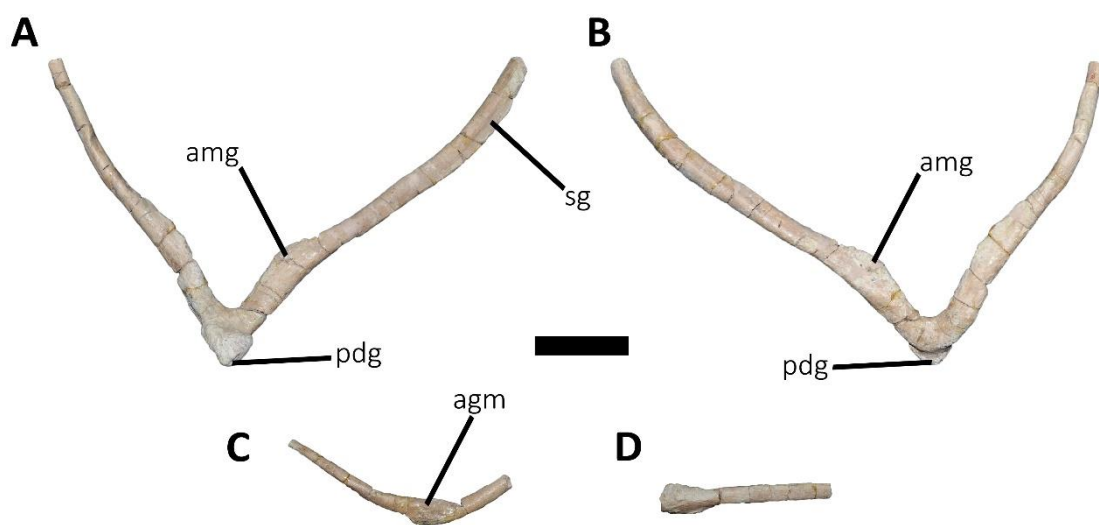


Figura 4.38. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Gastralías en vista anterior (A, C, D), y posterior (B). Escala: 5 cm.

3.31. Arcos hemales

Se preservaron un total de 12 arcos hemales, un fragmento proximal de un arco hemal más posterior y dos fragmentos de la parte media de dos vástagos de arcos hemales también posteriores (Fig. 4.39A-M3; Tabla 4).

En los primeros tres arcos hemales, el extremo proximal que articula con los cuerpos vertebrales caudales presenta un canal hemal abierto proximalmente, formando un contorno en “V” (Fig. 4.39A-C3). Esta morfología difiere de *Camarillasaurus* (Sánchez-Hernandez y Benton, 2011), *Majungasaurus* (O’Connor, 2007), *Ilokelesia*

(MCF-PVPH-35) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde son cerrados. Esta condición es considerada una autapomorfía de *Aucasaurus*. En el cuarto, las dos paredes laterales del canal empiezan a fusionarse proximalmente y anteriormente (Fig. 4.39D-D3). Desde el quinto arco, todos los demás posteriores presentan la superficie proximal del canal hemal cerrada (Fig. 4.39E-M3). Las superficies de articulación con los cuerpos vertebrales, se presentan en los primeros cuatro arcos divididas en cuatro partes, dos anteriores y dos posteriores (Fig. 4.39A-D3). Dado que desde el quinto arco hemal hacia los más posteriores en canal hemal se cierra totalmente, las superficies articulares para los cuerpos vertebrales se reducen a dos, una inclinada anteroproximalmente y otra posteroproximalmente (Fig. 4.39E-M3). La superficie articular anteroproximal, que articula con el extremo ventral de la superficie articular posterior del cuerpo vertebral va a ser a lo largo de toda la serie de arcos hemales, siempre más amplia que la posteroproximal. Dicha morfología se refleja también en el tamaño de la superficie de articulación de los cuerpos para los arcos hemales, donde la posteroventral siempre va a ser más amplia que la anteroventral. Anteriormente a la superficie de contacto anteroproximal, hay dos procesos dirigidos proximalmente y que están separados de la superficie de contacto anterior por una hendidura. Esta última, en los arcos anteriores es más profunda y se va haciendo más superficial posteriormente. Estos dos procesos se conectan distalmente con el vástago por medio de una cresta. En la parte posterior, se observan dos procesos (visibles por lo menos en los primeros 4 arcos hemales) dirigidos posteriormente y posicionados distalmente a la superficie articular posteroproximal. Estos procesos, tal como para los anteriores, se conectan con el vástago a través de una cresta.

En vista anterior, el canal hemal de los primeros cuatro arcos hemales tiene un contorno triangular (Fig. 4.39A-D), desde el quinto arco hasta el último de la serie pasa

a tener un contorno con forma de gota (donde se ha cerrado la superficie articular proximal) (Fig. 4.39E-M). En esta vista, distalmente al canal hemal la superficie del vástago es transversalmente plana o levemente cóncava con la presencia de una cresta rugosa en el medio de la superficie y dirigida distalmente hasta el extremo distal. Dicha morfología se observa también en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero difiere de *Camarillasaurus* (Sánchez-Hernandez y Benton, 2011) donde hay un surco que atraviesa toda la superficie anterior del vástago. Eso determina que la sección trasversal del vástago en los primeros cinco arcos tenga un contorno con forma de corazón en la mitad proximal, mientras que en la mitad distal el vástago se estrecha transversalmente y la mencionada cresta determina que la sección transversal presente una forma lenticular. Dicha morfología cambia en los arcos hemales más posteriores, dado que desaparece la cresta y la mitad proximal del vástago solamente presenta una superficie plana.

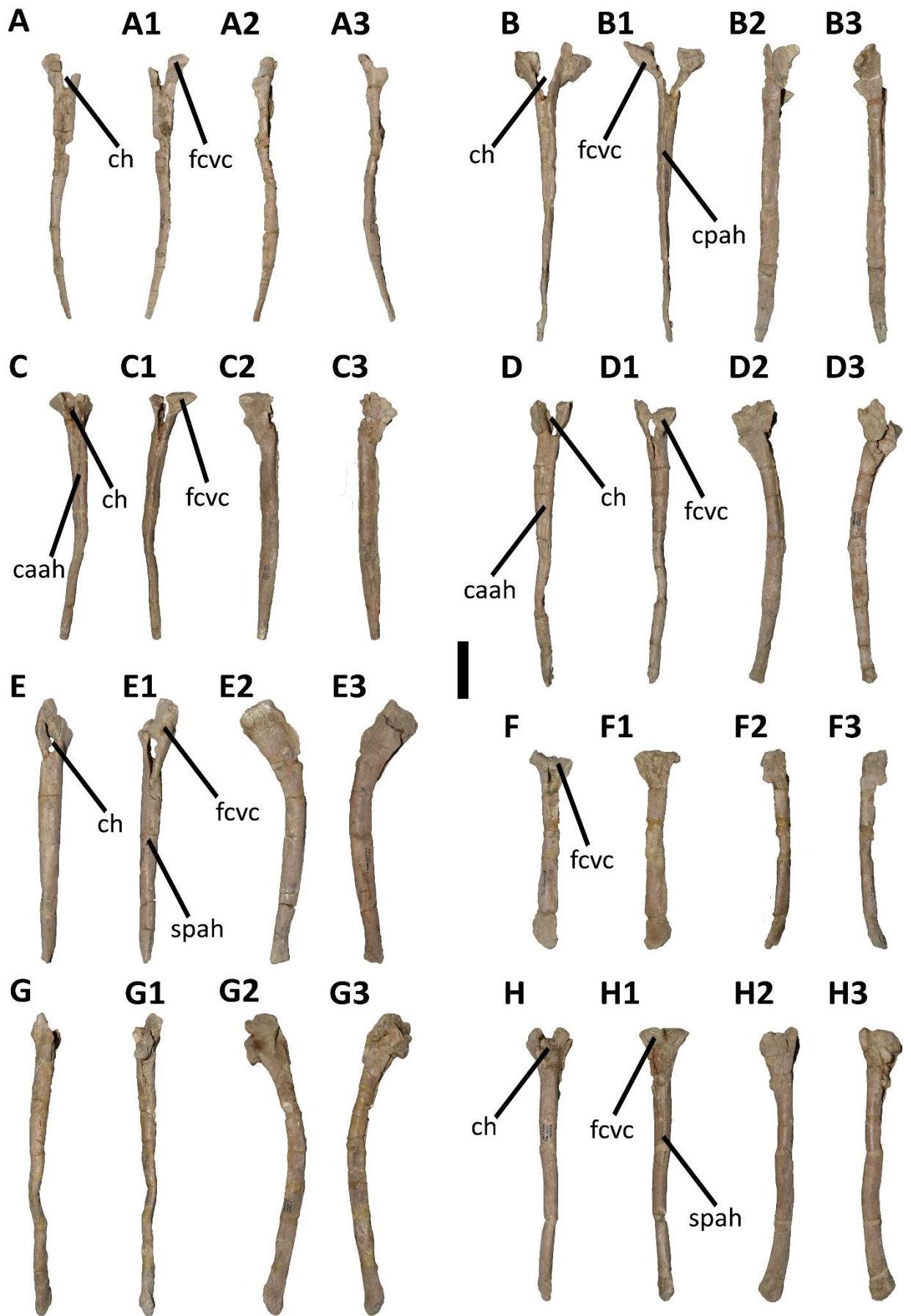
En vista posterior, en los primeros tres arcos el canal hemal termina distalmente en una cresta rugosa que recorre todo el vástago hasta el extremo distal (Fig. 4.39A1-C1). Desde el cuarto arco hemal un surco reemplaza la cresta, llegando hasta la mitad de la longitud del vástago, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Una morfología parecida se observa en *Camarillasaurus* (Sánchez-Hernandez y Benton, 2011) donde también hay un surco en la parte media del vástago, aunque en este último se extiende a lo largo de toda la superficie. Distalmente, desaparece el surco y el vástago tiene una sección transversal lenticular (Fig. 4.39D1-M1).

En vista lateral (Fig. 4.39A2-M2; Fig. 4.39A3-M3), la parte proximal tiene un contorno triangular, debido a que la superficie articular está proyectada anteriormente y posteriormente. Distalmente al borde proximal, la superficie es proximodistalmente

levemente cóncava, causado por la proyección lateral de la superficie articular proximal. El vástago se mantiene recto en los primeros tres arcos, posteriormente se curva hacia atrás resultando en un borde anterior convexo y el posterior cóncavo. El vástago mantiene una convexidad anteroposterior a lo largo de toda la serie. La única diferencia se aprecia en la parte distal del vástago, donde en los primeros cuatro arcos hemales termina de forma cilíndrica, mientras que desde el quinto arco esa zona se aplana y presenta una superficie rugosa.

Se destaca la morfología del arco cinco y seis de la serie (Fig. 4.39E-F3), estos arcos hemales presentan un tamaño que no sigue la normal disminución posterior de la serie. De hecho, el 5to arco se presenta más robusto que los otros y el 6to arco presenta un tamaño general muy reducido, menos largo proximodistalmente y menos robusto respecto a todos los demás anteriores y también respecto a los siguientes cuatro arcos hemales. Por ende, la morfología de estos dos arcos hemales se debe a una posible patología observada también en la vértebra caudal cinco y seis.

Se identificaron tres fragmentos de arcos hemales más posteriores, el primero es la parte distal de un canal hemal y la parte proximal del vástago. Otros dos fragmentos son partes de vástago y presentan el surco proximodistal observado en la superficie posterior en el arco hemal cuatro y los restantes posteriores.



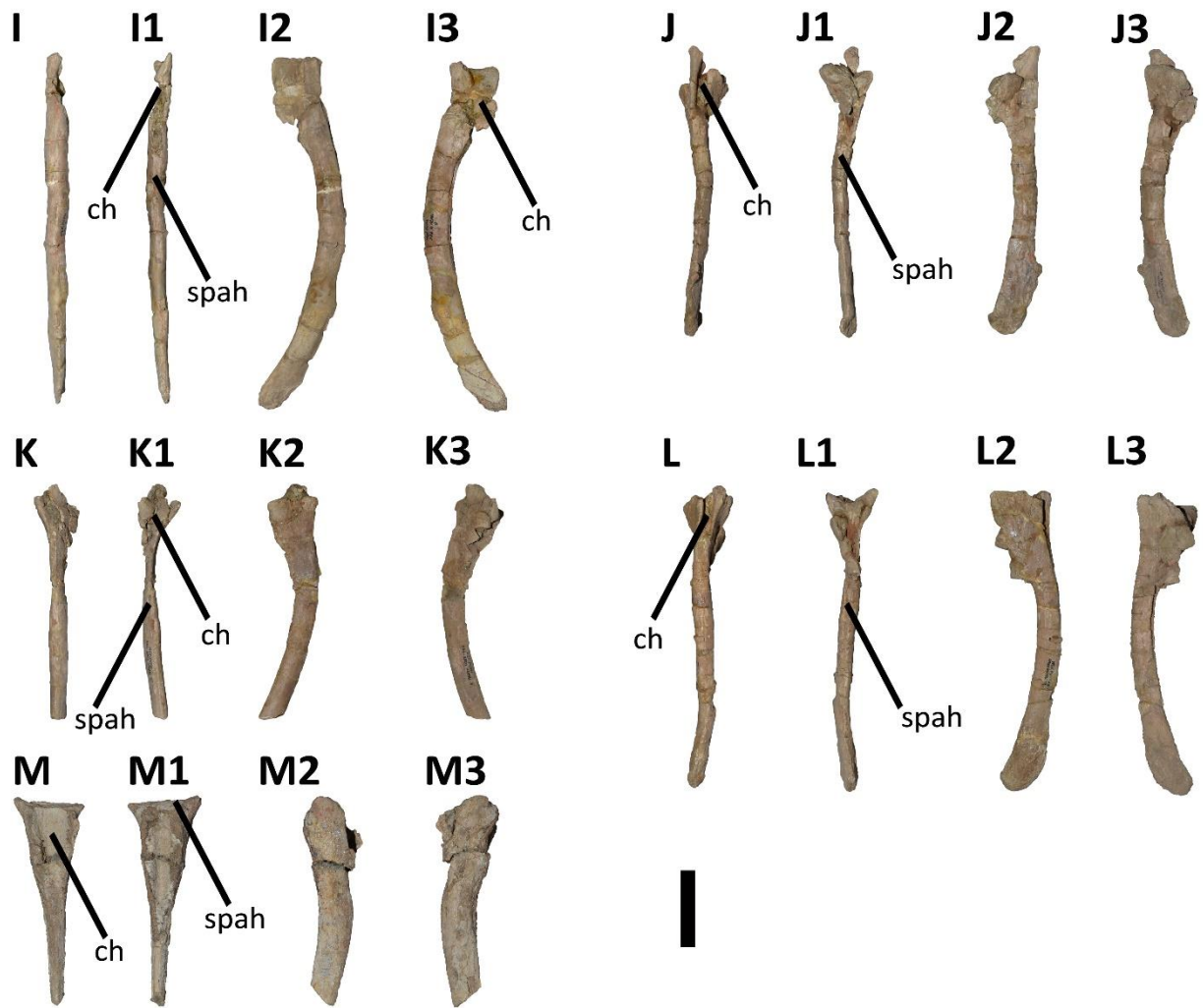


Figura 4.39. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Arcos hemales en vista anterior (A-M), posterior (A1-M1), lateral derecha (A2-M2), lateral izquierda (A3-M3). Primer arco hemal (A-A3), segundo arco hemal (B-B3), tercer arco hemal (C-C3), cuarto arco hemal (D-D3), quinto arco hemal (E-E3), sexto arco hemal (F-F3), séptimo arco hemal (G-G3), octavo arco hemal (H-H3), noveno arco hemal (I-I3), décimo arco hemal (J-J3), decimoprimer arco hemal (K-K3), decimosegundo arco hemal (L-L3), decimotercero arco hemal (M-M3). Escala: 5 cm.

4. Descripción esqueleto apendicular

Del esqueleto apendicular de *Aucasaurus garridoi* se preservó: ambos escapulocoracoides, ambos húmeros, ambas ulnas y radios, los dos autopodios (de la cual el derecho completamente articulado, incluso con un carpal distal, con radio y ulna)

faltando solamente del metacarpiano IV y elementos falangeales de la mano izquierda, ambos iliones (el izquierdo parcialmente preservado), ambos pubis parcialmente preservados, ambos isquiones, ambos fémures, ambas tibias y fíbulas fusionados con los astrágalo-calcáneo, dos tarsales distales-IV, ambos metatarsos, y los pies completos excepto la falange ungueal del dedo III derecho. El autopodio anterior tiene 4 dígitos y la fórmula falangeal parece ser 1-3?-1(o 2)-1, mientras que el autopodio posterior tiene 5 dígitos y la fórmula falangeal es 2-3-4-5-0.

4.1. Escápula

Las escápulas tienen un diferente estado de preservación, siendo la izquierda más incompleta (Fig. 4.40A-H; Tabla 5). Esta última carece del acromion, mientras que en la derecha lo posee preservado parcialmente. Además, la hoja escapular izquierda presenta partes faltantes en su extremo anterior y la región media. Las escápulas presentan una fuerte convexidad lateral (Fig. 4.40A, E). Para la orientación en el espacio de la escápula (y el coracoides), se utilizó la propuesta por Burch y Carrano (2012), que consiste ubicar el eje mayor orientado oblicuamente respecto el eje anteroposterior del ejemplar.

En vista lateral (Fig. 4.40B, F), la hoja escapular se presenta muy larga anteroposteriormente y reducida en el ancho dorsoventral, respecto a lo que se puede observar en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde hay una condición inversa. De hecho presenta una condición más parecida a la observada en los tetanuros como *Allosaurus* (Madsen, 1976) y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993). La hoja escapular de *Aucasaurus* también difiere de *Viavenator* (MAU PV LI 530) donde es muy reducida anteroposteriormente. En *Aucasaurus*, el borde posterior de la hoja escapular es

levemente convexo, y el borde dorsal y ventral están paralelos entre sí. Sin embargo, en su parte más posterior la hoja escapular se va desanchando levemente como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Viavenator* (MAU PV LI 530), y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde la hoja escapular mantiene el mismo ancho dorsoventral a lo largo de toda la longitud. Esta condición observada en *Aucasaurus* es diferente de los celofisoideos y terópodos tempranos y de los tetanuros donde se amplía mucho posteriormente (Serenó, 1993; Madsen, 1976; Brochu, 2003). La superficie alrededor del borde posterior presenta una leve rugosidad. La hoja escapular es comprimida mediolateralmente y la sección transversal cambia a lo largo de su longitud, siendo ovalada en los primeros 8 cm más posterior, después cambia a tener un contorno en forma de gota anteriormente. Dicha morfología de la sección transversal es debida a la reducción mediolateral del borde dorsal respecto al ventral (Fig. 4.40A, C, E, G). La misma morfología es visible también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), aunque en el ejemplar malgache la sección transversal en forma de gota se observa más anteriormente. Del acromion se preservó solamente una pequeña porción, y su superficie lateral presenta una rugosidad bien marcada (podría ser la parte dorsal de la sutura entre escápula y coracoides). No presenta el surco lateral que separa el acromion del coracoides visible en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). La cavidad glenoidea presenta el labio dorsal y ventral muy marcado. Desde el labio dorsal hacia la parte posterior (en la escápula derecha), el borde ventral de la hoja escapular es cóncavo por 3 cm., como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de un borde casi recto observado en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Dorsoposteriormente a la sobre mencionada depresión, en

Aucasaurus se observa un tubérculo como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Desde este tubérculo se forma una cresta rugosa que en su primera parte tiene una posición central (Fig. 4.40F, G), después se desplaza medialmente provocando que el borde ventral en su parte lateral sea levemente cóncavo, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) es casi ausente. Dicha cresta sirve para la inserción del *M. triceps brachii caput scapulare* (Jasinoski et al., 2006; Burch y Carrano, 2012; Burch, 2017; Filippi et al., 2017) y tiene una extensión de por lo menos un tercio de la longitud de la hoja.

En vista medial (Fig. 4.40D, H), la superficie de la hoja escapular se presenta en su mitad dorsal cóncava, por más de dos tercios de la longitud anteroposterior. Eso acentúa el contorno a gota de la sección transversal de la misma, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Viavenator* (MAU PV LI 530). Es presente una fosa posterodorsalmente al labio dorsal de la cavidad glenoidea presente también en varios abelisauroideos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Viavenator*, *Carnotaurus*).

La cavidad glenoidea, a parte tener los labios dorsal y ventral también tiene un labio medial marcado (Fig. 4.40C, D, G, H). Dicha fosa tiene contorno de riñón, es profunda, presenta su eje mayor posicionado posterodorsalmente/anteroventralmente, y como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Viavenator* (MAU PV LI 530), está expuesta levemente lateralmente. Es visible la sutura entre escápula y coracoides, marcando una mayor participación de la escápula en la cavidad glenoidea respecto al coracoides, condición igual a la de *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y varios tetanuros (e.g. Madsen,

1976; Brochu, 2003), pero opuesta a lo observado en *Viavenator* (MAU PV LI 530), donde hay una mayor participación del coracoides. También se destaca una protuberancia medial en correspondencia de la sutura y dorsalmente a la cavidad glenoidea. En vista lateral, posterodorsalmente a la cavidad glenoidea la hoja escapular presenta una leve depresión.

4.2. Coracoides

Ambos coracoides se preservaron fusionados con las escápulas. El derecho está mejor preservado que el izquierdo (Fig. 4.41A-D; Tabla 5). Sin embargo, en ambos falta una parte del borde anterodorsal, y parcialmente del proceso posteroventral. El coracoides se presenta anteroposteriormente más largo que en las formas tempranas como *Coelophysis* (Colbert, 1989) y *Dilophosaurus* (Welles, 1984).

En vista lateral (Fig. 4.41A, C), la superficie es levemente convexa. El borde anterior es convexo, curva gradualmente en el proceso posteroventral y antes de llegar a este último hay una rugosidad muy marcada. El proceso posteroventral no se preservó del todo, y pareciera terminar de manera roma. Sin embargo, este proceso tiene el mismo desarrollo que lo observado en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de un proceso posteroventral poco desarrollado presente en los celofísidos (Colbert, 1989). Asimismo, este proceso se encontraba alejado de la cavidad glenoidea, tal como *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) y los celofísidos donde ambas estructura están relativamente cerca. La sutura con la escápula es visible mayoritariamente cerca de la cavidad glenoidea. El labio ventral de la cavidad glenoidea es muy pronunciado, también acentuado por la concavidad del borde entre

este último y el proceso posteroventral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Dicha concavidad llamada fosa subglenoidea, tiene una superficie rugosa y es el lugar de inserción del *M. coracobrachialis brevis*. Esta rugosidad en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* y *Viavenator* es más marcada (Jasinowski et al., 2006; Burch y Carrano, 2012; Burch, 2017; Filippi et al., 2017). *Aucasaurus*, carece de las crestas y pequeños forámenes presentes en la fosa subglenoidea de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). El foramen coracoideo tiene contorno ovalado con el eje mayor dirigido anteroposteriormente y atraviesa oblicuamente el hueso, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Viavenator* (MAU PV LI 530). Esta orientación del foramen coracoideo observada en *Aucasaurus* es ligeramente diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), donde el eje mayor tiene una orientación oblicua respecto al eje anteroposterior. Entre dicho foramen y el labio ventral de la cavidad glenoidea hay una cresta con superficie rugosa, que se extiende anteroposteriormente por 9 cm, y que probablemente es el sitio de inserción del *M. biceps brachii*, presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* y *Viavenator* (Jasinowski et al., 2006; Burch y Carrano, 2012; Burch, 2017; Filippi et al., 2017).

En vista medial (Fig. 4.41B, C), la sutura con la escápula crea una rugosidad manifestada por estrías perpendiculares a la misma como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Anteriormente al foramen coracoideo, la superficie tiene un grado de concavidad mayor respecto a la región posterior a dicho foramen. La rugosidad ventrolateral del borde anterior está también en la superficie medial. Anteroventralmente a la cavidad glenoidea, existe un tubérculo que es más desarrollado en el coracoides izquierdo, y probablemente es el sitio de inserción del *M. sternocoracoideus* (Jasinowski et al., 2006).

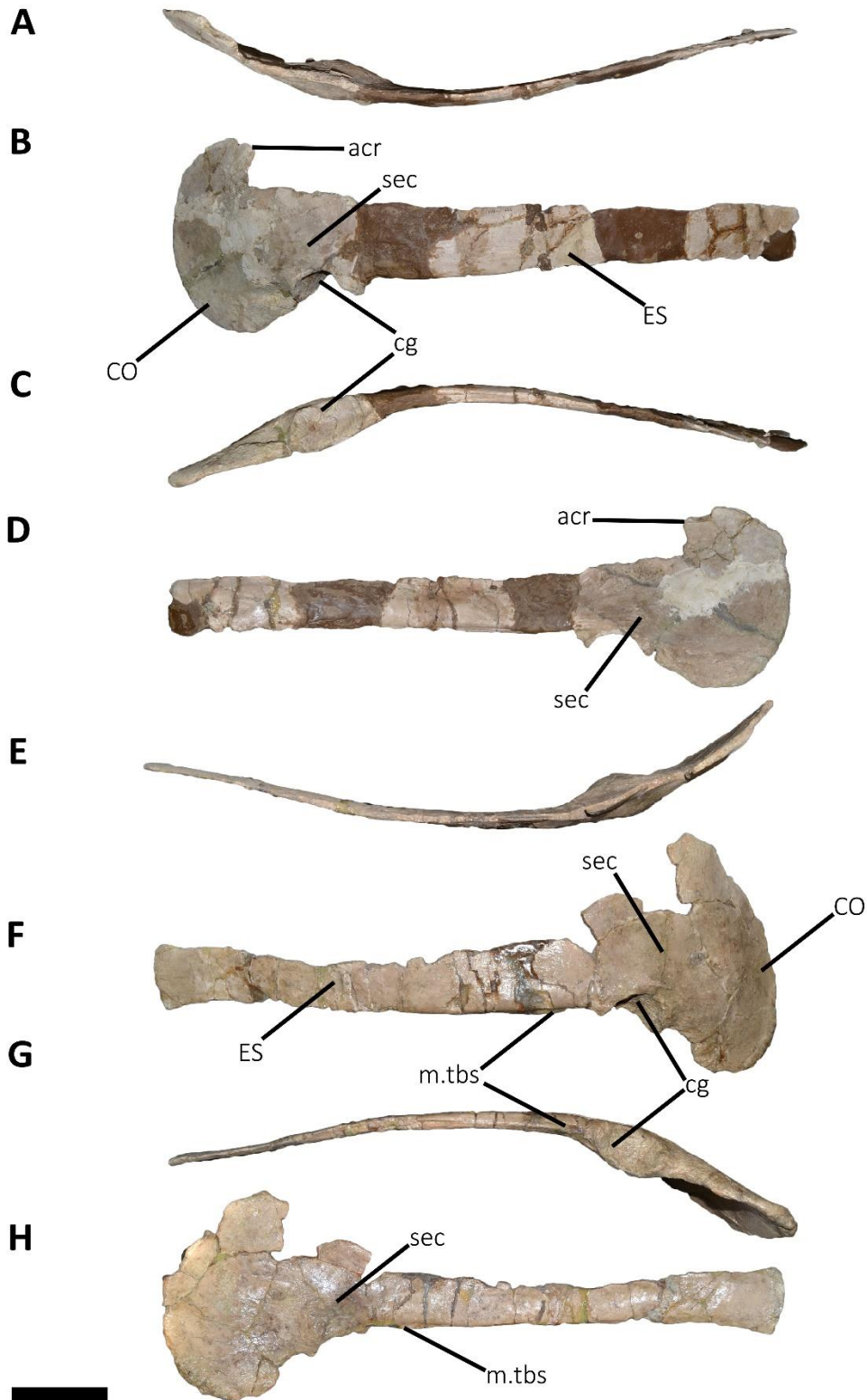


Figura 4.40. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Escápula-coracoides izquierda (A-D) y derecha (E-H) en vista dorsal (A, E), lateral (B, F), ventral (C, G), y medial (D, H). Escala: 10 cm.

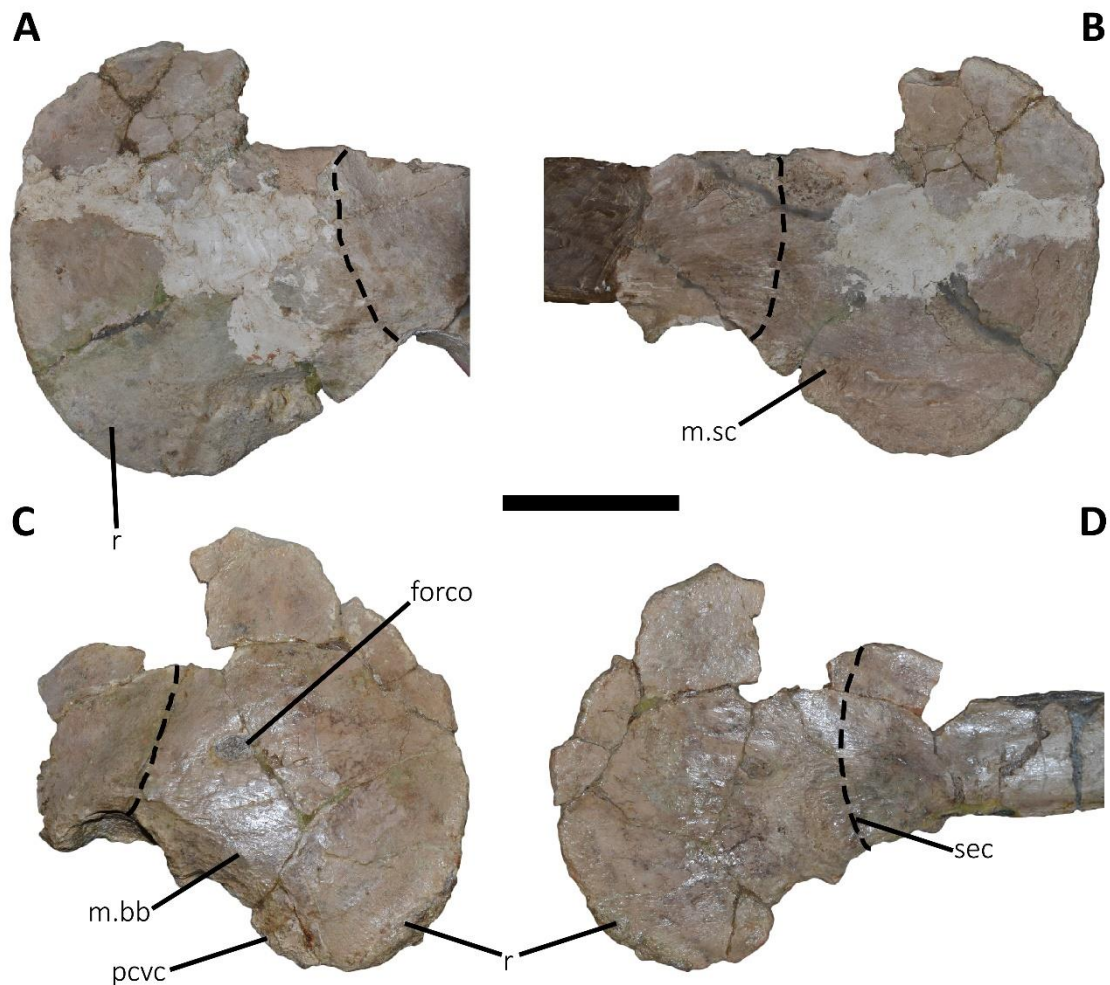


Figura 4.41. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Coracoides izquierdo (A, B) y derecho (C, D) en vista lateral (A, C), y medial (B, D). La línea discontinua marca la sutura entre el coracoides y la escápula. Escala: 10 cm.

4.3. Húmero

Se preservaron ambos húmeros (Fig. 4.42A-F; Fig. 4.45A-E; Tabla 6). El derecho se preservó articulado con ulna, radio, un carpal distal y las falanges. La únicas partes faltantes del húmero derecho son la cresta deltopectoral y un fragmento del borde medial de la diáfisis a media altura. Al húmero izquierdo solamente le falta la tuberosidad interna. Se destaca una mayor robustez del húmero derecho.

En vista proximal (Fig. 4.42E; Fig. 4.45A), la cabeza humeral tiene contorno circular, y como *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 y el Abelisauridae indet. ISIR 657 (Méndez et al., 2010), tiene una forma de hemiesfera. Esa condición de algunos abelisáuridos es diferente de lo que se observa en *Herrerasaurus*, *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y los tetanuros (Serenó, 1993; Madsen, 2000; Brochu, 2003; White et al., 2012) donde la cabeza humeral solamente es levemente inflada y es mucho más ancha transversalmente que anteroposteriormente, y de los noasáuridos (Carrano et al., 2002; Novas et al., 2006; Rauhut y Carrano, 2016), donde aunque se observa un mayor ensanchamiento anteroposterior de la cabeza humeral respecto otros terópodos, no alcanzan a tener la forma de los abelisáuridos. En esta vista, la tuberosidad interna tiene contorno cuadrangular y dirigido medialmente (Fig. 4.42E; Fig. 4.45A), como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, aunque en el primero esta estructura tiene una forma triangular. La superficie proximal de la tuberosidad interna se divide en dos partes, una anterior inclinada anterodorsalmente y otra posterior inclinada posterodorsalmente, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69. En *Aucasaurus* la cresta deltopectoral en vista proximal es poco visible como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Majungasaurus* (Carrano, 2007) donde es bien visible dicha estructura en esta vista.

En vista anterior (Fig. 4.42A; Fig. 4.45B), el borde distal de la cabeza humeral termina de manera neta con un escalón. Distalmente al dicho borde, el vástago presenta una superficie muy cóncava formando una depresión que ocupa casi todo el ancho transversal. Esa condición con forma de cuello se observa en *Majungasaurus* (Carrano,

2007; Burch y Carrano, 2012), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) es poco marcada. En dicha depresión se anclaba el *M. coracobrachialis* (Burch, 2017). La tuberosidad interna está muy desarrollada, y en esta vista presenta un contorno triangular sin tener alguna inclinación dorsal o ventral, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, pero diferente de *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) dado que en este último está dirigido distomedialmente. El borde proximal de la tuberosidad interna se conecta lateralmente con la cabeza humeral mediante una cresta bien marcada, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012), aunque en este último esta cresta está inclinada proximolateralmente. En *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 esta cresta es menos marcada. En *Aucasaurus*, ventralmente a esta última se crea una depresión delimitada medialmente por la tuberosidad interna y lateralmente por una cresta, dirigida proximodistalmente, y que conecta distalmente la cabeza humeral con la diáfisis, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69. Probablemente marca el límite medial de la superficie de anclaje para el *M. coracobrachialis*. *Aucasaurus*, no presenta la supuesta interrupción entre la tuberosidad interna y la cabeza humeral como en el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 observada por Gianechini et al. (2015). Sin embargo, en esta Tesis Doctoral se considera este carácter para el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 el resultado de procesos tafonómicos (ver Sección 8 Discusión).

Aucasaurus junto con *Herrerasaurus* y los ceratosaurios donde se conoce el húmero (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Majungasaurus*, *Carnotaurus* y Abelisauridae indet. MPCN PV 69), muestra una tuberosidad interna separada de la cabeza humeral, formando un escalón (Fig. 4.42A, B; Fig. 4.45B, C). Condición

diferente de la observada en los noasáuridos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, MCF-PVPH-53) y los tetanuros, donde cabeza humeral y tuberosidad interna están unidos en un borde continuo (Maleev, 1974; Madsen, 1976; Currie y Carpenter, 2000; White et al., 2012; Cuesta et al., 2018). El vástago del húmero está curvado medialmente, produciendo que el borde medial sea fuertemente cóncavo y el borde lateral convexo (Fig. 4.42A; Fig. 4.45B), como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), aunque en estos últimos la convexidad del borde lateral es más marcada. En el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, aunque tenga preservado solamente la parte proximal del vástago, se presupone la misma morfología que *Aucasaurus*. Además, en *Aucasaurus* el vástago se va estrechando en sentido distal desde la cresta deltopectoral hasta donde empiezan los cóndilos distales, en donde se expande tanto mediolateralmente como anteroposteriormente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Esta condición es diferente de *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), en los cuales la mitad distal del vástago se mantiene aproximadamente uniforme mediolateralmente hasta los cóndilos distales. La cresta deltopectoral tiene una superficie rugosa, es muy corta proximodistalmente. La misma empieza a una distancia de 5 cm de la cabeza humeral, y se extiende verticalmente por 5 cm. El mismo desarrollo y morfología de la cresta deltopectoral se observa en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. ISIR 657 (Méndez et al., 2010), diferente de *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) donde la cresta deltopectoral está levemente más desarrollada proximodistalmente y anteroposteriormente y se dirige oblicuamente hacia la parte anterior del vástago en su parte distal. En general, la reducción de la cresta deltopectoral en *Aucasaurus* difiere de lo que se observa en otros ceratosaurios (e. g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*) y otros

terópodos (e.g. *Herrerasaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*) donde tiene un desarrollo mucho más importante. Entre la cresta deltopectoral y la tuberosidad interna una área de contorno ovalado, presenta una rugosidad muy marcada. Dicha área probablemente estaría marcando donde anclaba anteriormente el *M. triceps brachii medialis*, que si bien no deja una marca clara en *Majungasaurus* (Burch, 2017) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), en *Aucasaurus* es sobresaliente. El tubérculo mayor presenta una superficie rugosa, es muy reducido en tamaño y posicionado más cerca de la cabeza humeral que a la cresta deltopectoral. En este sentido, el tubérculo mayor se encuentra casi al mismo nivel que la tuberosidad interna, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, y diferente de *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002) y *Abelisauroidea* indet. MCF-PVPH-53, donde el tubérculo mayor está posicionado mucho más distal que la tuberosidad interna. La posición del tubérculo mayor en *Aucasaurus* también difiere de otros terópodos como por ejemplo *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Elaphrosaurus*, *Allosaurus* y los celurosaurios, donde se encuentra al mismo nivel o más proximal que la tuberosidad interna (Maleev, 1974; Madsen, 1976; Welles, 1984; Sereno, 1993; Madsen, 2000; Brochu, 2003; Rauhut y Carrano, 2016; MPEF PV 3990). Los cóndilos distales están separados por una fosa intercondilar de contorno triangular, mucho más profunda que en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), debido a una mayor proyección anterior del cóndilo ulnar con respecto al cóndilo radial. La morfología de la fosa intercondilar también difiere de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) dado que en este último tiene contorno ovalado, y de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde la fosa es más superficial, y se desarrolla horizontalmente. *Aucasaurus* carece de la cresta horizontal que delimita distalmente los condilos observada en

Carnotaurus (MACN-PV-CH 894). El cóndilo ulnar tiene contorno anterior triangular y se une proximalmente a la diáfisis por medio de una cresta con superficie rugosa, menos desarrollada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y totalmente ausente en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El cóndilo radial es más reducido anteroposteriormente respecto al ulnar, tiene un contorno anterior ovalado y se conecta proximalmente con la diáfisis mediante de una leve cresta muy rugosa, apenas visible en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012), y ausente en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dicha cresta se dirige más proximalmente que la cresta del cóndilo ulnar, conectándose con la cresta rugosa que desciende de la cresta deltopectoral (como mencionado previamente). En esta vista, el cóndilo ulnar está proyectado más distalmente que el cóndilo radial, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de lo que se observa en otros terópodos tempranos como *Dilophosaurus* o *Ceratosaurus* donde ambos cóndilos están proyectados distalmente a la misma altura o ligeramente el radial supera el ulnar (Welles, 1984; Madsen, 2000). Si bien el cóndilo ulnar es más definido que el radial, en general los cóndilos distales de *Aucasaurus* son planos como otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Carnotaurus*; Madsen, 2000; Carrano, 2007; Carrano et al., 2011; Rauhut y Carrano, 2016; MACN-CH-890), mientras que en muchos terópodos (e.g. *Eoabelisaurus*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Australovenator*, *Concavenator*; Madsen, 1976; Currie y Carpenter, 2000; White et al., 2012; Cuesta et al., 2018; MPEF PV 3990) son convexos.

En vista posterior (Fig. 4.42B; Fig. 4.45C), el borde distal de la cabeza humeral termina con un margen bien definido, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y

Carrano, 2012), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69. Son observables dos depresiones superficiales ubicadas distalmente a la cabeza humeral, una lateralmente a la tuberosidad interna y la otra proximomedialmente al tubérculo mayor. Sin embargo, no existe la fosa profunda y amplia que se puede observar distalmente a la cabeza humeral en vista anterior. La morfología de la tuberosidad posterior en *Aucasaurus* es similar a la de *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. ISIR 657 (Méndez et al., 2010). Está ubicada dorsoposteriormente a la cresta deltopectoral y se presenta como una depresión delimitada lateralmente y medialmente por dos labios muy rugosos. Esta morfología difiere de la protuberancia observada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y el Abelisauoidea indet. MCF-PVPH-53. Probablemente entre los dos labios anclaba el *M. triceps brachii longus*, en el labio medial se originaba el *M. latissimus dorsi* y en labio lateral el *M. deltoideus scapularis* (Burch, 2017). Medialmente a la tuberosidad posterior, hay una marca rugosa de aproximadamente 5 cm. de extensión ubicada oblicuamente al eje mayor del vástago y dirigida proximomedialmente-distolateralmente, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, pero ausente en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). Probablemente esta marca estaría delimitando el área de anclaje del *M. triceps brachii medialis* (Burch, 2017). Se observa un foramen tal vez nutricio en la región proximal del cóndilo ulnar, y que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) se ubica más medialmente.

En vista medial (Fig. 4.42C; Fig. 4.45D), la tuberosidad interna de *Aucasaurus* como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, no tiene el labio observado en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012). En *Aucasaurus*, la tuberosidad interna se estrecha anteroposteriormente desde su extremo

proximal al distal como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012), pero diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), donde el ancho anteroposterior de la tuberosidad interna se mantiene constante también distalmente. El vástago se presenta recto, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie del borde medial de la diáfisis, se presenta rugosa desde la tuberosidad interna hasta donde empieza el cóndilo ulnar. En esta vista, el cóndilo ulnar tiene una forma triangular apuntando anteriormente más que en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus*. El borde distal es sigmoideo, siendo convexo en su mitad posterior y levemente cóncavo en su mitad anterior. Medialmente al cóndilo ulnar, una leve depresión separa este último de un entepicóndilo muy reducido, diferente de un desarrollado entepicóndilo presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista lateral (Fig. 4.42D; Fig. 4.45E), se observa un surco que recorre proximodistalmente entre el tubérculo mayor la tuberosidad posterior, el cual no llega a la cabeza humeral como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012). Una leve protuberancia con superficie rugosa se ubica distalmente a la cresta deltopectoral. La superficie del borde lateral de la diáfisis es rugosa, y se conecta anterodistalmente con la cresta proximal del cóndilo radial, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La cresta deltopectoral es muy baja anteroposteriormente como los otros abelisauroideos (e.g. *Limusaurus*, *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Carnotaurus*). Lateralmente al cóndilo radial existe una depresión con superficie rugosa que lo separa del ectepicóndilo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista distal (Fig. 4.42F), *Aucasaurus* y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) presentan el contorno de la superficie rectangular, siendo el borde medial, lateral y

posterior casi recto, y diferente de *Majungasaurus* (Carrano, 2007) que tiene un contorno casi redondo. Se observa la mayor proyección anterior del cóndilo ulnar respecto el radial, y la mayor proyección posterior del cóndilo radial respecto al ulnar, acentuando la torsión que se observa en esta zona. Esta morfología se observa también en *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y levemente menos en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) el cóndilo ulnar parece proyectarse más anteriormente y posteriormente que el cóndilo radial. En *Aucasaurus* el eje mayor del cóndilo ulnar y radial son paralelos entre sí como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de lo observado en *Majungasaurus* (Carrano, 2007) donde divergen levemente.

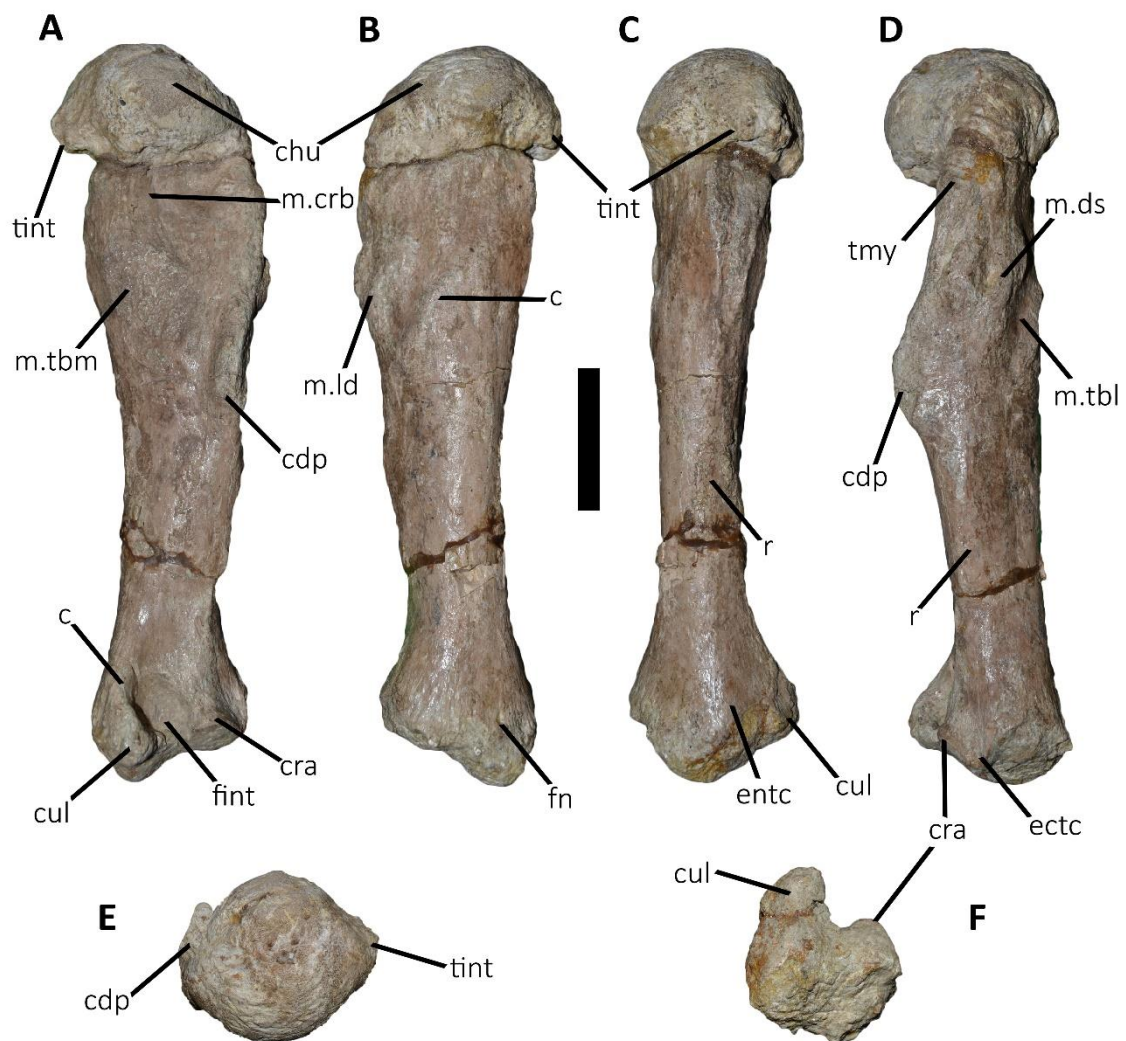


Figura 4.42. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Húmero izquierdo en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), proximal (E), y distal (F). Escala: 5 cm.

4.4. Ulna

Ambas ulnas están preservadas (Fig. 4.43A-F; Fig. 4.45B-E; Fig. 4.51A, C-F; Fig. 4.52A, C-F; Tabla 6), y como con el resto del miembro anterior presentan cierta asimetría en el grado de robustez. Además, la ulna derecha se encontró articulada con húmero, radio, probablemente el carpal distal II y los metacarpianos I, II y parcialmente con el III. En *Aucasaurus* la ulna tiene una forma general a hongo dado que la diáfisis se va estrechando distalmente creando un cuello y la superficie articular distal es fuertemente convexa como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Esta morfología difiere mucho de la de *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*) donde la ulna presenta una parte proximal más desanchada que se va estrechando hasta donde empieza la diáfisis, esta última tiene forma cilíndrica hasta la superficie articular distal. La ulna de *Aucasaurus* tiene una longitud total de un tercio de la longitud del húmero, diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), donde la ulna es más reducida, y diferente de otros terópodos incluso *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Limusaurus* (Xu et al., 2009) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), donde la ulna tiene una longitud proximodistal igual a la mitad de la longitud del húmero o más. Además, el borde proximal de la superficie articular distal de *Aucasaurus* presenta una marcada irregularidad como *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de otros terópodos donde dicha irregularidad es leve (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Allosaurus*).

En vista proximal (Fig. 4.43A), la ulna presenta una superficie con contorno triangular siendo el borde lateral levemente cóncavo para el contacto con el radio, y los bordes anteromedial y posteromedial levemente convexos y convergiendo medialmente. Además la superficie se estrecha más hacia la parte anterior que hacia la parte posterior. Esta morfología corresponde a la que muestra *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y difiere del contorno ovalado observado en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). *Aucasaurus* junto con *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), se diferencian de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) por tener una superficie articular proximal más cóncava. Se destaca una rugosidad que rodea toda la superficie articular, observada también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista anterior (Fig. 4.43B; Fig. 4.45B; Fig. 4.51A; Fig. 4.52A), la esquina proximoanterior se eleva proximalmente casi a la misma altura del proceso olécranon, acentuada por la marcada concavidad de la superficie proximal, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) que muestra esta esquina muy baja relacionada al proceso olécranon. La ulna presenta el borde de la superficie articular distal con una protuberancia rugosa, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), aunque en el primero esta prominencia es más redonda. Dicha protuberancia es ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista posterior (Fig. 4.43C; Fig. 4.45C; Fig. 4.51D; Fig. 4.52D), la esquina posteromedial corresponde al olécranon, se eleva apenas más proximalmente que todo el contorno proximal como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), aunque en este último abelisáurido el olécranon es menos desarrollado (debido también a la menor concavidad de la superficie proximal). El menor desarrollo del olécranon es una característica de los abelisáuridos, ya que en

otros terópodos, también los que presentan un miembro anterior reducido como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y los tiranosáuridos, presentan esa parte bien desarrollada (e.g. Maleev, 1974; Brochu, 2003). El borde proximal de la superficie articular distal se encuentra sobreelevada respecto al resto del borde y forma una protuberancia dirigida proximalmente como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) que presenta un borde plano.

En vista medial (Fig. 4.43D; Fig. 4.45D; Fig. 4.51C; Fig. 4.52C), es presente un tubérculo con superficie rugosa cerca del borde proximal, dicha rugosidad se expande hasta la parte central de la faceta medial, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que es ausente en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). Distalmente, el borde proximal de la superficie articular distal es casi rectilíneo como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) presenta una leve inflexión a la mitad. Además, en *Aucasaurus* se observa una cresta rugosa paralela al borde proximal de la superficie articular distal, creando una depresión entre las dos estructuras. La parte anterior de esa cresta es muy gruesa formando una protuberancia. Dicha cresta es ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En esta vista también se observa anteriormente una cresta rugosa que se conecta con la protuberancia distal observada en vista anterior. Otra protuberancia es visible en el medio de la superficie medial y aproximadamente cerca del borde distal.

En vista lateral (Fig. 4.43E; Fig. 4.45E), la superficie proximal que contacta el radio es levemente cóncava como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) es plana. Presenta una tuberosidad posterproximal que se conecta con una cresta muy rugosa en el medio de la superficie y que se dirige distalmente (sitio de anclaje de la

membrana intraósea), como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). El borde de la superficie articular distal en esta vista es cóncavo. La superficie de contacto con el radio distal es rugosa y anteriormente tiene una fosa (visible en la ulna izquierda) presente también en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) pero en este último menos profunda. Anteriormente a esa fosa, una cresta se dirige proximalmente hasta la mitad de la superficie como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), aunque en este último menos marcada.

En vista distal (Fig. 4.43F; Fig. 4.51F; Fig. 4.52F), la superficie articular es muy convexa y tiene contorno en forma de gota con el ápice apuntando posterolateralmente y con el eje mayor dirigido anteromedialmente/posterolateralmente. Esta morfología se observa también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) aunque tenga la superficie distal con contorno más ovalado. En ese sentido, *Aucasaurus* difiere de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) dado que la superficie distal tiene contorno ovalado, y no tiene el mismo grado de convexidad.

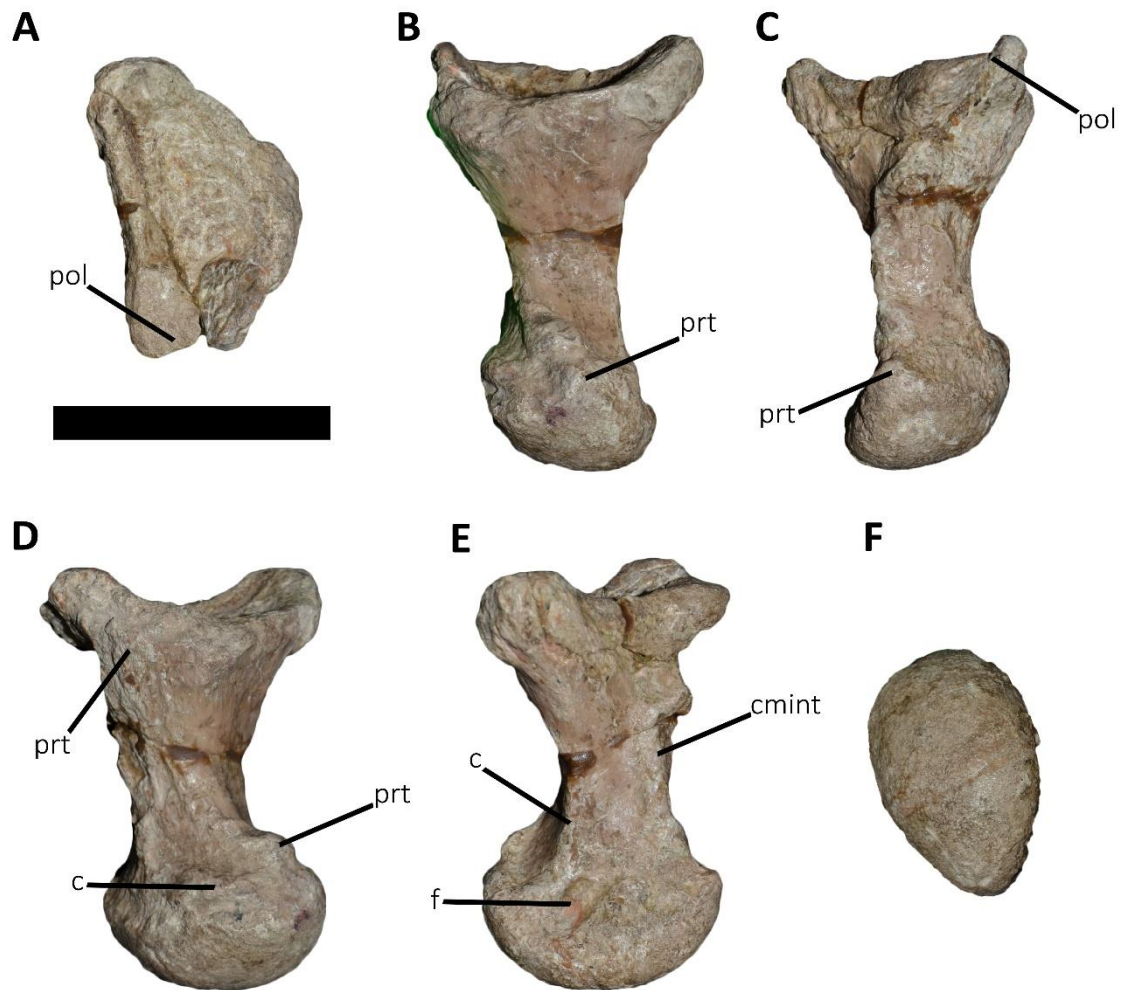


Figura 4.43. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Ulna izquierda en vista proximal (A), anterior (B), posterior (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 5 cm.

4.5. Radio

Ambos radios se preservaron completamente, y el derecho se encontró articulado con el húmero, ulna, con parte del metacarpo III y con el metacarpo IV (Fig. 4.44A-F; Fig. 4.45B-E; Fig. 4.51A, B, D-F; Fig. 4.52A, B, D-F; Tabla 6). Como en el caso del húmero, el radio derecho se presenta más robusto que el radio izquierdo. En *Aucasaurus* el radio también tiene una longitud proximodistal aproximadamente de un tercio respecto la longitud del húmero, diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), donde la relación es de 1/4, o de taxones como

Ceratosaurus (Gilmore, 1920), *Limusaurus* (Wang et al., 2009) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde la relación es de 1/2 o más.

En vista proximal (Fig. 4.44A), la superficie es cóncava aunque menos que la superficie proximal de la ulna, diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde es casi plana. Presenta un contorno ovalado más comprimido que *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y con el borde posterior que termina de forma más puntiaguda que el anterior, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) (aunque en este último de forma menos marcada). La superficie articular está inclinada medialmente, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En la parte anterior del borde lateral es presente un surco, ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Un reborde con superficie rugosa rodea casi toda la superficie articular proximal y visible en las otras vistas. Este reborde se ensancha medialmente en correspondencia del contacto con la ulna, mientras que se reduce lateralmente.

En vista anterior (Fig. 4.44B; Fig. 4.45B; Fig. 4.51A; Fig. 4.52A), la superficie es caracterizada por una cresta que va desde el borde proximal hasta la superficie de articulación distal. En la mitad distal dicha cresta se abre en dos brazos que rodean una superficie de articulación conectada con la superficie articular distal, diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde llega hasta la superficie distal sin dividirse. En *Aucasaurus*, un tubérculo con superficie rugosa se ubica en la parte distal de la sobre mencionada cresta, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) se posiciona más proximalmente. Ambos bordes medial y lateral son levemente cóncavos.

En vista posterior (Fig. 4.44B; Fig. 4.45C; Fig. 4.51D; Fig. 4.52D), se observa que el borde medial de la superficie articular proximal está posicionada más distalmente que la lateral, dando una inclinación medial de la superficie, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie de articulación distal es mucho más ancha mediolateralmente que la diáfisis, eso hace que donde se une el vástago con la superficie articular distal se forma un labio que recorre la superficie posterior, medial y lateral, como observado en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que es totalmente ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Este labio presenta un contorno irregular, con la parte más alta ubicada justo en el medio del borde posterior, formando una especie de proyección. Desde esta última, se desarrolla la cresta rugosa interósea que se dirige proximalmente y termina a 2 cm. del borde proximal, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) (en *Carnotaurus* está ocultada por sedimento).

En vista medial (Fig. 4.44D; Fig. 4.45D), el borde anterior es levemente cóncavo mientras que el borde posterior es fuertemente cóncavo, y la superficie proximal está inclinada anterodorsalmente-posteroventralmente, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). La parte central de la superficie de la diáfisis muestra una elevada rugosidad, probablemente debido al anclaje de la membrana intraósea. De hecho, en el borde posterior se observa la cresta interósea, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie proximal al labio distal se presenta muy cóncava, formando una depresión. El labio distal que contacta la ulna es irregular como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Desde la esquina anterior del labio distal, se eleva una protuberancia rugosa que se dirige proximalmente y que

desaparece a la mitad de la diáfisis. Cabe destacar, que esta misma esquina se proyecta más medialmente que el resto de la superficie.

En vista lateral (Fig. 4.44E; Fig. 4.45E; Fig. 4.51B; Fig. 4.52B), cerca del borde proximal y del borde anterior es presente una protuberancia de contorno rectangular (siendo 2 cm. largo y 1,5 cm. ancho) con superficie rugosa, presente también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y probablemente en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012; Fig. 6D), y ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Dicha estructura se proyecta más proximalmente que la superficie articular, mientras que distalmente desaparece en la diáfisis, la superficie en esta zona hasta el labio distal es rugosa con estrías que se dirigen proximodistalmente. La forma observada en *Aucasaurus* difiere de la que muestra *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012; Fig. 6D), dado que en este último taxón la protuberancia tiene forma triangular. Posteriormente al sobre mencionado tubérculo, en la parte proximal, se observa una leve depresión, que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) es menos profunda. En la esquina posteroproximal es presente lo que podría ser un foramen nutricio. En esta vista, la superficie articular distal presenta un labio proximal recto.

En vista distal (Fig. 4.44F; Fig. 4.51F; Fig. 4.52F), la superficie articular es fuertemente convexa y tiene contorno casi circular, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), aunque en estos últimos dos el contorno es más bien ovalado. Dicha morfología es diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), donde la superficie distal tiene contorno triangular y es levemente cóncava. El borde posterior termina de forma casi puntiaguda y que refleja la morfología del labio en vista posterior. En *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), se observa una condición similar donde la parte posterior de la superficie distal forma una proyección. En el medio de la superficie es presente una leve cresta dirigida mediolateralmente y de

forma sinusoidal, eso crea que la superficie esté dividida en dos facetas una orientada anteriormente y otra posteriormente.

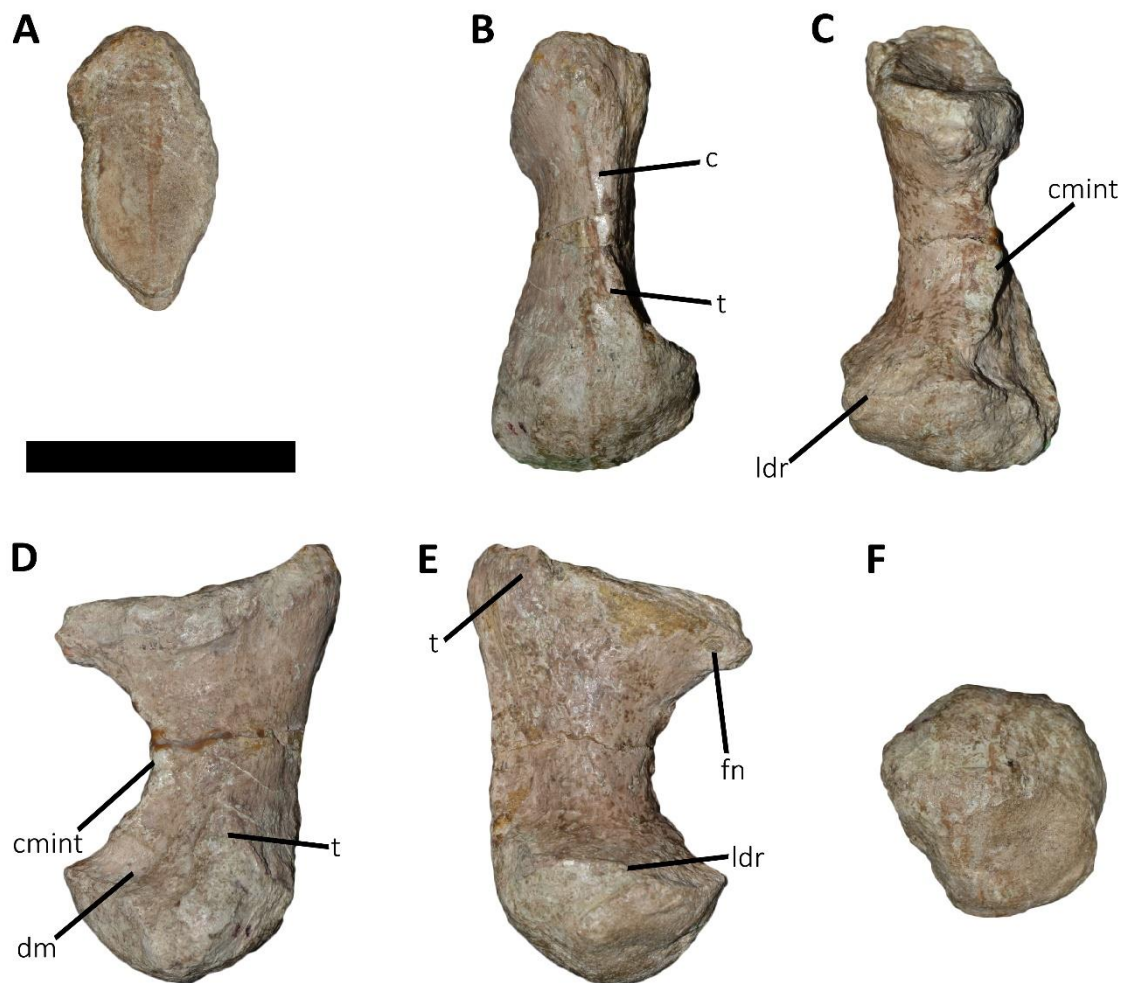


Figura 4.44. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Radio izquierdo en vista proximal (A), anterior (B), posterior (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 5 cm.

4.6. Carpales

Un carpal se preservó articulado a la cara anterior de la superficie articular distal de la ulna (Fig. 4.45B, D; Fig. 4.51A, F; Fig. 4.52A, F). Presenta un contorno ovalado, con la superficie proximal para el contacto con la ulna fuertemente cóncava y la superficie distal fuertemente convexa. Esta última, es muy rugosa y con un pequeño tubérculo en la parte posterior de la superficie distal. El carpal parece tener un menor

espesor proximodistal en la parte posterior y posterolateral, y siendo más robusto en la parte anterior.

Por su morfología y forma y por su semejanza con otros terópodos (Madsen, 1976; Xu et al., 2014) parecería ser un carpal distal-2 o un ulnar.

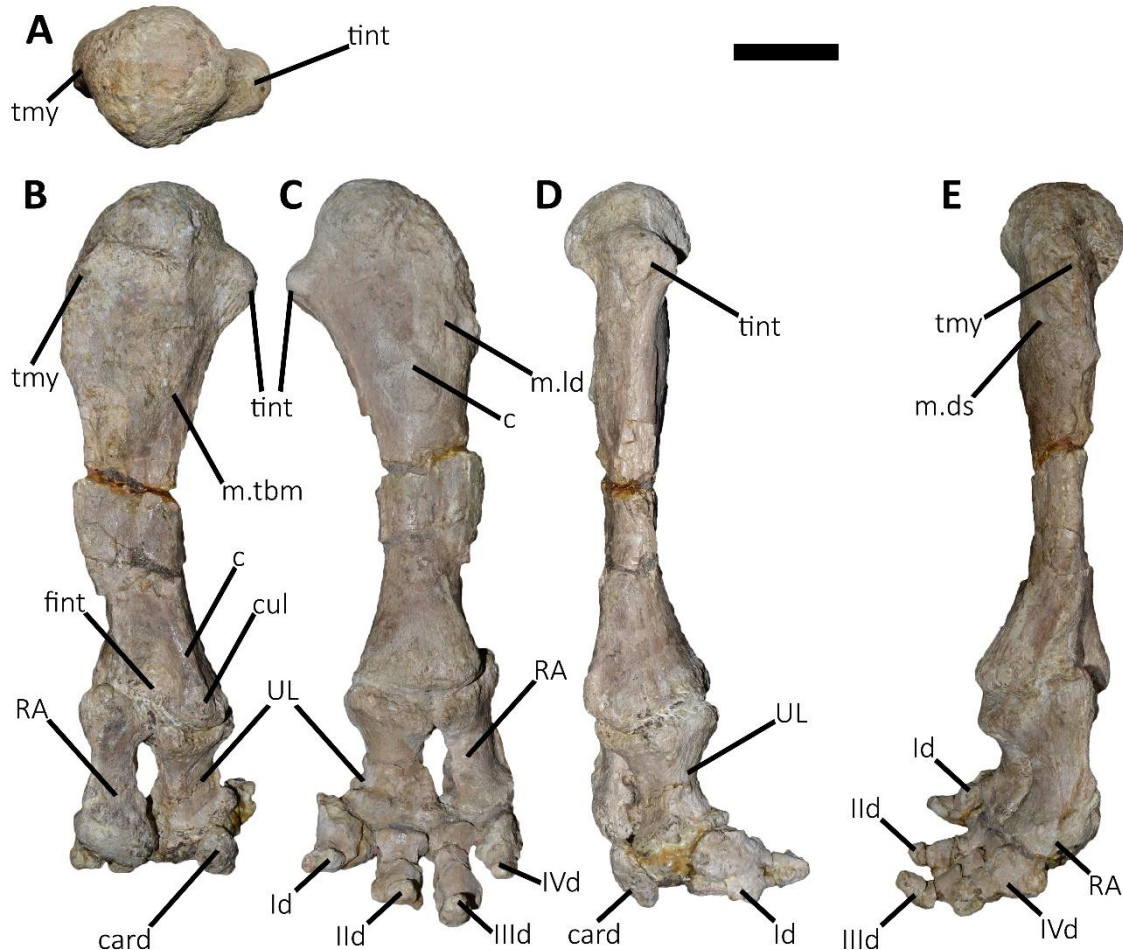


Figura 4.45. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Miembro anterior derecho en vista proximal (A), anterior (B), posterior (C), medial (D), y lateral (E). Escala: 5 cm.

4.7. Metacarpo

Como en algunos abelisáuridos donde se conocen elementos de la mano (e.g. *Majungasaurus* y *Carnotaurus*), *Aucasaurus* tiene los cuatros metacarpianos aproximadamente del mismo tamaño, condición muy diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde el mc-II y III son casi iguales en tamaño, el mc-I es el más

grande, y el mc-IV es aproximadamente la mitad del mc-II y mc-III. Además, en *Aucasaurus* la longitud del metacarpo es menos del 15% de la longitud del húmero, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Limusaurus* (Xu et al., 2009) que es alrededor del 17%, y de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) que es alrededor del 20%.

4.7.1. Metacarpiano I

El metacarpiano I derecho es el más grande respecto a los otros metacarpianos (Fig. 4.51C-F; Fig. 4.52C-F; Tabla 6). Sin embargo, su morfología y tamaño probablemente fueron afectados por alguna patología, dado su alta morfología irregular de la parte proximal. El gran tamaño del metacarpiano I en *Aucasaurus* difiere de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), donde el metacarpiano I resulta ser levemente más reducido del metacarpiano II y aproximadamente del mismo tamaño del metacarpiano III. Además, en *Aucasaurus* el metacarpiano I tiene una forma trapezoidal, diferente de la forma más cilíndrica observada en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista proximal, no se puede observar la morfología de la superficie articular proximal debido a que se encuentra articulado con la ulna, sin embargo, parece ser cóncava con contorno trapezoidal. En vista medial y lateral (Fig. 4.51C-D; Fig. 4.52C-D), las superficies son rectas y tienen tubérculos y pequeñas depresiones. En vista dorsal (Fig. 4.51E; Fig. 4.52E), la superficie es convexa y parece tener un contorno romboidal como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). En vista palmar (Fig. 4.51F; Fig. 4.52F), la superficie es levemente convexa. La superficie distal no es visible, debido a la fusión con la primera falange. El límite entre estos dos elementos no es muy claro. No obstante, se observa una posible línea de contacto entre ambos elementos.

4.7.2. Metacarpiano II

Se preservaron ambos metacarpianos II (Fig. 4.46A-F; Fig. 4.51D-F; Fig. 4.52D-F; Tabla 6), el derecho se preservó articulado a la ulna. La morfología general es parecida al metacarpiano III, aunque tiene una extensión proximodistal menor a este último, diferente de *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Limusaurus* (Xu et al., 2009), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) donde hay una condición inversa.

En vista proximal (Fig. 4.46A), la superficie es levemente convexa y presenta un contorno probablemente subrectangular, el borde dorsal levemente cóncavo y con el borde lateral que va convergiendo levemente hacia la parte mediopalmar, mientras que el borde medial presenta una inclinación mayor hacia la parte lateropalmar. Esta morfología es parecida a la observada en *Berberosaurus* (Allain et al., 2007), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). Se destaca una inflexión de la mitad medial de la superficie articular proximal, probablemente debido a la morfología esférica de la superficie articular distal de la ulna.

En vista dorsal (Fig. 4.46B; Fig. 4.51D, E; Fig. 4.52D, E), la diáfisis es subrectangular y se ensancha proximalmente y ligeramente también distalmente como *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), y diferente de *Berberosaurus* (Allain et al., 2007), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde el vástago es mucho más esbelto que la zona proximal y distal. El borde distal se presenta bajo la forma de un labio y cóncavo, reflejando la morfología de la superficie proximal de la primera falange. No se observa una fosa hiperextensora y tampoco un borde proximal de esta última, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y diferente de *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Berberosaurus* (Allain et al., 2007), *Eoabelisaurus*

(MPEF PV 3990) y *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) donde se observa un borde proximal de la fosa hiperextensora muy marcado.

En vista palmar (Fig. 4.46C; Fig. 4.51F; Fig. 4.52F), la superficie es fuertemente convexa en el extremo proximal mientras que cóncava en el extremo distal, como en *Berberosaurus* (Allain et al., 2007) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Esta morfología hace que se forme una depresión antes de los cóndilos distales. El extremo proximal tiene una superficie rugosa. Los cóndilos distales son aproximadamente del mismo tamaño y se extienden a la misma distancia distalmente y se proyectan levemente en sentido palmar, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) donde no hay una neta distinción entre los dos. Esta morfología observada en *Aucasaurus* también difiere de *Berberosaurus* (Allain et al., 2007) donde el cóndilo lateral se extiende más distalmente del medial.

En vista medial (Fig. 4.46D), la superficie es rugosa y cóncava proximodistalmente y la parte media tiene una menor extensión dorsoventral respecto a las zonas proximal y distal. El borde proximal es rugoso y recto para el contacto con el metacarpiano II, mientras que el borde del cóndilo distal es convexo y termina dorsalmente con un escalón. La parte media de la superficie medial tiene una depresión superficial de contorno ovalado. El cóndilo distal no tiene una fosa para el ligamento colateral, diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) que si tienen una fosa (aunque en el primer caso es muy superficial y en el segundo mucho más profunda).

En vista lateral (Fig. 4.46E), el contorno es parecido a la superficie medial. Sin embargo, a diferencia de la superficie medial el cóndilo distal parece tener una fosa para el ligamento colateral muy superficial, diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) donde no se observa una fosa para el ligamento colateral, y diferente de

Elaphrosaurus (Rauhut y Carrano, 2016) donde la fosa es mucho más profunda. Además, en esta vista se puede observar como la parte palmar de dicho cóndilo termina más proximalmente que la parte dorsal.

En vista distal (Fig. 4.46F), la superficie tiene contorno rectangular y se presenta convexa en correspondencia de los cóndilos distales. Estos últimos están separados por un surco intercondilar superficial solamente en la parte palmar, diferente de *Berberosaurus* (Allain et al., 2007) y *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) donde hay un profundo surco intercondilar, y también difiere de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) donde no hay un surco que separa los cóndilos. Además, la mitad palmar de la superficie articular está más inclinada hacia la parte proximal con respecto a la mitad dorsal.

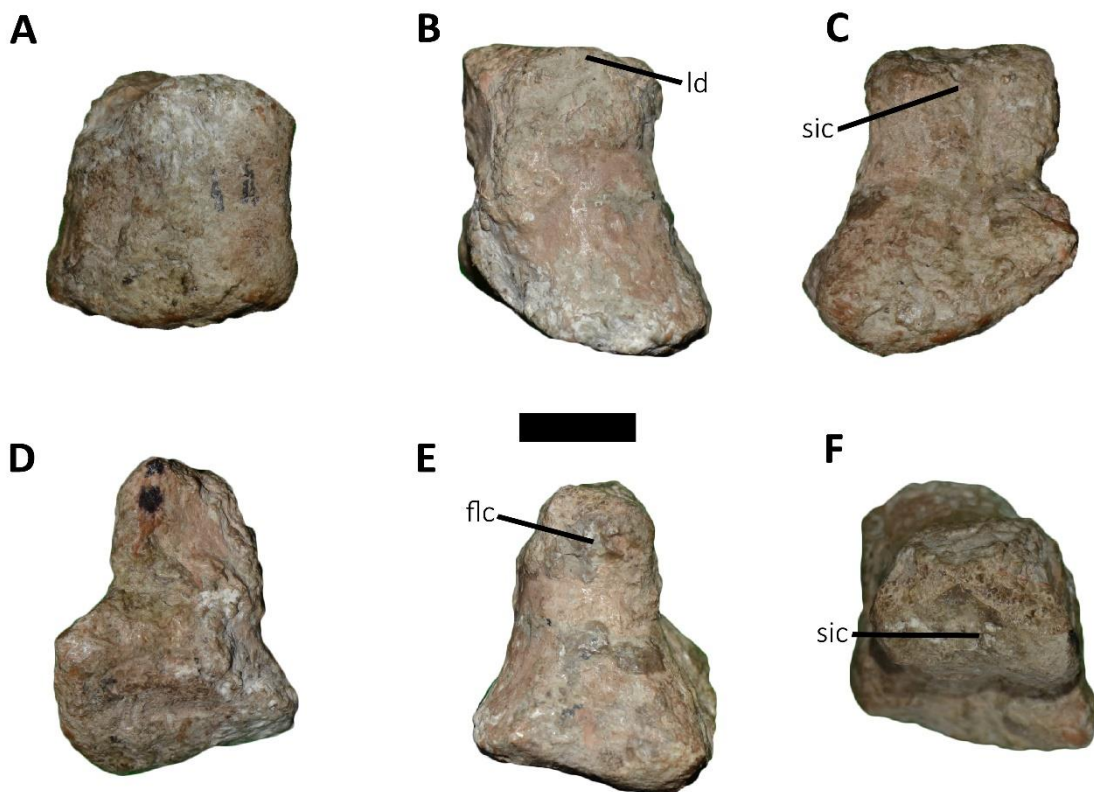


Figura 4.46. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Metacarpiano II izquierdo en vista proximal (A), dorsal (B), palmar (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 1 cm.

4.7.3. Metacarpiano III

Ambos metacarpianos se preservaron (Fig. 4.47A-F; Fig. 4.51D-F; Fig. 4.52D-F; Tabla 6), y articula con la parte medial de la superficie articular distal de la ulna y con la parte lateral de la superficie articular distal del radio. Si bien es levemente más pequeño del metacarpiano II, es más robusto que en otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Austrocheirus*). En vista proximal (Fig. 4.47A), observando el metacarpiano III izquierdo que no está articulado se puede apreciar una superficie proximal levemente cóncava y con contorno rectangular, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), y diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) donde tiene un contorno más triangular. El borde medial que articula con el metacarpiano II es plano, mientras que el borde lateral que articula con el metacarpiano IV es convexo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012).

En vista dorsal (Fig. 4.47B), la superficie es cóncava proximodistalmente y tiene contorno a reloj de arena siendo los extremos articulares proximal y distal más anchos mediolateralmente que la diáfisis. Sin embargo, el extremo distal tiene una menor extensión mediolateral que la proximal. Esta morfología se observa en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Limusaurus* (Xu et al., 2009), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). El extremo distal forma un labio que es parte de la superficie articular y que aumenta la concavidad de la superficie dorsal. En *Aucasaurus* no se observa una fosa hiperextensora y tampoco un importante desarrollo del borde proximal de la misma. Esta morfología se observa también en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), diferente de otros ceratosaurios que tienen una leve fosa hiperextensora (e.g. *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Austrocheirus*).

En vista palmar (Fig. 4.47C), la superficie es levemente cóncava y el extremo proximal no presenta ninguna cresta en los bordes lateral y medial. A diferencia, el extremo distal es bien marcado con la presencia de dos leves tubérculos, con el lateral levemente más grande que el medial y separados por un surco intercondilar muy superficial, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de un surco intercondilar profundo observado en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). En *Aucasaurus*, los condilos distales se extienden distalmente a la misma altura, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista medial (Fig. 4.47D), la superficie es levemente cóncava y muy rugosa por la totalidad de la diáfisis. La parte media de la diáfisis es levemente más estrecha en el sentido dorsopalmar respecto los extremos proximal y distal, no llegando a tener la condición observada en *Austrocheirus* (Ezcurra et al., 2010). No se observan la fosa para el ligamento colateral como *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) que si tienen.

En vista lateral (Fig. 4.47E), la superficie es levemente cóncava y no presenta la rugosidad observada en la faceta medial. La superficie lateral no presenta la cresta que recorre la diáfisis observada en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). Además, el contacto con el metacarpiano IV solamente ocurre en el borde lateral de los extremos proximal, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). La parte media de la diáfisis es más estrecha en el sentido dorsopalmar respecto los extremos proximal y distal. También en este lado, el metacarpiano carece de una fosa para el ligamento colateral como *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) que si tiene.

En vista distal (Fig. 4.47F), la superficie distal se puede observar en el metacarpiano III izquierdo, dado que el derecho está articulado con la primera falange. Tiene una superficie convexa, y aunque los cóndilos distales están parcialmente preservados, se pueden diferenciar bien. Ambos cóndilos distales tienen aproximadamente el mismo tamaño, y separados por un surco intercondilar muy superficial como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En esta vista se puede apreciar como el surco intercondilar es más profundo en la región palmar, procurando que el borde palmar sea cóncavo. La superficie articular distal tiene un contorno de forma rectangular.

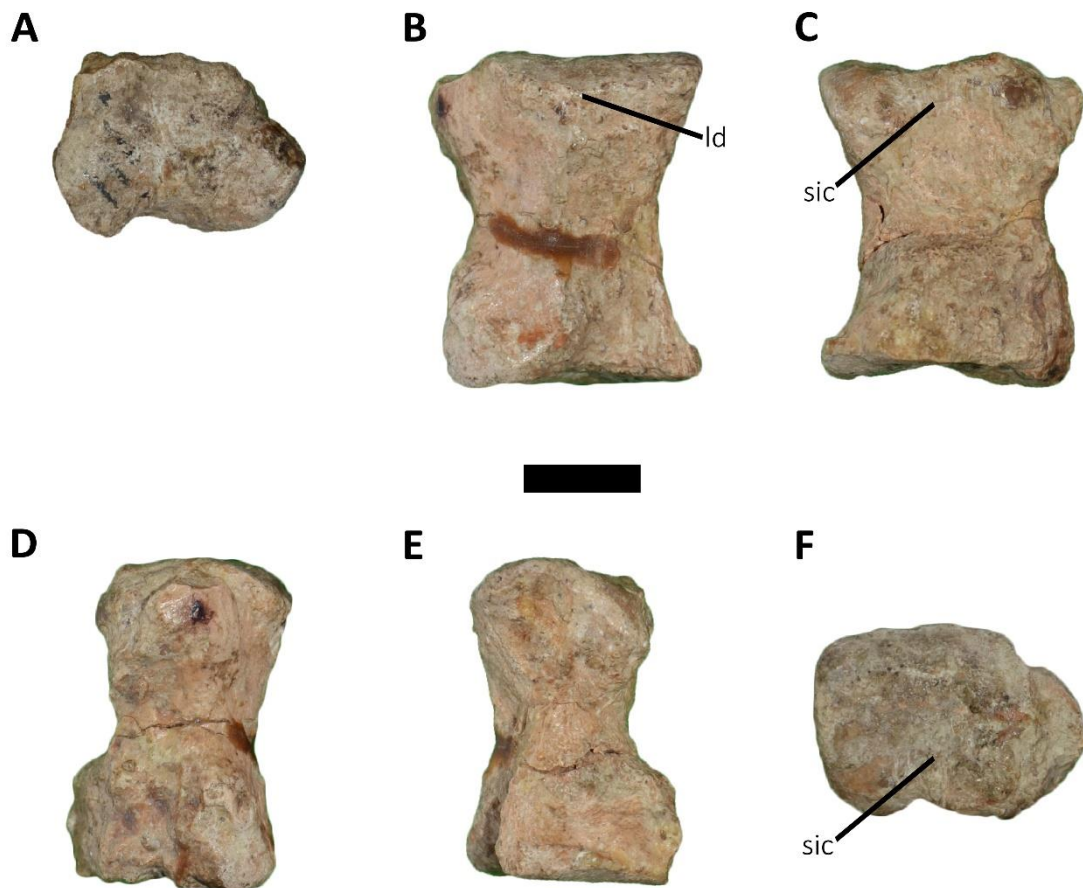


Figura 4.47. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Metacarpiano III izquierdo en vista proximal (A), dorsal (B), palmar (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 1 cm.

4.7.4. Metacarpiano IV

El metacarpiano IV tiene una forma de prisma rectángulo con su eje mayor dirigido proximodistalmente (Fig. 4.48A-F; Fig. 4.49A-F; Fig. 4.51B, D-F; Fig. 4.52B, D-F; Tabla 6), y tiene las superficies muy rugosas, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). Además, el metacarpiano IV es levemente más ancho que el metacarpiano II y III. Esta condición es diferente de lo observado en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Limusaurus* (Xu et al., 2009) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde el metacarpiano IV es mucho más reducido y angosto que el metacarpiano II y III. No se pudo comparar con *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), dado que no se pudo identificar por falta de preparación. Además, el que fue considerado un metacarpiano IV por Bonaparte et al. (1990) y Ruiz et al. (2011) para *Carnotaurus*, en esta Tesis Doctoral se considera como un hueso indeterminado.

En vista proximal (Fig. 4.48A; Fig. 4.49A), la superficie se puede observar en el izquierdo, es plana y con un contorno rectangular o levemente triangular, dado que se vá acuñando levemente dorsalmente, como en *Limusaurus* (Xu et al., 2009) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). La superficie es oblicua, dado que la mitad lateral está más expuesta proximalmente. Eso refleja la posición lateral para el contacto con la ulna que se puede observar en el miembro derecho.

En vista dorsal (Fig. 4.48B; Fig. 4.49B), presenta una cresta ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) dirigida proximodistalmente y que separa la las superficies medial y lateral. Estas dos últimas, son asimétricas entre sí, siendo la más medial más recta respecto la lateral.

En vista palmar (Fig. 4.48C; Fig. 4.49C), la superficie tiene contorno irregular y es convexa mediolateralmente. Los bordes lateral y medial son rectos y paralelos entres sí, mientras que el proximal es oblicuo, diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano,

2012) que presenta los bordes medial y lateral levemente cóncavos. No se observan protuberancias o crestas tanto proximalmente como distalmente.

En vista medial (Fig. 4.48D; Fig. 4.49D), la superficie es cóncava y tiene contorno trapezoidal, dado que el borde dorsal y palmar convergen distalmente. Distalmente, no se observa una fosa para el ligamento colateral como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y probablemente *Limusaurus* (Xu et al., 2009), mientras que está presente en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920). En esta vista, se puede observar la superficie articular proximal debido a su inclinación.

En vista lateral (Fig. 4.48E; Fig. 4.49E), la superficie tiene contorno trapezoidal y es levemente cóncava. En el borde palmar se observa una cresta rugosa que recorre paralelamente al borde mismo. También en esta vista el extremo distal carece de una fosa para el ligamento colateral.

En vista distal, no es posible observar la morfología de esta superficie articular, dado que se encuentra articulada y fusionada con la primera falange. No obstante pareciera tener un contorno triangular, diferente de un contorno rectangular observado en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), y diferente también de una forma puntiaguda como probablemente terminaba en *Limusaurus* (Xu et al., 2009).

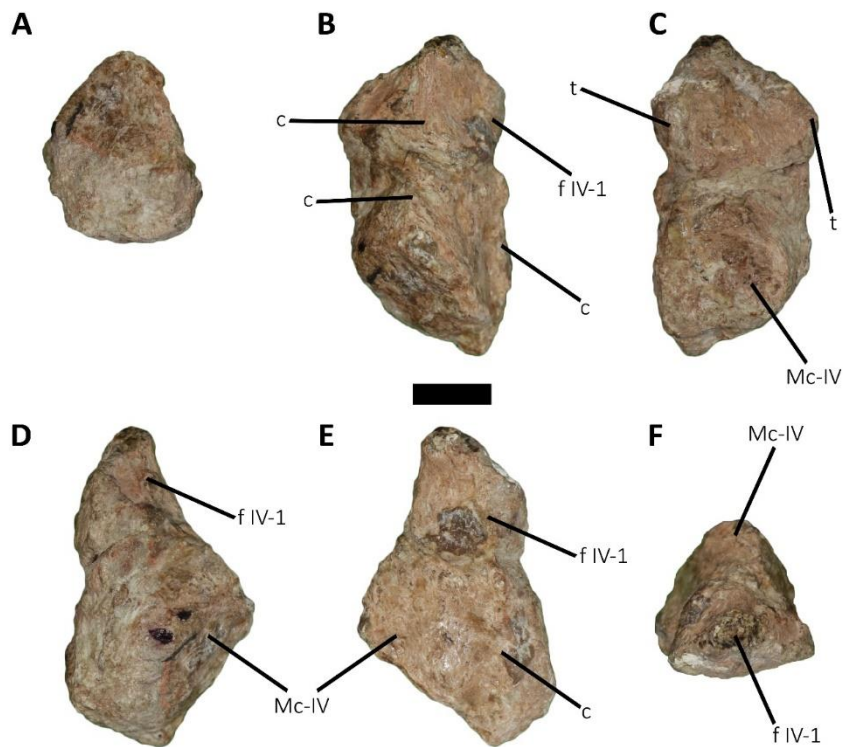


Figura 4.48. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Metacarpiano IV y primera falange en vista proximal (A), dorsal (B), palmar (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 1 cm.

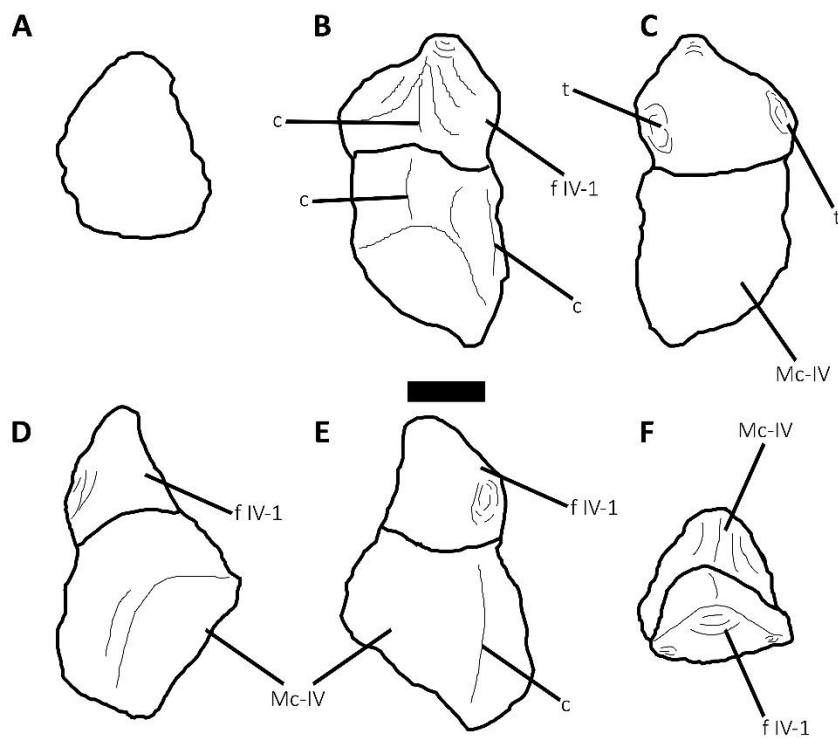


Figura 4.49. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Metacarpiano IV y primera falange en vista proximal (A), dorsal (B), palmar (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Dibujo Interpretativo. Escala: 1 cm.

4.8. Falanges manuales

4.8.1. Falange I-1

Se preservaron ambas primeras falanges, la derecha articulada con el metacarpiano I (Fig. 4.50A-F; Fig. 4.51D-F; Fig. 4.52D-F; Tabla 7, 8). En vista proximal (Fig. 4.50A), la superficie es fuertemente cóncava y con contorno triangular. Se observa una leve cresta que separa la superficie en dos.

En vista dorsal (Fig. 4.50B; Fig. 4.51E; Fig. 4.52E), la superficie presenta la parte proximal más ancha mediolateralmente que la parte distal, así que tiene un contorno triangular. Toda la superficie es rugosa. La superficie dorsal tiene una cresta en el medio que separa la superficie medial de la lateral, siendo la lateral más amplia transversalmente. El extremo distal está parcialmente preservado y probablemente terminaba de forma puntiaguda. Por su morfología, la falange 1 de dedo I parece ser la falange ungueal.

En vista palmar (Fig. 4.50C; Fig. 4.51F; Fig. 4.52F), la superficie es levemente cóncava. Una leve depresión se ubica en el medio del borde proximal. En el borde proximolateral de la falange derecha, se observa un tubérculo de forma triangular y apuntando proximalmente. En vista medial y lateral (Fig. 4.50D, E; Fig. 4.51C, D; Fig. 4.52C, D), las superficies son planas y convergen en la cresta dorsal. En estas vistas la falange presenta un contorno de forma triangular. El extremo distal presenta una superficie irregular (Fig. 4.50F; Fig. 4.51E; Fig. 4.52E).

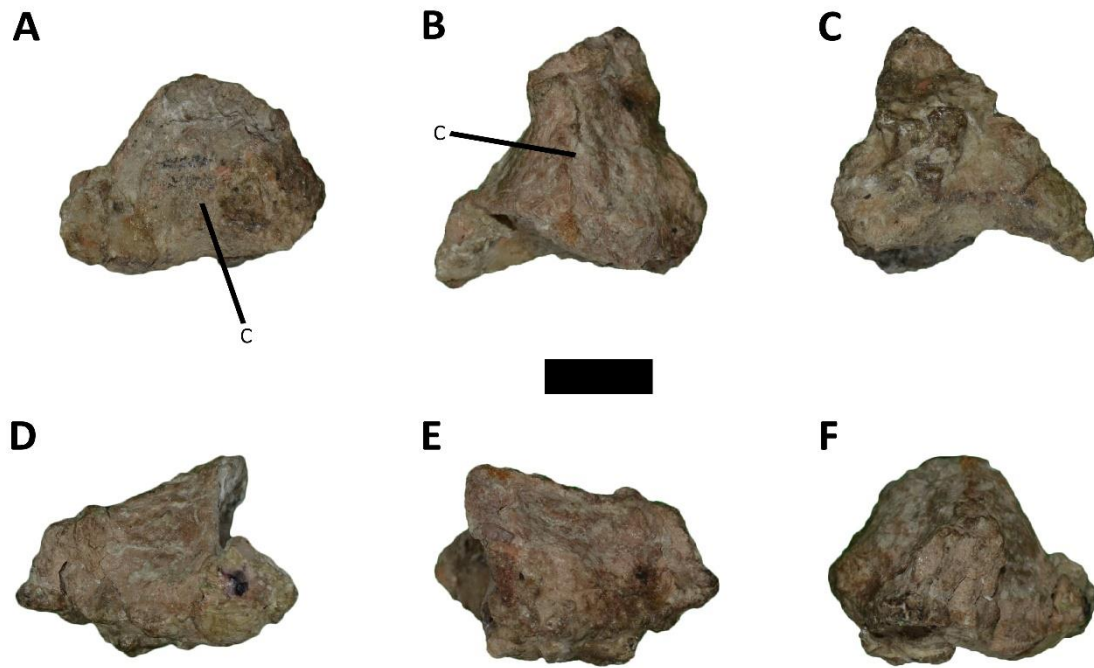


Figura 4.50. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Falange I-1 en vista proximal (A), dorsal (B), palmar (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 1 cm.

4.8.2. Falange II-1

Se preservó solamente la primera falange del dígito II derecho. Tiene una forma rectangular aunque parece ir acuniándose levemente distalmente (Fig. 4.51B, D-F; Fig. 4.52B, D-F; Tabla 7, 8).

En vista proximal, la superficie articular tiene contorno triangular con la base posicionada en el lado palmar. Desde la superficie palmar los bordes medial y lateral van convergiendo dorsalmente creando una leve protuberancia dirigida proximalmente, diferente de la superficie rectangular observada en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). No se puede observar si había una leve cresta que separaba la misma en dos áreas.

En vista dorsal (Fig. 4.51E; Fig. 4.52E), la superficie es cóncava proximodistalmente y tiene contorno a reloj de arena. El borde proximal tiene una forma

a “W” con una leve protuberancia dirigida proximalmente. No se puede observar la morfología del borde distal, por no tener una buena preservación. Los bordes medial y lateral son asimétricos, siendo el segundo levemente más recto proximodistalmente que el medial.

En vista palmar (Fig. 4.51F; Fig. 4.52F), en proximidad de la parte proximal y de los bordes medial y lateral se observan dos tubérculos con superficies rugosas. Estas prominencias están dirigidas tanto en el sentido palmar como medialmente y lateralmente. Entre estas dos protuberancias, la superficie es levemente cóncava y rugosa. Estas estructuras no están presentes en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). Entre estas prominencias es visible un posible foramen nutricio. La parte más distal no está muy bien preservada, sin embargo se pueden observar las proyecciones ventrales de los cóndilos.

En vista medial, la superficie es rugosa y se observa el tubérculo medial de la superficie palmar. La superficie carece del surco que se observa en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). En vista lateral (Fig. 4.51B; Fig. 4.52B), como para la vista medial, es visible el tubérculo proximal de la superficie palmar.

En vista distal (Fig. 4.51D; Fig. 4.52D), el extremo está mal preservado, sin embargo parece ser un poco más alargado mediolateralmente que la parte media y podría haber tenido dos cóndilos articular para la falange ungueal.

4.8.3. Falange III-1

La primera falange del tercer dedo solamente está preservada la derecha (Fig. 4.51B, D-F; Fig. 4.52B, D-F; Tabla 7). En vista proximal, la superficie es cóncava y tiene un contorno levemente hexagonal, siendo el borde dorsal plano, los bordes medial

y lateral están divididos en una parte palmar recta y una parte dorsal que converge en el borde palmar, y este último es convexo transversalmente.

En vista dorsal (Fig. 4.51E; Fig. 4.52E), la diáfisis tiene contorno en forma de reloj de arena dado que es alargada mediolateralmente en la zona proximal y se va estrechando levemente en el medio para expandirse levemente distalmente, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). El borde proximal tiene forma a “W” con una leve protuberancia dirigida proximalmente. El borde distal forma un pequeño labio, creando proximalmente una pequeña fosa hiperextensora.

En vista palmar (Fig. 4.51F; Fig. 4.52F), se puede apreciar la forma levemente convexa del borde proximal. En la parte proximal se observan dos protuberancias muy distintas entre sí, una medial en forma de cresta, siendo mucho más larga que ancha, y una lateral de forma subrectangular, más expandida mediolateralmente que la medial, creando una especie de plataforma. En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) se observa la misma condición, aunque los tubérculos son más reducidos, mientras que *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) carece de dichos tubérculos. En la parte distal los cóndilos distales de aproximadamente igual tamaño y separados por un surco intercondilar poco profundo.

En vista medial, la superficie es plana. En la parte proximal, dorsalmente es visible la cresta medial que crea un reborde. En la parte distal, el cóndilo tiene contorno ovalado y no presenta la fosa para el ligamento colateral.

En vista lateral (Fig. 4.51B; Fig. 4.52B), la protuberancia palmar también está desarrollada lateralmente. El cóndilo distal también tiene un contorno ovalado, aunque es menos pronunciado que el medial. También en este caso no se observa la fosa para el ligamento colateral.

4.8.4. Falange III-2

En *Aucasaurus* es bien visible una segunda falange en el tercer dedo derecho, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012). Aunque no se preservó la parte más distal, y posiblemente tenía un contorno trapezoidal (Fig. 4.51B-F; Fig. 4.52B-F; Tabla 7).

En vista proximal, no es posible observar esa superficie dado que la falange se encuentra articulada con la falange anterior. Sin embargo, por la morfología de la superficie articular distal de la primera falange parecería que la superficie proximal de la falange II sea cóncava con una leve cresta en el medio.

En vista dorsal (Fig. 4.51E; Fig. 4.52E), la superficie es convexa mediolateralmente y levemente cóncava anteroposteriormente. El borde proximal presenta una leve proyección dirigida proximalmente. El extremo distal no se preservó.

En vista palmar (Fig. 4.51F; Fig. 4.52F), la superficie tiene un borde proximal convexo y en forma de labio que se articula entre los cóndilos distales de la falange I. Siempre proximalmente, y cerca de los bordes medial y lateral, son observables dos leves protuberancias. Distalmente, una depresión anticipa los cóndilos distales.

En vista medial (Fig. 4.51C; Fig. 4.52C), la superficie es plana aunque tiene una mayor inclinación de la lateral, dando un cierto grado de asimetría a la falange. En vista lateral (Fig. 4.51B; Fig. 4.52B), la superficie es recta dorsoventralmente y plana.

En vista distal (Fig. 4.51D; Fig. 4.52D), la superficie no se preservó, sin embargo presenta un contorno dorsal convexo y un borde palmar en forma de “W” implicando que existían dos cóndilos distales bien desarrollados, y por ende no era la falange ungueal.

4.8.5. Falange IV-1

La primera falange del dígito IV resulta ser (Fig. 4.48B-F; Fig. 4.49B-F; Fig. 4.51B, D-F; Fig. 4.52B, D-F; Tabla 7, 8), por su morfología, una falange ungueal. Alternativamente, *Aucasaurus* podría haber perdido (evolutivamente) la falange ungueal y la media se habría transformado en una falange ungueal. Si bien la vista proximal está oculta por la articulación con el metacarpiano IV, se puede deducir un contorno triangular, con el borde palmar plano y el medial y lateral que convergen dorsalmente, diferente de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) donde parece tener un contorno rectangular.

En vista dorsal (Fig. 4.48B; Fig. 4.49B; Fig. 4.51E; Fig. 4.52E), la falange tiene contorno triangular con el ápice apuntando distalmente. En la mitad de la superficie, una cresta se dirige proximodistalmente y separa la superficie medial de la lateral. Por su morfología se considera una falange ungueal.

En vista palmar (Fig. 4.48C; Fig. 4.49C; Fig. 4.51F; Fig. 4.52F), la superficie es convexa y se va haciendo levemente cóncava hacia el borde medial y lateral. Tanto en el borde proximomedial que en el borde proximolateral se observa una protuberancia que se dirigen levemente medialmente y lateralmente, respectivamente.

En vista medial y lateral (Fig. 4.48D, E; Fig. 4.49D, E; Fig. 4.51B; Fig. 4.52B), el contorno de la falange es de forma triangular. Ambas superficies son levemente cóncavas dorsoventralmente. En vista distal (Fig. 4.48F; Fig. 4.49F), el extremo tiene una forma esférica.

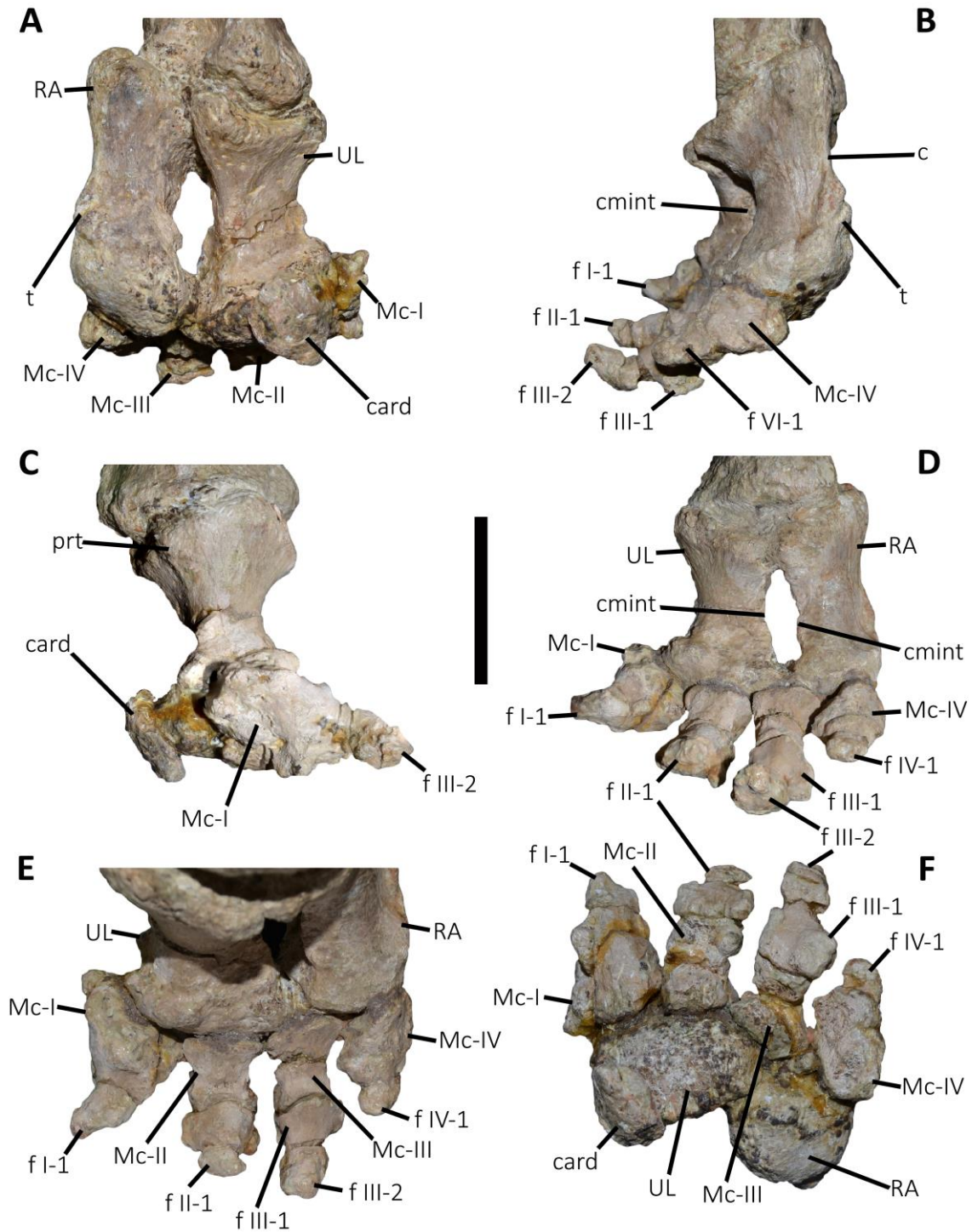


Figura 4.51. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Autopodio derecho en vista anterior (A), lateral (B), medial (C), posterior (D), proximal (E), y distal (F). Escala: 5 cm.

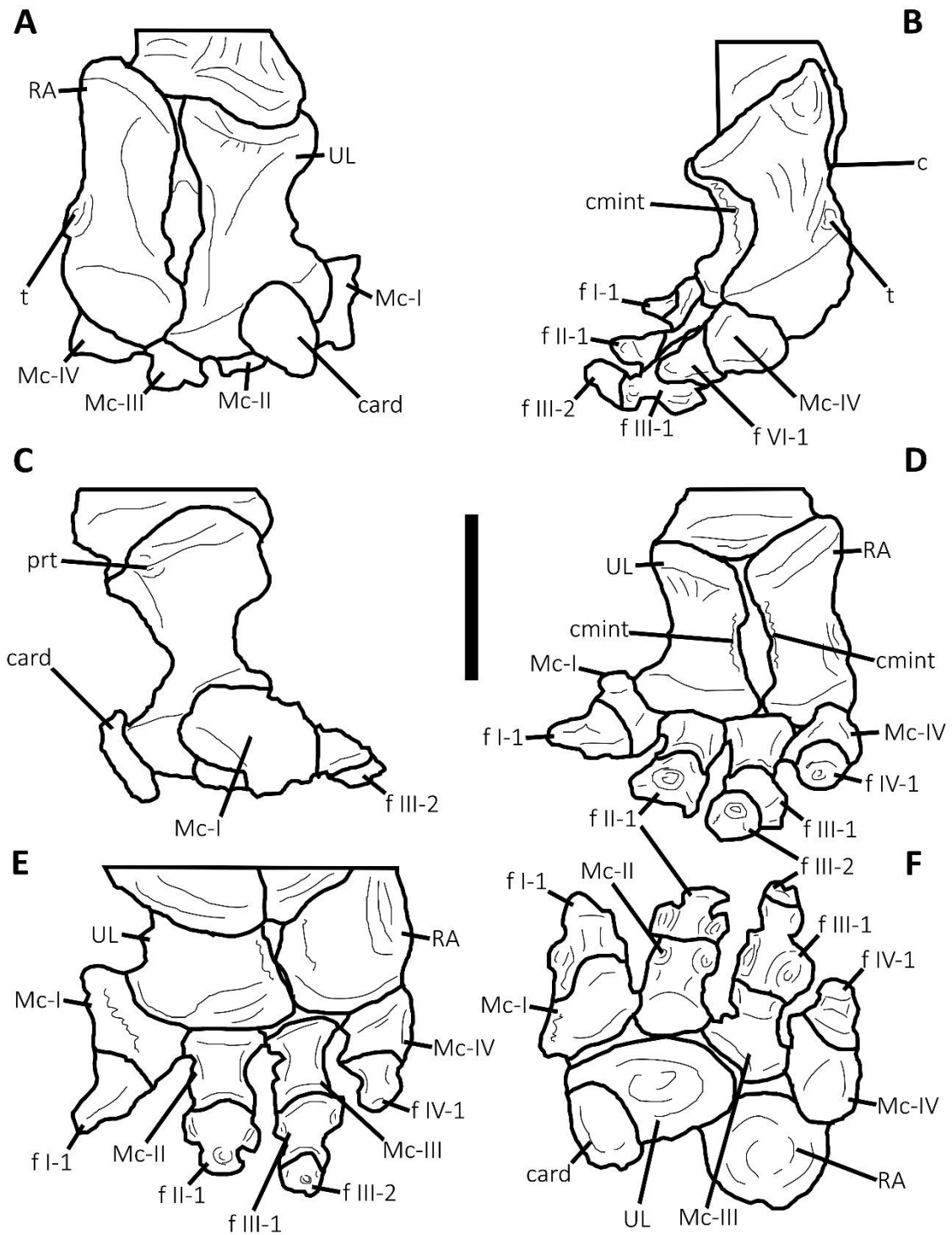


Figura 4.52. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Autopodio derecho en vista anterior (A), lateral (B), medial (C), posterior (D), proximal (E), y distal (F). Dibujo interpretativo. Escala: 5 cm.

4.9. Ilión

Ambos iliones (Fig. 4.53A-E; Fig. 4.54A, B; Tabla 9) se preservaron. El derecho se encuentra articulado con parte de la serie vertebral sacra, mientras que el izquierdo fue desarticulado durante el proceso de preparación en el laboratorio. Este último se preservó sólo parcialmente careciendo de la parte ventral de la hoja preacetabular, parte de la hoja postacetabular, y la cresta supracetabular. Además, el pedúnculo isquiático quedó articulado con el sacro, mientras que el pedúnculo púbico se separó completamente del ilion.

En vista dorsal (Fig. 4.53A), el ilion en *Aucasaurus* es casi recto anteroposteriormente en su parte dorsal, sin presentar la curvatura lateral de la región anterior observada en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) o en la región anterior y posterior en *Allosaurus* (UMNH PV 5410). Sin embargo, se puede apreciar la leve concavidad dorsoventral de la hoja acetabular. En esta vista se destaca la cresta supracetabular que sobre sale arriba del acetábulo como una capucha. También se puede observar el proceso ventral de la hoja preacetabular, dirigido levemente lateralmente. El ilion de *Aucasaurus* no muestra la inclinación dorsolateral de la región ventral de la hoja postacetabular como *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) y *Vespersaurus* (Langer et al., 2019).

En vista anterior (Fig. 4.53B), el proceso anteroventral de la hoja preacetabular está dirigido lateralmente, creando reducido pasaje para el *M. puboischiofemoralis internus 2*, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). El borde anterior de la hoja preacetabular es muy delgado, solamente en la mitad dorsal es levemente más grueso en correspondencia de las crestas dorsales observadas medialmente y lateralmente. Además, el borde anterior se presenta dorsoventralmente

recto como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, y diferente de *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde es lateralmente convexo. La fosa *cuppediticus* para el anclaje de *M. puboischiofemoralis 1* es muy reducida como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), el Abelisauridae indet. MMCh PV 69 y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, y diferente de la más amplia fosa observada en los tetanuros (e.g. Madsen, 1976; Brochu, 2003; Coria y Currie, 2016).

En vista lateral (Fig. 4.53C; Fig. 4.54A), el ilion es mucho más largo que alto con un contorno rectangular, característica observada también en otros abelisáuridos como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), el Abelisauridae indet. MMCh PV 69 y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. De hecho, la proporción entre el alto del ilion, desde el borde de la cresta supracetabular hasta el borde dorsal (en vista lateral) y el largo anteroposterior es de 0,29. Valores similares los encontramos en todos los taxones sobre mencionados que van entre los 0,29 y 0,31. Diferente de *Carnotaurus* (que entre los abelisáuridos muestra una relación mucho más baja) que tiene un valor de 0,24, o de los noasáuridos como en *Masiakasaurus* y *Elaphrosaurus* donde vemos valores más bajos (0,26). Finalmente, esta relación observada en *Aucasaurus* y otros abelisáuridos difiere de valores más alto observados en terópodos tempranos como *Herrerasaurus* (0,56) y *Dilophosaurus* (0,46) o en los tetanuros que van desde 0,34 en *Torvosaurus* a 0,42 en *Sinraptor*. El valor calculado en *Aucasaurus* es superior también a otros terópodos como *Coelophys* (0,20) y Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 (0,22).

La superficie lateral de la hoja ilíaca es totalmente cóncava, profundizándose dorsalmente a los dos pedúnculos. Estas concavidades están separadas por un leve abultamiento ubicado dorsalmente a la cresta supracetabular y dorsoventralmente dirigido, que separa un área anterior y otra posterior donde se originan los *M. iliofibularis* y *M. iliofemoralis externus* (Carrano and Hutchinson, 2002). A diferencia de *Aucasaurus*, en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MHNK 04 (Zitouni et al., 2019) dicho engrosamiento es mucho más marcado, y más aún en algunos tetanuros y tyrannosauroides (e.g. *Allosaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Gorgosaurus*, *Stokesosaurus*; Benson, 2008), mientras que es visible apenas en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). El borde anterior de la hoja preacetabular está parcialmente roto en su parte media y dorsal, pero probablemente el contorno habría sido sigmoideo. No se observan las rugosidades de la superficie en esta zona como las presentes en *Majungasaurus* (dicha rugosidad es debida probablemente al anclaje del *M. iliotibialis 1*; Carrano and Hutchinson, 2002). Ventralmente, el borde anterior termina casi a nivel del punto de origen del pedúnculo púbico, en un proceso en forma de gancho para el anclaje del músculo *M. puboischiofemoralis internus 2* (Carrano and Hutchinson, 2002). Este proceso es visible en todos los neoterópodos, aunque en *Aucasaurus*, *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69 (aunque parcialmente roto) se dirige posteroventralmente, mientras que en los tetanuros ese mismo proceso se dirige más ventralmente. En consecuencia, en *Aucasaurus* y el resto de los abelisauroideos el borde anterior presenta una inflexión del borde anterior más marcada que en los tetanuros. En *Aucasaurus* la muesca preacetabular está muy cerrada, por ende el proceso ventral en forma de gancho de la hoja preacetabular se encuentra cerca del pedúnculo púbico. Esta condición conlleva que el borde ventral de la hoja preacetabular entre el pedúnculo

púbico y el proceso anteroventral, presenta un ángulo inferior a 50°, como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el Abelisauridae indet. MMCh PV 69 y varios tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Murusraptor* y *Tyrannosaurus*, aunque en estos taxones es debido a la fuerte inclinación anterior del pedúnculo púbico), y diferente de *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y algunos tetanuros (e.g. *Torvosaurus*) que presentan un ángulo de 60° o mayor. La hoja preacetabular en *Aucasaurus* tiene un desarrollo anteroposterior reducido como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69, respecto a *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 donde es más larga. De hecho en *Aucasaurus*, *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) la relación entre la hoja postacetabular y la hoja preacetabular es más de 2, mientras que en los otros ceratosaurios es alrededor de 1,4.

En *Aucasaurus*, el borde dorsal es recto como en todos los abelisauroideos (excepto para *Elaphrosaurus*, *Limusaurus* y *Eoabelisaurus*; Xu et al., 2009; Rauhut y Carrano, 2016; MPEF PV 3990) que se conoce el ilion y en varios tetanuros como *Mapusaurus* (MCF-PVPH-108.128) o algunos oviraptosaurios (Lü et al., 2013). Esta condición difiere de algunos terópodos tempranos (e.g. *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*) y algunos tetanuros (e.g. *Murusraptor*, *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*) que lo tienen convexo. Entre los abelisaúridos, *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) es el único en tener un borde dorsal convexo, y probablemente también el Abelisauridae indet.

MHNM KK 04 parece tener el mismo grado de convexidad (aunque la preservación parcial de dicho borde impide una evaluación exhaustiva). Sin embargo en la parte más anterior, el borde dorsal del ilion de *Aucasaurus* es similar a *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, debido a que esa zona es escasamente convexa, mientras que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237 y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69 esta convexidad es más marcada. La parte más posterior del borde dorsal es escasamente convexa, como en *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237 y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, y diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007) donde dicha convexidad es mucho más marcada. En *Aucasaurus*, los bordes dorsal, posterior y ventral del ilion presentan un reborde, más marcado y con superficie rugosa en las esquinas anterodorsal, posterodorsal y posteroventral, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237 y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, y ausente en todos los otros terópodos incluso otros abelisáuridos donde se conoce el ilion (e.g. *Majungasaurus*, MHNM KK 04; Carrano, 2007; Zitouni et al., 2019). En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), el reborde es poco acentuado y visible solamente sobre el borde dorsal del ilion. Este reborde está ornamentado por estrías que cambia en base a la posición, siendo dirigidas anteroposteriormente a lo largo de los bordes dorsal y ventral, mientras que en las esquinas anterodorsal, posterodorsal y posteroventral son oblicuas, y por último son dirigidas dorsoventralmente en el borde posterior.

La superficie lateral de la hoja postacetabular es levemente rugosa (Fig. 4.53C), probablemente es la zona de anclaje de *M. flexor tibialis externus* (Carrano y Hutchinson, 2002). El borde posterior de la hoja postacetabular y el borde dorsal se unen dorsalmente a formar un proceso dirigido posteriormente, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-237 y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820. Sin embargo, en *Aucasaurus* y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) dicho proceso es hiperdesarrollado. Además, en *Aucasaurus* el borde posterior tiene perfil ondulado siendo en su mitad dorsal cóncavo y su mitad ventral convexo, como otros abelisauroideos. A diferencia de *Aucasaurus*, en *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MHNM KK 04 (Zitouni et al., 2019) la parte dorsal del borde posterior tiene una concavidad dorsal menos profunda, y esta última tiene una extensión dorsoventral inferior a la mitad del borde entero. El perfil ondulado del borde posterior de *Aucasaurus* difiere de *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010) que es totalmente cóncavo. La repisa lateral no se asoma dorsolateralmente como observado en los *Coelophysis* (Colbert, 1989) y los noasáuridos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Vespersaurus*, *Limusaurus*, *Masiakasaurus*). El borde ventral de la repisa *brevis* lateral tiene contorno cóncavo como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MHNM KK 04 (Zitouni et al., 2019), y diferente de un contorno recto o levemente convexo presente en los tetanuros (e.g. *Torvosaurus*, *Allosaurus*). La esquina posteroventral de la hoja posacetabular está posicionada muy ventralmente así que el borde posterior tiene un mayor alto dorsoventral que la parte más anterior de la hoja postacetabular, como en *Genusaurus*

(Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y el Abelisauridae indet. MHNM KK 04 (Zitouni et al., 2019). Esta condición difiere de la forma rectangular de *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) o lo que se observa en algunos terópodos tempranos (e.g. *Coelophysis* y *Dilophosaurus*) y tetanuros (e.g. *Torvosaurus*, *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*) donde la hoja postacetabular se reduce posteriormente. Queda expuesta lateralmente la parte anterior del borde ventral de la repisa medial de la fosa *brevis*, condición observada también en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69, pero diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde queda ocultada por la repisa *brevis* lateral. En *Aucasaurus* el pedúnculo púbico es levemente de mayor tamaño respecto al pedúnculo isquiático, como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69. Sin embargo, esta condición es diferente de los tetanuros donde la diferencia de tamaño entre los pedúnculos es mucho más grande (e.g. Madsen, 1976; Britt, 1991; Brochu, 2003; Coria y Currie, 2016). En *Aucasaurus*, el pedúnculo púbico está totalmente fusionado al pedúnculo iliaco del pubis, eso dificulta observar los límites de la articulación entre ilion y pubis. Sin embargo, una leve cicatriz podría ser el contacto entre estos dos huesos, en este caso el pedúnculo púbico tiene una inclinación anteroventral. El pedúnculo púbico se proyecta ventralmente a la misma altura que el pedúnculo isquiático como en otros neoterópodos, pero diferente de *Elaphrosaurus* y los tetanuros que presentan un pedúnculo púbico que supera

ventralmente el pedúnculo isquiático (e.g. Britt, 1991; Currie y Zhao, 1993; Brochu, 2003; Rauhut y Carrano, 2016). Esta condición también difiere de *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), donde el pedúnculo isquiático supera ventralmente el pedúnculo púbico. El pedúnculo isquiático está dirigido posteroventralmente respecto el eje anteroposterior del ilion. La parte que articula con el pedúnculo iliaco del isquion es más estrecha anteroposteriormente que el pedúnculo iliaco del isquion mismo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820. Esta condición hace presuponer un tipo de articulación de tipo “*peg and socket*”, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y otros abelisauroideos (Carrano y Sampson, 2008; Méndez et al., 2014). La cavidad acetabular está compuesta por más de dos cuartos por los pedúnculos del ilion. Sin embargo, hay pequeñas diferencias entre el pedúnculo isquiático y el púbico, debido a que en el primero la superficie interna a la cavidad acetabular está totalmente expuesta lateralmente, mientras que para el segundo se forma un labio en el borde posterior de la superficie lateral que oculta la superficie interna, como en *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 donde es visible la superficie articular interna. Cabe destacar que la superficie interna del pedúnculo isquiático junto con la superficie interna del pedúnculo iliaco del isquion es discontinua, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820. Esta superficie podría ser considerada un antitrocánter (Raath, 1977; Méndez et al., 2014). La cresta supracetabular está expuesta dorsolateralmente a la cavidad acetabular, tiene forma de capucha con contorno lobulado, está dirigida posteroventralmente y posicionada entre la

mitad anterior del acetábulo y la parte posterior del pedúnculo púbico, como en *Herrerasaurus* (Novas, 1993), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Serenó, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820, pero diferente de *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) y *Vespersaurus* (Langer et al., 2019) donde está dirigido ventralmente.

En vista medial (Fig. 4.54B), se pueden contar en el ilion izquierdo por lo menos sei marcas de articulación de los procesos transversos/sacros. En el derecho se cuentan seis procesos transversos fusionados con la hoja preacetabular (los primeros dos sólo parcialmente). Cabe destacar que en *Aucasaurus*, la primera marca en la pared interna del ilion es del proceso transversal implicando una costilla libre y no fusionada al ilion, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007). La hoja preacetabular presenta diferencias entre la parte dorsal y ventral. El borde dorsal, presenta una cresta gruesa que desde la esquina dorsoanterior se dirige posteriormente y se conecta con la parte dorsal del primer proceso transversal. Otra leve cresta es presente más ventralmente, que también desde el borde anterior se dirige posteriormente y se conecta con la parte media del primer proceso transversal. Ambas crestas parecen ausentes en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Entre el borde dorsal y la última cresta mencionada, la superficie es cóncava. La mitad ventral de la hoja preacetabular es levemente cóncava, muy delgada y va aumentando levemente en espesor hacia el proceso anteroventral. El borde dorsal presenta a lo largo de toda su longitud varias estrías dirigidas anteroposteriormente, y son más marcadas en el extremo anterior y en el extremo posterior. La parte media del ilion es visible parcialmente en el ilion izquierdo, y es lisa sin rugosidades y sin aberturas neumáticas, diferente de iliones más neumáticos observados en algunos megaraptóridos (e.g. Sereno et al., 2008; Coria y

Currie, 2016). No es visible el borde dorsal del acetabulum, dado que en el izquierdo no se preservó y en el derecho está ocultado por las vértebras sacras. La repisa medial de la fosa *brevis* empieza dorsalmente en la parte posterior, a aproximadamente 2 cm. desde el borde dorsal, mientras que anteriormente se posiciona por debajo de los procesos transversos de las cuarta, quinta y sexta vértebras sacras. Probablemente las costillas sacras de estas vértebras articulaban con la superficie medial de la repisa misma. El borde ventral de la repisa medial es convexo posteriormente y se convierte en recta hasta donde se une con el pedúnculo isquiático, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de *Majungasaurus* (Carrano, 2007), donde en la parte más anterior es cóncava.

En vista posterior (Fig. 4.53D), la repisa lateral de la fosa *brevis* es dorsoventralmente recta como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de una repisa lateral convexa observada en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820. La repisa lateral de la fosa *brevis* está expuesta levemente más lateralmente en su parte ventral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y probablemente *Genusaurus* (Accarie et al., 1995). Esta característica, sumada al hecho que también el proceso ventral de la hoja preacetabular está dirigido lateralmente, acentúa la concavidad de la parte ventral de la pared lateral del ilion. La fosa *brevis* va profundizándose posteriormente, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista ventral (Fig. 4.53E), la repisa lateral y medial de la fosa *brevis* divergen posteriormente eso implica que la fosa va desanchándose hacia la parte posterior, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (Carrano y Sampson, 2008),

Masiakasaurus (Carrano et al., 2011), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 y algunos tetanuros (e.g. *Torvosaurus*, *Megalosaurus*; Carrano y Sampson, 2008). La mencionada fosa es el sitio de anclaje para el *M. caudofemoralis brevis* (Carrano y Hutchinson, 2002). En esta vista se observa una cresta que va desde la superficie lateral del pedúnculo isquiático hasta la superficie medial de la hoja iliaca, y que separa la fosa *brevis* del acetábulo. Dicha estructura es visible también en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820, y diferente de algunos tetanuros y *Majungasaurus* donde esta cresta es ausente (Wilson et al., 2003).

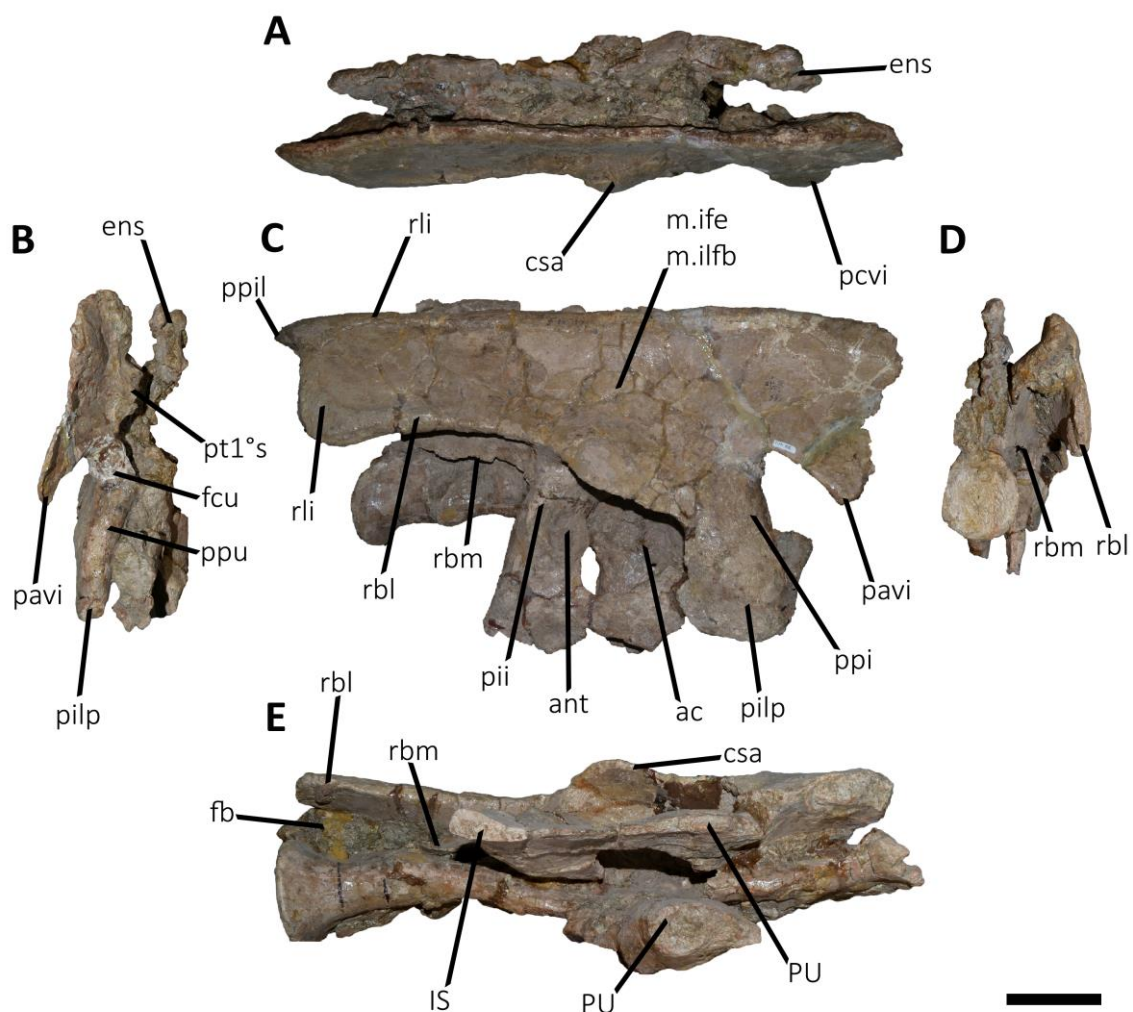


Figura 4.53. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Ilion derecho en vista dorsal (A), anterior (B), lateral (C), posterior (D), y ventral (E). Escala: 10 cm.

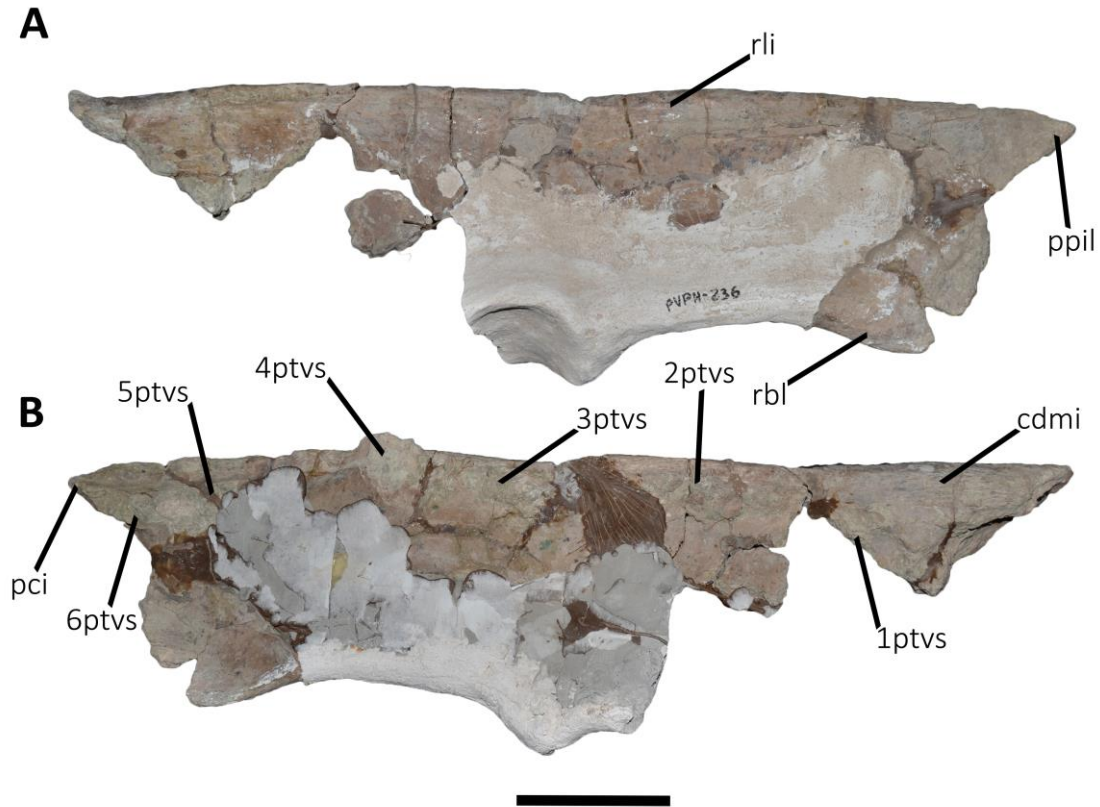


Figura 4.54. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Ilion izquierdo en vista lateral (A), y medial (B). Escala: 10 cm.

4.10. Pubis

Ambos pubis están preservados parcialmente (Fig. 4.53B, C; Fig. 4.55A-H; Fig. 4.56A-D; Tabla 10). Los pedúnculos iliacos están fusionados con los pedúnculos púbicos de los iliones, por lo tanto no se puede observar la superficie proximal y que tipo de contacto había entre estas dos partes (Fig. 4.53C; Fig. 4.55B). La fusión del pubis con el ilion se observa también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 y el *Abelisauridae* indet.

MMCh PV 69, y diferente de otros abelisauroideos donde no hay fusión (e.g. *Elaphrosaurus*, *Majungasaurus*).

En vista anterior, el pedúnculo iliaco es más ancho en su parte más proximal (Fig. 4.53B). Los vástagos de los pubis están preservados parcialmente, separados entre sí y son curvados medialmente (Fig. 4.55A; Fig. 4.56A), por ende cóncavos lateralmente, como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69. Hay una marcada rugosidad de contorno ovalado en el borde proximolateral del vástago, probablemente se anclaba la parte más distal del *M. ambiens* (Hutchinson, 2001a) (Fig. 4.55B; Fig. 4.56B).

En vista lateral, el pedúnculo iliaco tiene un contorno casi cuadrangular (Fig. 4.53C). Su parte más proximal tiene una sección transversal triangular. No es posible distinguir bien la sutura entre el pedúnculo iliaco del pubis y el pedúnculo púbico del ilion, debido a la fusión entre estos dos. Dicha fusión impide observar el tipo de articulación entre estos dos huesos que en algunos abelisauroideos es de tipo “*peg and socket*” (Wilson et al., 2003; Carrano, 2007; Carrano y Sampson, 2008; Carrano et al., 2011). Sin embargo, una leve diferencia en la textura de la superficie marca una probable sutura dirigida antero-distal/postero-proximal. La participación a la cavidad acetabular es de aproximadamente un cuarto de la superficie total, y abarca la parte anteroventral de la misma. En su parte más posterior de la sutura es visible un leve abultamiento de la superficie, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y probablemente en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Es visible la protuberancia rugosa para el anclaje del *M. ambiens* en el borde proximoanterior del pedúnculo iliaco, y posteriormente a dicha protuberancia hay un área cuadrangular con superficie rugosa,

como en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820, el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69 y tetanuros como *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003). Sin embargo, en *Ceratosaurus* (USNM 4735) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) la sobre mencionada protuberancia es mucho más desarrollada. Distalmente a dicha estructura, la superficie se convierte en levemente cóncava como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), aunque en este último dicha concavidad es más marcada. El foramen obturador es relativamente grande (Fig. 4.55B). Sin embargo, no se puede deducir si estuviera cerrado posteriormente o distalmente, debido a la no preservación de esta parte. Pese a no estar preservado del todo, el foramen obturador de *Aucasaurus* es más grande que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69, teniendo un tamaño parecido a *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820. El foramen obturador parecía tener un contorno ovalado y el eje mayor está dirigido anteroproximal/posterodistal. En *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), se puede observar la misma morfología que *Aucasaurus*, pero aparentemente con una orientación más horizontal del foramen. Se puede observar que el borde proximomedial del pedúnculo isquiático (parte ventral del acetábulo) está expuesto más proximalmente que el borde latero-proximal (Fig. 4.55B), como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820. Entre el vástago y la parte distal del pedúnculo isquiático hay un escalón, creando un salto abrupto entre la diáfisis y el pedúnculo isquiático, como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48),

Carnotaurus (MACN-PV-CH 894), Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69. El delantal púbico, preservado sólo parcialmente, se conecta proximalmente con la parte distal del pedúnculo isquiático y se dirige disto-medialmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69. *Aucasaurus* carece de la fuerte inclinación anterior del vástago del pubis respecto a *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), y también presentando un pubis más vertical que *Coelophysis* (Raath, 1977; Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237, Abelisauridae indet. MCF-PVPH- 820 y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69.

En vista medial (Fig. 4.55C; Fig. 4.56C), el pedúnculo ilíaco muestra una cresta dirigida anteroproximalmente-posterodistalmente y en su parte más distal termina con un tubérculo (visible en el izquierdo), como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Además, anteriormente al pedúnculo isquiático (más claro en el derecho), la superficie es levemente cóncava y rugosa. La superficie medial del pedúnculo isquiático es levemente cóncava, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El delantal púbico desde el extremo distal del pedúnculo se dirige medialmente.

En vista posterior, la superficie que participa a la concavidad acetabular tiene forma triangular, siendo la parte más ancha medio-lateralmente, en proximidad de la sutura con el pedúnculo púbico del ilion, y la parte más estrecha en correspondencia de la articulación con el pedúnculo púbico del isquion, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El contacto con el isquion no es muy claro debido a la fusión con este último, sin embargo en el derecho es visible una posible

sutura que marca la articulación. La parte distal al foramen obturador es muy delgada mediolateralmente y se preservó solamente un fragmento de forma rectangular. Se puede apreciar como el delantal púbico se dirige medialmente (Fig. 4.55D; Fig. 4.56D).

La fragmentación del vástago del pubis permite ver la sección transversal a varios niveles, siendo en forma de gota a lo largo de toda su longitud, con la parte más ancha ubicada lateralmente y la parte más fina ubicada en correspondencia del delantal púbico, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Sin embargo, se presenta más delgada mediolateralmente en la parte más distal, debido a que el mismo delantal púbico se va ampliando mediolateralmente hacia la parte distal, la misma morfología es visible en *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820.

Los pies púbicos de los dos pubis están fusionados entre sí (Fig. 4.55E-H), sobre todo en la parte posterior y ventral como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69, pero diferente de lo observado en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 donde no están fusionados. En vista lateral (Fig. 4.55B, C), se observan dos crestas con superficies rugosas, una que empieza en el borde anterior del pie púbico, baja levemente ventralmente y recorre horizontalmente el pie hasta llegar a la parte más posterior. A lo largo de dicha cresta hay una marcada rugosidad debido a la presencia de varios tubérculos. La segunda cresta procede desde el vástago del pubis y confluye anteriormente en la cresta ventral. Entre estas dos crestas la superficie es levemente cóncava. Estas crestas producen que la superficie lateral sea cóncava, y dicha morfología se observa también en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002, 2011), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH

894), el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 y los tetanuros no celurosaurios (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*). A diferencia es ausente en *Dilophosaurus*, en los celofísidos y celurosaurios (e.g. *Coelophysis*, *Tyrannosaurus*) (Welles, 1984; Colbert, 1989; Brochu, 2003). El borde anterior de ambas partes del pie púbico es oblicuo dirigido anteroproximalmente-posterodistalmente, y tiene una superficie altamente rugosa. Cabe destacar que el largo anteroposterior del pié púbico en *Aucasaurus* es similar al de *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), lo cual es mayor que *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, pero inferior a lo que se observa en *Herrerasaurus* (Novas, 1993) y los tetanuros. Sin embargo, *Aucasaurus* posee la mitad anterior del pie púbico mucho más larga que la parte posterior, como en el Abelisauridae indet. MPCN PV 69. Condición diferente de *Herrerasaurus* (Novas, 1993), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*). En la región posterior del pie púbico hay un tubérculo que crea un escalón. Esta estructura no se observa en ningún otro terópodo, y probablemente servía para el anclaje de algún tejido blando. En general, el pie púbico de *Aucasaurus*, como *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, presenta una menor robustez cuando comparado con *Herrerasaurus* (Novas, 1993) y *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017). En vista anterior (Fig. 4.55E), se observa como el vástago desaparece en el pie púbico. En el último tercio del vástago, el delantal púbico se desancha levemente, para poder unirse con el correspondiente opuesto y formar la sínfisis púbica (aunque probablemente estaban en contacto desde una zona más proximal). La superficie del pie púbico justo por debajo del delantal es cóncava creando

una abertura, como en *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69 y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. La superficie medial del pie púbico distalmente a dicha abertura es plana y contacta el correspondiente opuesto. En vista dorsal (Fig. 4.55F), la cresta que forma el delantal púbico llega hasta una distancia de 4 cm del borde anterior, como en *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. En vista ventral (Fig. 4.55G), la superficie es muy rugosa y convexa mediolateralmente y anteroposteriormente. Los dos extremos distales de ambos pubis forman una única estructura con contorno con forma de corazón, siendo la parte anterior la más ancha y que se va estrechando posteriormente. Esta morfología se observa también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y probablemente también en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. En vista posterior (Fig. 4.55H), el borde posterior del vástago de pubis es angosto, esta condición difiere de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 donde el mismo borde es mucho más robusto. En esta vista se pueden observar las crestas de la superficie lateral. En el extremo más posterior del pie púbico es visible un escalón que tiene forma de tubérculo con superficie rugosa, ausente en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y cualquier otro terópodo.

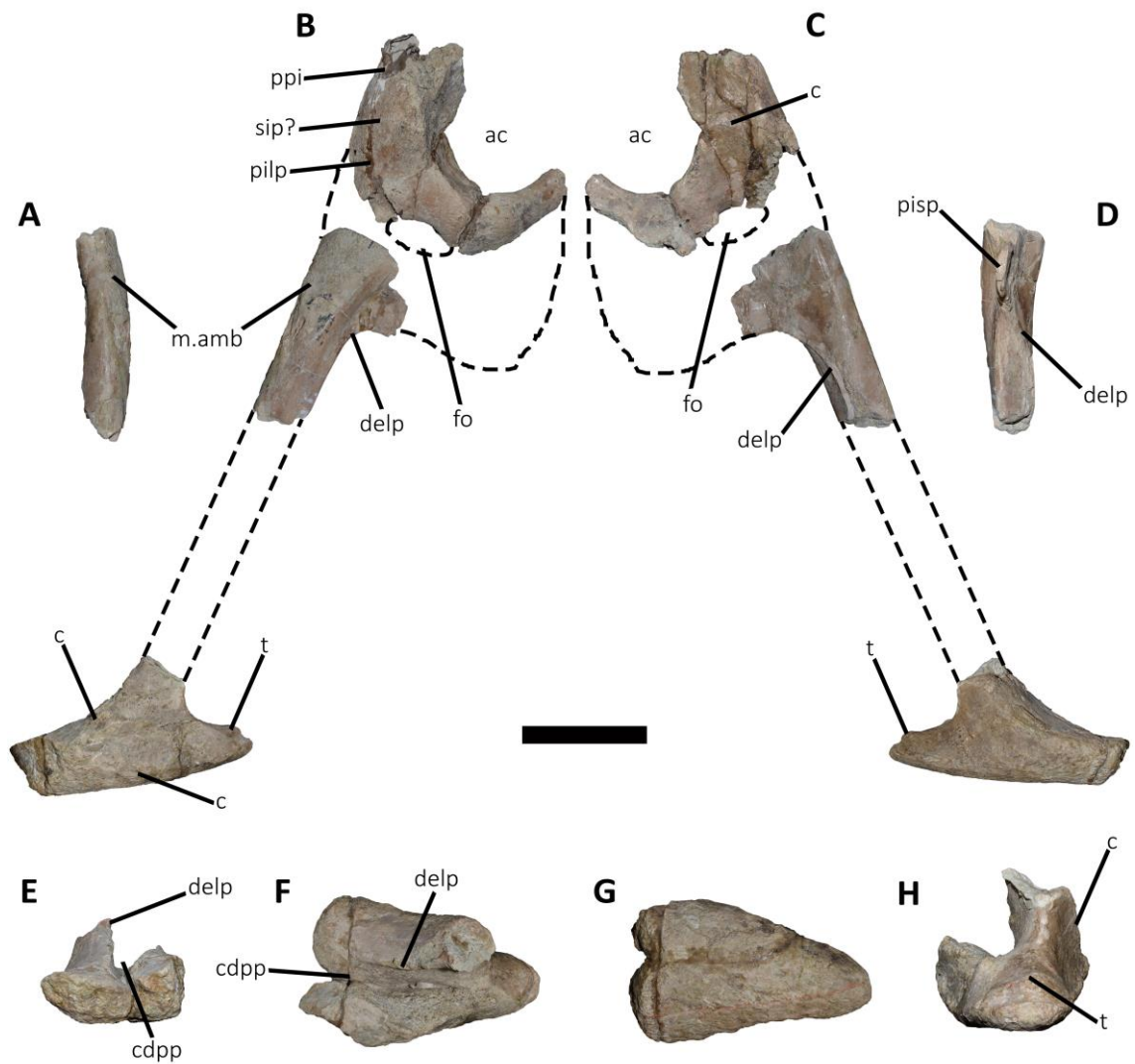


Figura 4.55. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Pubis izquierdo y pie púbico en vista anterior (A, E), lateral (B), medial (C), posterior (D, H), dorsal (F), y ventral (G). Escala: 10 cm.

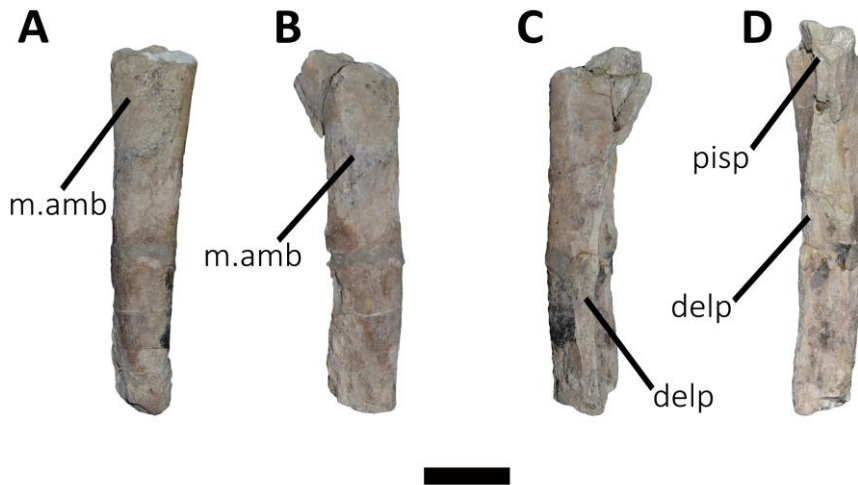


Figura 4.56. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Vástago del pubis derecho en vista anterior (A), lateral (B), medial (C), y posterior (D). Escala: 5 cm.

4.11. Isquion

Ambos isquiones se preservaron desarticulados de la pelvis pero fusionados entre sí por casi toda su longitud (Fig. 4.57A-F; Tabla 10), solamente están separados en su parte más proximal, en correspondencia del pedúnculo púbico e iliaco, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) están separados hasta la parte más distal del pie isquiático. Ambos isquiones se rompieron a la altura del pedúnculo púbico. De hecho los pedúnculos púbicos e iliacos de los isquiones están fusionados con el pedúnculo isquiático del ilion y con el pedúnculo isquiático del pubis (Fig. 4.53C; Fig. 4.57A). Aunque los vástagos estén fusionados, es visible la sínfisis tanto anteriormente como posteriormente.

En vista anterior (Fig. 4.57B), los bordes laterales de los isquiones son levemente cóncavos, debido a la orientación lateral de los pedúnculos iliacos y a un mayor ancho transversal del vástago en correspondencia del pie, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) (solamente visible en la parte proximal) y *Carnotaurus*

(MACN-PV-CH 894). La unión distal de los pedúnculos púbicos produce una cresta muy marcada que va disminuyendo de espesor distalmente y termina en una fosa, como en *Elaphrosaurus* (aunque en este último la fosa distal no es tan amplia como *Aucasaurus*), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894; que pero carece de la cresta), y ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Masiakasaurus* (Carrano, 2011). Distalmente donde terminan los pedúnculos púbicos (y a pesar de la cresta medial), la superficie anterior de los dos isquiones fusionados se convierte en cóncava, marcando una depresión extendida proximodistalmente, como en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002; Carrano, 2011), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820. De hecho, la sección transversal de los vástagos de los isquiones en esa zona tiene forma a “U”. Dicha morfología no está presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), debido a la falta de fusión de las diáfisis de los isquiones. Anteriormente a la fosa distal, la unión de las dos partes del pie isquiático forman un proceso dirigido anteriormente como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) y *Masiakasaurus* (Carrano, 2011). Este proceso no visible en *Viavenator* y *Carnotaurus* porque no se preservó. Lateralmente a dicho proceso es visible una leve fosa por cada lado, ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016). El pie isquiático se ensancha lateralmente, como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano, 2011), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista posterior (Fig. 4.57C), proximalmente la separación de los pedúnculos ilíacos produce una fosa con forma de hendidura que se va cerrando distalmente, como en *Masiakasaurus* (Carrano, 2011) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dicha fosa se cierra completamente a aproximadamente 30 cm del borde posterior del pie isquiático,

de este punto hasta casi el final del vástago la superficie es convexa. El pedúnculo ilíaco se presenta de contorno triangular con la parte más ancha en correspondencia de la articulación con el pedúnculo isquiático del ilion, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. La sínfisis de los vástagos de ambos isquiones a nivel de la parte proximal del pie isquiático se convierte en una cresta que termina a una distancia de 5 cm del borde posterior del mismo, como en *Viavenator* (MAU PV LI 530; llega hasta el borde posterior) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Al final de la cresta se observa una pequeña área de la superficie proximal del pie isquiático de forma triangular, levemente cóncava y con textura rugosa, que está presente aunque más reducida en *Viavenator* y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano, 2011), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 carecen de la sobre mencionada morfología del pie isquiático. Además, la fusión de los vástagos y de los pies isquiáticos observada en *Aucasaurus* se observa solamente en *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), los demás terópodos presentan una fusión parcial o totalmente ausente (e.g. *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*).

En vista lateral (Fig. 4.57D, E), el borde proximal del pedúnculo púbico tiene contorno cóncavo, siendo parte de la articulación con el pubis. También el margen proximoanterior tiene contorno cóncavo, siendo parte del acetábulo. En la esquina proximoanterior del pedúnculo púbico se observa parte de la superficie que no articula con el ilion la cual es rugosa y visible debido a un pedúnculo isquiático del ilion más corto, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. En el

borde posterior del pedúnculo ilíaco y a aproximadamente 7 cm distalmente al contacto ilion-isquion, hay una protuberancia con superficie rugosa, presente también en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 (en estos últimos dos está mucho más marcada). Probablemente la misma protuberancia es visible también en el Abelisauroidea indet. MPMA 27-0001-02 (Méndez et al., 2014; trocánter isquiático?). Dicha protuberancia es donde se anclaba el *M. flexor tibialis internus 3* (Carrano y Hutchinson, 2002), y que parece ser muy poco desarrollado en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). El pedúnculo púbico es una lámina de hueso que se extiende anteriormente para fusionarse con el pubis. Si bien no está muy claro el contacto, parece tener una extensión anteroposterior menor al pedúnculo isquiático del pubis. A causa de una mala preservación en esa zona, no se puede apreciar la presencia de un proceso obturador, o de una muesca obturadora tal como se observa en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauroidea indet. MPMA 27-0001-02 (Méndez et al., 2014). En sección transversal, se observa que la parte central del pedúnculo púbico es más delgada respecto a la parte más posterior o respecto a la parte en contacto con el pubis. Toda la superficie lateral del pie isquiático presenta una rugosidad muy marcada. El vástago se va desanchando distalmente y presenta un borde anterior cóncavo y el anterior convexo. El pie isquiático tiene un importante desarrollo anteroposterior como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de un pie ausente o poco desarrollado en *Herrerasaurus* (Novas, 1993), *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y los tetanuros. Se puede observar el proceso anterior del pie isquiático.

En vista medial, la superficie de los pedúnculos púbicos es plana o levemente convexa, y presenta rugosidad en correspondencia del contacto con el ilion y el pubis.

En vista distal (Fig. 4.57F), el pie isquiático tiene forma pentagonal, siendo el borde posterior dirigido medio-lateralmente, de aquí los bordes laterales tienen una mitad posterior que divergen anteriormente, y la mitad anterior que converge anteriormente hasta unirse y terminar en el proceso anterior, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) que presenta la superficie distal del pie isquiático de contorno ovalado. En *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) se observa la misma morfología que *Aucasaurus*, aunque el proceso anterior no es visible porque esta parte del pie, en ambos taxones, está rota. La superficie es convexa tanto medio-lateralmente que antero-posteriormente. Sin embargo, es visible un surco a 3 cm del proceso anterior y que se extiende por aproximadamente 6 cm, la cual está marcando la sínfisis entre ambos pies isquiáticos. Una leve depresión es visible también en la parte media de la zona más posterior, marcando lateralmente ambos pies, levemente diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde, más que una depresión, se observa un leve surco. Así como la superficie distal, también los bordes laterales presentan una textura muy rugosa.

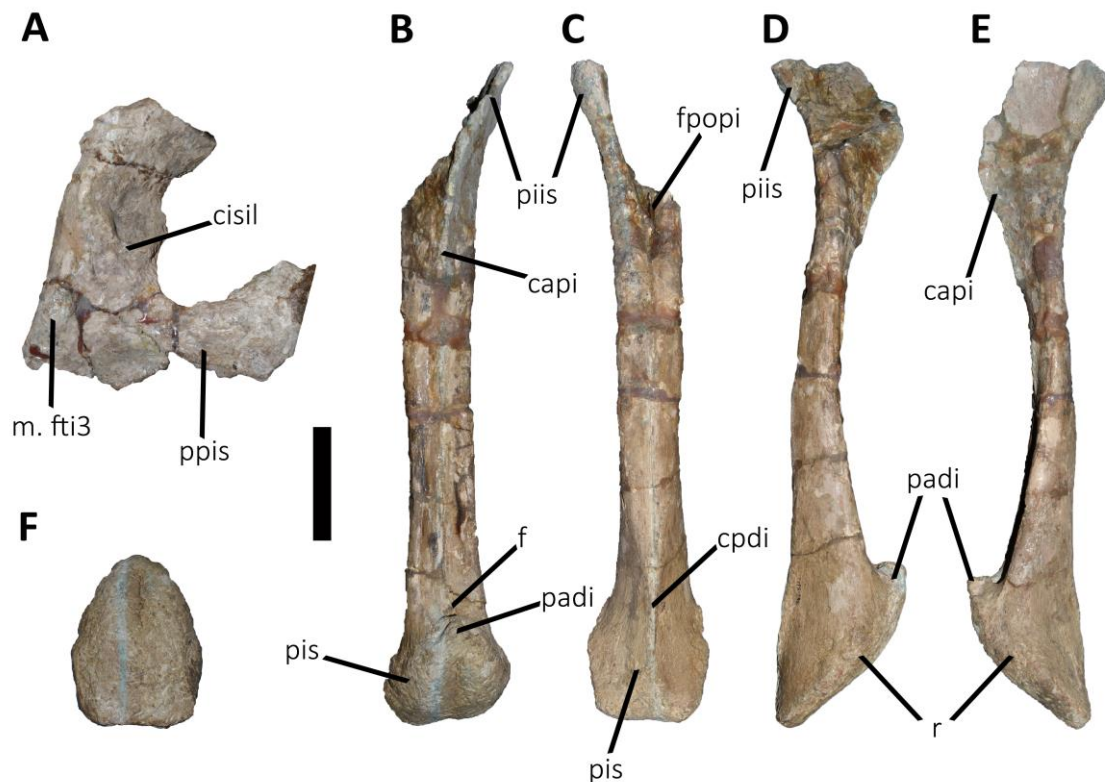


Figura 4.57. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Isquiones en vista lateral (A, D, E), anterior (B), posterior (C), y distal (F). Escala: 10 cm.

4.12. Fémur

Ambos fémures se preservaron, sin embargo fue reconstruido el tercio distal de la diáfisis del fémur derecho y el tercio medio de la diáfisis del fémur izquierdo (Fig. 4.58A-F; Fig. 4.59A-F; Tabla 11).

En vista proximal (Fig. 4.58A; Fig. 4.59A), la superficie de la cabeza femoral es plana aunque se observa una inflexión en la esquina posterolateral (posteriormente al trocánter mayor), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El borde anterior de la cabeza femoral muestra una prominencia con superficie rugosa dirigida anteriormente, como en *Coelophysis* (Colbert, 1984), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV

184) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que está ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauroida* indet. MTMPAL 2011.17 (Ósi y Buffetaut, 2011). El tercio proximal del fémur está dirigido a 45° anteromedialmente respecto al eje proximodistal, como en los ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Skorpiovenator*, *Abelisauroida* indet. MTMPAL 2011.17). Además, el cuarto proximal está inclinado distomedialmente, pero con un grado menor respecto lo que se observa en el *Abelisauridae* indet. OLPH-025 (Chiarenza y Cau, 2016), y de todos modos diferente de *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), que carecen de esta inclinación. *Aucasaurus*, no presenta el surco dirigido anteroposteriormente en la parte media de la superficie proximal, como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Dicho surco fue mencionado por Carrano et al. (2002) para *Masiakasaurus* y por Benson (2010) para *Megalosaurus bucklandii*, y presente también en *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) (en estos últimos dos es muy superficial y reducido en extensión).

En vista anterior (Fig. 4.58B; Fig. 4.59B), la comba del trocánter mayor no sobresale proximalmente siendo continua con la cabeza femoral, y la superficie posterolateral del mismo trocánter mayor es rugosa para el anclaje del *M. puboischiofemorales externi*, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauroida* indet. MTMPAL 2011.17 (Ósi y Buffetaut, 2011).

En vista posterior (Fig. 4.58C; Fig. 4.59C), la cabeza femoral presenta el tubérculo en el borde proximal mencionado previamente y una cresta subhorizontal a

3.5 cm del borde proximal. Esta última está ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El surco del ligamento oblicuo está dirigido medioproximalmente-laterodistalmente, y procura que el extremo medial de la cabeza esté torcido posteriormente creando una especie de labio, como en *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinosaurus* (MUC-PV-294) y *Skorpiovenator* (MMCH-PV-48), pero diferente del surco muy superficial sin tener el labio dirigido posteriormente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

Distalmente al trocánter mayor, siempre en vista posterior (Fig. 4.58C; Fig. 4.59C), a aproximadamente 6 cm, es visible una protuberancia con superficie rugosa, como en *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Esta marca es debida al anclaje del *M. ischiotrocantericus* (Carrano y Hutchinson, 2002). Lateralmente a esta última y ubicada en el borde lateral, el sitio de anclaje para el *M. iliofemoralis externus* es una protuberancia triangular con superficie rugosa, como en *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Entre esta protuberancia y el trocánter anterior, la superficie se presenta con textura rugosa.

En vista medial (Fig. 4.58D; Fig. 4.59D), la cabeza femoral tiene un contorno rectangular con su eje mayor dirigido próximodistalmente, termina distalmente con un escalón y el mismo borde distal es cóncavo, como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de una cabeza femoral con contorno esférico observada en *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294), o de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde la faceta articular de la cabeza femoral es más alargada transversalmente que proximodistalmente. Ambos fémures en

Aucasaurus no presentan la cresta dirigida transversalmente, ubicada en la superficie articular de la cabeza femoral, presente en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). En *Aucasaurus*, el borde distal de la cabeza presenta su esquina posteromedial de forma puntiaguda, mientras que la esquina lateroanterior termina en una cresta rugosa que desvanece en la diáfisis, medialmente al trocánter anterior. Esta condición es presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En estos últimos dos taxones esa cresta es separada de otra cresta rugosa por una leve concavidad y que se conecta proximalmente al trocánter anterior.

La diáfisis es casi recta sin presentar la curvatura hacia la parte posterior y lateral (Fig. 4.58D, E; Fig. 4.59D, E), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y probablemente también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dichas curvaturas se observan en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69 y el *Abelisauroida* indet. MTMPAL 2011.17 (Ósi y Buffetaut, 2011). La diáfisis tiene una sección triangular en el tercio proximal, ovalada en el tercio medio y casi rectangular en el tercio distal. La morfología del primer tercio es visible también en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69. Por ende, la forma triangular en sección de esa parte considerada por Brisson Egli et al. (2016) como una autapomorfía de *Velocisaurus*, pasa a ser un carácter con mayor distribución dentro de *Abelisauroida*. Además, los mismos autores comentan que la misma característica es presente también en *Masiakasaurus* y en ROM-64666 (Evans et

al. 2015) pero menos evidente que el ejemplar en cuestión. Se considera que la cresta anterior que da la forma triangular de la sección transversal (proximalmente) que Brisson et al. (2016) establecen como una autapomorfía, sea una hipertrofización de la “línea intermuscular anterior” (Carrano y Hutchinson, 2002), observable en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En los primeros dos taxones se observa un área triangular muy rugosa ubicada en la parte distal de la “línea intermuscular anterior” que se conecta con la cresta epicondilar medial. En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) la diáfisis mantiene una sección con forma de “D” en el tercio proximal y medio, convirtiéndose en rectangular en el tercio distal donde es presente la cresta epicondilar medial.

En *Aucasaurus* el trocánter anterior sobresale de la diáfisis y es un sexto de la longitud de la misma (Fig. 4.58B, D; Fig. 4.59B, D). Proximalmente, el trocánter anterior alcanza apenas el margen distal de la cabeza femoral, como en *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y resultando levemente más reducido que en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Además, en estos dos taxones el trocánter anterior presenta una extensión próximo-distal levemente mayor a *Aucasaurus* con respecto a la diáfisis, siendo un quinto de la misma. El trocánter anterior se presenta como un ala rectangular curvada anteromedialmente, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) que está dirigido anteriormente. El trocánter anterior está formado por un borde proximal levemente convexo, y un borde anterior que tiene una parte proximal sigmoidea y un parte distal oblicua terminando en una cresta que desvanece en la diáfisis (Fig. 4.58B; Fig. 4.59B), como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB

PV 184) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Un foramen es observable distalmente al trocánter anterior, como en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002) y *Velocisaurus* (MPCN PV 370). En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), los bordes son levemente diferentes, siendo el proximal muy convexo, y las dos partes del borde anterior son rectas. La superficie medial al trocánter anterior es cóncava. La superficie anterolateral del trocánter anterior es muy irregular, debido a la presencia de dos protuberancias rugosas, una en la parte proximal y la otra en la parte distal, entre las dos se forma una concavidad con superficie también altamente rugosa. La protuberancia distal se puede identificar como un trocánter accesorio y sitio de anclaje del *M. iliotrochantericus caudalis* (Fig. 4.58B; Fig. 4.59B). Cabe mencionar que un trocánter accesorio se observa también en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La rugosidad de la concavidad se expande disto-lateralmente y se conecta con una prominencia en forma de escalón, la repisa trocantérica, situado en el borde lateral y a aproximadamente a 15 cm. del trocánter mayor. La repisa trocantérica se separa en dos donde por un lado se extiende distalmente a lo largo del borde lateral (línea intermuscular lateral) como una cresta rugosa, que en su parte final se desplaza hacia la parte anterior y desaparece en la diáfisis. Por otro lado, continúa posteriormente y distalmente, y se conecta con la parte proximal del cuarto trocánter (Fig. 4.58B, E; Fig. 4.59B, E). La misma morfología es observable en los noasáuridos (e.g. *Masiakasaurus*, *Ligabueino*), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de la condición observada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y los terópodos tempranos (e.g. *Herrerasaurus* y *Dilophosaurus*) donde hay una verdadera repisa trocantérica.

El cuarto trocánter se proyecta posteriormente (Fig. 4.58C, E; Fig. 4.59C, E), como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69, mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) está dirigido posteromedialmente. Es una cresta convexa y menos desarrollada respecto los tetanuros, y tiene una extensión próximodistal de aproximadamente 10 cm. También es levemente menos desarrollado que *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), y pareciéndose más a *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dicha estructura es sitio de anclaje de los *M. caudofemorales* (Gatesy, 1990; Carrano y Hutchinson, 2002). De hecho, presenta un área rugosa de forma triangular ubicada proximalmente donde se anclaba el *M. caudofemoralis brevis*, presente también en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184; de forma más ovalada y plana) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), y ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Además, medialmente al cuarto trocánter es visible una depresión con superficie rugosa sitio de anclaje para el *M. caudofemoralis longus*, que se observa también en *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). Sin embargo, *Aucasaurus* carece de una cresta rugosa con forma de “C” que delimita dicha depresión y que se observa en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). En *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), esa cresta es apenas visible a causa de la mala preservación. Desde la parte distal del cuarto

trocánter parece desarrollarse una cresta rugosa que se extiende distalmente (línea intermuscular posterior).

La cresta epicondilar medial es amplia y se extiende anteromedialmente a lo largo del tercio distal de la diáfisis (Fig. 4.58B, D; Fig. 4.59B D). Si bien en *Aucasaurus* el extremo distal no está preservado en ambos fémures, es deducible que terminara con un contorno triangular en la parte más distal del cóndilo tibial. La cresta epicondilar medial probablemente era el sitio de anclaje del *M. femorotibialis internus* (Carrano y Hutchinson, 2002). Una cresta es visible en la parte proximal de la cresta epicondilar (en el fémur izquierdo), está dirigida mediolateralmente y tiene superficie rugosa, presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. CPP 893 (Novas et al., 2008). Esta cresta era donde probablemente se anclaba el *M. femorotibialis*. Presenta un abultamiento con superficie rugosa en la parte medioproximal de la cresta epicondilar, como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). En vista anterior (Fig. 4.59B) y lateralmente a la cresta epicondilar la superficie es cóncava y altamente rugosa donde anclaba el *M. femorotibialis externus* (Hutchinson, 2001; Carrano y Hutchinson, 2002; Novas et al., 2008). Proximalmente a esa depresión es visible una leve cresta dirigida oblicuamente. La misma morfología es visible también en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380). *Aucasaurus*, no presenta el surco extensor distal tal como otros terópodos no tetanuros. En vista anterior (Fig. 58B; Fig. 59B), se observa que la superficie alrededor de los cóndilos distales es muy rugosa, y los mismos se extienden distalmente a la misma distancia, como en *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae*

indet. MCF-PVPH-380, mientras que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) el cóndilo tibial se extiende más distalmente.

En vista posterior (Fig. 4.58C; Fig. 4.59C), el cóndilo tibial presenta, justo en frente al proceso puntiagudo mencionado previamente, una cresta con superficie lisa que desaparece de manera suave en la diáfisis, como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El surco intercondilar es muy ancho y proximalmente termina con un escalón en una fosa con superficie muy rugosa, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294; aunque esté parcialmente roto), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380. A diferencia de *Aucasaurus*, en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) ese escalón es menos desarrollado, mientras que parece estar ausente en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003). La superficie del surco intercondilar está caracterizada por la presencia de crestas y surcos dirigidos proximodistalmente, como en *Quilmesaurus* (MPCA PV 100) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y ausentes en *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). En esta zona se anclaban los flexores de la rodilla. En *Aucasaurus*, *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y probablemente *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), es presente en la parte más proximal del surco intercondilar una leve cresta rugosa (línea intermuscular; Carrano y Hutchinson, 2002; Fig. 6), que comienza en proximidad del proceso puntiagudo del cóndilo tibial y se dirige proximolateralmente, ausente en *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Se destaca la presencia de una leve cresta (=cresta infrapopliteal) en frente del escalón, y que conecta el cóndilo tibial a la cresta tibiofibular. Esta cresta

está muy desarrollada en los celofísidos, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380, y está ausente en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La cresta tibiofibular está separada del cóndilo fibular, está dirigida posterolateralmente (en el fémur derecho esta disposición espacial es más pronunciada) y se proyecta más posteriormente que los dos cóndilos, como en *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y probablemente en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48; en este último no está preservada totalmente, aunque la parte que se preservó llega casi a nivel del cóndilo tibial), pero diferente de *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde sobresale posteriormente a la misma altura que el cóndilo tibial, y de *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) donde es aún menos desarrollado. En *Aucasaurus* la cresta tibiofibular es transversalmente ancha como en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde es más delgada. En su parte más proximal, la cresta se conecta con la diáfisis, aunque presenta también una segunda cresta/proyección dirigida medialmente, presente en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y probablemente en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294; dado que en este último esta parte está parcialmente rota). Esta cresta secundaria es ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). En vista lateral y medial, la cresta tibiofibular presenta un contorno casi trapezoidal, siendo los bordes proximal y distal casi rectos y convergentes posteriormente, y el borde posterior levemente convexo, como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y diferente del contorno circular

observado en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie lateral de la cresta tibiofibular presenta una fosa con superficie rugosa, en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) esa fosa es presente pero menos profunda. El surco entre la cresta tibiofibularis y el cóndilo fibular es superficial respecto a otros terópodos, y similar a otros abelisauroideos.

En vista medial (Fig. 4.58D; Fig. 4.59D), se observa un reborde rugoso que empieza en la cresta epicondilar medial y bordea todo el contorno del cóndilo tibial. Dicho reborde crea un escalón anterior y una leve depresión posterior, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) (menos marcado), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894; menos marcado), *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 y el *Abelisauroidea* indet. CPP 174 (Novas et al., 2008). Dicha depresión es mencionada por Novas (1997) y Novas et al. (2008) como “abductor fossa”, donde anclaba el *M. adductor longus*. La parte posteroproximal del cóndilo tibial termina de forma neta y puntiaguda, como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) esta parte no está totalmente preservada, aunque parece que tuvieron la misma morfología. Finalmente diferente de *Aucasaurus*, en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) el cóndilo tibial termina de forma redonda.

En vista lateral (Fig. 4.58E; Fig. 4.59E), el cóndilo fibular presenta una superficie convexa muy rugosa, con varias crestas dirigidas proximodistalmente, como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) aunque en este último las crestas están dirigidas oblicuamente. Entre estas crestas hay una de mayor espesor que desde el cóndilo fibular se dirige anteroproximalmente, creando una leve

depresión con superficie rugosa en su extremo posteroproximal. Dicha cresta es presente en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y menos marcada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), mientras que es ausente en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde hay una rugosidad más irregular. Esta rugosidad de la superficie lateral del cóndilo fibular probablemente es debido al contacto con el *M. extensor digitorum longus* y con el *M. femorotibialis lateralis* (Carrano and Hutchinson, 2002). Proximalmente al cóndilo fibular es presente una protuberancia que parece ser la continuación de la cresta mediolateral observada en vista anterior, como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. CPP 893 (Novas et al., 2008).

En vista distal (Fig. 4.58F; Fig. 4.59F), los cóndilos tienen un diferente tamaño, siendo el fibular más grande y más bulboso del cóndilo tibial, aunque no llega a ser ancho el doble como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) los cóndilos tienen aproximadamente el mismo tamaño y de igual forma. El cóndilo fibular es más bulbosos que en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), mientras que el tibial tiene un contorno rectangular tal como otros abelisáuroideos (e.g. *Eoabelisaurus*, *Rajasaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*, *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380). El cóndilo tibial está más proyectado posteriormente y también anteriormente debido a la presencia de la cresta epicondilar medial, como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La divergencia posterior de los dos cóndilos es mínima, así como en *Quilmesaurus* (MPCA

PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 donde hay una divergencia más evidente. *Aucasaurus* carece de la concavidad transversal presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380.

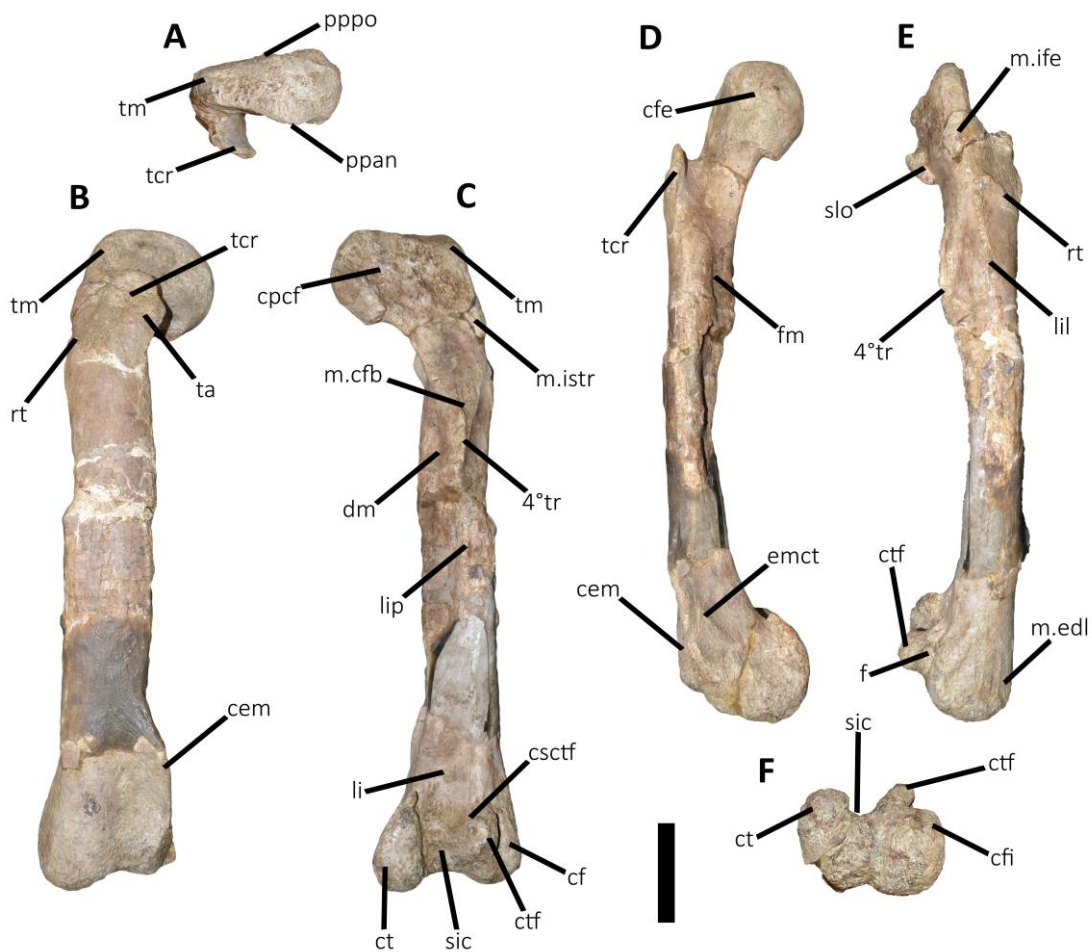


Figura 4.58. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Fémur derecho en vista proximal (A), anterior (B), posterior (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

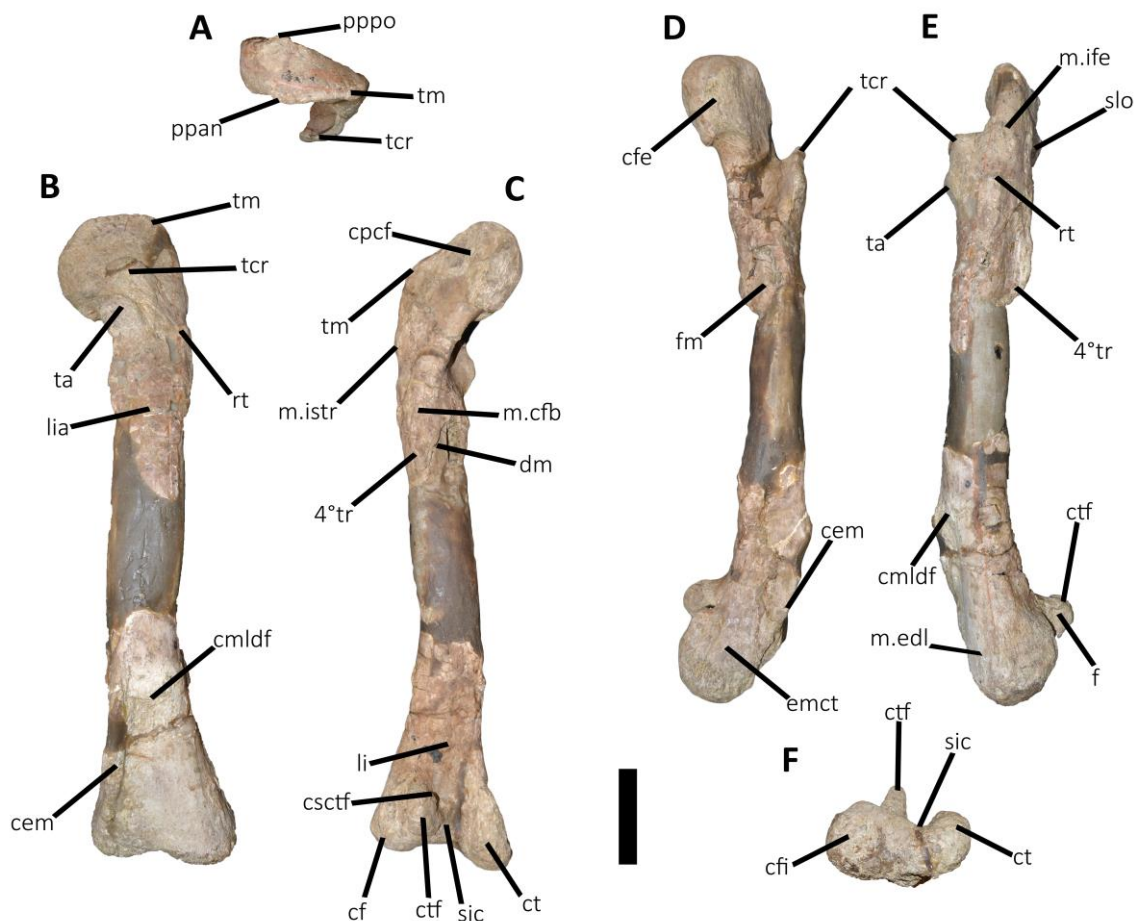


Figura 4.59. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Fémur izquierdo en vista proximal (A), anterior (B), posterior (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

4.13. Tibia

Ambas tibias se preservaron y articuladas con las fíbulas y fusionadas con los astrágalos-calcáneos (Fig. 4.60A-F; Fig. 4.61A-F; Tabla 11). La fusión con el complejo astrágalo-calcáneo es una característica observada en otros ceratosaurios como *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (parcialmente) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). La relación entre las longitudes de tibia y fémur es de 0.88.

En vista proximal (Fig. 4.60A; Fig. 4.61A), la superficie de articulación tiene un contorno con forma de coma y es cóncava en la parte entre los dos cóndilos hasta donde

empieza la cresta cnemial, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) (aunque en ese último la concavidad es más superficial) y el *Abelisauroida* indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013). Los cóndilos medial y lateral del extremo proximal están separados posteriormente por un profundo surco intercondilar (Fig. 4.60A; Fig. 4.61A), como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que es menos profundo en *Quilmesaurus* (MPCA PV 100) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). El cóndilo medial es más proyectado posteriormente y proximalmente y es de menor tamaño respecto al cóndilo lateral (Fig. 4.60A; Fig. 4.61A), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La forma del cóndilo medial es rectangular, mientras que el cóndilo lateral tiene contorno casi circular, como en *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El borde medial es convexo mientras que el borde lateral es convexo en correspondencia del cóndilo lateral y cóncavo en correspondencia de la cresta cnemial. En *Aucasaurus* el borde lateral del cóndilo confluye anteriormente en la cresta cnemial (Fig. 4.60A; Fig. 4.61A), como los ceratosaurios *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauroida* indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013). Contrariamente, en los tetanuros el cóndilo lateral termina anteriormente

con un borde neto, formando una especie de escalón (Rauhut, 2003). En *Aucasaurus* se destaca una cresta cnemial más abierta y mucho más larga anteroposteriormente que ancha mediolateralmente en el borde posterior, como otros ceratosaurios. Contrariamente, se observa una cresta cnemial más cerrada y más reducida en otros terópodos como *Herrerasaurus* (Novas, 1993), *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y en los tetanuros (e.g. *Torvosaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*).

En vista anterior (Fig. 4.60B; Fig. 4.61B), el borde lateral de la cresta cnemial presenta una protuberancia en la mitad proximal. La superficie anterior de la cresta cnemial es rugosa y es visible la protuberancia lateral, donde se anclaba el *M. femorotibialis*, el *M. iliotibialis* y el *M. ambiens*. Dicha morfología se observa también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380) y menos evidente en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). En *Aucasaurus*, el borde anterior excepto donde está la protuberancia, mantiene el mismo espesor mediolateral a lo largo de toda la superficie, mientras que en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) va acuniándose distalmente.

En vista posterior (Fig. 4.60C; Fig. 4.61C), el surco intercondilar termina en una depresión, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y el *Abelisauroida* indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013). Como en otros abelisáuridos, en *Aucasaurus* los cóndilos tienen diferente morfología siendo el medial triangular y el lateral redondo. La forma triangular del cóndilo medial termina distalmente con una cresta, que sería el borde posterior de la depresión observada en vista medial, la misma morfología es observada en *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus*

(MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauroidea indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013).

En vista medial (Fig. 4.60D; Fig. 4.61D), el borde proximal es sinusoidal y proyectado más proximalmente en correspondencia de la cresta cnemial, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y el Abelisauroidea indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013). Está condición es opuesta a la observada en *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), donde la cresta cnemial se dirige distalmente. En la superficie medial de la cresta cnemial es presente un escalón delimitado anteriormente por una cresta rugosa dirigida proximodistalmente (Fig. 4.60D; Fig. 4.61D), presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), el Abelisauridae indet. MMCh PV 255, *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), y probablemente en el Abelisauroidea indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013; Fig. 1C), pero ausente en *Quilmesaurus* (MPCA PV 100). *Aucasaurus* no posee la protuberancia en la superficie medial de la cresta cnemial presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Xenotarsosaurus*. El borde anterior de la cresta cnemial es convexo y se muestra muy desarrollado proximodistalmente, presentando un leve proceso dirigido distalmente y brindando la típica forma de hacha (Fig. 4.60D; Fig. 4.61D). El proceso distal de la cresta cnemial y la forma a hacha observada en *Aucasaurus* existe en otros abelisáuridos como *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), Abelisauridae indet. MMCh PV 255 y el Abelisauridae indet. MCF-PVP-380. Diferente de *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y

Majungasaurus (Carrano, 2007), que presentan el borde anterior muy reducido proximodistalmente. La mencionada morfología nos es observable en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), debido a la mala preservación de esta zona. En los taxones europeos como *Genusaurus* (Accarie et al., 1995) y La Boucharde espécimen (Allain y Suberbiola, 2003) todavía no está claro si hay un proceso distal como en *Aucasaurus*, dado que en ambos la cresta cnemial está parcialmente rota. Una leve depresión es visible cerca del borde posterior, mucho más superficial que en *Murusraptor* (MCF-PVPH-411), y presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauroida* indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013). Probablemente esa concavidad es el sitio de aclaje de *M. flexor tibialis internus 3* o el *M. gastrocnemius pars medialis* (Carrano y Hutchinson, 2002). Toda la superficie medial de la epífisis es rugosa, sobre todo cerca del borde proximal, anterior y en proximidad de la depresión.

En vista lateral (Fig. 4.60E; Fig. 4.61E), el cóndilo proximal termina distoposteriormente con un escalón, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) mientras que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370) y *Quilmesaurus* (MPCA PV 100) terminan con el borde que desaparece levemente en la diáfisis. La superficie de la cresta cnemial en vista lateral presenta una leve cresta que va desde donde termina la *crista fibularis* hasta la esquina proximoanterior, como en *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). Dicha cresta produce una leve concavidad en la parte proximal llamada *incisura tibialis* (Currie y

Zhao, 1993), y otra depresión distal más profunda y amplia llamada fosa lateral. En *Velocisaurus* (MUCPv 41) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), la extensión proximoanterior de la *crista fibularis* es menos marcada. Es visible la protuberancia lateral del borde anterior de la cresta cnemial donde se anclaban el *M. femorotibialis*, el *M. iliotibialis* y el *M. ambiens* como extensores de la rodilla. El borde distal de la cresta cnemial es muy delgado respecto a los tetanuros y es fuertemente cóncavo, por lo tanto la unión entre el borde distal y anterior crea la sobre mencionada proyección dirigida distalmente. La *crista fibularis* está, en las dos tibias, muy deformadas y en parte ocultada por la fíbula. Se coloca en una posición muy alta de la diáfisis, así como *Ceratosaurus* (USNM 4735; Madsen y Welles, 2000), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y probablemente como estos taxones estaba conectada con el borde proximal. Aunque hay diferencia entre estos abelisauroideos, por ejemplo en *Aucasaurus*, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), la *crista fibularis* empieza a aproximadamente 5 cm. del borde proximal, en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) a 4,5 cm., mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) empieza a 2,5 cm. Su extensión proximodistal no se puede calcular con exactitud, aunque se puede observar en la tibia derecha que se prolonga distalmente por lo menos por 8 cm. De todos modos no se puede observar si es, como en otros ceratosaurios (e.g. *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), menos desarrollada que los tetanuros, aunque seguramente no tiene el mismo grado de extensión lateral que DMNH 36284 (fragmento proximal de tibia considerado por Chure, 2001 como perteneciente al género *Elaphrosaurus*). No es visible algún tipo de

foramen en proximidad de la crista. En *Aucasaurus* no se puede observar si la superficie posterior de la *crista fibularis* es cóncava, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), por una cuestión de preservación.

La diáfisis de la tibia presenta una relación entre el ancho a mitad de la diáfisis/largo de la tibia de 9,8%. Dicho valor es inferior a todos los otros abelisáuridos que presentan un valor de aproximadamente 12% en *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), de 13,1% en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y de 14,7% en *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017). La tibia presenta diferentes secciones transversales a lo largo de su longitud, esto es debido al cambio de morfología sobre todo de la superficie posterior. En los primeros dos tercios la diáfisis tiene una sección a “D”, donde la superficies posterior, medial y lateral son relativamente convexas y la superficie anterior relativamente plana. En el tercio distal, la superficie posterior es casi plana, dando a la sección transversal una forma ovalada, aunque se acuña levemente lateralmente, hacia la superficie de contacto con la fíbula, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Esa condición es diferente de la observada en *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). En vista anterior o posterior, la diáfisis tiene una convexidad lateral como en *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Abelisauroida* indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013) y en algunos tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*), y diferente de una diáfisis más recta de *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) y *Quilmesaurus* (MPCA PV 100). En *Aucasaurus*, La superficie que contacta la fíbula no es visible perfectamente, sin

embargo en la tibia derecha parte de la superficie de contacto es visible y se presenta como una franja plana en correspondencia del borde anterolateral que llega hasta la parte proximal del maléolo lateral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). Medialmente (Fig. 4.60D; Fig. 4.61D), en la parte más distal, la superficie de la diáfisis presenta un área con textura rugosa. En la mitad distal de la diáfisis, la superficie anterior y medial presenta una probable patología o una alteración post-mortem.

El extremo distal presenta una torsión de 90° respecto el eje mayor de la parte proximal, así que son perpendiculares entre sí, como en otros terópodos. La superficie articular para el astrágalo-calcáneo en vista anterior está parcialmente ocultada por el mismo, dado que están fusionados entre sí, y por el proceso ascendente del astrágalo (Fig. 4.60B; Fig. 4.61B). Medialmente al proceso ascendente del astrágalo, la superficie es rugosa, y tanto esta área como el proceso ascendente están delimitados proximalmente por una cresta. Dicha cresta empieza en el borde medial y curva proximalmente, con una inclinación casi horizontal, en el maléolo lateral. Dicha morfología ocurre también en *Ceratosaurus* (USNM 4735; Madsen y Welles, 2000; aunque con inclinación levemente mayor), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), pero ausente en *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100) y el *Abelisauroida* indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013). Cabe destacar que en estos últimos siete taxones, la morfología de la superficie de contacto para el astrágalo-calcáneo es totalmente diferente de otros abelisáuridos, siendo de

forma triangular. La diáfisis de *Aucasaurus* presenta una leve o casi nula curvatura en vista medial o lateral, tal como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), pero diferente de una más importante inclinación con concavidad anterior visible en *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184).

En vista posterior (Fig. 4.60C; Fig. 4.61C), el maléolo lateral es de mayor tamaño y junto con el astrágalo-calcáneo está dirigido levemente más distalmente respecto al medial. La misma condición es visible en muchos otros terópodos, mientras que en *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370) llegan a la misma distancia. Se destaca la menor extensión mediolateral de los maléolos (debido sobre todo a una reducida extensión medial del cóndilo interno) como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920; Madsen y Welles, 2000), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), y diferente de *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y los tetanuros (e.g. Madsen, 1976; Britt, 1991; Brochu, 2003; Coria y Currie, 2016) donde hay una mayor extensión transversal. Entre el maléolo lateral y la parte distal de la diáfisis, cerca del borde lateral, se forma una depresión con superficie rugosa, así como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). El maléolo medial presenta una cresta dirigida próximodistalmente con textura rugosa que continúa en el astrágalo, observable en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y menos desarrollada en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). Ambos maléolos se presentan con una superficie posterior muy rugosa.

4.14. Fíbula

Ambas fíbulas se preservaron, la derecha está parcialmente desplazada posteriormente respecto la tibia, y la izquierda tiene un grado de fractura mayor respecto de la derecha. También cabe mencionar una deformación por aplastamiento anteroposterior del extremo proximal de la fíbula derecha, que se refleja también en las medidas. De hecho, si se compara con la izquierda, la derecha presenta un mayor ancho mediolateral y una menor profundidad anteroposterior. Así como ocurre por la tibia, la parte distal está fusionada con el astrágalo-calcáneo (Fig. 4.60A-C, E; Fig. 4.61A-C, E; Tabla 11).

En vista proximal (Fig. 4.60A; Fig. 4.61A), la superficie tiene un contorno con forma de coma, siendo convexo el borde lateral, cóncavo el medial y levemente más expandido mediolateralmente el tercio anterior, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y otros terópodos. La superficie proximal se presenta cóncava anteroposteriormente por dos tercios, debido a que el tercio posterior se presenta más alto con respecto al resto de la superficie, tomando la morfología de un tubérculo, observable también en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH- 380 y mucho menos desarrollado en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Sin embargo, dicha protuberancia no logra a tener el mismo desarrollo que en *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003). Cabe destacar que dicha condición fue considerada por Filippi et al. (2017) como una posible autapomorfía de *Viavenator* (ver CAPÍTULO 9-REVISIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS ARGENTINOS).

Asimismo, la zona medial está inclinada distalmente, dado que el borde lateral se encuentra más alto respecto al borde medial, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380.

En vista anterior (Fig. 4.60B; Fig. 4.61B), es presente una concavidad con adyacente superficie rugosa situada cerca del borde proximal, presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 y más superficial en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184).

En vista posterior (Fig. 4.60C; Fig. 4.61C), a una distancia de 6 cm. desde el borde proximal la epífisis termina en la diáfisis con un escalón con superficie rugosa, ausente en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184).

Toda la superficie medial no es muy visible, debido al hecho que en las dos fíbulas están articuladas con las tibias, sin embargo, la derecha está levemente desplazada y es posible observar parcialmente la superficie medial. La parte proximal, presenta una concavidad proximal y una fosa medial separadas por la cresta ósea dirigida anterodistalmente-posteroproximalmente. La fosa medial es profunda y de forma triangular y es donde se anclaba la membrana interósea y el *M. popliteus* (Carrano y Hutchinson, 2002), además está delimitada por los bordes anterior y posterior que forman como paredes, diferente de una fosa medial ovalada y dirigida posteromedialmente presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La diáfisis presenta una superficie medial plana y levemente rugosa en la parte media y distal, sobre todo cerca del borde posterior. Dicha rugosidad podría ser la cresta rugosa que empieza donde termina la fosa medial y se dirige distalmente superando la mitad

del vástago observable en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184).

En vista lateral (Fig. 4.60E; Fig. 4.61E), la parte proximal se expande anteroposteriormente desde la diáfisis hasta el borde proximal con mayor proyección posterior que anterior, y tiene una superficie rugosa, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). En estos últimos tres ejemplares la rugosidad está localizada sobre todo cerca del borde proximal. Es visible una concavidad ovalada con su eje mayor dirigido proximodistalmente cerca del borde posterior y aproximadamente a 3,5 cm. del borde proximal, presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184).

Anterolateralmente, el tubérculo iliofibular se presenta muy desarrollado y levemente inclinado medialmente. Medialmente a la mitad distal del tubérculo se observa una depresión, creando un escalón. El contorno del tubérculo resemble el de *Tyrannosaurus* (*egg-shaped*, Brochu 2003). Una morfología similar es observable también en *Ceratosaurus* (USNM 4735; Madsen y Welles, 2000), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) (aunque en estos primeros dos presentan un tubérculo iliofibular más desarrollado proximodistalmente), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y otros abelisauroideos (Méndez et al., 2014). Distalmente al tubérculo para la inserción del *M. iliofibularis* se observa una leve cresta de aproximadamente 6 cm., que separa la superficie en una parte posterior convexa y la anterior levemente cóncava, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y ausente en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). La superficie lateral de la diáfisis es, en su parte media y distal, convexa anteroposteriormente, dando a la sección trasversal un contorno con forma de “D”,

diferente de una sección transversal con forma de gota observada en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). El borde posterior, a aproximadamente 39 cm del borde proximal, presenta una cresta rugosa visible en la fíbula derecha, y no está presente en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184).

La superficie distal está parcialmente fusionada con el astrágalo-calcáneo eso impide poder observar la parte medial y articular distal. El borde anterior se expande levemente en la parte distal, creando un escalón, como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), y ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La superficie lateral en esa parte es plana. Como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), en *Aucasaurus* esa parte contacta el proceso ascendente medialmente. La superficie articular distal parece tener forma de domo. El margen posterior termina distalmente casi de forma recta, y presente una leve rugosidad en la zona donde contacta el maléolo lateral. No es posible identificar bien las relaciones de contacto entre tibia, fíbula y astrágalo-calcáneo, probablemente la parte distal de la fíbula articulaba en su parte más distal con el calcáneo, el borde posterodistal con la tibia y la superficie distomedial con tibia y obviamente el proceso ascendente.

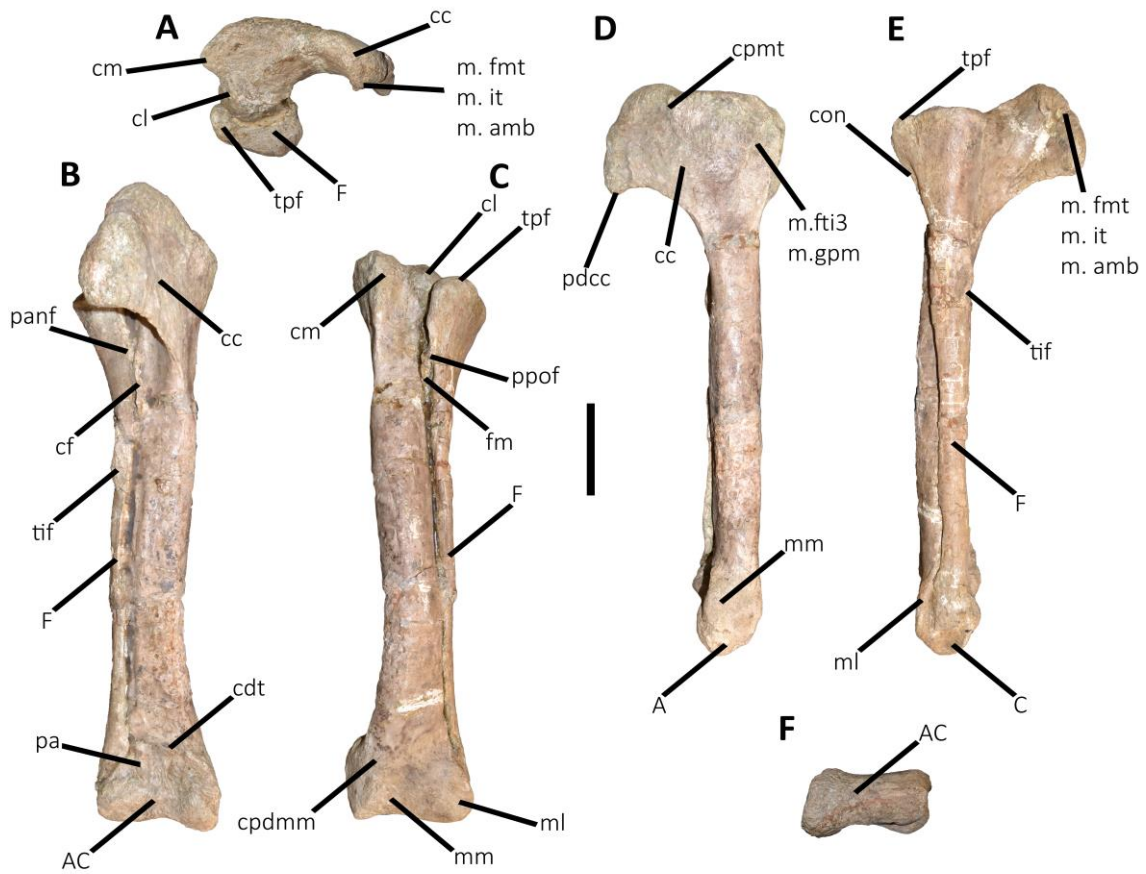


Figura 4.60. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-2336. Tibia, fíbula y astrágalo-calcáneo derecho en vista proximal (A), anterior (B), posterior (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

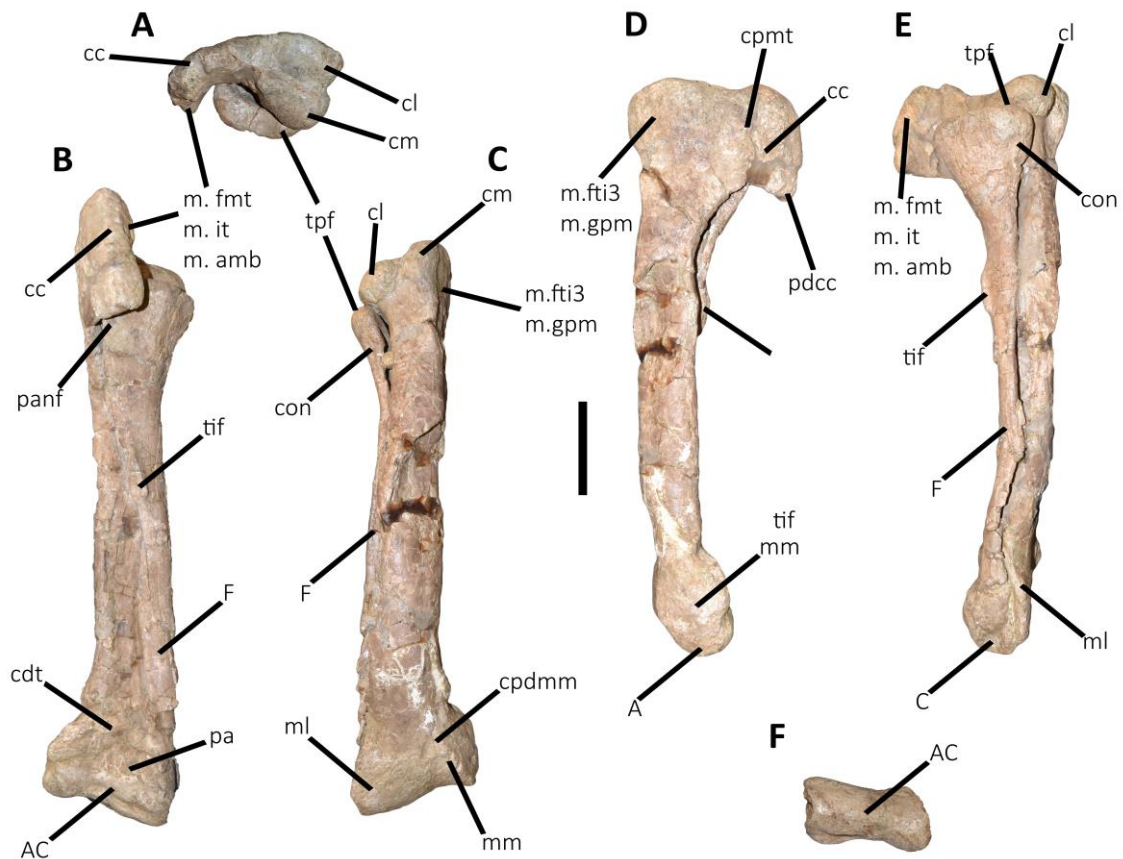


Figura 4.61. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Tibia, fíbula y astrágalo-calcáneo izquierdo en vista proximal (A), anterior (B), posterior (C), medial (D), lateral (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

4.15. Astrágalo-calcáneo

El astrágalo y el calcáneo están completamente fusionados entre si, como en todos los ceratosaurios donde se lo conoce excepto en *Velocisaurus* (MUCPv 41), y a la vez fusionados con tibia y fíbula en ambos miembros (Fig. 4.60B-F; Fig. 4.61B-F; Fig. 4.62A-H; Tabla 11). Condición que se observa también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), aunque en este último, por lo menos en vista medial y lateral, se puede observar el contacto entre fíbula y calcáneo, y entre tibia y astrágalo.

En vista anterior (Fig. 4.60B; Fig. 4.61B; Fig. 4.62A, A1, E, E1), el astrágalo está formado por dos cóndilos distales, el medial más grande y dirigido más

anteriormente, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41). El cóndilo lateral es continuo con el cóndilo del calcáneo. En *Aucasaurus*, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), el calcáneo crea una protuberancia dirigida anteriormente. Un surco horizontal es presente a 5,5 cm desde el borde medial del astrágalo y recorre toda la superficie anterior, atravesando también el calcáneo y terminando en el borde lateral del mismo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002; Carrano et al., 2011), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 y otros *averostras*. El hecho que el dicho surco no es presente desde el borde medial, remarca la globosidad del cóndilo medial del astrágalo. Dos leves protuberancias con superficies rugosas son visibles, una en la parte distal del surco y a aproximadamente 3 cm. de donde empieza medialmente este último, presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), otra (posiblemente entre el astrágalo y el calcáneo) ubicada distalmente a la fíbula, casi en el borde proximal y dirigida anteriormente, en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) ambas protuberancias son ausentes. El borde proximal presenta dos prominencias una menos desarrollada a aproximadamente 6.5 cm desde el borde medial y otra a 10 cm del mismo borde. Probablemente esa última indicaba el margen lateral del astrágalo y/o donde terminaba lateralmente el proceso ascendente. Esta morfología se observa parcialmente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), donde el borde proximal tiene una forma sinusoidal y la protuberancia lateral observada en *Aucasaurus* no es tan desarrollada. El proceso ascendente se preservó totalmente en el derecho y parcialmente en el izquierdo y tiene una forma rectangular, con el borde proximal levemente oblicuo.

Esa morfología es visible también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017; debido a la forma de la superficie articular para el proceso ascendente en la tibia), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), y diferente de una morfología triangular observada en otros abelisáuridos como *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Quilmesaurus* (MPCA PV 100). Una morfología rectangular del proceso ascendente parecida a la observada en *Aucasaurus* se encuentra también en *Streptospondylus* (Allain, 2001). Su borde lateral está en contacto y fusionado con la fíbula, así como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002; Carrano et al., 2011), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), y diferente de *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017). Anteriormente y a la base del proceso ascendente hay dos concavidades separadas por una leve cresta, visible también en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002; Carrano et al., 2011), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y Noasauridae indet. NMV P221202, mientras que en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) es visible solamente una, y son ausentes en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). El proceso ascendente es el 7.7 % de la longitud de la tibia, valor similar observado también en *Xenotarsosaurus* (7.5%) y *Ekrixinatosaurus* (8 %), mientras que en *Eoabelisaurus* la relación es más baja (5.5%). Muy diferente de estos valores es lo que se pudo calcular para la superficie de contacto del proceso ascendente en la tibia de *Quilmesaurus* (MPCA PV 100). Aunque pueda ser sobrevalorado por ausencia del proceso ascendente, dicha superficie es el 16% de la longitud de la tibia. La condición observada en *Aucasaurus* es distinta también de *Austrocheirus* (Ezcurra et al., 2010), ya que en este último parece mucho más desarrollado dorsoventralmente.

En vista posterior (Fig. 4.60C; Fig. 4.61C), la fusión entre los varios elementos no permite observar la morfología del astrágalo (leer superficie posterior de la tibia). Sin embargo, lateralmente es levemente visible un surco que probablemente marca el contacto entre el maléolo lateral y el calcáneo.

En vista medial (Fig. 4.60D; Fig. 4.61D; Fig. 4.62B, F), el astrágalo tiene un contorno reniforme observable parcialmente en el izquierdo, la fusión con el maléolo medial de la tibia crea una superficie plana y rugosa. No es posible entender la extensión proximal que tiene la parte posteromedial, visible parcialmente en *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). En vista lateral (Fig. 4.60E; Fig. 4.61E; Fig. 4.62C, G), el calcáneo tiene una superficie cóncava, y tiene un contorno con forma de “U”, como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294).

En vista distal (Fig. 4.60F; Fig. 4.61F; Fig. 4.62D, H), el astrágalo y el calcáneo crean un contorno en forma de reloj de arena, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294). En *Velocisaurus* (MUCPv 41), falta el calcáneo pero por la morfología de los cóndilos distales del astrágalo parecería que junto con el calcáneo tenían el contorno a reloj de arena. Se observa que la tibia se articula con el astrágalo-calcáneo posteriormente a la fíbula (como en los tetanuros, pero diferente de los celofisoideos, Carrano et al., 2002), como en *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Ekrixinosaurus* (MUCPv 41).

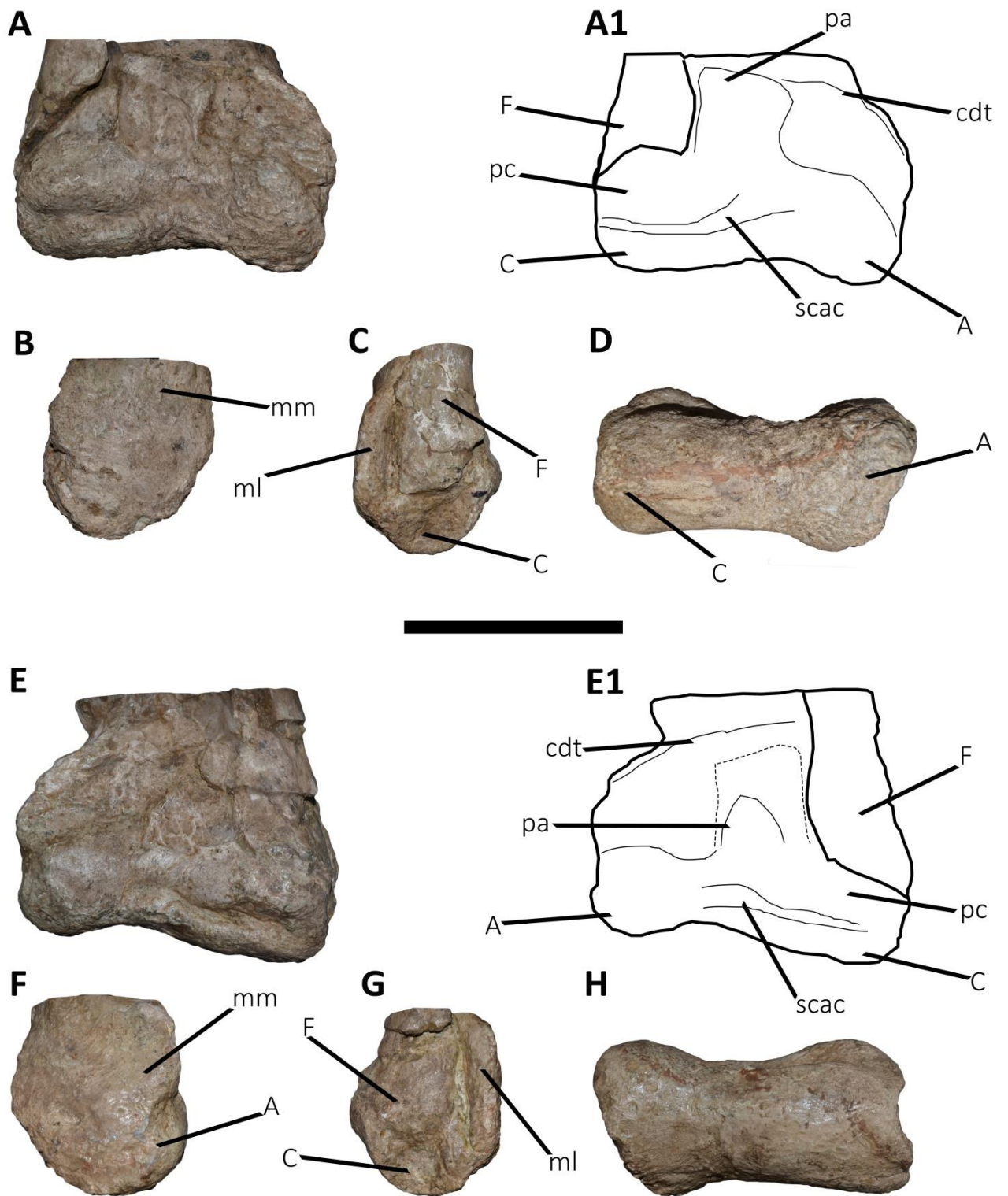


Figura 4.62. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Astrágalo-calcáneo derecho (A, A1-D) e izquierdo (E, E1-H) en vista anterior (A, A1, E, E1; A1 y E1, dibujos interpretativos), medial (B, F), lateral (C, G), y distal (D, H). Escala: 10 cm.

4.16. Tarsal distal

Los tarsales distales III se encuentran fusionados con el metatarsiano III, por ende es posible observar solamente la superficie proximal. Esta última es convexa y de forma ovalada con una mayor extensión mediolateral. Probablemente la fusión entre el tarsal distal III y metatarsiano III tiene valor sistemático, dado que se observa solamente en *Aucasaurus*, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380.

Ambos tarsales distales IV se preservaron (Fig. 4.63A, B; Tabla 12, 13). En vista proximal (Fig. 4.63A), la superficie es cóncava, apta para la articulación del calcáneo. El contorno tiene una forma rómbica con su eje mayor dirigido anterolateralmente-posteromedialmente. El borde anterior, está dividido en dos parte una medial y una lateral la dos son rectas. El borde posterior así como para el borde anterior, está dividido en dos partes, ambas son convexas. En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), se observa una morfología diferente, donde el borde anterior es cóncavo y el posterior convexo medialmente y levemente cóncavo lateralmente.

En vista distal (Fig. 4.63B), la superficie se presenta ondulada, debido a una convexidad lateral que articula con la superficie proximal del metatarsiano IV, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Medialmente a la dicha convexidad, la superficie es levemente cóncava y eso refleja el contacto con el proceso posteromedial del metatarsiano IV que tiene una superficie proximal convexa. La parte más medial vuelve a ser convexa. Es presente una fosa cerca del borde posterior, probablemente se articulaba la parte proximal del metatarsiano V. Una fosa es presente en la parte posterolateral del tarsal.

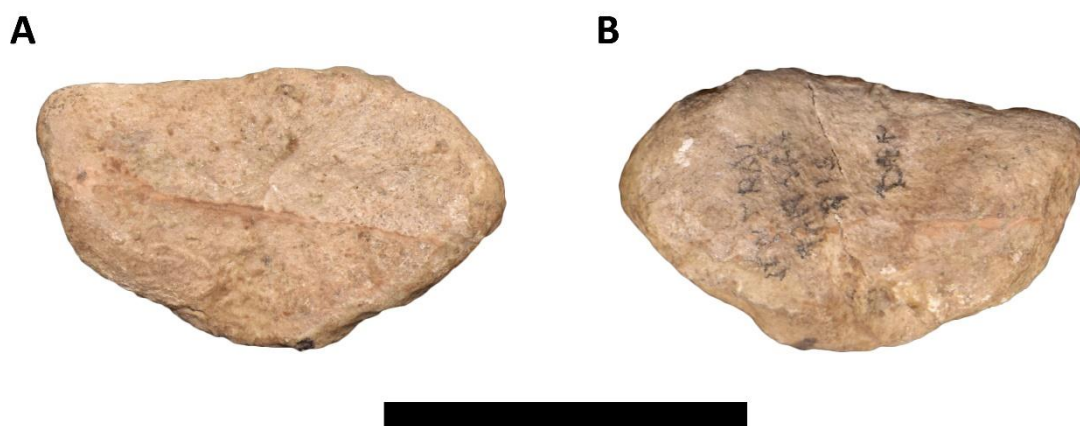


Figura 4.63. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Tarsal distal IV derecho en vista proximal (A), y distal (B). Escala: 5 cm.

4.17. Metatarso

Se preservaron ambos metatarsos y en perfecta relaciones anatómicas entre los cinco metatarsianos. Cabe destacar que el metatarsiano I (Fig. 4.67A, I; Fig. 4.68F, G) y V (Fig. 4.66A-D) son extremadamente reducidos respecto el II, III y IV (Fig. 4.64A-F; Fig. 4.65A-F). Sin embargo el metatarsiano V es de mayor tamaño respecto el I.

4.17.1. Metatarsiano I

El metatarsiano I tiene una morfología muy delgada y se preservaron ambos, aunque el derecho tiene una peor preservación (Fig. 4.67A, I; Fig. 4.68F, G). En su forma general termina acuniándose proximalmente. En vista lateral o medial (Fig. 4.67A, I; Fig. 4.68F, G), para el metatarsiano I izquierdo se puede apreciar en su terminación proximal, un proceso dirigido proximoposteriormente. El tercio proximal del metatarsiano I derecho es cóncavo lateralmente y plano por el resto de su longitud, mientras que el izquierdo es plano en toda su longitud. Medialmente, el metatarsiano I es convexo a lo largo de todo el hueso. El tercio distal está parcialmente roto en el derecho mientras es completo en el izquierdo. En este último los cóndilos son de

diferente tamaño, y separados por un surco intercondilar profundo. El cóndilo medial es más grande anteroposteriormente y mediolateralmente respecto al cóndilo lateral. Los dos presentan las fosas de los ligamentos colaterales expandidas próximodistalmente, aunque de relativa profundidad. Los cóndilos del metatarsiano derecho están parcialmente rotos, sólo es presente la parte proximal de la fosa ligamental del cóndilo lateral.

4.17.2. Metatarsiano II

Se preservaron ambos metatarsianos II en contacto con el metatarsiano III (Fig. 4.64A-C, E, F; Fig. 4.65A-C, E, F; Tabla 12, 13). En vista proximal (Fig. 4.64A; Fig. 4.65A), el metatarsiano II presenta una superficie articular de forma triangular con el ápice dirigido posteriormente, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). También en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) hay un contorno triangular pero más comprimido mediolateralmente. Sin embargo, esa morfología observada en estos taxones es diferente de *Rajasaurus* donde muestra un contorno ovalado. El borde anterior de la superficie proximal es convexo, el borde medial es levemente sinusoidal y el borde lateral también sinusoidal (debido a la forma del metatarsiano III), diferente de *Velocisaurus* (MUCPv 41) donde tanto el medial que el lateral son convexos. Diferente también de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde la superficie lateral es plana. En su forma general, la superficie proximal es plana o levemente convexa, diferente de *Velocisaurus* (MUCPv 41) donde es fuertemente convexa.

En vista anterior (Fig. 4.64B; Fig. 4.65B), la diáfisis es recta excepto en el primer cuarto donde es cóncava medialmente (hecho que refleja el ensanchamiento medial del borde proximal), contactando el metatarsiano III a lo largo de toda su

longitud, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69. La diáfisis presenta dos secciones transversales de diferente morfología, el tercio proximal y distal presentan un contorno en “D” con convexidad medial y superficie lateral plana para el contacto con el metatarsiano III, mientras que el tercio medio presenta un contorno de tipo triangular con un borde posteromedial, un borde posteromedial y uno lateral, la misma morfología se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69. El ancho mediolateral de la diáfisis es la mitad o menos del ancho mediolateral del tercer metatarsiano, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69. Dicha condición es intermedia entre la observada en otros terópodos no abelisáuridos y la condición laminar observada en *Velocisaurus* (MPCN PV 370) y *Vespersaurus* (Langer et al., 2019). En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007) el metatarsiano II es más ancho mediolateralmente que *Aucasaurus*. Son visibles dos áreas con superficie rugosa, cerca del contacto proximal con el metatarsiano III, y otra en la mitad distal del borde lateral de la diáfisis y la última en vista posterior, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista posterior (Fig. 4.64C; Fig. 4.65C), la superficie es transversalmente reducida por su sección a “D” sobre todo en la parte proximal, mientras que se va expandiendo transversalmente en la parte media y distal de la diáfisis. Es visible un área rugosa, en la parte distal del margen lateral de la diáfisis, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

En vista medial (Fig. 4.64E; Fig. 4.65E), una pequeña concavidad con superficie rugosa es el área de contacto con el metatarsiano I, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) mientras que en *Velocisaurus* (MUCPv 41) es plana. Los bordes anterior y

posterior de la diáfisis son levemente cóncavos, dado que se van desanchando proximalmente y distalmente. La diáfisis es recta sin la curvatura anterior como en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003).

En vista distal (Fig. 4.64F; Fig. 4.65F), la superficie tiene contorno casi cuadrangular y presenta dos cóndilos que se articulan con la primera falange, están separados posteriormente por un surco intercondilar profundo, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). El cóndilo lateral es mucho más grande del cóndilo medial tanto transversalmente como proximodistalmente, el primero tiene un contorno triangular con ápice apuntando la parte posterior, mientras que el segundo tiene una forma circular. Dicho contorno triangular es presente también en el cóndilo medial de *Velocisaurus* (MUCPv 41). Además, el cóndilo lateral está dirigido más distalmente que el medial, como en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003). Es visible una leve proyección medial de la parte posterior del cóndilo medial. Esta morfología de los cóndilos distales es visible también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), aunque en este último el cóndilo medial es aún más estrecho mediolateralmente. La fosa hiperextensora es más profunda en el metatarsiano II derecho, y es en general más profunda que en *Velocisaurus* (MUCPv 41) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Dicha fosa está delimitada distalmente de una cresta transversal, al igual que *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y otros terópodos (Hu, 1964; Madsen 1976; Currie an Zhao, 1993; Carrano et al., 2002; Brochu, 2003; Carrano, 2007; Brusatte, 2008; White et al., 2013). Medialmente y lateralmente a los cóndilos hay las fosas de los ligamentos colaterales, la lateral, de forma ovalada es más grande y ligeramente más profunda de la medial, esta última es de forma circular, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Se destaca una probable patología en el cóndilo

medial del metatarsiano II derecho, que causó un aumento en el tamaño del mismo y que además muestra una superficie rugosa e irregular.

4.17.3. Metatarsiano III

Se preservaron ambos metatarsianos III (Fig. 4.64A-F; Fig. 4.65A-F; Tabla 12, 13). En vista proximal (Fig. 4.64A; Fig. 4.65A), la superficie es convexa en su mitad posterior y cóncava en su mitad anterior, esta última es donde contacta el tarsal distal III, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Tiene contorno con forma de reloj de arena, con el borde anterior ligeramente convexo, los bordes medial y lateral fuertemente cóncavos, debido a los contactos con los metatarsianos II y IV, y el borde posterior convexo. Se destaca la condición “antarctometatarsiana” (Carrano et al., 2002; Carrano y Sampson, 2008), dado que en vista proximal la participación en la superficie articular de los metatarsianos II y IV es reducida con respecto al metatarsiano III, con consecuente aumento de la parte posterior de este último. Este engrosamiento también es debido a un proceso dirigido medialmente. Dicho engrosamiento posterior fue considerado por Coria et al. (2002) como un parecido al hipotarso de las aves. Esta morfología y condición está presente también en *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde el ancho transversal de la superficie proximal del metatarsiano III es solamente levemente superior a los otros dos metatarsianos. Se puede observar que la superficie de contacto para el mt-II es más amplia anteroposteriormente que la del mt-III.

En vista anterior (Fig. 4.64B; Fig. 4.65B), la diáfisis presenta una débil curvatura lateral, eso conlleva que el margen medial es levemente convexo y el lateral cóncavo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Sin embargo, en la parte distal la diáfisis restablece una posición recta, diferente de *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370)

donde es totalmente recta. La sección transversal mantiene una forma de trapecio isósceles con base mayor situada anteriormente a lo largo de toda su longitud, como en *Austrocheirus* (Ezcurra et al., 2010), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Se destaca que el contorno trapezoidal, en el análisis llevado a cabo por Carrano et al. (2012), resulta ser una sinapomorfía no ambigua de Avetheropoda. Probablemente tiene una más amplia distribución dentro de Averostra. La superficie anterior es convexa mediolateralmente en su mitad proximal y plana en su mitad distal, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y a la mitad de la diáfisis es presente una ligera concavidad que bordea el margen lateral. Ambos cóndilos distales tienen la misma extensión distal.

En vista posterior (Fig. 4.64C; Fig. 4.65C), la parte proximal es engrosada y con superficie rugosa. Este engrosamiento de la parte proximal tiene un borde distal cóncavo e inclinado distomedialmente-proximolateralmente, y que termina lateralmente de forma casi puntiaguda, como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 pero ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Velocisaurus* (MUCPv 41). Distalmente al borde que delimita el engrosamiento posterior, la superficie es levemente rugosa. La superficie de la diáfisis es plana y mediolateralmente menos amplia de la superficie anterior. La parte central de la diáfisis, en correspondencia de las rugosidades de los bordes medial y lateral, presenta una superficie plana rugosa parecida a una plataforma, esta última termina distalmente con un marcado escalón, como en *Austrocheirus* (Ezcurra et al., 2010), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y tetanuros (e.g. *Sinraptor*).

En vista lateral (Fig. 4.64D; Fig. 4.65D), la parte proximal presenta un área triangular y con superficie cóncava y rugosa para la articulación con el metatarsiano IV, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La

superficie lateral de la diáfisis es plana o ligeramente convexa anteroposteriormente, y es rugosa desde donde termina el área triangular de articulación con el metatarsiano IV hasta casi dos tercio, reflejando la superficie de contacto con la diáfisis del metatarsiano IV, como observado en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370). En la mitad de la diáfisis se destaca una cresta con superficie rugosa en el margen posterior. En vista medial, la superficie de la diáfisis está parcialmente tapada por el metatarsiano II, esto dificulta la observación de la morfología, aunque se presenta cóncava en la parte proximal y plana hasta la parte distal.

En vista distal (Fig. 4.64F; Fig. 4.65F), los dos cóndilos están separados por una concavidad muy leve formando una morfología a rodillo, sólo posteriormente la separación es más neta a causa de un surco intercondilar más profundo. Esta última tiene superficie rugosa y está delimitada lateralmente y medialmente por dos crestas que son las continuaciones, en la parte posterior, de los cóndilos. Estas crestas posteriores son visibles también en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y otros terópodos (Gilmore, 1920; Madsen 1976; Carrano et al., 2002; Brochu, 2003; White et al., 2013). El cóndilo medial es levemente más grande del lateral, aunque ese último está inclinado más medialmente que el primero, eso causa que en vista distal la morfología del metatarsiano sea parecida a un paralelogramo. Las fosas de los ligamentos colaterales son de forma a gota y tienen aproximadamente la misma profundidad, y están levemente desplazadas anteriormente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Velocisaurus* (MUCPv 41). Dorsalmente a los dos cóndilos existe una fosa hiperextensora profunda que se desarrolla mediolateralmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Austrocheirus* (Ezcurra et al., 2010) que carece de dicha fosa. Lateralmente a la fosa hiperextensora hay la presencia

de un pequeño tubérculo con superficie rugosa. Además se observa una leve cresta oblicua que va desde el borde distal de la fosa hacia el cóndilo lateral. Como en otros terópodos la fosa hiperextensora está delimitada distalmente por un borde más marcado que el proximal (Hu, 1964; Madsen 1976; Currie an Zhao, 1993; Brochu, 2003; White et al., 2013; Cuesta et al., 2018; Langer et al., 2019)

4.17.4. Metatarsiano IV

Se preservaron ambos metatarsiano IV y tiene casi la misma longitud proximodistal del metatarsiano II, aunque es ligeramente transversalmente más ancho que el metatarsiano II (Fig. 4.64A-F; Fig. 4.65A-F; Tabla 12, 13), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de los mt-IV transversalmente reducidos de *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370) y *Vespersaurus* (Langer et al., 2019).

En vista proximal (Fig. 4.64A; Fig. 4.65A), La superficie tiene contorno triangular y es cóncava por dos tercios y convexa en correspondencia de la proyección posteromedial. Esta última proyección está dirigida también ventralmente. La proyección posteromedial del metatarsiano IV es ausente en otros ceratosaurios como *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003). Mientras que en otros terópodos como *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Allosaurus* (Madsen, 1976) y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993), no tiene el mismo desarrollo que *Aucasaurus*. Por ende, la condición observada en *Aucasaurus* se considerada autapomorfica y distinta de otros ceratosaurios. Se podrían definir tres bordes que definen el contorno de la superficie: uno anteromedial de forma sinusoidal, con una proyección anterior y que articula con el metatarsiano III, uno anterolateral de forma convexa y uno posterolateral de forma cóncava. La condición observada en

Eoabelisaurus (MPEF PV 3990), dado que el primer borde es convexo, el segundo también es convexo y el último es levemente cóncavo. Como en el metatarsiano II, la sección transversal cambia de forma a lo largo de su longitud, siendo en forma de triángulo en su parte proximal hasta la parte media-distal, y una sección transversal con forma de “D” en la parte distal, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista anterior (Fig. 4.64B; Fig. 4.65B), se destaca una breve cresta que empieza en la proyección anterior del borde proximal y se dirige distalmente. La diáfisis es recta por tres cuartos de su longitud, solo el cuarto distal diverge levemente lateralmente, como en otros terópodos (Gilmore, 1920; Hu, 1964; Brochu, 2003; Carrano, 2007; Brusatte, 2008; Cuesta et al., 2018), dando una morfología convexa al borde medial y cóncava al borde lateral. Sin embargo, en *Aucasaurus* el mt-IV contacta el mt-III a lo largo de toda su longitud, como en *Vespersaurus* (Langer et al., 2019) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de *Majungasaurus* (Carrano, 2007) donde en la parte distal se aleja lateralmente. *Aucasaurus* tiene un mayor desplazamiento distal del cóndilo medial, como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69.

En vista posterior (Fig. 4.64C; Fig. 4.65C), la parte proximal es cóncava, (también respetando la morfología del borde proximal posterior) de forma triangular y con una textura rugosa sobre todo en la parte de la proyección posteromedial y distalmente a esta última. La parte central de esa zona es más lisa y probablemente articulaba el metatarsiano V, como se observa también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Una leve cresta rugosa es visible proximalmente, en correspondencia del borde lateral. La diáfisis es plana por dos tercios, y está delimitada por dos crestas rugosas muy marcadas en correspondencia de los márgenes medial y lateral. La cresta medial

termina más distalmente que la lateral y en la parte más distal se desvía lateralmente y termina de manera abrupta a 2.1 cm de los cóndilos distales, probablemente marca la zona de anclaje del *M. gastrocnemius pars lateralis* (Carrano y Hutchinson, 2002), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69. En *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) hay una morfología muy similar, aunque a diferencia de *Aucasaurus* la cresta que se dirige distolateralmente es menos desarrollada.

En vista lateral (Fig. 4.64D; Fig. 4.65D), la parte proximal tiene un contorno triangular y es más profunda que el resto de la diáfisis. La diáfisis es recta proximodistalmente con el borde anterior y posterior paralelo entre sí, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La superficie de la diáfisis es levemente convexa a lo largo de toda su longitud.

En vista medial (Fig. 4.64E; Fig. 4.65E), la superficie proximal que articula con el metatarsiano III es de forma triangular y con textura rugosa, respectando la morfología sinusoidal del borde proximal, y presentando anteriormente un área triangular cóncava (posteriormente y distalmente a la proyección anterior), diferente de la superficie totalmente plana en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). La superficie medial de la diáfisis que articula con el metatarsiano III es plana y levemente rugosa sobre todo en la parte media de la faceta, visible también en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista distal (Fig. 4.64F; Fig. 4.65F), la superficie tiene un contorno de forma casi triangular y está caracterizada por una rugosidad alrededor de los cóndilos, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 y probablemente *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), y diferente del contorno subrectangular de la superficie distal en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Los cóndilos están bien separados posteriormente por un surco intercondilar y se unen anteriormente. Los cóndilos son de diferentes tamaño y morfología, siendo el medial de contorno circular y más grande del

lateral, que tiene un contorno de forma triangular con ápex apuntando posteriormente, como en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003). Aunque teniendo un cóndilo más grande que el otro, esta diferencia es menos marcada que en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y aún menos que los tetanuros. Además, se observa que el cóndilo medial presenta su eje mayor paralelo al eje de la superficie distal, mientras que el cóndilo lateral presenta su eje mayor inclinado anteromedialmente-posterolateralmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. La fosa hiperextensora es ausente. Las fosas de los ligamentos colaterales son más superficiales respecto los metatarsianos II y III, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Se destaca una posición posterior de la fosa del ligamento colateral lateral, tal como se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Posteriormente, el cóndilo lateral presenta en su parte más proximal, una concavidad de forma triangular entre dos leves crestas, y se puede observar que los cóndilos se unen por medio de una cresta dirigida mediolateralmente, ambas características no están presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y tampoco en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69.

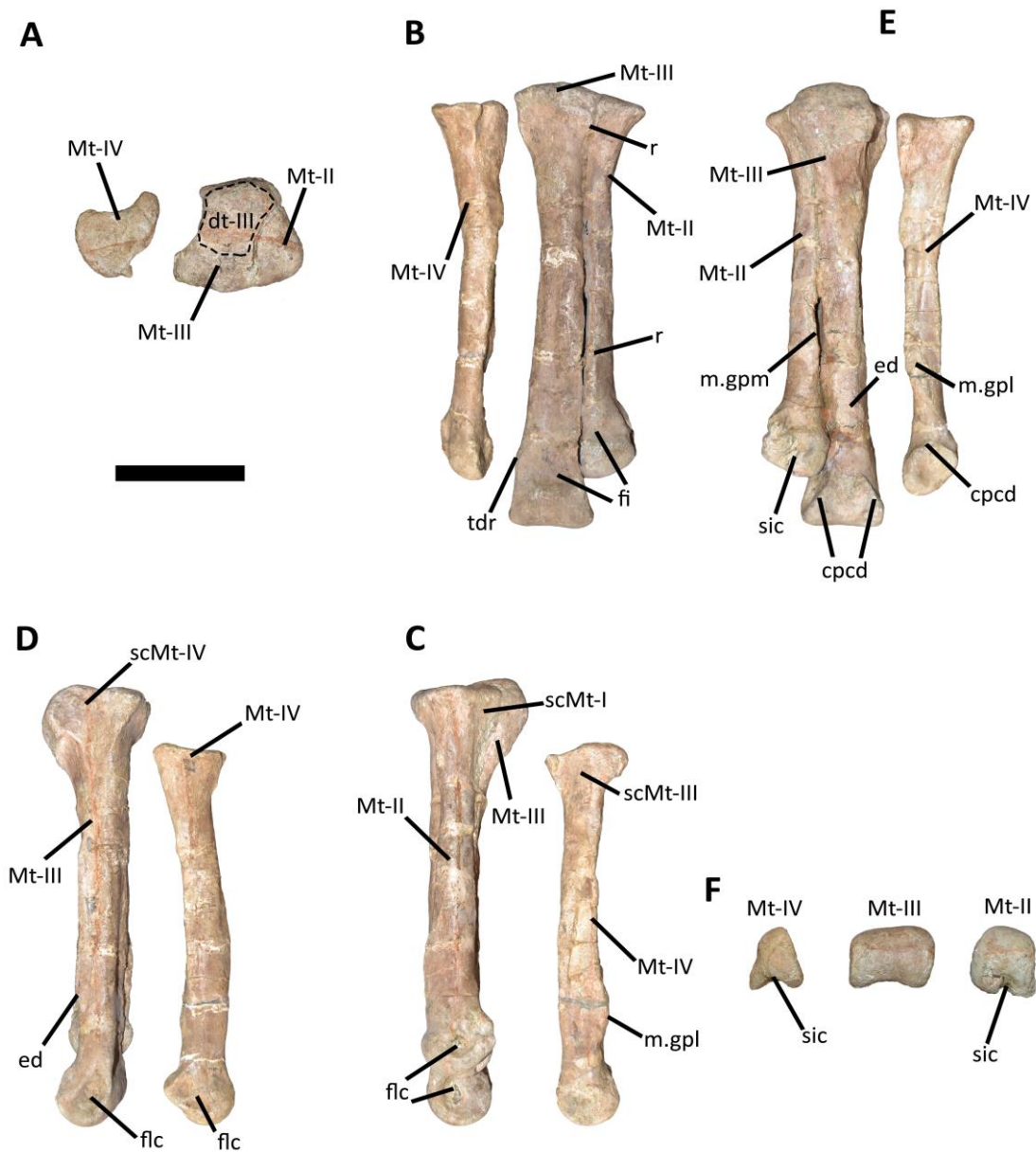


Figura 4.64. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Metatarsianos II-III-IV derechos en vista anterior (A), posterior (B), lateral (C), medial (D), proximal (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

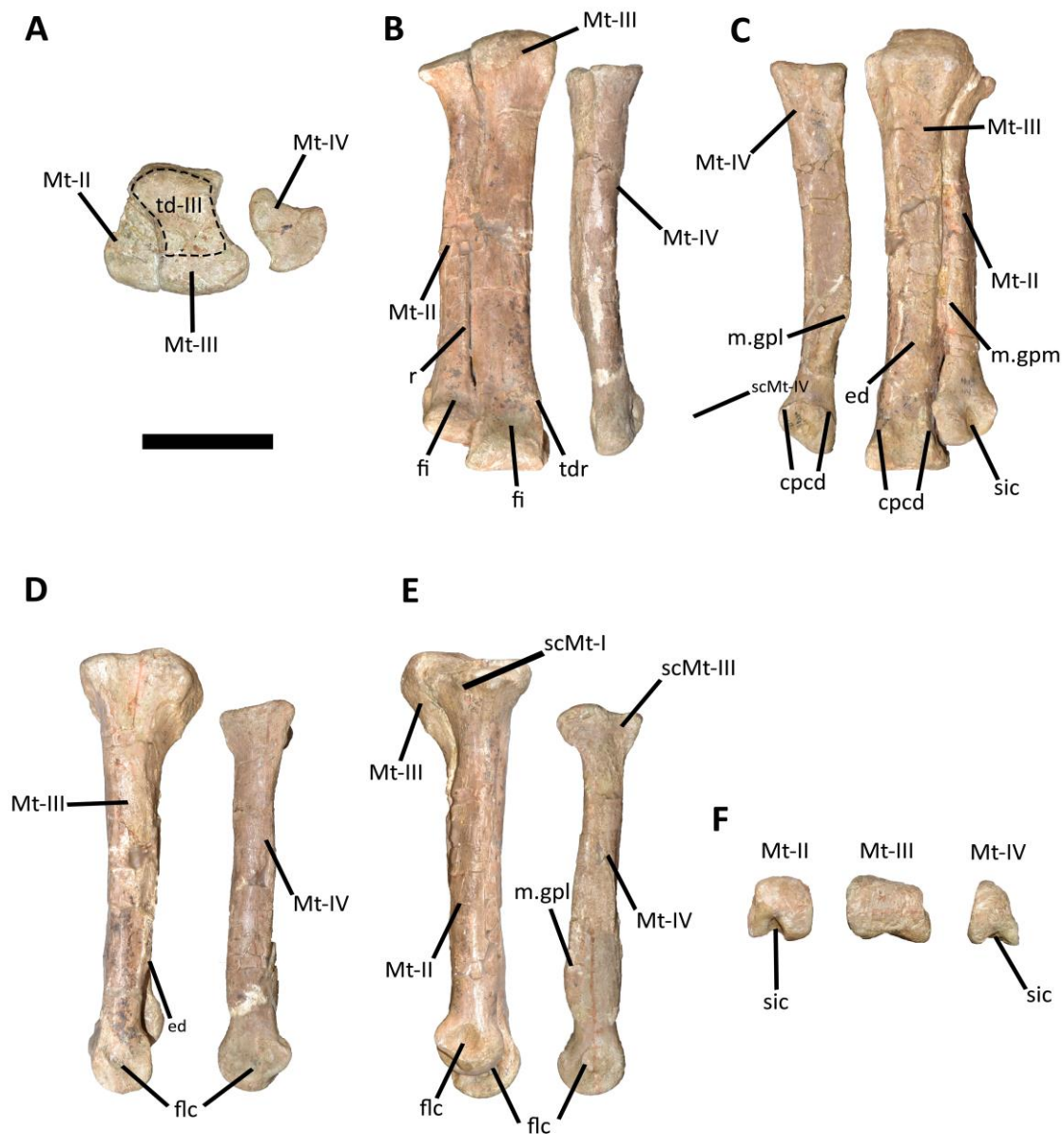


Figura 4.65. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Metatarsianos II-III-IV izquierdos en vista anterior (A), posterior (B), lateral (C), medial (D), proximal (E), y distal (F). La línea discontinua indica el tarsal distal III. Escala: 10 cm.

4.17.5. Metatarsiano V

Ambos metatarsianos V se preservaron (Fig. 4.66A-D; Tabla 12, 13). En vista lateral (Fig. 4.66A, C), la parte proximal que articula con el metatarsiano IV y con el tarsal distal IV es casi esférica con superficie rugosa y con un leve tubérculo dirigido

anterolateralmente, diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde es más triangular. Distalmente a la parte proximal, la diáfisis se reduce a un cuello, debido a que el borde anterior es cóncavo, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). A los 3 cm de tubérculo proximal, se presenta una protuberancia con superficie rugosa en correspondencia del borde anterior, presente también en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Distalmente a esa protuberancia, el borde se presenta otra vez cóncavo y a los 3,3 cm de la primera protuberancia hay otra menos pronunciada. A dos tercios de la superficie lateral es presente una cresta, entre esta última y el primer tubérculo observado en el borde anterior la superficie se muestra rugosa. El borde posterior es recto, rugoso a lo largo de toda su longitud y en el tercio distal presenta un tubérculo, visible también en la superficie medial, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La parte distal termina de forma puntiaguda y con un reborde del margen posterior, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista medial (Fig. 4.66B, D), es presente una leve concavidad en correspondencia del primer tubérculo del borde anterior, y es visible el tubérculo distal del borde posterior. La sección del metatarsiano V es ovalada, aunque se presenta triangular en correspondencia del tubérculo presente en la superficie lateral. Se destaca la presencia de rugosidades en el tercio proximal y distal, tal como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), probablemente contactaba el metatarsiano IV justo en estas dos zonas. *Aucasaurus* tiene una menor extensión anteroposterior del vástago del metatarsiano V respecto a *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

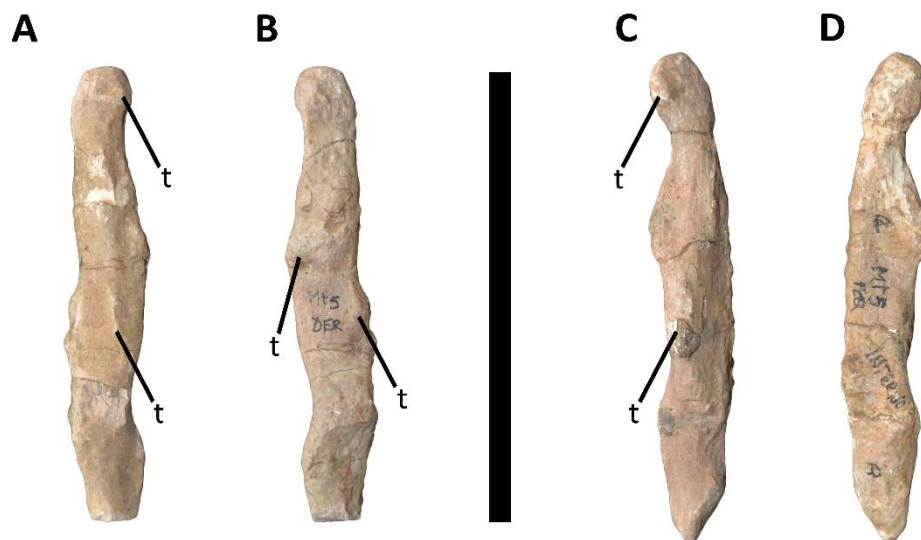


Figura 4.66. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Metatarsiano V derecho (A, B) e izquierdo (C, D) en vista lateral (A, C), y medial (B, D). Escala: 10 cm.

4.18. Falanges pedales

Aucasaurus garridoi MCF-PVPH-236 preservó la casi totalidad de las falanges pedales, careciendo solamente de la falange ungueal del tercer dedo derecho. Sin embargo, sucesivamente se perdieron algunas falanges del pie derecho, serían: la falange 2 y 3 del dedo II; la falange 3 del dedo III; y la falange 1 y 2 del dedo IV. Afortunadamente, previamente a la pérdida de dichas falanges se habían hechos moldes de todos los elementos esqueléticos de *Aucasaurus*, permitiendo una reconstrucción fiel de los elementos perdidos.

4.18.1. Falange I-1

Son presentes ambas primeras falanges, aunque la izquierda tiene un tamaño general levemente mayor (Fig. 4.67B-D, H, K, M; Fig. 4.68C-E, H, J, L; Tabla 14, 15). En vista proximal (Fig. 4.67B; Fig. 4.68E), la primera falange presenta una superficie articular cóncava, con contorno ovalado como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). No

presenta ninguna cresta que divida la superficie en dos áreas. En el borde ventral se observa un proceso dirigido proximalmente.

En vista medial o lateral (Fig. 4.67C, H; Fig. 4.68D, H), es posible notar que la parte proximal es la parte más ancha cráneo-posteriormente, mientras que la parte media va estrechándose hacia la parte distal. En la región distal la falange se vuelve a ensanchar en la zona de los cóndilos, dando a los bordes anterior y posterior una morfología cóncava. Asimismo, es visible la proyección proximal de la parte ventral del borde proximal. Esta proyección va a posicionarse en una depresión de la superficie posterodistal del metatarsiano I. En *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) dicha proyección es muy reducida. Las fosas de los ligamentos colaterales son bien visibles medialmente y lateralmente, tienen un contorno con forma de gota y son aproximadamente del mismo tamaño.

En vista anterior (Fig. 4.67K; Fig. 4.68J), desde el borde proximal se extiende distolateralmente una leve cresta. El surco intercondilar es más superficial y es posible ver la región posterior de los cóndilos distales, debido a que estos tienen un ancho anterior transversal reducido. Parece carecer de una fosa hiperextensora.

En vista posterior (Fig. 4.67M; Fig. 4.68L), el borde medial y lateral son rectos y paralelos entre sí. En la superficie posterior, cerca del borde proximal, es presente una fosa de forma ovalada delimitada por dos crestas, en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) esa fosa es muy leve. Una fosa es visible cerca de los dos cóndilos distales y se conecta con un surco intercondilar profundo que separa estos últimos y funciona como vía para la articulación con la falange ungueal.

En vista distal (Fig. 4.67D; Fig. 4.68C), la superficie articular tiene un contorno rectangular siendo más alta que ancha. El cóndilo lateral tiene una mayor extensión anteroposterior y dorsoventral respecto al medial, y están separados por un surco

intercondilar profundo, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Ambos cóndilos son paralelos entre sí.

4.18.2. Falange I-2 (ungueal)

Las falanges ungueales se presentan entre sí con una morfología general parcialmente diferente (probablemente debido a un factor diagenético), aunque el tamaño es prácticamente parecido (Fig. 4.67E-G, J, L; Fig. 4.68A, B, I, K, M).

En vista proximal (Fig. 4.67E; Fig. 4.68B), la superficie articular es cóncava, con un contorno en forma de gota acunándose anteriormente (la falange ungueal derecha es más estrecha mediolateralmente respecto la izquierda). Presenta una cresta central poco desarrollada con dirección dorsoventral, como en el *Abelisauridae* indet. MSNM V6419 (Maganuco et al., 2008). La proyección dorsoproximal se ubica centralmente. La superficie posterior es cóncava proximodistalmente.

En vista medial y lateral (Fig. 4.67F, G; Fig. 4.68A, I), ambas superficies son levemente convexas (mientras que en la falange derecha la superficie medial es cóncava y la lateral convexa esa morfología podría estar afectada por una deformación tafonómica del hueso). En las superficies medial y lateral, a mitad de la cara y cerca del borde posterior, es presente un pequeño tubérculo. El borde dorsal es fuertemente convexo, mientras que el borde ventral es fuertemente cóncavo. No se observan surcos vasculares, a diferencia del *Abelisauridae* indet. MSNM V6419 (Maganuco et al., 2008) que si tiene.

En vista dorsal (Fig. 4.67J; Fig. 4.68K), se observa la proyección en el borde proximal que apunta proximalmente. Los bordes medial y lateral convergen hacia la punta de la falange.

En vista ventral (Fig. 4.67L; Fig. 4.68M), la superficie es plana sin presentar tubérculo flexor o fosa, diferente del *Abelisauridae* indet. MSNM V6419 (Maganuco et al., 2008) que parece tener un tubérculo flexor.

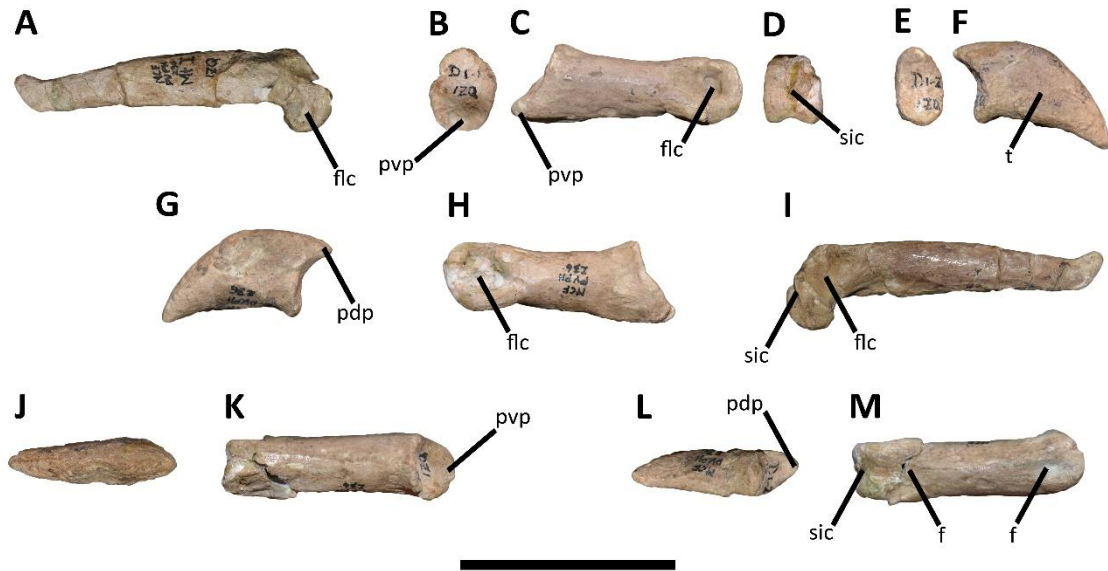


Figura 4.67. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Metatarsiano I (A, I), primera (B-D, H, K, M), y segunda falange (E-G, J, L) del primer dedo izquierdo en vista proximal (B, E), medial (A, C, F), lateral (G-I), dorsal (J, K), ventral (L, M), y distal (D). Escala: 5 cm.

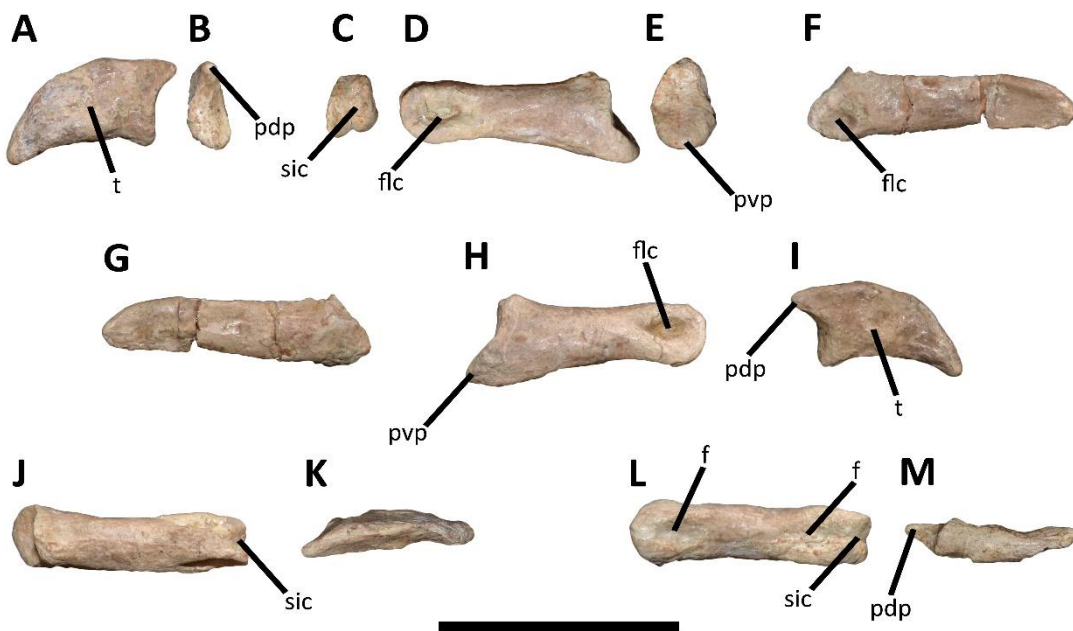


Figura 4.68. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Metatarsiano I (F, G), primera (C-E, H, J, L), y segunda falange (A, B, I, K, M) del primer dedo derecho en vista proximal (B, E), medial (A, D, F), lateral (G-I), dorsal (J, K), ventral (L, M), y distal (C). Escala: 5 cm.

4.18.3. Falange II-1

Ambas primeras falanges del dedo I se preservaron (Fig. 4.69A-C, K, N, Q; Fig. 4.70H-F, I, L, O; Tabla 13, 14). En vista proximal (Fig. 4. 69A; Fig. 4.70H), la superficie es cóncava sin ninguna cresta, eso refleja la morfología de la superficie articular del segundo metatarsiano. El contorno de la superficie proximal tiene una forma pentagonal con el eje mayor dirigido dorsoventralmente, siendo el borde ventral recto, el medial y el lateral rectos y paralelos hasta la mitad ventral, y en la mitad dorsal van convergiendo. Dicha morfología se observa también es parecida a la de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), que difieren de *Aucasaurus* solamente por tener un borde ventral cóncavo en el primero y tener una superficie proximal ancha como alta en el segundo. *Aucasaurus* difiere de *Velocisaurus* (MUCPv 41) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) dado que en estos dos últimos abelisauroideos la superficie proximal tiene un contorno ovalado.

En vista medial (Fig. 4.69B Fig. 4.70G), la superficie es convexa dorsoventralmente y recta proximodistalmente, y en la parte proximal presenta una textura rugosa. Es casi ausente la depresión con textura rugosa posicionada proximoventralmente, tal como se observa también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35).

En vista lateral (Fig. 4.69K; Fig. 4.70I), la superficie en las dos falanges se presenta tafonOMICAMENTE deformada, ya que están ligeramente colapsadas (en la falange derecha con un grado mayor). Sin embargo se puede deducir la morfología real, que podía haber sido cóncava dorsoventralmente en la parte proximal, marcando una

asimetría observada también en las otras falanges del dedo II y IV. La misma morfología se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41; además en el material referido de ese taxón se observa un surco en la parte media de la superficie, ausente en *Aucasaurus*), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En la parte proximoventral de la superficie lateral hay una concavidad bien marcada con textura rugosa (aunque en la falange derecha es poco visible por el colapso de la superficie), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Diferente es la condición en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), donde la dicha fosa es más profunda en la superficie medial.

En vista dorsal (Fig. 4.69N; Fig. 4.70L), la superficie se presenta convexa mediolateralmente y en la zona proximal se nota una leve rugosidad, que en el derecho parece ser un poco más marcada. Se observa en el borde proximal una proyección pronunciada y dirigida proximalmente, que entra en contacto con la fosa hiperextensora del metatarsiano II, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). En *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) la morfología es diferente, debido a que la proyección es muy poco acentuada. En la parte distal de la superficie dorsal presenta una clara fosa hiperextensora, con una mayor extensión proximodistal respecto el metatarsiano II. El ancho mediolateral de los cóndilos es inferior que la parte ventral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), pero diferente de *Velocisaurus* (MPCN PV 370) donde tiene el mismo ancho, tanto dorsalmente que ventralmente. El cóndilo lateral termina levemente más distalmente que el medial, esta condición se observa de manera más marcada también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), diferente de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) donde llegan aproximadamente a la misma distancia.

En vista ventral (Fig. 4.69Q; Fig. 4.70O), en el primer tercio proximal es presente una depresión, con textura rugosa, bordeada por dos crestas, una lateral y otra medial. Sin embargo, la lateral es más pronunciada y empieza y termina más distalmente con respecto a la medial, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). El borde medial es recto hasta el cóndilo distal mientras que el borde lateral es cóncavo.

En vista distal (Fig. 4.69C; Fig. 4.70F), el surco intercondilar es superficial y se extiende en la superficie ventral, como en otros terópodos. Los cóndilos distales son de diferentes formas y tamaño, el cóndilo medial tiene una orientación dorsoventral y es de tamaño mayor respecto al lateral, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). El cóndilo lateral distal tiene una orientación dorsomedial-ventrolateral. La fosa del ligamento colateral del cóndilo medial es reducida y menos profunda respecto la fosa lateral (en *Velocisaurus* se observa la condición opuesta), tiene una forma ovalada (que en la falange izquierda es más evidente), y está posicionada más dorsalmente. La misma morfología y posición de las fosas del ligamento colateral se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35). En vista medial el contorno del cóndilo termina abruptamente en la parte dorsal y ventral generando dos escalones, sin embargo dorsalmente ese escalón está situado más distalmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). A diferencia, el cóndilo lateral se presenta con contorno circular, y ventralmente termina de manera levemente menos abrupta creando un escalón. Estos escalones observados en los cóndilos no son visibles en *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370), donde el contorno de los cóndilos termina de manera no abrupta.

4.18.4. Falange II-2

Ambas falanges se preservaron, aunque la derecha es una copia fiel de la original, dado que esta última se perdió (Fig. 4.69D-F, J, M, P; Fig. 4.70C-E, J, M, P; Tabla 13, 14). La falange 2 tiene una longitud proximodistal de un poco más de la mitad de la falange 1, condición diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) donde es más de dos tercios.

En vista proximal (Fig. 4.69D; Fig. 4.70E), la superficie tiene un contorno pentagonal, con un borde ventral cóncavo, es más ancha que alta y es altamente asimétrica, dado que el borde dorsal tiene su parte más alta desplazada medialmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Una cresta divide la superficie en dos áreas, una medial más amplia y ovalada dorsoventralmente, y una lateral de forma ovalada pero inclinada dorsomedialmente-ventrolateralmente, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370; en el trabajo de Brisson Egli et al. 2016 no mencionan una falange II-2), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La cresta se conecta dorsalmente con la proyección dorsoproximal.

En vista medial (Fig. 4.69E; Fig. 4.70D), la superficie es levemente convexa dorsoventralmente, y no se observa en la esquina proximoventral la depresión con superficie rugosa, que sí se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35).

En vista lateral (Fig. 4.69J; Fig. 4.70J), la superficie es convexa dorsoventralmente. Sin embargo, está inclinada dorsomedialmente-ventrolateralmente, esto confiere a la falange 2 una morfología asimétrica y con una sección transversal en forma de trapecio rectángulo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370). En *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator*

(MMCh PV 48), esta asimetría existe sólo en la parte proximal, dado que la parte medial y distal las superficies medial y lateral tienen la misma morfología e inclinación. En la parte ventroproximal de la superficie lateral se presenta una depresión de forma ovalada con superficie rugosa, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista dorsal (Fig. 4.69M; Fig. 4.70M), la superficie es convexa mediolateralmente y la fosa hiperextensora es casi ausente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Como en la falange anterior, el ancho dorsal de los cóndilos es inferior del ancho ventral. Como en la falange 1, el cóndilo lateral termina más distalmente que el medial.

En vista ventral (Fig. 4.69P; Fig. 4.70P), el borde proximal tiene un contorno en forma de “W” con una leve proyección posterior, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Velocisaurus* (MPCN PV 370; en este taxón la proyección es mucho más desarrollada), pero diferente de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) donde el borde proximal es recto. La superficie presenta dos crestas en su parte proximal, una lateral más pronunciada y desplazada distalmente respecto a la cresta medial, ambas tienen superficie rugosa y están separadas por una depresión también con superficie rugosa, como se observa también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Dicha depresión se observa también en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), mientras que en *Velocisaurus* (MPCN PV 370) la superficie entre las dos crestas es plana. A la mitad de la superficie ventral y en posición lateral, es visible un foramen nutricio. Como en la falange 1, en vista ventral el borde lateral es cóncavo y el medial es recto. En *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) ambos márgenes son levemente cóncavos.

En vista distal (Fig. 4.69F; Fig. 4.70C), los cóndilos distales están separados por un surco intercondilar más profundo que en la falange 1, y el medial es de mayor tamaño respecto al lateral. Ambos cóndilos tienen el eje mayor inclinado hacia la parte media de la falange conllevando que convergen dorsalmente. El cóndilo medial se extiende levemente más ventralmente del lateral. Esta morfología de los cóndilos se observa también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). El cóndilo medial, termina ventrolateralmente de manera más abrupta, creando un escalón, respecto el cóndilo lateral. Las fosas colaterales ligamentales son de diferentes tamaño y forma, la lateral es más profunda de la medial y de contorno circular, la fosa medial tiene contorno en forma de gota y se posiciona más dorsalmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), mientras que en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) hay una condición opuesta.

4.18.5. Falange II-3 (ungueal)

Las dos falanges están presentes, aunque la derecha es una copia fiel de la original, dado que esta última se perdió (Fig. 4.69G, H, I, L, O; Fig. 4.70A, B, K, N, Q; Tabla 13, 14).

En vista proximal (Fig. 4.69G; Fig. 4.70B), la superficie presenta un contorno casi circular, una leve cresta divide la superficie en dos áreas, las dos de forma ovalada y la parte medial más amplia que la parte lateral. Sin embargo, esta última es más profunda debido a un mayor desarrollo distal del cóndilo lateral de la falange 2. En *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) hay una morfología muy diferente respecto a *Aucasaurus*, siendo el área lateral más amplia. También se observa una ligera asimetría dado que la parte lateral está desplazada dorsalmente respecto a la parte medial, como

en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). La cresta proximal termina dorsalmente en un tubérculo con forma de dedo que apunta hacia la parte posterior.

En vista lateral o medial (Fig. 4.69H; Fig. 4.70A), se destaca una importante curvatura de la falange. Ambas superficies presentan un solo surco vascular dirigidos proximodistalmente desde la punta hasta la mitad de la superficie, de ese punto hasta casi el borde proximal se separa en dos, uno dorsal y otro ventral que terminan proximalmente en otro surco vascular dirigido dorsoventralmente (visible sobre todo en la falange izquierda en su vista lateral). Dicha morfología es típica de los abelisauroideos (e.g. *Eoabelisaurus*; *Velocisaurus*; *Ilokelesia*; *Skorpiovenator*; *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69; Novas y Bandyopadhyay, 2001; Carrano et al., 2002; Carrano, 2007; Maganuco et al., 2008).

En vista dorsal (Fig. 4.69L; Fig. 4.70N), se puede notar la asimetría general de la falange ungueal, dado que la superficie lateral es convexa mientras que la medial es recta, las dos terminan dorsalmente en una cresta que se extiende desde el tubérculo proximal hasta la parte distal de la falange.

La superficie ventral (Fig. 4.69O; Fig. 4.70Q), presenta en su parte proximal, una proyección hacia la parte ventral del borde proximal, que no se considera como un tubérculo flexor. Distalmente a esta proyección, es visible una depresión de forma ovalada y con su eje mayor dirigido mediolateralmente. Dicha depresión está conectada distalmente con un surco que recorre toda la superficie ventral y llega hasta la punta de la falange ungueal, y con los surcos vasculares ventrales de las superficies medial y lateral, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69.

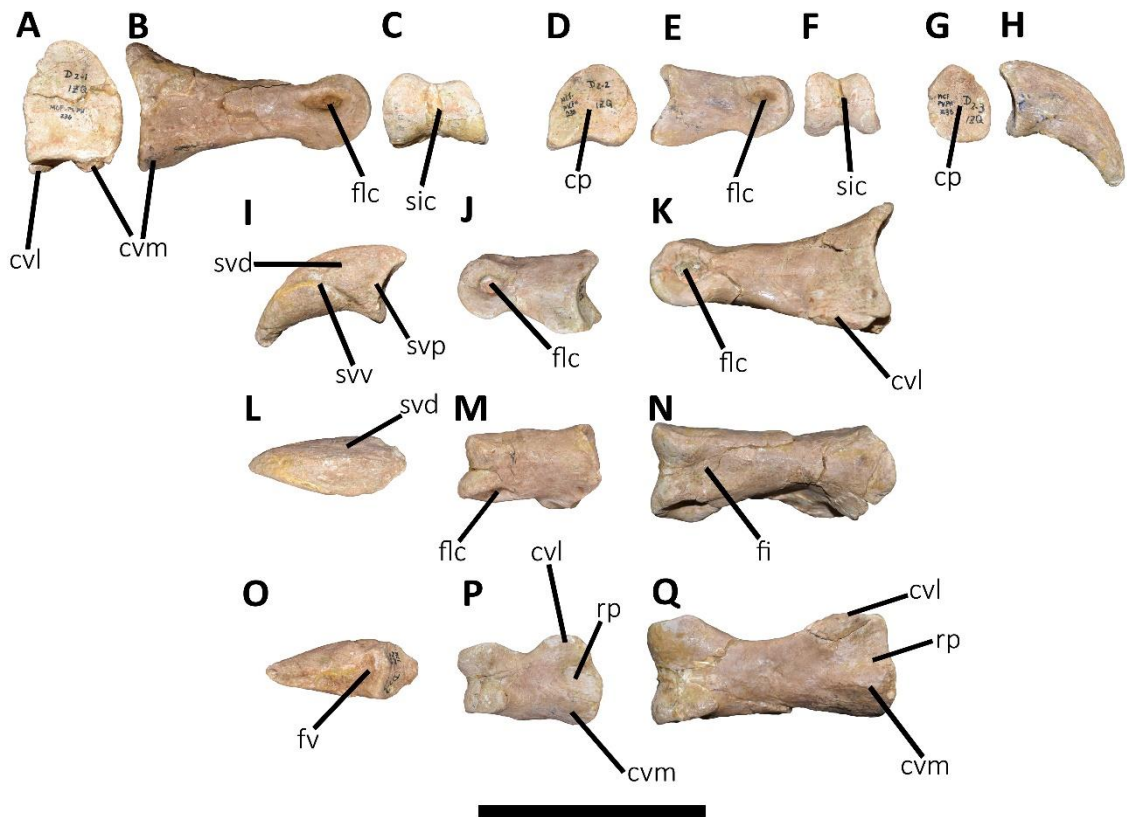


Figura 4.69. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Primera (A-C, K, N, Q), segunda (D-F, J, M, P) y tercera falange (G-I, L, O) del segundo dedo izquierdo en vista proximal (A, D, G), medial (B, E, H), lateral (I-K), dorsal (L-N), ventral (O-Q), y distal (C, F). Escala: 10 cm.

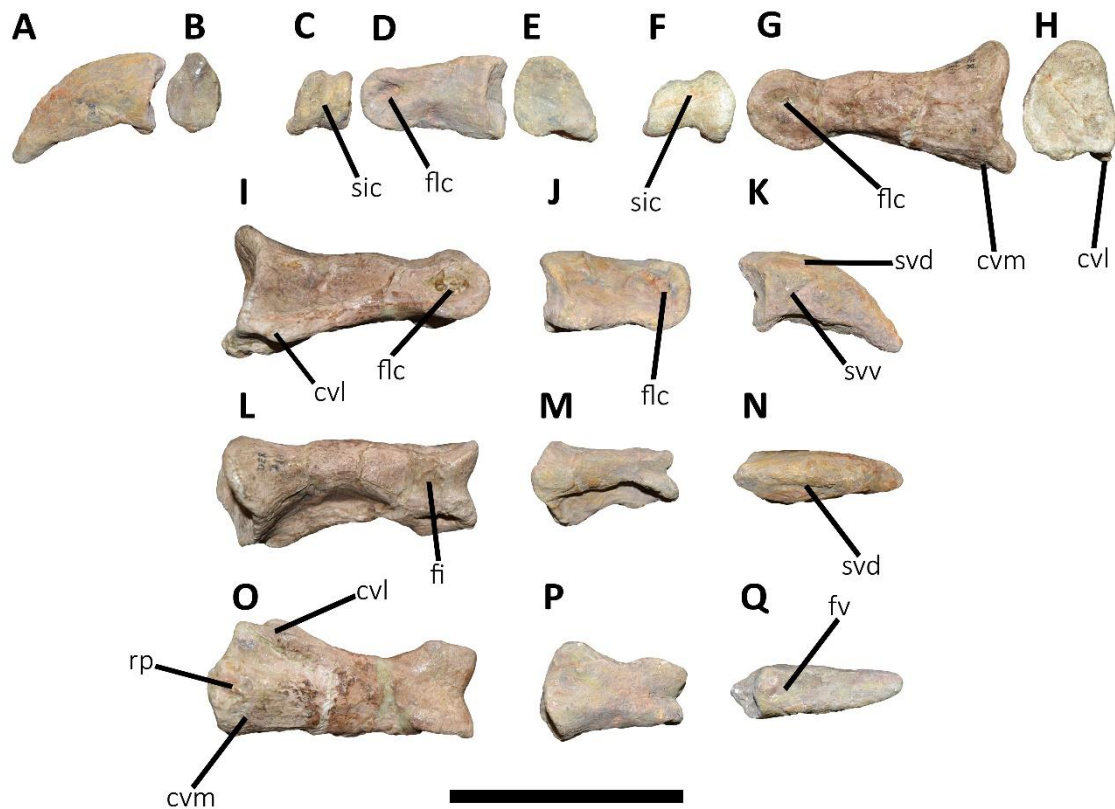


Figura 4.70. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Primera (F-I, L, O), segunda (C-E, J, M, P), y tercera falange (A, B, K, N, Q) del segundo dedo derecho en vista proximal (B, E, H), medial (A, D, G), lateral (I-K), dorsal (L-N), ventral (O-Q), y distal (C, F). Escala: 10 cm.

4.18.6. Falange III-1

Se preservaron ambas primeras falanges del dedo III (Fig. 4.71A-C, O, S, W; Fig. 4.72G-I, J, M, P; Tabla 13, 14), siendo reducidas anteroposteriormente y robustas. En vista proximal (Fig. 4.71A; Fig. 4.72I), la superficie se presenta cóncava sin ninguna cresta central que la separa en dos áreas, eso es debido a la morfología de la superficie articular del metatarsiano III en forma de rodillo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Presenta un contorno con forma de “D” con su eje mayor dirigido mediolateralmente, siendo el borde ventral levemente cóncavo, los bordes medial y lateral rectos y casi paralelos entre si y el borde dorsal convexo, como en *Eoabelisaurus*

(MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y el *Abelisauridae* indet. MSNM V5255 (Maganuco et al., 2008). En *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), se observa la misma morfología pero el ancho mediolateral es mucho mayor respecto al alto dorsoventral. El borde ventral presenta dos proyecciones que se dirigen proximalmente y ventralmente, en las esquinas medial y lateral del borde mismo.

En vista medial (Fig. 4.71B; Fig. 4.72H), la superficie es convexa dorsoventralmente a lo largo de toda la longitud de la diáfisis. Se observa la concavidad proximoventral, de forma triangular y con superficie rugosa, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y en *Velocisaurus* (MPCN PV 370; aunque en este último que es muy superficial). Como en este último taxón, en *Aucasaurus* tanto el borde dorsal como el borde ventral son rectos y solamente cerca de los cóndilos se convierten en levemente cóncavos, en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) el borde ventral es levemente cóncavo en toda su longitud.

En vista lateral (Fig. 4.71O; Fig. 4.72J), la superficie es especular a la medial excepto por una diferencia: la concavidad presente en la parte proximal es levemente más profunda y más amplia, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La condición de tener las superficies medial y lateral especulares, difiere de lo que se puede observar en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), donde hay una leve asimetría siendo la superficie medial plana y la lateral convexa.

En vista dorsal (Fig. 4.71W; Fig. 4.72M), la superficie es mediolateralmente convexa y en proximidad del borde proximal la superficie es muy rugosa. La proyección dorsoproximal es levemente pronunciada, como en otros terópodos. Los bordes lateral y

medial son levemente cóncavos. La fosa hiperextensora es muy profunda y se extiende mediolateralmente, diferente de *Velocisaurus* (MUCPv 41; MPCN PV 370) la cual tiene una fosa con mayor extensión proximodistal. La parte más distal de la fosa está delimitada por un borde que une los dos cóndilos distales, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y el *Abelisauridae* indet. MSNM V5255 (Maganuco et al., 2008). Ambos cóndilos terminan distalmente a la misma altura.

En vista ventral (Fig. 4.71S; Fig. 4.72P), la superficie del tercio proximal está dividida parcialmente en dos áreas que forman dos leves depresiones, una medial de forma triangular y delimitada medialmente por una cresta, y una lateral más reducida con contornos no muy bien definidos. Esta última es delimitada lateralmente por una cresta muy desarrollada, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y probablemente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). En *Velocisaurus* (MPCN PV 370) se observa una condición diferente de *Aucasaurus*, dado que hay una única concavidad entre las crestas ventrales medial y lateral. En *Aucasaurus*, la parte central de la diáfisis es convexa mediolateralmente y presenta varios forámenes nutricios en la mitad de la superficie.

En vista distal (Fig. 4.71C; Fig. 4.72G), la falange presenta dos cóndilos casi unidos en el medio (es decir carece de surco intercondilar), con bordes dorsal y ventral levemente cóncavos. Ambos cóndilos tienen el mismo tamaño, aunque el medial tiene una posición casi vertical, mientras que el lateral está levemente más inclinado, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35). Ventralmente los dos cóndilos terminan de manera neta con dos escalones (menos pronunciados que el metatarsiano III) y con superficie rugosa (visible lateralmente o medialmente), diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) donde ventralmente los cóndilos terminan de manera menos abrupta. Esta morfología observada en

Aucasaurus es diferente de *Velocisaurus* (MPCN PV 370), donde los cóndilos están mayormente definidos y separados, además el cóndilo lateral es más grande que el medial y se presenta con el eje dorsoventral inclinado medialmente (hecho que refleja la asimetría de la falange). La fosa del ligamento colateral medial tiene forma circular, mientras que la lateral es con forma de gota, y tienen aproximadamente la misma profundidad, aunque son reducidas en tamaño y profundidad respecto a las del metatarsiano III, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MPCN PV 370) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), mientras que en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) ambas fosas tienen contorno ovalado.

4.18.7. Falange III-2

La falange dos se presenta en su forma general, muy parecida a la falange 1. Se destaca un mayor tamaño general de la falange izquierda respecto a la derecha (Fig. 4.71D-F, N, R, V; Fig. 4.72D-F, K, N, Q; Tabla 13, 14).

En vista proximal (Fig. 4.71D; Fig. 4.72F), el contorno es parecido a la falange anterior, la concavidad del margen ventral es más acentuada (sobre todo en la derecha) procurando un mayor desarrollo de las proyecciones ventral medial y lateral, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Abelisauroida* indet. CPP 692 (Novas et al., 2008), pero diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde tienen el mismo desarrollo de la falange III-1. A diferencia de la superficie proximal del metatarsiano III y de la primera falange que son totalmente cóncavas, la falange presenta una mayor concavidad en la zonas medial y lateral, aparentando una leve cresta en la parte media (visible en la derecha). Esta morfología difiere de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauroida* indet. CPP 692 (Novas et al., 2008) donde dicha superficie es totalmente

cóncava. Las esquinas dorsales del margen medial y lateral se reducen, por ende el contorno tiene una forma semicircular, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), mientras que en *Velocisaurus* (MUCPv 41) tiene un contorno pentagonal.

En vista medial y lateral (Fig. 4.71E, N; Fig. 4.72E, K), se reducen las fosas ventroproximal respecto a la falange 1, tomando una forma más ovalada que triangular, sin embargo, la fosa lateral es más profunda de la medial. Tanto el borde dorsal que el ventral son rectos y convergen hacia los cóndilos.

En vista dorsal (Fig. 4.71V; Fig. 4.72N), la superficie es idéntica a la de la falange anterior, con una leve concavidad anterior a la proyección dorsoproximal. Dicha proyección dorsal es más desarrollada que en la falange 1, siendo más proyectada proximalmente. El ancho de la superficie dorsal de los cóndilos distales es menor de la parte ventral, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauroida* indet. CPP 692 (Novas et al., 2008). La fosa hiperextensora es más profunda respecto a las otras falanges del dedo 3, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Velocisaurus* (MUCPv 41) y de *Abelisauridae* indet. MSNM V5256 (Maganuco et al., 2008) donde esta fosa se redujo en tamaño en relación a la primera falange. En *Aucasaurus*, cabe destacar una diferencia morfológica entre la derecha y la izquierda, siendo la primera más amplia proximodistalmente que la segunda. Como en la primera falange, la fosa está delimitada distalmente por un borde que une dorsalmente los cóndilos, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauroida* indet. CPP 692 (Novas et al., 2008). El cóndilo lateral sigue proyectándose más distalmente del medial.

En vista ventral (Fig. 4.71R; Fig. 4.72Q), en el tercio proximal la superficie presenta las dos depresiones observadas en la falange 1, separadas parcialmente por una pequeña cresta dirigida proximalmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MSNM V5256 (Maganuco et al., 2008), y diferente al Abelisauroida indet. CPP 692 (Novas et al., 2008) donde hay una única depresión con contorno triangular. La cresta proximal del borde lateral es menos desarrollada que la falange anterior. En la falange derecha, distalmente a la sobre mencionada concavidad, es visible un foramen nutricio, presente también en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista distal (Fig. 4.71F; Fig. 4.72D), los cóndilos distales son mucho más evidentes y separados respecto a la falange 1, debido a un surco intercondilar más profundo que la falange previa, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41) y el Abelisauroida indet. CPP 692 (Novas et al., 2008), pero diferente de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MSNM V5256 (Maganuco et al., 2008) donde son poco definidos. El cóndilo medial es de mayor tamaño respecto al lateral, y este último está inclinado medialmente, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41). Las fosas de los ligamentos colaterales son menos profundas respecto la falange 1 y el contorno es ovalado, posicionándose ambas en una zona más céntrica.

4.18.8. Falange III-3

Ambas terceras falanges se preservaron (Fig. 4.71G-I, M, Q, U; Fig. 4.72A-C, L, O, R; Tabla 13, 14). En vista proximal (Fig. 4.71G; Fig. 4.72C), así como en las falange 1 y 2, la superficie tiene una mayor extensión mediolateral que dorsoventral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) pero diferente de *Velocisaurus* (MUCPv 41) donde es tan alto cuanto ancho. El

contorno tiene una forma a “D”, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La convexidad que separa la superficie proximal es más desarrollada que las falanges posteriores aunque no parece ser una verdadera cresta, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) mientras que en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) esa convexidad es ausente. En la falange derecha se destaca una asimetría entre la parte lateral y medial de la superficie, siendo esta última más alta dorsoventralmente. El borde ventral es plano en la falange izquierda y cóncavo en la derecha. Se presume que en la falange izquierda hubo una compresión dorsoventral diagenética y por eso el borde ventral es plano, debido a que también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) esa falange tiene el borde ventral cóncavo.

En vista medial y lateral (Fig. 4.71H, M; Fig. 4.72B, L), las fosas proximoventrales son más reducidas y menos profundas respecto a las falanges posteriores, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). En ambas vistas el borde dorsal es levemente cóncavo, mientras que el ventral es fuertemente cóncavo.

En vista dorsal (Fig. 4.71U; Fig. 4.72O), la proyección dorsal es desarrollada como en la falange anterior, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) donde está casi ausente. El cóndilo lateral se proyecta más distalmente del medial.

En vista ventral (Fig. 4.71Q; Fig. 4.72R), la depresión posterior es rectangular en la falange izquierda y más ovalada en la falange derecha, y es visible la cresta dirigida proximalmente a la mitad del margen anterior de la depresión, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), mientras que en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) dicha cresta está ausente. En la falange izquierda hay otra concavidad,

siempre con superficie rugosa, ubicada distalmente al borde anterior de la sobre mencionada depresión.

En vista distal (Fig. 4.71I; Fig. 4.72A), los cóndilos distales son bien diferenciados entre sí dado que están separados por un verdadero surco, ambos presentan una inclinación hacia la parte media de la falange, conllevando que los ejes dorsoventrales convergen dorsalmente, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). El cóndilo lateral es de mayor tamaño y en vista dorsal está posicionado más distalmente respecto el cóndilo medial. Distoventralmente, el cóndilo lateral termina con un borde más puntiagudo, mientras que el medial es circular como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Las fosas de los ligamentos colaterales son ovaladas y bastante profundas, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) tienen un contorno con forma de gota. A diferencia de las falanges 1 y 2 la fosa hiperextensora es casi inexistente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

4.18.9. Falange III-4 (ungueal)

Solamente se preservó la falange ungueal izquierda (Fig. 4.71J-L, P, T; Tabla 13, 14). En vista proximal (Fig. 4.71J), la superficie tiene contorno pentagonal y la cresta media de la superficie está bien desarrollada (debido también a la mayor separación de los cóndilos distales en la falange 3) dividiendo la superficie simétricamente en dos áreas. La misma morfología se observa en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente del *Abelisauridae* indet. MSNM V6418 (Maganuco et al., 2008) donde hay un contorno ovalado. El tubérculo dorsal es más proyectado proximalmente respecto las otras falanges, mientras que el borde posterior es cóncavo

generando dos proyecciones apuntando ventralmente, una medial y otra lateral. A diferencia de *Aucasaurus*, en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), ese borde es recto y sin proyecciones ventrales.

En vista medial y lateral (Fig. 4.71K, L), es presente el surco vascular que a la mitad del hueso se bifurca en dos surcos que llegan hasta el borde proximal, dado que es ausente el surco dorsoventral cerca del borde proximal. En *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MSNM V6418 (Maganuco et al., 2008) los surcos vasculares se separan más distalmente. Cabe mencionar que la superficie medial es más vertical respecto la superficie lateral, conllevando una cierta asimetría de la falange.

En vista dorsal (Fig. 4.71T), la superficie presenta un surco que la divide simétricamente en una parte medial y otra lateral hasta la mitad, después se dirige hacia la superficie lateral. A partir de donde empieza el surco hasta la punta de la falange, la superficie se presenta muy rugosa, probablemente la presencia del surco dorsal y de la rugosidad son evidencia de una probable patología.

En vista ventral (Fig. 4.71P), el borde proximal es cóncavo en el medio creando como dos protuberancias, una medial y otra lateral más reducida. Distalmente a estos, es presente una profunda fosa de forma triangular que llega hasta a la mitad de la superficie, y está conectada medialmente y lateralmente con los surcos vasculares ventrales medial y lateral. Donde termina la fosa distalmente, un surco recorre la superficie hasta llegar casi a la punta de la falange, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MSNM V6418 (Maganuco et al., 2008).

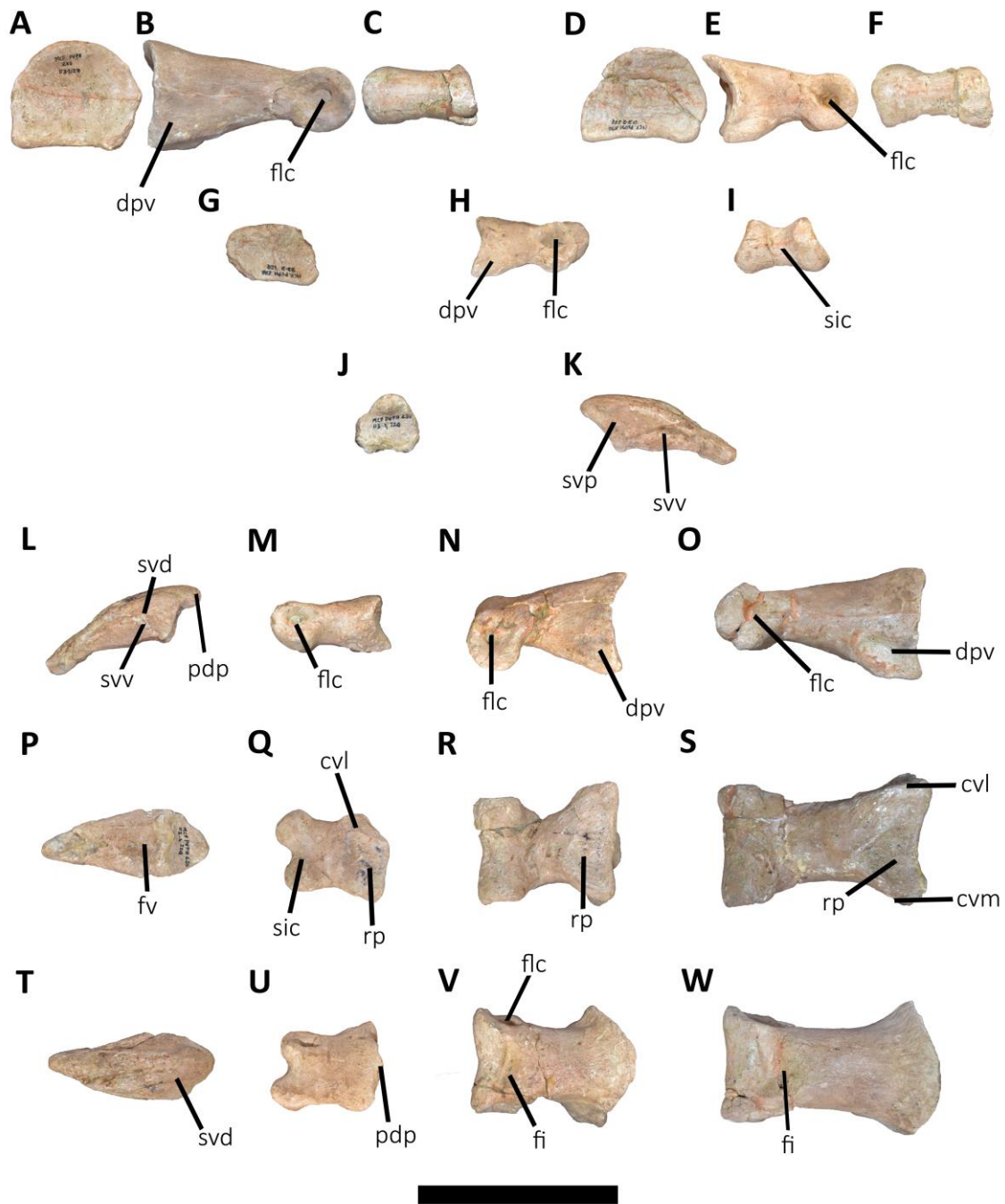


Figura 4.71. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Primera (A-C, O, S, W), segunda (D-F, N, R, V), tercera (G-I, M, Q, U) y cuarta falange (J-L, P, T) del tercer dedo izquierdo en vista proximal (A, D, G, J), medial (B, E, H, K), lateral (L-O), ventral (P-S), dorsal (T-W), y distal (C, F, I). Escala: 10 cm.

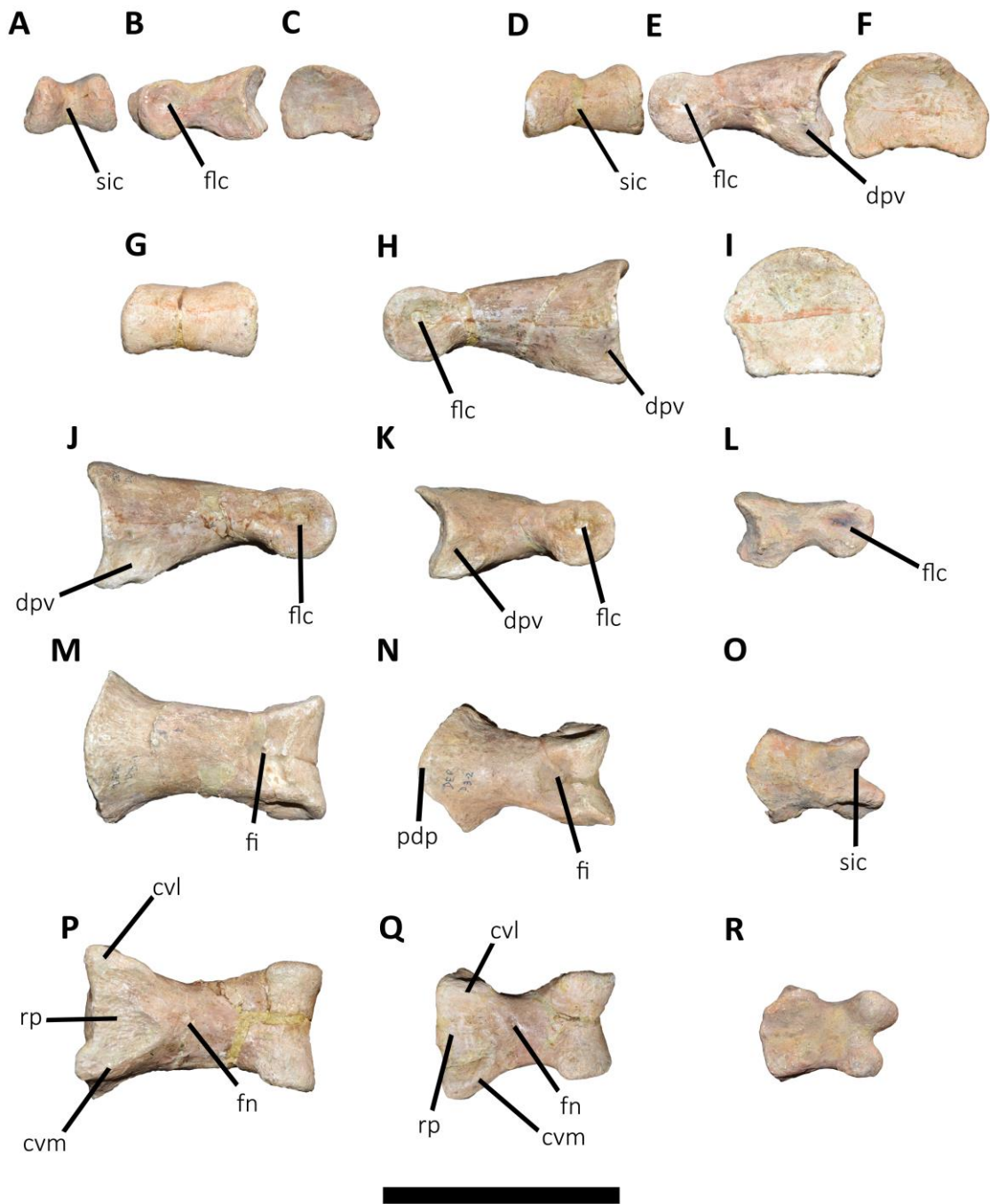


Figura 4.72. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Primera (G-J, M, P), segunda (D-F, K, N, Q), y tercera falange (A-C, L, O, R) del tercer dedo derecho en vista proximal (C, F, I), medial (B, E, H), lateral (J-L), dorsal (M-O), ventral (P-R), y distal (A, D, G). Escala: 10 cm.

4.18.10. Falange IV-1

Ambas primeras falanges se preservaron. Sin embargo, la derecha se perdió y se reemplazo por una copia fiel del original (Fig. 4.73A-C, S, T, Z; Fig. 4.74A-C, S, T, Z; Tabla 13, 14). En vista proximal (Fig. 4.73A; Fig. 4.74A), la superficie articular tiene contorno hexagonal con su eje mayor dirigido dorsoventralmente (carácter que Brisson Egli et al., 2016 consideran como autapomórfico de *Velocisaurus unicus*), y es cóncava sin tener la cresta central que la divide en dos áreas, eso refleja la morfología de la superficie distal del metatarsiano IV. Esta morfología se observa también en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 (material inédito). Contrariamente a *Aucasaurus*, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) presenta una condición opuesta (condición presente en otros terópodos), con la superficie proximal más ancha que alta. El margen ventral es plano mientras que la proyección dorsal es escasamente desarrollada, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), mientras que en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 dicha proyección es levemente más desarrollada.

La superficie medial es plana o levemente cóncava, mientras que la superficie lateral es levemente convexa dorsoventralmente (Fig. 4.73B; Fig. 4.74S). Como en otras falanges de otros dedos están presente las fosas proximoventrales visibles medialmente y lateralmente, siendo la primera más profunda y delimitada ventralmente por un pequeño tubérculo con superficie rugosa. Lateralmente (Fig. 4.73S; Fig. 4.74B), dicha fosa es casi inexistente, aunque la superficie en esa zona es rugosa, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69.

En vista dorsal (Fig. 4.73T; Fig. 4.74T), la falange es asimétrica, presentando una cresta que se dirige distalmente desde la proyección dorsal de la superficie

proximal, otorgando una disposición vertical a la superficie medial e inclinada a la superficie lateral, como se observa en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauride indet. MPCN PV 69. En contraste, en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) a pesar de que las superficies medial y lateral tienen la misma conformación de los otros abelisauroideos, no se presenta dicha cresta dorsal. Se observa una leve concavidad proximolateralmente a la fosa hiperextensora y separada de esta última por una cresta superficial que se dirige proximalmente del cóndilo distal lateral. La fosa hiperextensora es profunda, posicionada lateralmente, tiene contorno ovalado y con el eje mayor posicionado oblicuamente respecto al eje proximodistal de la falange, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, y diferente de la fosa observada en *Velocisaurus* (MPCN PV 370) y *Vespersaurus* (MPCN-PV-370), en la cual hay un mayor desarrollo proximodistal de la fosa. Además, solamente en *Aucasaurus*, *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 la cresta dorsal se divide en dos ramas distalmente para poder bordear la fosa hiperextensora. El cóndilo distal está proyectado más distalmente, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Velocisaurus* (MPCN PV 370).

En vista ventral (Fig. 4.73Z; Fig. 4.74Z), la superficie es levemente cóncava y rugosa mediolateralmente en el tercio proximal, situación muy parecida a las falanges 1 del dedo III. Esta condición es diferente a *Velocisaurus* (MPCN PV 370), donde la fuerte asimetría se puede observar también ventralmente, con una superficie rugosa desplazada proximomedialmente y con el tubérculo ventromedial que se conecta con el cóndilo distal (probablemente el dedo IV se apoyaba sobre la parte medial). Distalmente a esa depresión se observa un foramen nutricio posicionado cerca del margen lateral. En *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), el foramen está situado en el medio de la superficie ventral, mientras que en el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 está posicionado

medialmente. Los cóndilos distales están bien separados por un surco intercondilar. El cóndilo medial es más grande que el cóndilo lateral.

En vista distal (Fig. 4.73C; Fig. 4.74C), el cóndilo medial es más grande que el lateral, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Sin embargo, a diferencia de estos taxones, en *Aucasaurus* los cóndilos tienen los ejes mayores casi paralelos, mientras que en los antes mencionados abelisauroideos convergen entre sí. El cóndilo medial termina ventralmente con un escalón muy marcado, cerca de ese margen es presente un foramen nutricio, como observado en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Las fosas de los ligamentos laterales son con forma de gota con el ápice apuntando proximalmente, y la fosa lateral es más profunda de la medial, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Velocisaurus* (MPCN PV 370), aunque en este último la fosa lateral es de contorno circular.

4.18.11. Falange IV-2

Como para la falange 1, se perdió la falange 2 derecha y fue remplazada por una copia fiel del original (Fig. 4.73D-F, R, U, A1; Fig. 4.74D-F, R, U, A1; Tabla 13, 14). En vista proximal (Fig. 4.73D; Fig. 4.74D), la superficie tiene contorno rectangular con su eje mayor dirigido mediolateralmente (diferente de lo observado en la primera falange) y presenta una cresta dorsoventral que la separa en dos áreas, una medial más amplia y de contorno rectangular y otra lateral de contorno triangular, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La cresta termina tanto dorsalmente como ventralmente en un tubérculo proyectado proximalmente (el ventral está levemente proyectado más proximalmente). La proyección dorsoproximal es mucho más desarrollado que la falange anterior, como en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69

(material inédito). El margen ventral es plano. En *Velocisaurus* (MUCPv 41), se observa una condición levemente diferente donde la superficie proximal si tiene contorno rectangular pero con su eje mayor dirigido dorsoventralmente.

En vista medial y lateral (Fig. 4.73E, R; Fig. 4.74R, E), las fosas proximoventrales son casi iguales en forma y profundidad, aunque muy reducidas respecto a la falange posterior, como en *Velocisaurus* (MUCPv 41) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista dorsal (Fig. 4.73U; Fig. 4.74U), la cresta que va desde la proyección proximal y se divide en dos distalmente está menos marcada, diferente de *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 donde tiene un desarrollo importante. En esta vista es posible observar la asimetría de la falange, dado que la superficie medial es recta o levemente cóncava mientras que la lateral es convexa e inclinada, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Dorsalmente, los cóndilos terminan con una cresta oblicua casi en la fosa hiperextensora, creando medial y lateralmente una pequeña concavidad. La fosa hiperextensora es ovalada, y su eje mayor sigue teniendo una dirección oblicua respecto el eje proximodistal de la falange, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. El cóndilo lateral tiene una mayor extensión distal que le medial.

En vista ventral (Fig. 4.73A1; Fig. 4.74A1), la superficie presenta una rugosidad importante en la parte proximal y dos crestas en la parte proximal. Una leve concavidad está ubicada donde termina el surco intercondilar (que separa ambos cóndilos). Los cóndilos están bien separados, y el medial se proyecta más posteriormente que el lateral, como en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69.

En vista distal (Fig. 4.73F; Fig. 4.74F), el cóndilo medial es más grande que el lateral, sobrepasándolo dorsalmente y ventralmente. Sin embargo, es visible una mayor

inclinación medial del eje dorsoventral del cóndilo lateral. Los cóndilos terminan proximoventralmente con un escalón, como en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 y diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde el medial termina de manera más suave. Las fosas de los ligamentos colaterales son casi iguales en profundidad y morfología, mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, la fosa medial es más amplia.

4.18.12. Falange IV-3

En morfología general es muy parecida a la falange II, aunque tenga una forma cúbica y es de menor tamaño (Fig. 4.73G-I, Q, V, B1; Fig. 4.74G-I, Q, V, B1; Tabla 13, 14).

En vista proximal (Fig. 4.73G; Fig. 4.74G), la superficie sigue teniendo una mayor extensión mediolateral que dorsoventral, distinto a *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) donde hay una condición invertida. La cresta media que termina dorsoventralmente en las dos proyecciones es bien desarrollada, separando una parte medial con mayor extensión dorsoventral y una lateral con mayor extensión mediolateral, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35). En *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), estas dos facetas son casi iguales en tamaño y morfología.

En vista medial y lateral (Fig. 4.73H, Q; Fig. 4.74Q, H), las fosas próximoventrales están presentes aunque más superficiales que en las falanges anteriores, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Las proyecciones ventral y dorsal están proyectados proximalmente casi a la misma altura, como en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. El cóndilo medial termina proximoventralmente con un escalón más acentuado respecto al cóndilo lateral. Las

fosas de los ligamentos colaterales son profundas y de contorno ovalado, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

En vista dorsal (Fig. 4.73V; Fig. 4.74V), el cóndilo lateral está apenas proyectado más distalmente que el medial. Se observa la cresta dorsal de los cóndilos que termina proximalmente en la fosa hiperextensora. Esta última fosa tiene contorno circular y es profunda, ubicándose en una posición más céntrica, como en el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Sin embargo, la fosa hiperextensora en *Aucasaurus* difiere tanto de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde dicha fosa es muy reducida y superficial, como de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) donde tiene una posición lateral. Los cóndilos están casi a la misma altura, dado que el lateral apenas sobre pasa distalmente el medial.

En vista ventral (Fig. 4.73B1; Fig. 4.74B1), la parte proximal sigue teniendo una superficie rugosa, y en la falange izquierda es presente un foramen nutricio distalmente a dicha superficie, ausente en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y diferente de *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 donde el foramen nutricio está en la misma zona de la falange anterior. Los cóndilos distales están bien separados por un surco intercondilar que termina ventralmente en una depresión bien definida, y el medial es ligeramente más grande que el lateral. En *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), es ausente dicha depresión.

En vista distal (Fig. 4.73I; Fig. 4.74I), los ejes dorsoventrales de ambos cóndilos están inclinados mínimamente, siendo casi paralelos, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) donde están más inclinados y por ende convergen dorsalmente. El cóndilo medial tiene un tamaño mayor que el distal, sobrepasándolo tanto ventral como dorsalmente.

4.18.13 Falange IV-4

Se preservaron ambas cuartas falanges (Fig. 4.73J-L, P, W, C1; Fig. 4.74J-L, P, W, C1; Tabla 13, 14). En vista proximal (Fig. 4.73J; Fig. 4.74J), la cresta divide la superficie en dos concavidades casi iguales en extensión y morfología, dado que la concavidad medial es levemente más alta dorsoventralmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde estas dos facetas son bastante distintas en la morfología.

En vista medial y lateral (Fig. 4.73K, P; Fig. 4.74P, K), las fosas proximoventral están presentes y tienen forma triangular. Dado que la falange es más reducida proximodistalmente que las falanges anteriores, estas fosas terminan distalmente por debajo de las fosas del ligamento colateral, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Las fosas de los ligamentos laterales son ovaladas y profundas.

En vista dorsal (Fig. 4.73W; Fig. 4.74W), la fosa hiperextensora es muy superficial respecto a las otras falanges, tiene forma ovalada con su eje mayor dirigido mediolateralmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y diferente de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) donde el eje mayor está dirigido proximodistalmente.

En vista ventral (Fig. 4.73C1; Fig. 4.74C1), la superficie proximal es rugosa y presenta una hendidura medialmente a la proyección ventral. Los cóndilos distales están bien separados entre sí por un surco intercondilar profundo, que termina ventralmente en una concavidad también poco profunda.

En vista distal (Fig. 4.73L; Fig. 4.74L), como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), ambos cóndilos están levemente inclinados convergiendo dorsalmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), y el medial sigue teniendo un mayor desarrollo dorsoventral que el lateral.

4.18.14. Falange IV-5 (ungueal)

Ambas falanges ungueales del dedo IV se preservaron (Fig. 4.73M-O, X, D1; Fig. 4.74M-O, X, D1; Tabla 13, 14). En vista proximal (Fig. 4.73M; Fig. 4.74M), la superficie tiene contorno hexagonal y está dividida en dos concavidades poco profundas por una cresta menos prominente que las falanges anteriores, como en el *Abelisauroida* indet. MPCA PV 56 (Novas y Bandyopadhyay, 2001), *Abelisauroida* indet. MPCM 13573 (Novas et al., 2005), *Velocisaurus* (MPCN 370; aunque en este último el contorno de la superficie proximal es triangular) y el *Abelisauridae* indet. MSNM V6420 (Maganuco et al., 2008). La proyección dorsoproximal está más desarrollada y más proyectada proximalmente que en las falanges ungueales del dedo II y III.

En vista medial y lateral (Fig. 4.73N, O; Fig. 4.74O, N), Un surco vascular vertical se ubica cerca del borde proximal, en el extremo dorsal y ventral de este surco se desarrollan dos surcos que se dirigen anteriormente. En la mitad de la superficie, estos dos surcos se unen en uno que llega hasta la punta de la falange., como en otras falanges ungueales de otros abelisauroides (e.g. *Eoabelisaurus*, *Velocisaurus*, *Ilokelesia*, *Skorpiovenator*, *Abelisauroida* indet. MPCA PV 56; *Abelisauroida* indet. MPCM 13573, *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Abelisauridae* indet. MSNM V6420). Se destaca una menor curvatura general respecto a la falange ungueal del dedo II.

En vista dorsal (Fig. 4.73X; Fig. 4.74X), es visible una ligera asimetría, siendo la superficie medial convexa y la lateral casi plana, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Abelisauroida* indet. MPCA PV 56 (Novas y Bandyopadhyay, 2001) y *Abelisauroida* indet. MPCM 13573 (Novas et al., 2005).

En vista ventral (Fig. 4.73D1; Fig. 4.74D1), el borde proximal es más pronunciado que las otras falanges ungueales creando una protuberancia dirigida posteriormente. No hay un tubérculo flexor, como en el *Abelisauroides* indet. MPCA PV 56 (Novas y Bandyopadhyay, 2001), el *Abelisauroides* indet. MPCM 13573 (Novas et al., 2005) y el *Abelisauridae* indet. MSNM V6420 (Maganuco et al., 2008). Los surcos vasculares ventrales, observados en vista medial y lateral, llegan hasta la superficie ventral, como se observa en el *Abelisauroides* indet. MPCM 13573 (Novas et al., 2005). La fosa ventral, observada en la falange ungueal del dedo II y III, es menos desarrollada de estos dígitos, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y el *Abelisauridae* indet. MSNM V6420 (Maganuco et al., 2008). Como las otras ungueales, presenta un surco en la parte central de la superficie que no llega a la punta de la falange, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), el *Abelisauroides* indet. MPCA PV 56 (Novas y Bandyopadhyay, 2001), el *Abelisauroides* indet. MPCM 13573 (Novas et al., 2005) y el *Abelisauridae* indet. MSNM V6420 (Maganuco et al., 2008). Cerca de la punta se observa un foramen nutricio.

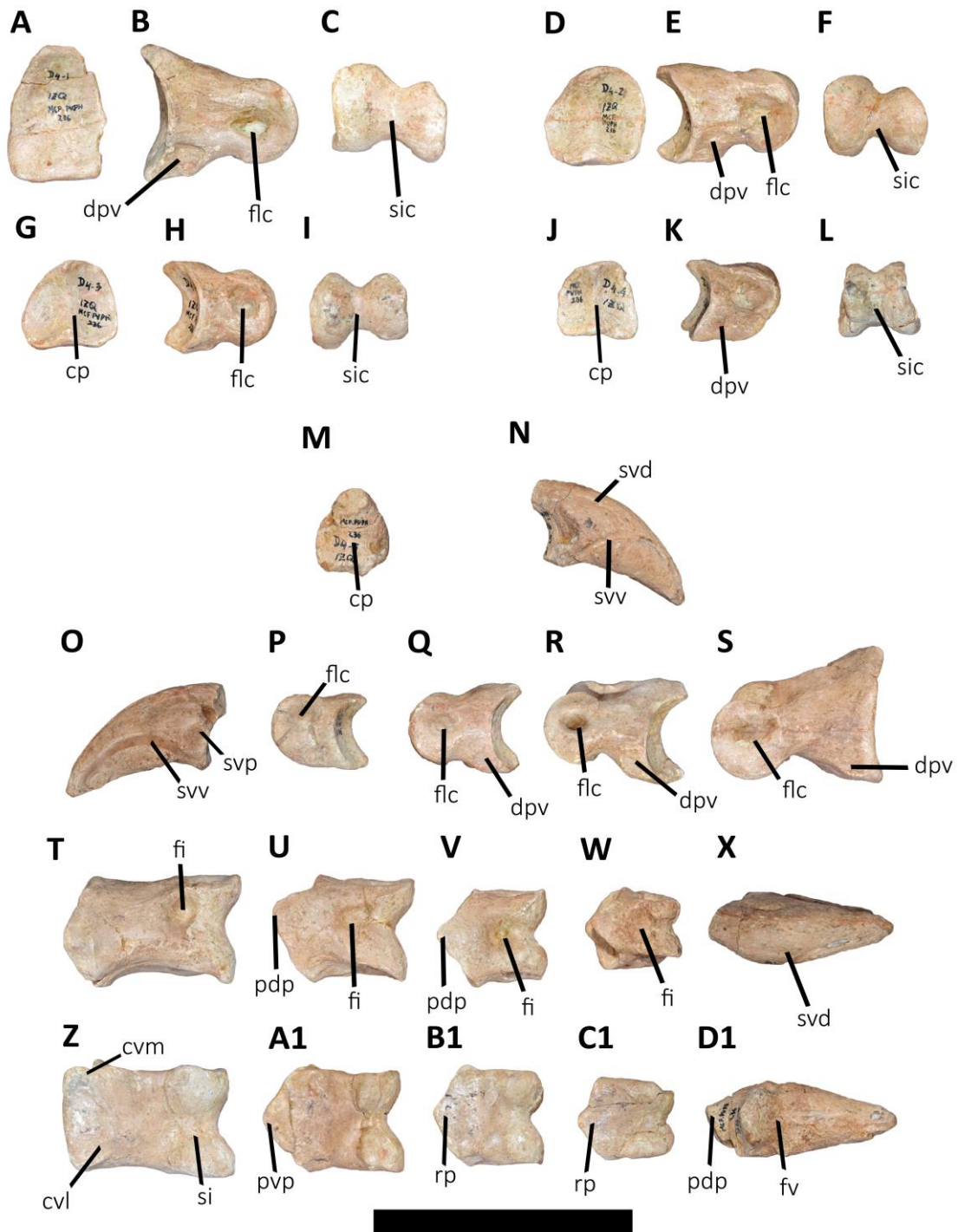


Figura 4.73. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Primera (A-C, S, T, Z), segunda (D-F, R, U, A1), tercera (G-I, Q, V, B1), cuarta (J-L, P, W, C1) y quinta falange (M-O, X, D1) del cuarto dedo izquierdo en vista proximal (A, D, G, J, M), medial (B, E, H, K, N), lateral (O-S), dorsal (T-X), ventral (Z-D1), y distal (C, F, I, L). Escala: 10 cm.

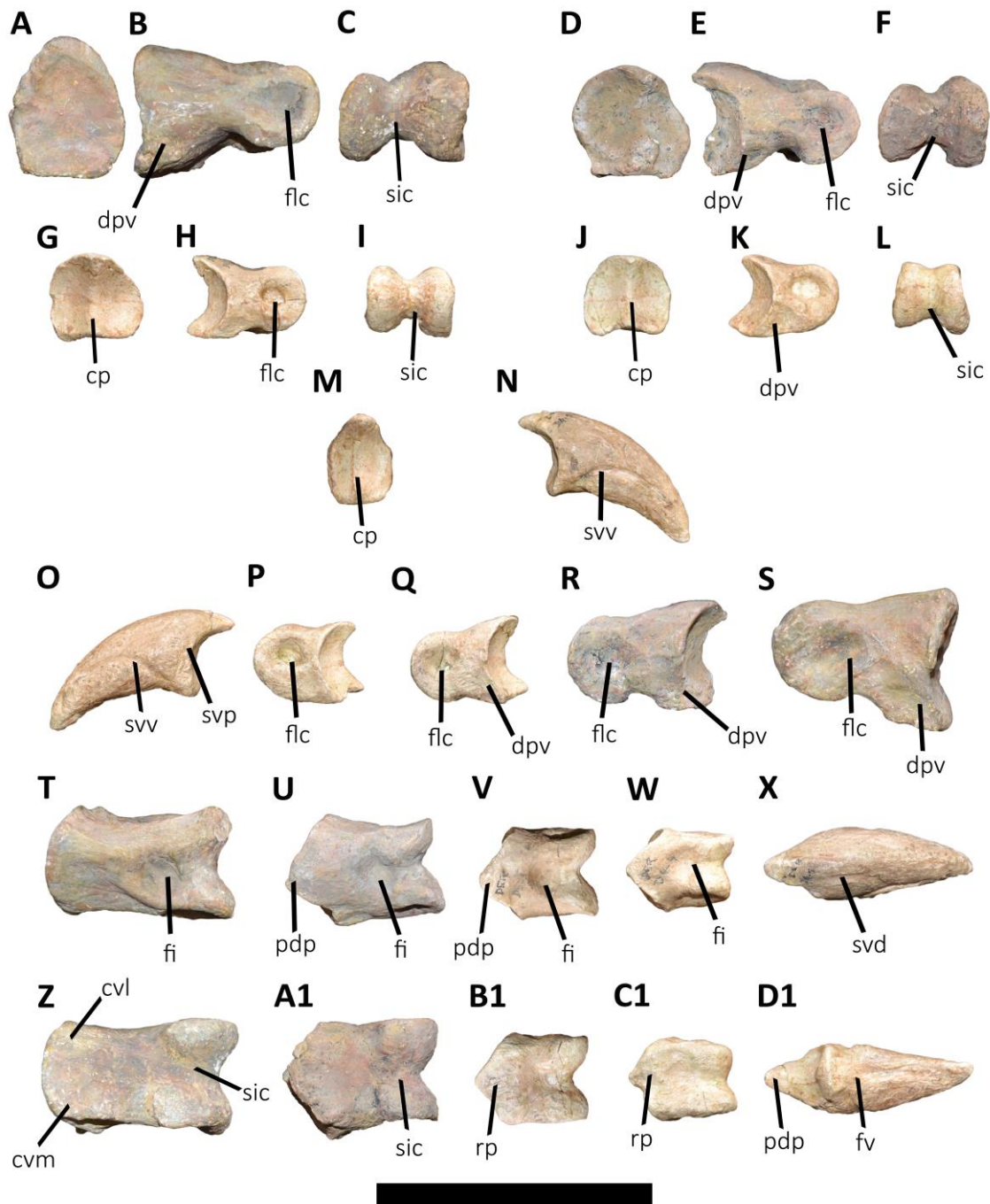


Figura 4.74. *Aucasaurus garridoi*, holotipo, MCF-PVPH-236. Primera (A-C, S, T, Z), segunda (D-F, R, U, A1), tercera (G-I, Q, V, B1), cuarta (J-L, P, W, C1) y quinta falange (M-O, X, D1) del cuarto dedo derecho en vista proximal (A, D, G, J, M), medial (O-S), lateral (B, E, H, K, N), dorsal (T-X), ventral (Z-D1), y distal (C, F, I, L). Escala: 10 cm.

5. Discusión

En este capítulo se discutirán las autapomorfías propuestas para *Aucasaurus garridoi*, con comparaciones tanto con otros abelisáuridos como con otros terópodos. Estas autapomorfías fueron agregadas a la diagnosis revisada luego de un estudio en detalle del ejemplar holotipo. En la parte final de este capítulo se harán algunas comparaciones con *Abelisaurus comahuensis* y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 que proceden de la misma unidad litoestratigráfica.

El maxilar de *Aucasaurus* difiere de otros abelisáuridos por dos características principales: el tamaño relativo del mismo (sin contar el proceso anteromedial), y la forma del borde ventral. En este sentido, el maxilar de *Aucasaurus* es largo anteroposteriormente cuando lo comparamos con otros abelisáuridos. Este desarrollo anteroposterior del maxilar implica un importante incremento en la longitud total del cráneo. De hecho, según las estimaciones corporales de distintos abelisáuridos realizadas por Grillo y Delcourt (2017) se puede observar cómo algunos taxones tendrían un tamaño igual o mayor que *Aucasaurus* pero con un maxilar más corto (e.g. *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*) (ver Tabla 16 del MATERIAL SUPLEMENTARIO). Si bien *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) probablemente era de tamaño mayor absoluto que *Aucasaurus* (Grillo y Delcourt, 2017) y tiene un maxilar más largo que este último (40 cm para *Ekrixinatosaurus*, medida tomada personalmente; 38,8 cm para *Aucasaurus*), cuando se relaciona la longitud del maxilar/longitud del fémur, *Aucasaurus* tiene un valor más alto (ver Tabla 16 del MATERIAL SUPLEMENTARIO). El borde ventral del maxilar de *Aucasaurus* es fuertemente sigmoideo en vista lateral (Fig. 4.75A), condición diferente de otros abelisáuridos como *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Majungasaurus*, *Carnotaurus* y el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247, donde aunque observa un borde sigmoideo, la línea de curvatura es más leve y la parte convexa es

notoriamente más extensa de la parte cóncava (Fig. 4.75B-F). La condición observada en *Aucasaurus* también difiere de *Ceratosaurus* y *Tyrannosaurus* donde el borde es totalmente convexo excepto por el extremo posterior (Fig. 4.75G, I), o de los noasáuridos como *Noasaurus* donde es recto o cóncavo (Fig. 4.75H).

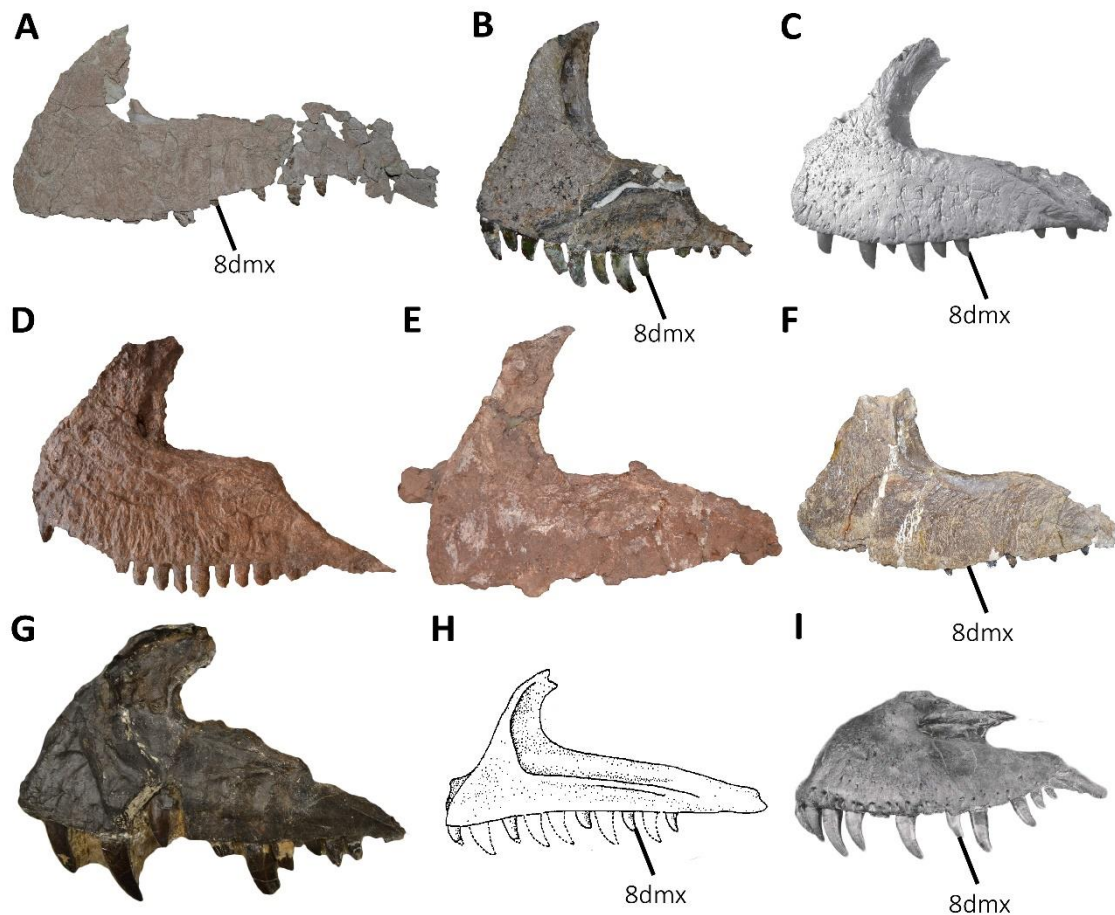


Figura 4.75. Comparación entre el maxilar de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (imagen invertida) (A), *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (B), *Majungasaurus crenatissimus* (modificado de Sampson y Witmer, 2007) (C), *Skorpiovenator bustingorryi* MMCh PV 48 (imagen invertida) (D), *Ekrixinatosaurus novasi* MUCPv 294 (E), Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 (F), *Ceratosaurus nasicornis* USNM 4735 (G), *Noasaurus leali* (modificado de Bonaparte y Powell, 1980) (H), *Tyrannosaurus rex* (modificado de Brochu, 2003; imagen invertida) (I), en vista lateral. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

El cuadradoyugal de *Aucasaurus* tiene características que lo diferencian de otros ceratosauros. El contacto entre el cuadradoyugal y el yugal se distingue de otros terópodos por tener la superficie de contacto para la rama posteroventral del yugal en el cuadradoyugal, posicionada lateralmente. De hecho, si observamos este contacto en otros ceratosauros (e.g. *Ceratosauros*, *Eoabelisauros*, *Majungasauros*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*) o tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Lajasvenator*, *Tyrannosaurus*) dicho contacto ocurre en la superficie ventral del cuadradoyugal. Además, en el extremo posterior del cuadradoyugal de *Aucasaurus* existe un reducido proceso puntiagudo que se dirige posteriormente y ventromedialmente (Fig. 4.76A). Dicho proceso difiere del importante proceso triangular observado en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Allosaurus* (AMNH 8444) (Fig. 4.76B, C), del proceso posterior rectangular observado en *Majungasauros* (Sampson y Witmer, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) (Fig. 4.76D), o del borde posterior convexo en *Ceratosauros* (USNM 4735), *Eoabelisauros* (MPEF PV 3990) y *Lajasvenator* (MLL-PV-Pv-007) (Fig. 4.76E, F).

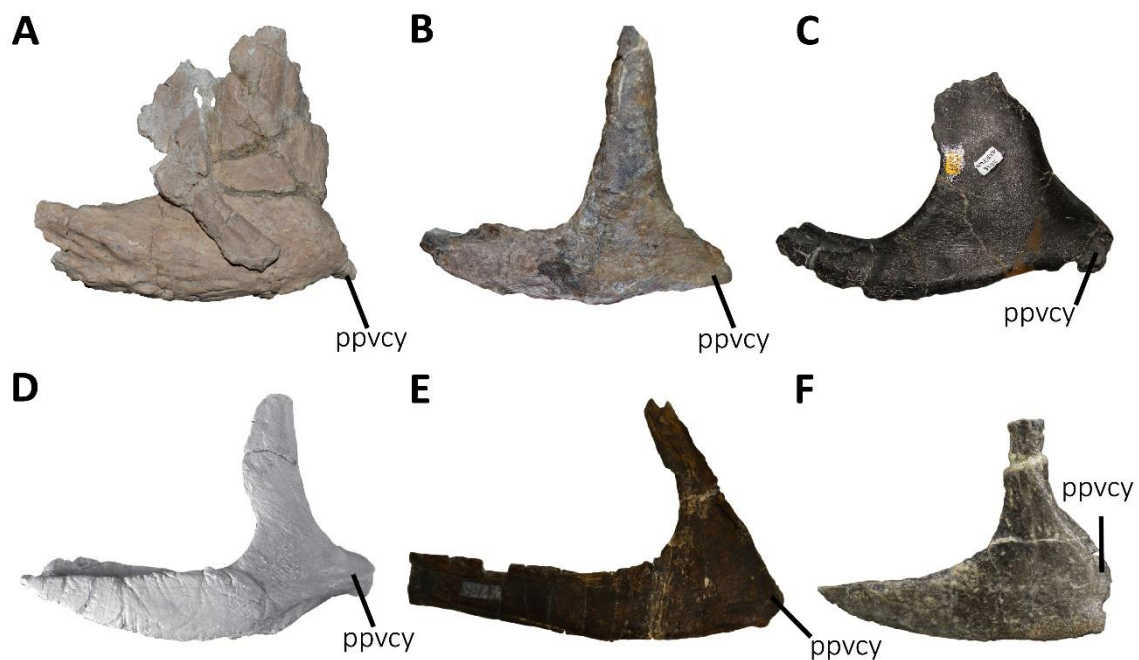


Figura 4.76. Comparaciones entre el cuadradoyugal de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (imagen invertida) (A), *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (B), *Allosaurus fragilis* AMNH 8444 (C), *Majungasaurus crenatissimus* (modificada de Sampson y Witmer, 2007; imagen invertida) (D), *Ceratosaurus nasicornis* USNM 4735 (E), y *Lajasvenator ascheriae* MLL-PV-Pv-007 (imagen invertida) (F), en vista lateral. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Las vértebras caudales de *Aucasaurus* tienen una morfología muy parecida a las de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). De hecho, los procesos transversos con una fuerte orientación dorsal y la presencia de solamente un proceso anterior en el borde lateral del mismo (presente también en *Viavenator* MAU PV LI 530), careciendo de un proceso posterior, distinguen *Aucasaurus* y *Carnotaurus* de otros abelisáuridos. Sin embargo, las vértebras caudales anteriores y medias de *Aucasaurus* se distinguen de otros terópodos por dos características: la presencia de un foramen a cada lado de la base de la espina neural (Fig. 4.77A, B) y de un pequeño tubérculo lateralmente al extremo anterior de la prezigapófisis. *Aucasaurus* es el único taxón dentro de Ceratosauria que presenta evidencias de neumaticidad en la secuencia caudal (Fig. 4.77C-F). Si bien dentro de Theropoda, las vértebras caudales con estructuras neumáticas se observan en los megaraptóridos *Aerosteon*, *Aoniraptor*, y *Megaraptor* (Calvo et al., 2004b; Sereno et al., 2008; Porfiri et al., 2014, Motta et al., 2016), en el megalosáurido *Torvosaurus* (Britt, 1991), en los allosauroideos *Carcharodontosaurus* (Stromer, 1931) y Neovenatoridae indet. NMV P08096 (Benson et al., 2012), en un Avetheropoda indet. AM F112816 (Brougham et al., 2019), en los therizinosauroides (Kirkland y Wolfe, 2001; Zhang et al., 2001; Xu et al., 2002; Zanno et al., 2009) y en los oviraptosaurios (Sues, 1997; Xu et al., 2007), en todos estos taxones la neumaticidad está relacionada con el cuerpo vertebral mediante forámenes o fosas en las superficies

laterales. Por otro lado, si bien *Aucasaurus* es el único ceratosaurio con vértebras caudales con forámenes neumáticos ubicados en la superficie dorsal del arco neural, otros terópodos tales como *Acrocanthosaurus* (Britt, 1993) y *Giganotosaurus* (Aranciaga Rolando et al., 2020) también presentan esta condición.

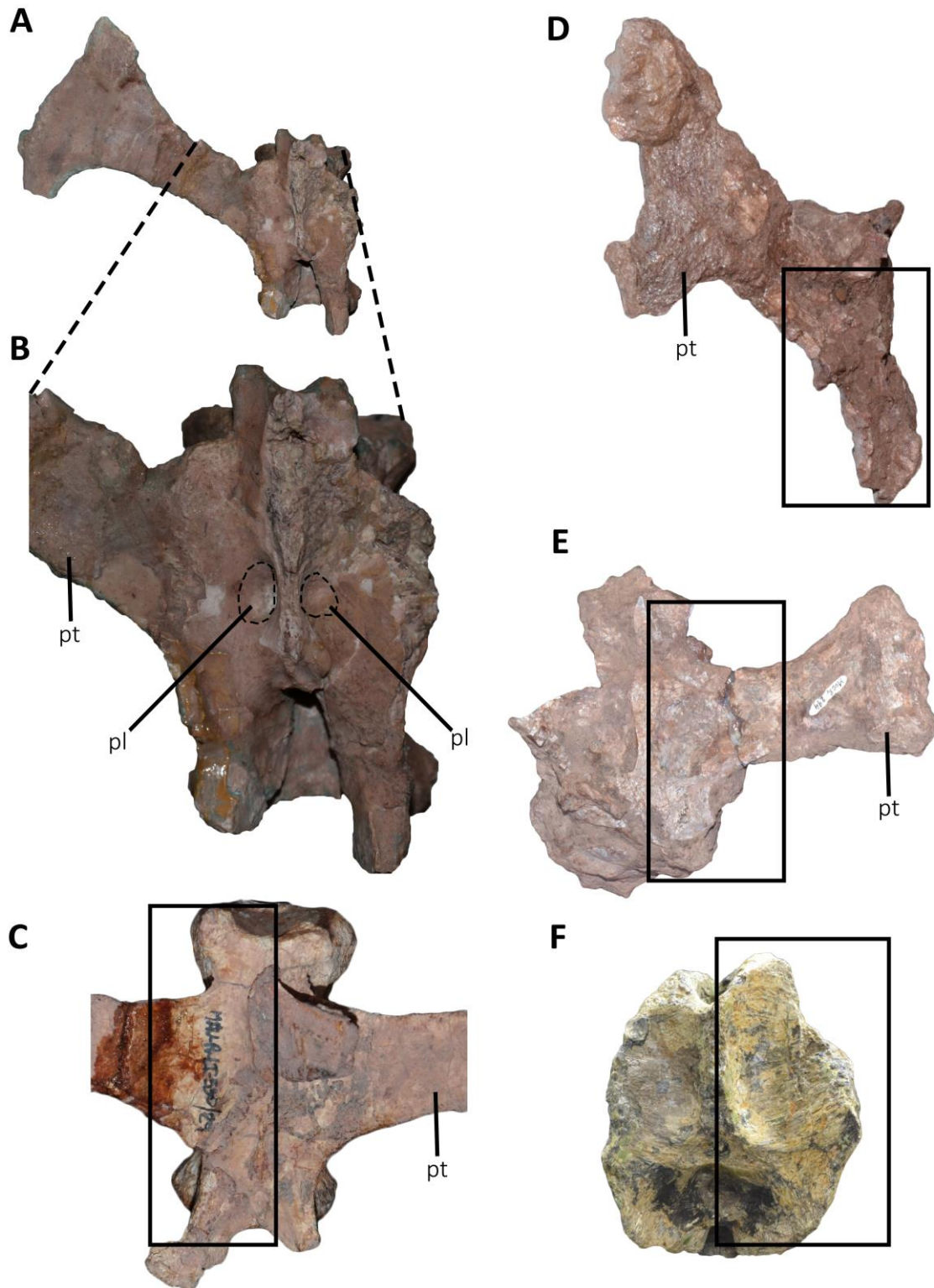


Figura 4.77. Comparaciones entre la décima vértebra caudal de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A, B) con otros abelisáuridos en vista dorsal. Vértebra caudal media de *Viavenator exxoni* MAU PV LI 530 (C), décima vértebra caudal de *Skorpiovenator bustingorryi* MMCh PV 48 (D), vértebra caudal media de *Ekrixinatosaurus novasi* MUCPv 294 (E), y décima vértebra caudal de *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (F). Los recuadros indican la parte de arco neural lateral a la espina neural, donde se destaca la ausencia de forámenes. Las líneas discontinuas marcan los forámenes presentes en la superficie dorsal del arco neural de las vértebras caudales de *Aucasaurus*. Las imágenes no se encuentran a escala.

Las vértebras caudales de *Aucasaurus* presentan otras características peculiares que las diferencian de cualquier otro terópodo. Como fuera mencionado previamente, varias características presentes en las vértebras caudales de *Aucasaurus* se observan también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero una en particular se encuentra solamente en *Aucasaurus* y *Viavenator* (MAU PV LI 530). De hecho, estos dos taxones muestran una desarrollada ornamentación del borde lateral de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y medias (Fig. 4.78A, B). Sin embargo, en *Aucasaurus* esta rugosidad es extrema, implicando una torsión ventral del mismo borde y la presencia de un tubérculo en el medio del mismo (Fig. 4.78A). Cabe mencionar que la estructura lateral del proceso transversal, que incluye el proceso anterior fue considerado por Carrano et al. (2011) como una costilla caudal en lugar de ser parte del proceso transversal. Person y Currie (2011) modifican dicha hipótesis, dado que consideran todo el proceso transversal como una costilla caudal. En ambos trabajos se remarca la posibilidad que dicha estructura, junto con el aumento de la inclinación dorsal de esta estructura observada en algunos abelisáuridos (e.g. *Aucasaurus*, *Carnotaurus*) han sido cruciales para un aumento de la musculatura hipaxial respecto a la epaxial.

Finalmente, las prezigapófisis de las vértebras caudales medias de *Aucasaurus* tienen, en su superficie lateral, una pequeña proyección en forma de tubérculo que no se conoce en ningún abelisáurido (Fig. 4.78C, D). No obstante, *Aoniraptor* (Motta et al., 2016) muestra una estructura similar en las vértebras caudales medias, que se exagera en las vértebras caudales posteriores transformándose en un proceso con forma de dedo dirigido anteriormente. Lamentablemente no se conocen vértebras caudales posteriores en *Aucasaurus* para poder especular sobre el desarrollo de dicho tubérculo en el extremo posterior de la cola.

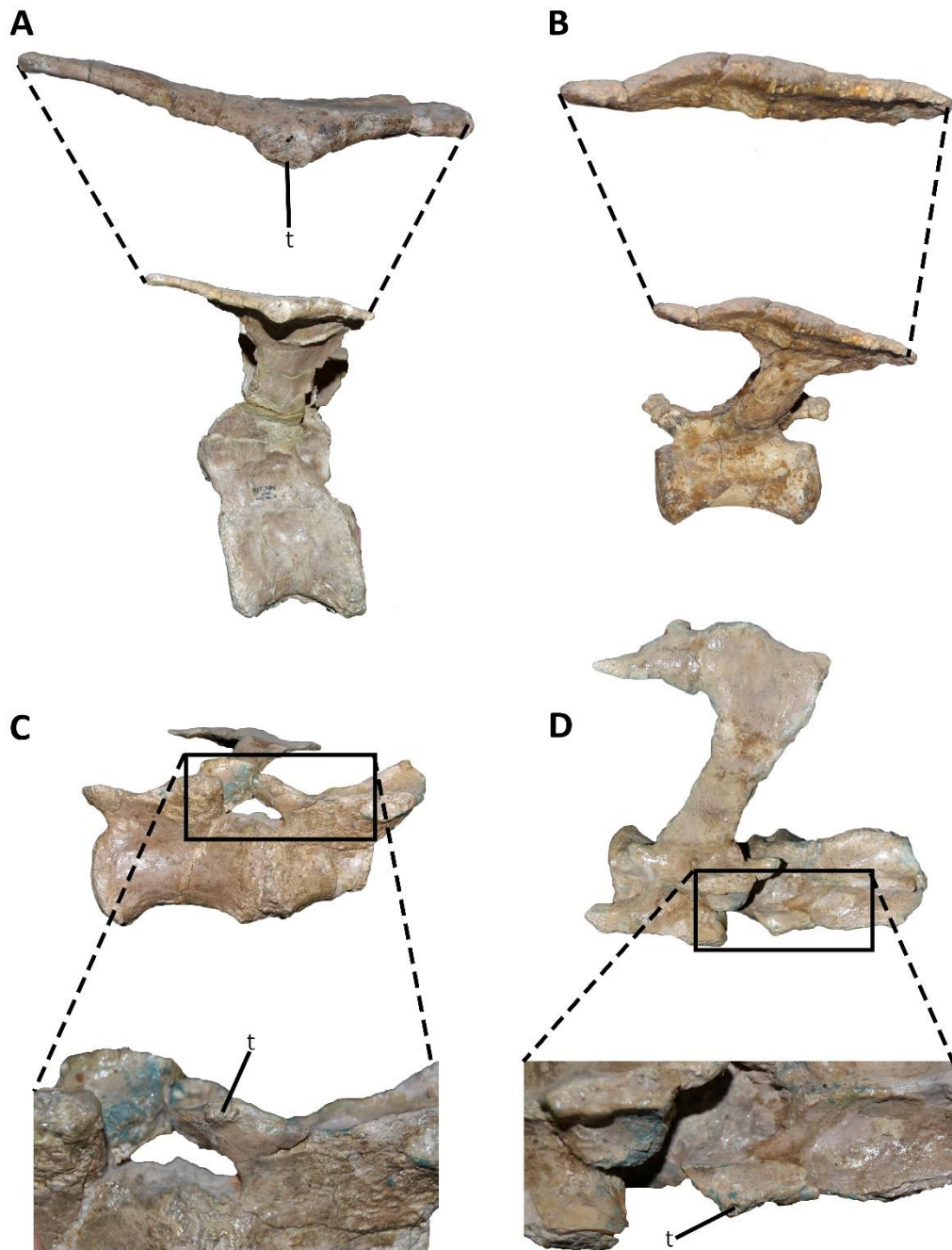


Figura 4.78. Comparación entre la cuarta vértebra caudal de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A) y una vértebra caudal media de *Viavenator exxoni* MAU PV LI 530 (B), en vista lateral. Detalle de la decimotercera vértebra caudal de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 mostrando el tubérculo en la superficie lateral de la prezigapófisis, en vista lateral (C) y dorsal (D). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Coria et al. (2002) mencionan para *Aucasaurus* la presencia de arcos hemales con el canal hemal abierto proximalmente (Fig. 4.79A). Si bien esta característica se puede observar en los primeros cuatro arcos hemales, en los que son más posteriores al cuarto tienen el canal hemal cerrado. Por este motivo se rectificó esta autapomorfía en la diagnosis revisada, como: primeros cuatro arcos hemales abiertos dorsalmente. Tal como mencionan Coria et al. (2002) este carácter solamente lo posee *Aucasaurus*, dado que otros ceratosaurios donde se preservaron los arcos hemales anteriores tienen la superficie proximal cerrada (e.g. *Camarillasaurus*, *Ilokelesia*, *Majungasaurus*, *Carnotaurus*) (Fig. 4.79B-D).

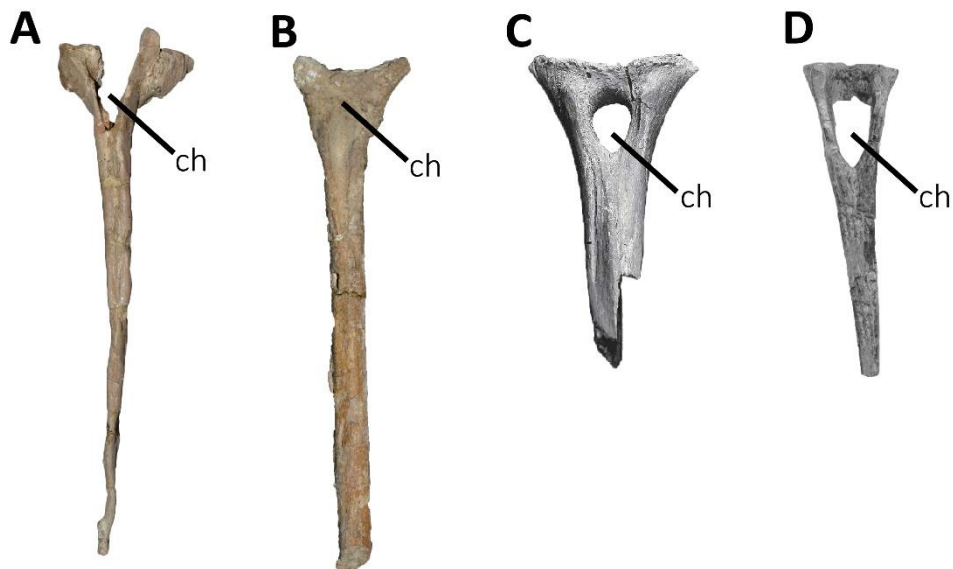


Figura 4.79. Comparación entre el segundo arco hemal de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A), un arco hemal anterior de *Ilokelesia aguadagrandensis* MCF-PVPH-35 (B), primer arco hemal de *Majungasaurus crenatissimus* (modificado de O'Connor, 2007) (C), y *Camarillasaurus cirugedae* (modificado de Sánchez-Hernández y Benton, 2011) (D). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

El húmero en los abelisáuridos se conoce solamente en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012; Burch, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH

894), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), en el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 y un húmero aislado de India (Méndez et al., 2010). Es remarcable como este hueso en los abelisáuridos muestra modificaciones morfológicas que los distinguen de cualquier otro grupo de terópodos. De hecho, si bien una reducción general del mismo se observa también en otros grupos (e.g. tiranosáuridos; Carpenter y Smith, 2001; Rauhut, 2003), una cabeza humeral hemiesférica, cresta deltopectoral reducida, tuberosidad interna separada de la cabeza humeral y cóndilos distales planos, son un conjunto de características que distingue el húmero de estos abelisáuridos de otros terópodos. *Aucasaurus*, además, tiene otras características que no se encuentran en el húmero de otros abelisáuridos. En el taxón neuquino se observan dos marcas muy evidentes, una anterior con superficie rugosa y de contorno ovalado, y una posterior en forma de cresta oblicua posicionada medialmente a la tuberosidad posterior (Fig. 4.80A, B). Ambas marcas se relacionan con la unión del *M. triceps brachii medialis*, correspondiendo la posterior a la zona de origen y la anterior correspondiendo a la zona de inserción de dicho músculo (Burch, 2017; Fig.3). Dicho músculo, a diferencia de *Aucasaurus*, no deja marca en *Majungasaurus* en la superficie anterior y tampoco en la superficie posterior (Burch, 2017) (Fig. 4.80E, F). En *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) se observa solamente una leve cresta en la superficie posterior que es menos desarrollada que en *Aucasaurus* (Fig. 4.80I, J). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la presencia de dicha rugosidad también podría ser el resultado del estadio ontogenético de *Aucasaurus*. De hecho, trabajos previos han demostrado que en ejemplares inmaduros de dinosauriformes y terópodos tempranos la marca para el *M. triceps brachii medialis* no está presente (Griffin, 2018). Además, *Aucasaurus* tiene una fosa intercondilar distal profunda y delimitada lateralmente y medialmente por dos crestas desarrolladas que se conectan con el cóndilo radial y ulnar respectivamente (Fig. 4.80A). Tanto en

Carnotaurus (MACN-PV-CH 894) y en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) como en los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*) la fosa intercondilar es mucho más superficial que en *Aucasaurus*, así como ambas crestas tienen un desarrollo mucho menor que en *Aucasaurus* (Fig. 4.80E, I). Finalmente, *Aucasaurus* muestra un importante desarrollo anterior y distal del cóndilo ulnar siendo casi el doble de largo anteroposteriormente y proximodistalmente que el cóndilo radial (Fig. 4.80A-D). Dicha extensión del cóndilo ulnar se puede apreciar sobre todo en vista anterior, distal y lateral, donde el mismo está proyectado fuertemente distalmente y anteriormente, asumiendo un contorno triangular. *Majungasaurus* (Carrano, 2007) también tiene un importante desarrollo anteroposterior del cóndilo ulnar (visible sobre todo en vista distal), pero en vista medial la forma triangular observada en *Aucasaurus* es menos marcada (Fig. 4.80G, H). Además, en *Majungasaurus* no se proyecta distalmente como en *Aucasaurus* (Fig. 4.80E, F). Mientras que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) el cóndilo ulnar muestra un menor desarrollo que *Aucasaurus* tanto anteroposteriormente como proximodistalmente (Fig. 4.80I-L). La morfología observada en *Aucasaurus* también difiere de otros terópodos donde el cóndilo ulnar tiene poco desarrollo anteroposterior y no tienen las crestas que unen los cóndilos al vástago del húmero (e.g. *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Tyrannosaurus*).

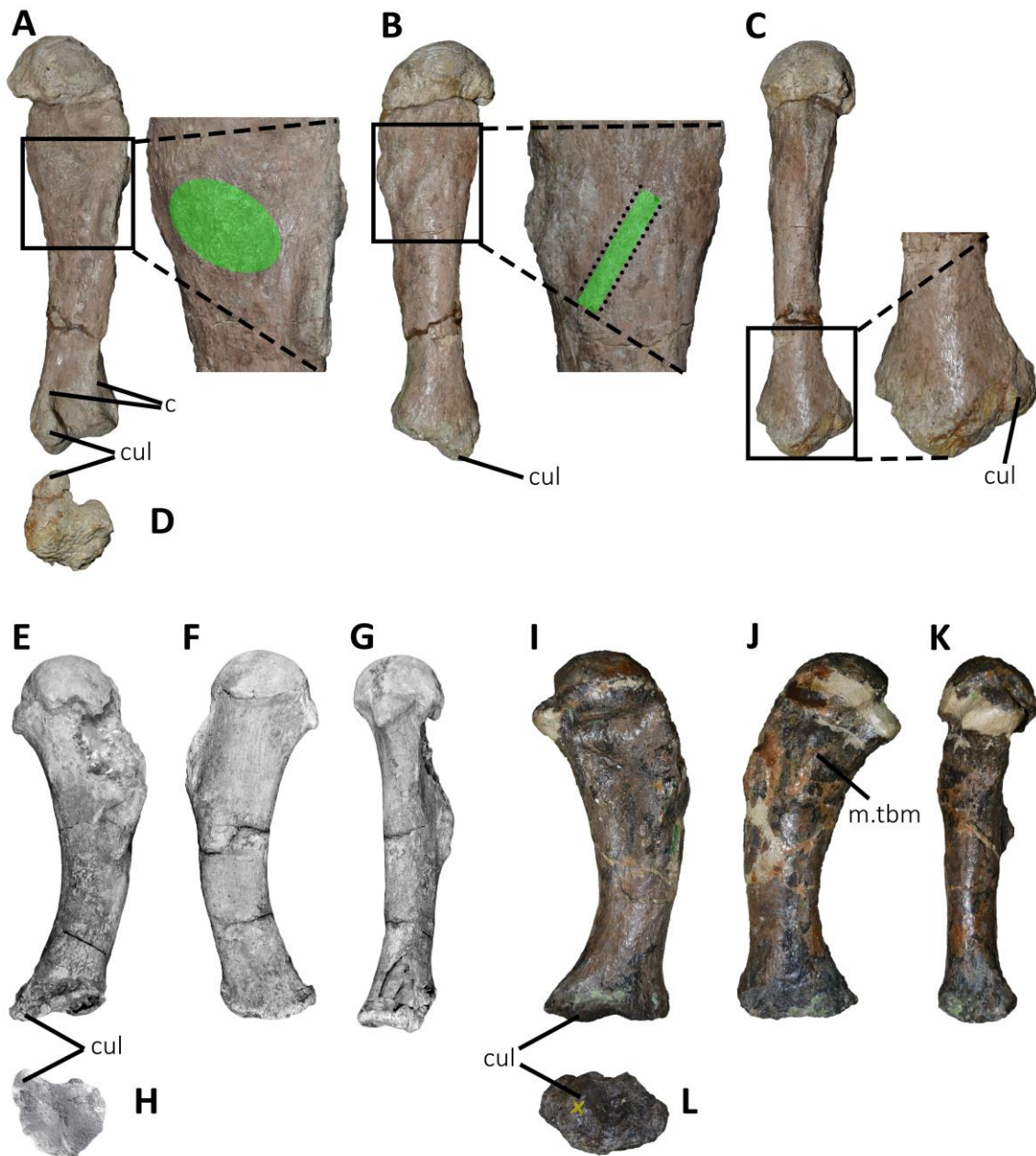


Figura 4.80. Comparación entre el húmero izquierdo de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A-D), el húmero derecho de *Majungasaurus crenatissimus* (imágenes invertidas; modificado de Burch y Carrano, 2012 E-G; modificado de O'Connor, 2007 H) (E-H), y el húmero izquierdo de *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (I-L), en vista anterior (A, E, I), posterior (B, F, J), medial (C, G, K), y distal (D, H, L). Las áreas marcadas en verde representan las zonas de anclaje del *M. triceps brachii medialis*. Las imágenes no se encuentran a escala.

La ulna y el radio de los abelisáuridos muestran una fuerte reducción en su tamaño, y si bien estos huesos se conocen en solamente tres abelisáuridos (*Majungasaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*), se reducen a menos de un tercio de la longitud del húmero. De hecho, parece que una reducción del miembro posterior empieza pronto en la evolución de los abelisauroideos, con taxones como *Eoabelisaurus* (Pol y Rauhut, 2012) y *Limusaurus* (Xu et al., 2009) donde se observa una reducción de los elementos de la mano y sucesivamente en los taxones tardíos se empezaron a reducir los huesos más proximales, como el húmero (Pol y Rauhut, 2012). La morfología de la ulna y radio es muy parecida en *Majungasaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, con algunas pequeñas diferencias. Sin embargo, en *Aucasaurus* la superficie proximal del radio difiere tanto de los otros abelisáuridos como de otros terópodos. En *Aucasaurus*, la superficie articular proximal tiene contorno ovalado y estrecho mediolateralmente, con el extremo posterior que va acuniándose formando un borde puntiagudo (Fig. 4.81A). Esta morfología difiere de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) donde el contorno es ovalado y no se acuña posteriormente (Fig. 4.81B, C). En algunos terópodos como *Allosaurus* y *Acrocanthosaurus* (NCSM 14345) se puede observar esta constricción posterior, aunque en general la superficie proximal muestra un ancho mediolateral mayor respecto a *Aucasaurus* asumiendo una morfología con forma de gota (Fig. 4.81D, E).

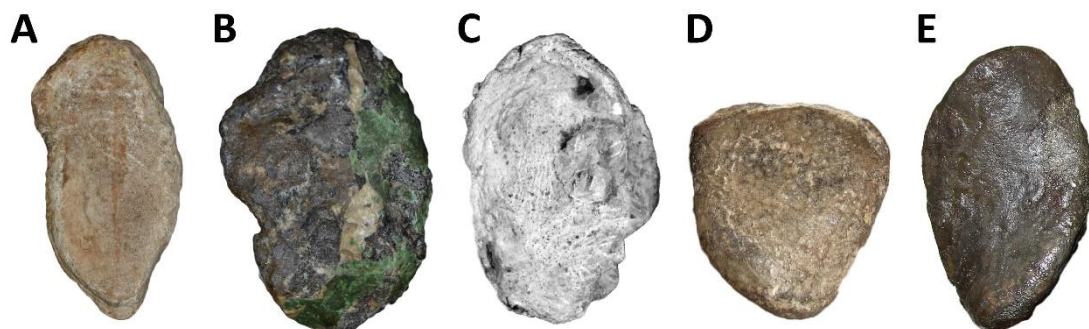


Figura 4.81. Comparación entre el radio izquierdo de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A), *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (B), *Majungasaurus crenatissimus* (modificado de Burch y Carrano, 2012) (C), *Allosaurus fragilis* UMNH PV 4888 (D), y *Acrocanthosaurus atokensis* NCSM 14345 (E), en vista proximal. Las imágenes no se encuentran a escala.

El pie púbico en *Aucasaurus* tiene un conjunto de características que los distinguen de cualquier otro terópodo. *Aucasaurus*, junto con otros abelisauroides (e.g. *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*), muestra un alto grado de fusión de los elementos pélvicos, donde el ilion, pubis e isquion pueden estar totalmente o parcialmente fusionados entre sí o con su correspondiente opuesto. Dicha condición acontecería supuestamente en individuos adultos, y en algunos casos es difícil de comprobar, dada la imposibilidad de entender el estadio ontogenético de un espécimen en particular (Tykoski y Rowe, 2004). Un ejemplo es *Majungasaurus*, donde solamente se conoce un ilion de un individuo subadulto que no está fusionado con los otros elementos pélvicos (Carrano, 2007; Carrano y Sampson, 2008). *Aucasaurus*, que como se mencionará en el capítulo de histología (ver CAPÍTULO 5- HISTOLOGÍA DE LOS HUESOS AXIALES Y APENDICULARES DE *AUCASAUROS GARRIDOI* MCF-PVPH-236), es un espécimen que había alcanzado la madurez somática y por ende es considerado un adulto. En congruencia con este último, *Aucasaurus* presenta probablemente el grado más alto de fusión de los elementos pélvicos entre los terópodos. De hecho, *Aucasaurus* muestra fusionado el ilion, pubis e isquion entre sí, ambos isquiones fusionados entre sí, y el pie púbico fusionado en una única estructura. Esta última condición la poseen *Aucasaurus*, *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) y los tiranosáuridos (Brochu, 2003) (Fig. 4.82A-C), mientras que en otros taxones como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y probablemente *Elaphrosaurus*

(Rauhut y Carrano, 2016) el pie púbico está formado por la dos mitades no fusionadas y por ende separadas (Fig. 4.82D, E).

El pie púbico se presenta bajo distintas formas dentro de los Theropoda, de hecho hay taxones que presentan un pie púbico reducido, expandido anteriormente y posteriormente, o solamente posteriormente (Rauhut, 2003). Los abelisauroides muestran un pie púbico desarrollado tanto anteriormente como posteriormente, siendo la parte posterior más larga que la parte anterior. Esta morfología se puede observar en *Herrerasaurus* (Novas, 1993), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y probablemente *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), y en algunos tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*) (Fig. 4.82D, G-K). Sin embargo, *Aucasaurus* muestra una condición levemente distinta dado que el extremo anterior es más largo de el extremo posterior (Fig. 4.82F). Esta condición que se observa en *Aucasaurus* está presente en distintos tetanuros como *Microvenator*, *Avimimus*, *Deltadromeus*, oviraptorosaurios, therizinosaurios, y tiranosáuridos (Rauhut, 2003).

Finalmente, en el extremo posterior del pie púbico de *Aucasaurus* hay un tubérculo que crea un escalón con superficie rugosa (Fig. 4.82F), y que no se observa en ningún otro terópodo donde se conoce el pie púbico (e.g. *Herrerasaurus*, *Masiakasaurus*, *Carnotaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*; Fig. 4.82G-K). En esta zona Carrano y Hutchinson (2002; Fig. 3) marcan el origen del *M. puboischiofemoralis externus 2* para los cocodrilos (que también se puede originar en la región posteromedial del vástago del pubis y en el delantal púbico). Los mismos autores mencionan para *Tyrannosaurus* un origen de este músculo similar al de cocodrilos. A pesar de esta incertidumbre, la rugosidad observada en esta zona implica un correlato con algún tejido blando.

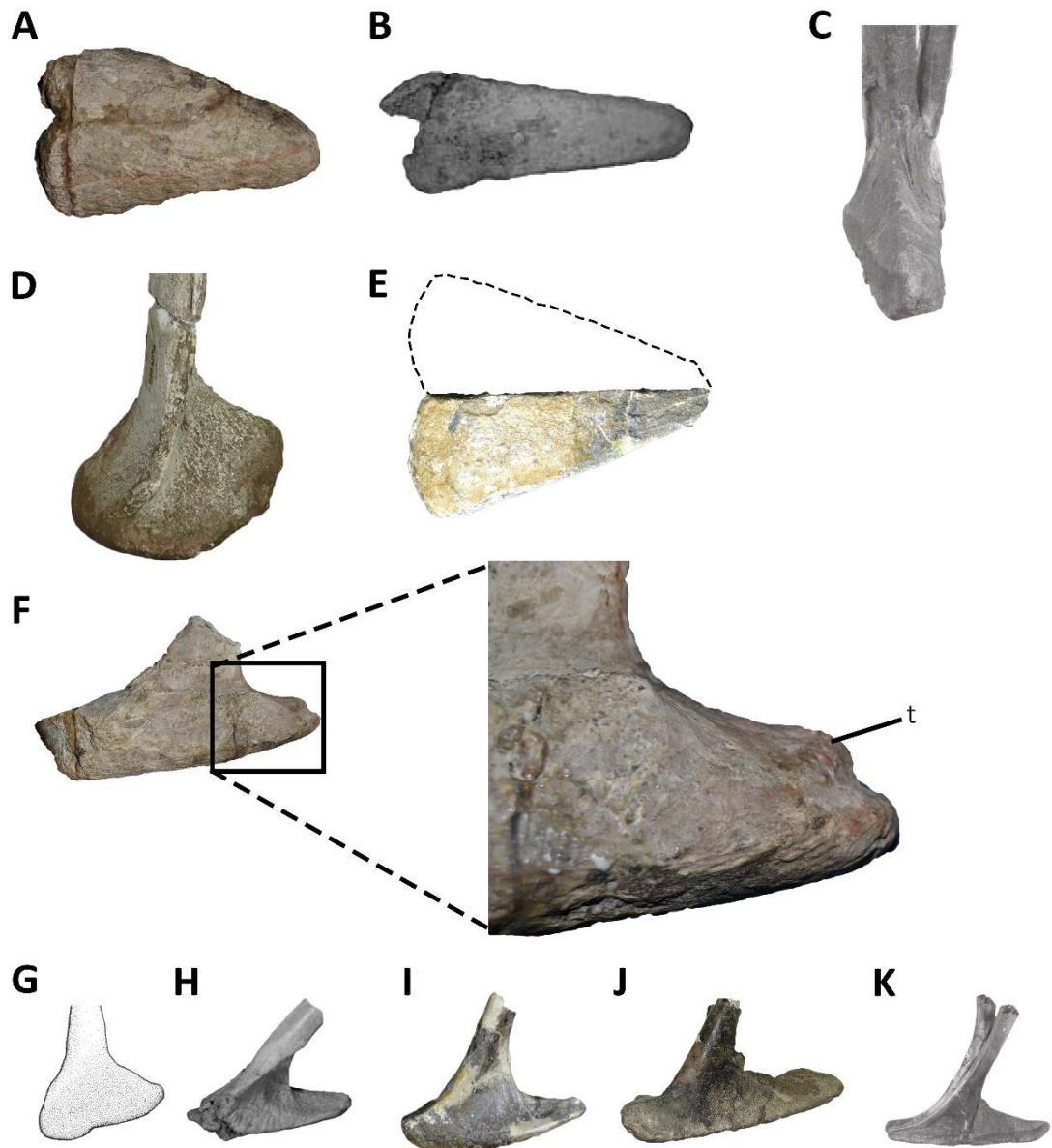


Figura 4.82. Comparación entre el pie púbico de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A, F; con detalle del tubérculo) con otros terópodos. *Masiakasaurus knopfleri* (modificado de Carrano et al., 2011) (B, H), *Tyrannosaurus rex* (modificado de Brochu, 2003) (C, K), *Pycnonemosaurus nevesi* (modificado de Delcourt, 2017) (D), *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (E, I), *Herrerasaurus ischigualastensis* (modificado de Novas, 1993; imagen invertida) (G), y *Allosaurus fragilis* (UMNH PV 1157) (J); en vista distal (A, B, E), posterior (C), medial (D) y lateral (F-K). La fusión entre las dos mitades es visible en vista distal del pie púbico de *Aucasaurus* y *Masiakasaurus*, mientras que en *Tyrannosaurus* es visible la completa fusión en vista posterior. *Pycnonemosaurus* y *Carnotaurus* no presenta fusión, de hecho en el primero solamente se preservó el pubis derecho, mientras que en segundo los dos pubis están totalmente separados. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Aucasaurus es el único abelisáurido donde se encontraron los dos miembros posteriores casi completos, permitiendo destacar distintas condiciones tanto autapomórficas como sinapomórficas compartidas con otros abelisáuridos (ver CAPÍTULO 10-Filogenia). En particular, el fémur de *Aucasaurus* tiene dos protuberancias en la superficie proximal, una en el borde anterior y otra más desarrollada en el borde posterior (Fig. 4.83A). Si bien la protuberancia anterior puede estar presente en *Xenotarsosaurus* (Fig. 4.83E) y *Carnotaurus*, la protuberancia posterior solamente parece estar presente en “*Syntarsus*” *kayentakatae* (Fig. 4.83B). En otros ceratosaurios y tetanuros no se observan estas estructuras (Fig. 4.83C, D, F-K).

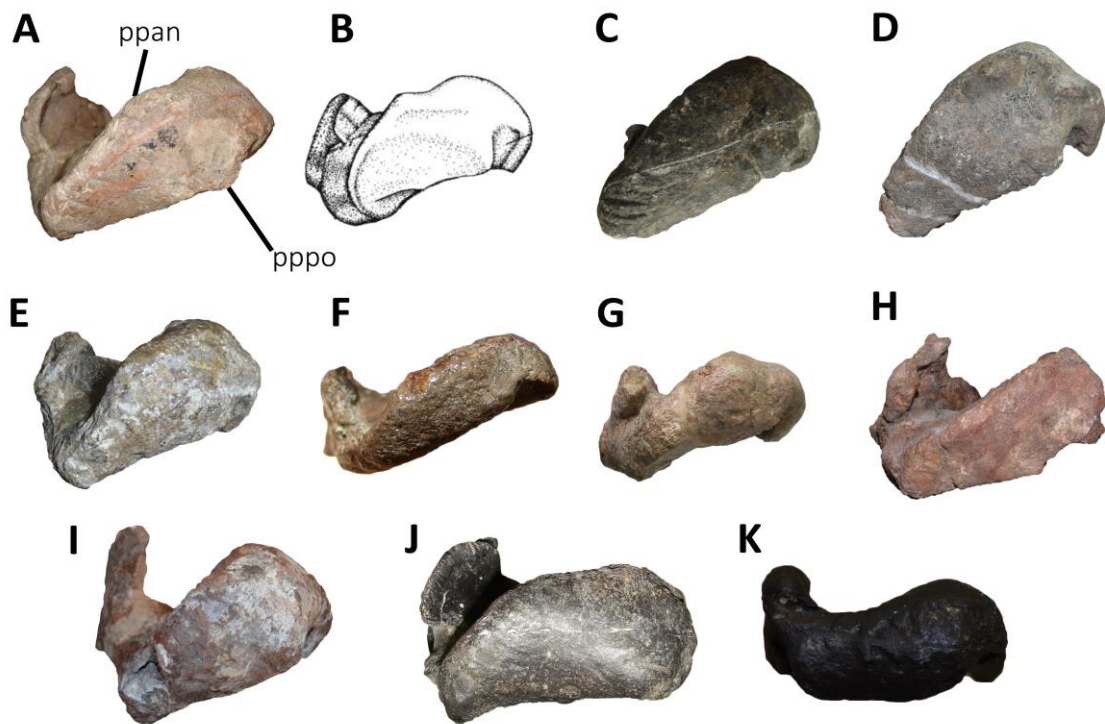


Figura 4.83. Comparación entre la cabeza femoral de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A), “*Syntarsus*” *kayentakatae* (modificado de Rowe, 1989; imagen invertida) (B), *Ceratosaurus nasicornis* UMNH 5278 (C), *Eoabelisaurus mefi* MPEF PV 3990 (imagen invertida) (D), *Xenotarsosaurus bonapartei* UNPSJB PV 184 (imagen invertida) (E), *Ligabueino andesi* MACN-PV-N 42 (F), *Elaphrosaurus bambergi* MB R 4960 (G), *Skorpiovenator bustingorryi* MMCh PV 48 (imagen invertida) (H), *Ekrixinatosaurus novasi* MUCPv 294 (I), *Allosaurus fragilis* UMNH PV 12231 (J), y *Deinonychus antirrhopus* YPM 53258 (K). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

El trocánter anterior es una importante estructura para inserción muscular en Dinosauria, sobre todo en los ornitiscuios y en los terópodos Tetanurae, donde asume una morfología aliforme llegando al mismo nivel del trocánter mayor y uniéndose con este último en una cresta en los Maniraptora (Hutchinson, 2001b). Además, en la base del mismo trocánter anterior, en los tetanuros se empieza a desarrollar un tubérculo que en algunos celurosaurios se convierte en una estructura mucho más prominente (Hutchinson, 2001b). En *Aucasaurus*, el trocánter anterior muestra características

peculiares dado que el mismo tiene forma de “L”, dirigiéndose tanto anteriormente como medialmente, mientras que en otros ceratosaurios se dirige solamente anteriormente. Además, en la parte proximal y distal del trocánter anterior del fémur de *Aucasaurus* presenta dos protuberancias, en la primera es donde anclaba el *M. iliotrochantericus caudalis* y es muy poco desarrollada en otros abelisáuridos, mientras que la segunda se considera un trocánter accesorio (según Hutchinson, 2001b), y es el sitio donde se anclaba el *M. pubo-ischio-femoralis externus 2* (Fig. 4.84A-C). Si bien este último fue considerado solamente incipiente en los tetanuros no coelurosaurianos (Hutchinson, 2001b), probablemente tiene una distribución más amplia dentro de Theropoda.

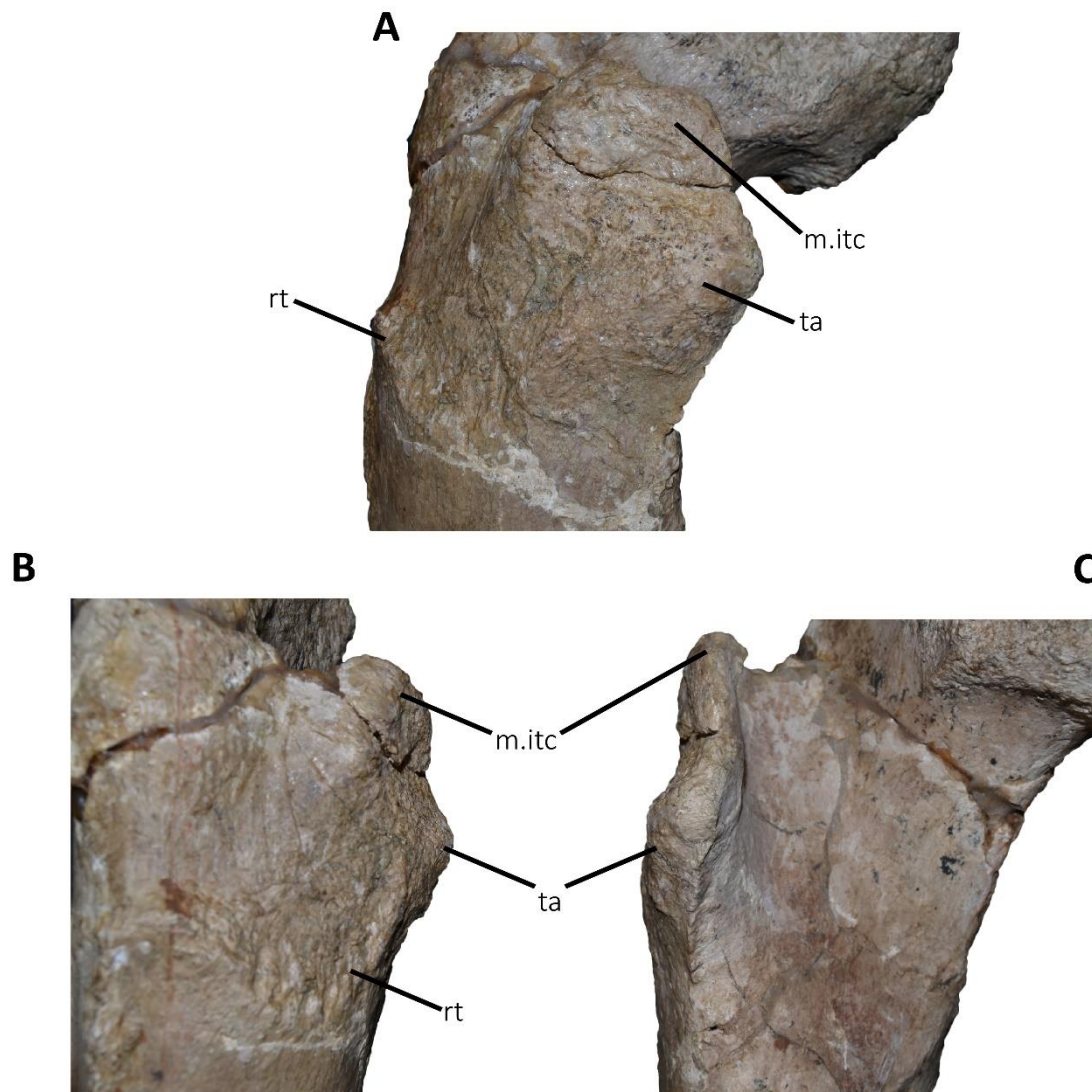


Figura 4.84. Detalles del fémur derecho de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 en vista anterior (A), posterior (B), y medial (C). Se puede observar la protuberancia proximal y el trocánter accesorio del trocánter anterior. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

En Theropoda se pueden distinguir por lo menos tres distintas condiciones respecto a la morfología del metatarso. La mayoría de los terópodos no Coelurosauria tiene un metatarso formado por un metatarsiano III levemente más ancho transversalmente y profundo anteroposteriormente que el II y el IV. En vista proximal, se puede notar como el metatarsiano III es el elemento que participa mayoritariamente en la superficie articular proximal del metatarso. En Coelurosauria hay una condición

opuesta, donde el metatarsiano II y IV ocupan la totalidad o casi de la superficie articular proximal y la parte proximal del metatarsiano III se reduce a una varilla proximalmente. Dicha condición se llama “Arctometatarsiana” (Holtz, 1994). Sin embargo, los abelisauroideos muestran una condición opuesta a la de los celurosaurios, donde el metatarsiano III es notablemente más grande que el II y el IV. En los Noosauridae se observa como el metatarsiano II y IV se reducen marcadamente y sobre todo el II llega a ser casi una lámina (e.g. *Vespersaurus*). En los abelisáuridos también se observa una reducción del metatarsiano II y IV respecto al III, pero no tan extrema como acontece en los noasáuridos. No obstante, se destaca como en los abelisáuridos el metatarsiano III ocupa más de la mitad de la superficie articular proximal del metatarso, extendiéndose anteroposteriormente y mediolateralmente. Dicha condición se llama “Antarctometatarsiana” (Carrano et al., 2002; Carrano y Sampson, 2008). Finalmente, se destaca la forma del contorno que toma la superficie articular proximal del metatarsiano III en los abelisauroideos, donde puede ser en forma de “T” como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), o en forma de reloj de arena como en *Aucasaurus* o *Skorpiovenator*. También el metatarsiano IV muestra el contorno de la superficie proximal de distintas formas dentro de Theropoda siendo triangular, con forma de gota, ovalado, etc. (Holtz, 1994). En *Aucasaurus* el metatarsiano IV tiene una superficie articular proximal atípica respecto a lo observado en otros terópodos. De hecho, el mismo presenta un contorno en forma de coma siendo el borde anterior convexo, el borde medial sinusoidal y el borde lateral cóncavo, y estos últimos dos convergen posteriormente en un desarrollado proceso posterior (Fig. 4.85A). Dicha morfología es parecida a la que tienen algunos tetanuros (e.g. *Allosaurus*) (Fig. 4.85B), pero difiere del contorno triangular presente en *Ceratosaurus* (Holtz, 1994), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007) (Fig. 4.85C, D), o

de un contorno rectangular observado en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) (Fig. 4.85E).

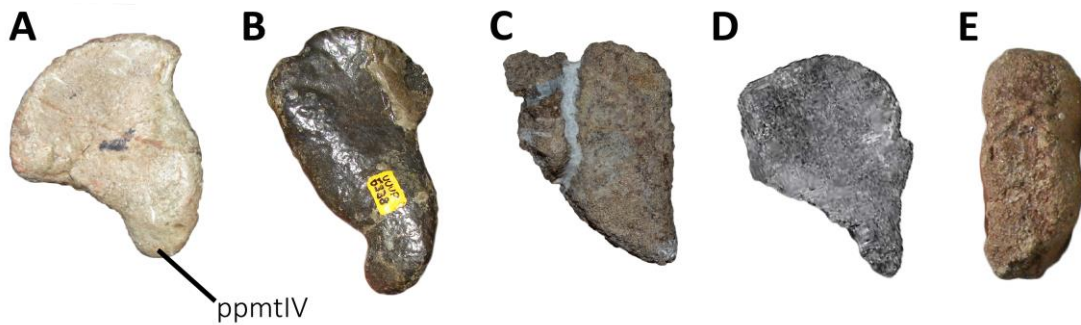


Figura 4.85. Comparación del metatarsiano IV de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A), *Allosaurus fragilis* UMNH 9889 (B), *Eoabelisaurus mefi* MPEF PV 3990 (C), *Majungasaurus crenatissimus* (modificado de Carrano, 2007) (D), y *Elaphrosaurus bambergi* MB R 4960 (E), en vista proximal. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

En *Aucasaurus* se observa que los cóndilos distales del metatarsiano IV en vista posterior se unen en la parte media mediante una cresta (Fig. 4.86A). Dicha morfología está ausente en los ceratosaurios donde se conoce el mismo elemento óseo como *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, o en los tetanuros como *Allosaurus* (UMNH PV 9889) y *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003) (Fig. 4.86B-D).

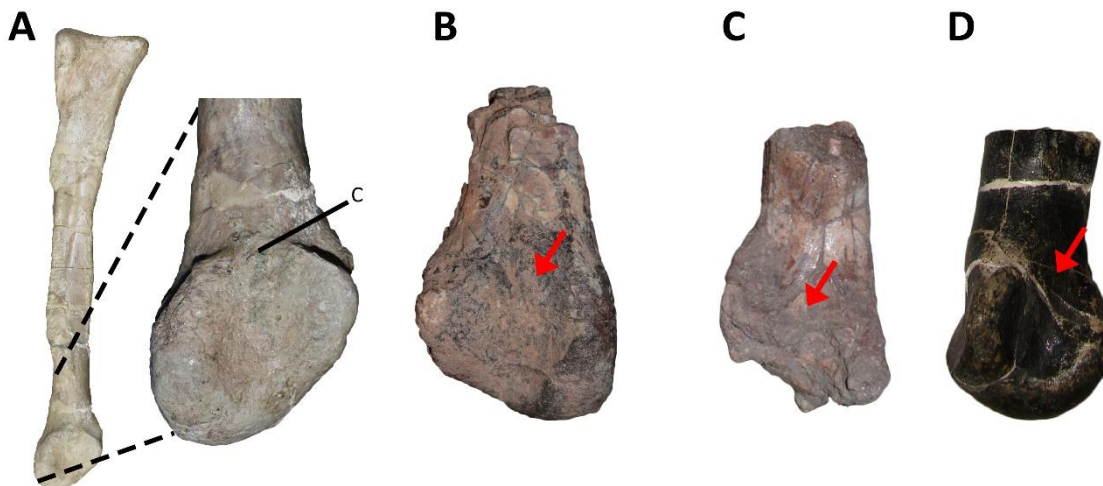


Figura 4.86. Comparación del extremo distal del metatarsiano IV de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A), *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 (B), *Skorpiovenator bustingorryi* MMCh PV 48 (C), y *Allosaurus fragilis* UMNH PV 9889 (D), en vista posterior. Las flechas rojas indican la ausencia de la cresta presente en *Aucasaurus*. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

5.1. Comparación entre *Aucasaurus* y el espécimen MPCN PV 69

El *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 es un abelisáurido procedente de la Formación Anacleto de la Provincia de Río Negro (Gianechini et al., 2015). Este espécimen está compuesto por varios elementos óseos, incluyendo un premaxilar izquierdo, vértebras dorsales, sacras y caudales, los extremos de ambos húmeros, el pie púbico, y varias falanges pedales (material inédito), entre la cual se encuentra una falange ungueal.

La posición dentro de *Abelisauridae* de este espécimen está confirmada por varias características, como: un cuerpo del premaxilar más alto que largo, superficie lateral ornamentada por crestas, surcos y forámenes, vértebra caudal con las láminas **cdl**, **acdI**, y **pcdl** desarrolladas, cabeza humeral hemiesférica, pie púbico desarrollado anteroposteriormente, fosa hiperextensora en la falange pedal IV-1 posicionada lateralmente y con el eje mayor dirigido oblicuamente, y doble surco vascular por cada lado de la falange ungueal. De hecho, en esta Tesis Doctoral, el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 se recupera como un abelisáurido furileusaurio junto con el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380, *Abelisaurus*, *Viavenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* en una politomía.

Gianechini et al. (2015) consideran que el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 es un taxón distinto de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) por dos características observadas en el húmero izquierdo. En este sentido, el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 se

diferencia de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) por tener el tubérculo mayor ubicado más distalmente respecto a la tuberosidad interna; y por tener una discontinuidad entre la cabeza humeral y el tubérculo mayor. Sin embargo, una revisión en persona del ejemplar *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 ha permitido reevaluar dichas diferencias. La distancia entre la tuberosidad interna y el tubérculo mayor es parecida en los húmeros de ambos ejemplares (Fig. 4.87A-H), que junto con *Carnotaurus* es inferior a la que se observa en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Fig.3). Finalmente, la supuesta interrupción entre el tubérculo mayor y la cabeza humeral del *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, se considera aquí un carácter muy dudoso y probablemente debido a causas tafonómicas/diagenéticas. De hecho, dicha discontinuidad es muy leve en ambas superficies del húmero derecho del *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, tal como se observa en *Aucasaurus* (Fig. 4.87E, F). Esta reinterpretación de las diferencias entre el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 y *Aucasaurus* detectadas por Gianechini et al. (2015), implica que no hay motivo para especular sobre la posibilidad de un nuevo taxón procedente de la Formación Anacleto. En este sentido, el húmero del *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 no presenta diferencias sustanciales con el húmero de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Sin embargo, tampoco se puede referir el espécimen MPCN PV 69 a *Aucasaurus*, dado que carece de elementos óseos donde se pueda observar las condiciones autapomórficas detectadas en el taxón neuquino y mencionadas en esta Tesis Doctoral.

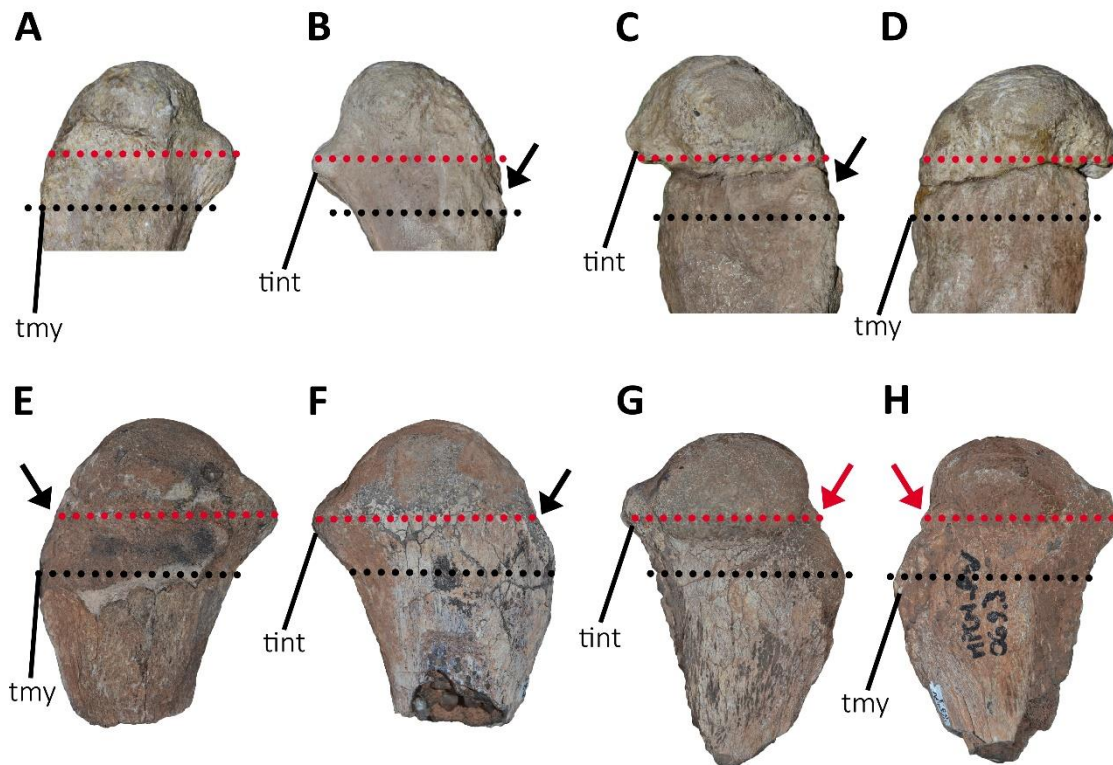


Figura 4.87. *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (A-D) y *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 (E-H). Húmeros derechos (A, B, E, F) e izquierdos (C, D, G, H) en vista anterior (A, C, E, G), y posterior (B, D, F, H). Las líneas discontinuas rojas indican la ubicación de la tuberosidad interna, mientras que las líneas discontinuas negras la ubicación del tubérculo mayor. Las flechas negras indican la presencia de una leve discontinuidad en los húmeros de *Aucasaurus* y en el húmero derecho de *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, mientras que las flechas rojas indican la presencia de una profunda discontinuidad en el húmero izquierdo. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

5.2. Comparación entre *Aucasaurus* y *Abelisaurus*

Novas (2009) considera que Coria y colaboradores (2002) no profundizaron una comparación entre *Aucasaurus* y *Abelisaurus* (especímenes procedentes de la misma unidad litoestratigráfica). Este autor no menciona explícitamente una posible sinonimia entre estos dos taxones, pero considera que estudios más en detalle podrán revelar si podrían ser sinónimos. Además, remarca similitudes entre *Aucasaurus* y *Abelisaurus*

que los diferencian de *Carnotaurus*, como por ejemplo: rostro y fenestra antorbital más larga y más baja que *Carnotaurus*, un margen ventral de la fenestra antorbital horizontal (fuertemente curvada en *Carnotaurus*), una completa exposición lateral de la fenestra maxilar, y frontales con abultamientos en lugar de cuernos. En esta Tesis Doctoral se rechaza la posibilidad que dichos taxones sean sinónimos debido a las marcadas diferencias que se observaron entre ambos especímenes. A pesar de la condición fragmentaria de *Abelisaurus* y por ende la limitación en la comparación con *Aucasaurus*, ambos muestran suficientes diferencias por ser considerados taxones distintos. Si bien a lo largo de la descripción osteológica de *Aucasaurus* se han mencionado varias diferencias, en esta sección se destacarán las que se consideran más relevantes.

El maxilar de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) se preservó parcialmente y la mayor parte está reconstruida (ver figura 1 de Bonaparte y Novas, 1985). Por ese motivo no se puede conocer el verdadero desarrollo anteroposterior del maxilar para poder compararlo con *Aucasaurus*. Sin embargo, se puede observar en la parte preservada del maxilar de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) que el proceso anterior es mucho más desarrollado que en *Aucasaurus*, donde es casi inexistente. Además, en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) por lo menos en la región anterior el borde ventral del maxilar es casi recto, condición distinta a un borde ventral fuertemente convexo por lo menos hasta el alvéolo 8 en *Aucasaurus*. *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), tiene ambos nasales con una elevada ornamentación con la presencia de pequeños tubérculos, y además están firmemente fusionados entre sí. Contrariamente a lo que se observa en *Aucasaurus*, donde si bien se preservó solamente el nasal derecho en este último la ornamentación se desarrolla mediante surcos y crestas. Al mismo tiempo, el nasal derecho preservó la superficie de contacto para el correspondiente opuesto, conllevando

un contacto simple. Se podría teorizar que esta diferencia es debido a un diferente estadio ontogenético, siendo la condición observada en *Aucasaurus* el producto de ser un ejemplar juvenil o subadulto. Sin embargo, como se mencionará más adelante (ver CAPÍTULO 5-HISTOLOGÍA DE LOS HUESOS AXIALES Y APENDICULARES DE *AUCASAURUS GARRIDOI* MCF-PVPH-236) *Aucasaurus* había llegado a la madurez somática, y por ende se considera haber logrado la condición de adultez. Además, un espécimen de *Majungasaurus* considerado un ejemplar inmaduro (Sampson y Witmer, 2007) presenta los nasales totalmente fusionados entre sí. Asumiendo que la fusión entre los nasales no es debida a una cuestión ontogenética, la diferencia observada entre *Aucasaurus* y *Abelisaurus* podría ser considerada filogenética. Los postorbitales de ambos especímenes también muestran importantes diferencias. En *Aucasaurus* la rama ventral (yugal) solamente se preservó parcialmente, pero la curvatura anterior de la misma parece ser más reducida en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098). En este último taxón la rama ventral del postorbital es casi recta siendo el borde anterior levemente cóncavo, y es mucho más alta dorsoventralmente que el largo anteroposterior de la región dorsal. Finalmente, *Aucasaurus* tiene una rama escamosa mucho más desarrollada respecto a *Abelisaurus*, implicando un contorno del postorbital en forma de “T” en el primero y en forma de “C” en el segundo. El cuadradoyugal de *Aucasaurus* tiene la rama anterior (yugal) que se va estrechando anteriormente y por ende tomando un contorno triangular. En contraste, en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) mantiene casi el mismo alto dorsoventral a lo largo de toda la longitud de la rama yugal, y por ende tiene un contorno rectangular. Además, en *Aucasaurus* el cuadradoyugal está completamente desarticulado del cuadrado, mientras que *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) presenta una fusión entre estos dos huesos. Finalmente, la rama posterior del cuadradoyugal en ambos taxones es muy distinta, siendo un proceso puntiagudo en

Aucasaurus y una estructura rectangular en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098). El cuadrado de *Aucasaurus* se distingue de *Abelisaurus* por tener un proceso puntiagudo en la superficie posterior y por la presencia de una depresión adyacente al mismo proceso. *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) carece de ambas estructuras. Cabe destacar algunas diferencias que muestran *Aucasaurus* y *Abelisaurus* en algunos huesos del techo craneano y del neurocráneo, como por ejemplo: una eminencia parietal y una cresta nugal más baja en *Aucasaurus*; surco del canal neural del cóndilo occipital más superficial en *Aucasaurus*; cresta ventral al cuello del cóndilo occipital menos marcada en *Aucasaurus*. En base a estas diferencias, se consideran a *Aucasaurus* y *Abelisaurus* taxones distintos y siendo hasta la actualidad los únicos taxones válidos hasta la fecha para la Formación Anacleto (siempre y cuando en el futuro no se descubran nuevos taxones y el ejemplar MPCN PV 69 se considere definitivamente un taxón distinto de los otros dos).

CAPÍTULO 5- HISTOLOGÍA DE LOS HUESOS AXIALES Y APENDICULARES DE *AUCASAURUS GARRIDOI* MCF-PVPH-236

1. Introducción

Los estudios de la estructura histológica de restos fósiles de vertebrados han permitido inferir o identificar diferentes aspectos de la paleobiología e incluso sistemáticos de los diferentes grupos. La identificación del estadio ontogenético de un ejemplar fósil es, como se ha demostrado en varios casos, de relevante importancia a la hora de hipotetizar sobre sus relaciones filogenéticas (e.g. Tykoski, 2005; Klein and Sander, 2008; Horner and Goodwin, 2009; Knoll et al., 2010; Scannella and Horner, 2010; Fowler et al., 2011; Griffin y Nesbitt, 2016; Canale et al., 2016; Griffin, 2018).

Aunque los estudios paleohistológicos en materiales de dinosaurios terópodos no avianos son numerosos, no es así para el caso particular de los Ceratosauria (Reid, 1996; Xu et al., 2009; Pol and Rauhut, 2012; Lee and O'Connor, 2013; Wang et al., 2017). En el caso concreto de Abelisauridae, las referencias son aún más escasas (Canale et al., 2016; Baiano y Cerda, 2017).

En ese capítulo se aporta la descripción histológica de diferentes huesos del ejemplar holotipo de *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH-236), tanto axiales (costillas, gastralias y una epipófisis cervical) como apendiculares (fémur), y un hueso indeterminado. El propósito del presente análisis histológico es determinar el estadio ontogenético del ejemplar y comparar el modelo de crecimiento con otros abelisáuridos, incluyendo *Eoabelisaurus mefi* (MPEF PV 3990), *Quilmesaurus curriei* (MPCA-Pv-100) y el Abelisauridae indet. (MMCh-PV-69).

2. Metodología

Las secciones delgadas fueron hechas de huesos pertenecientes al holotipo de *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH-236). Los materiales estudiados incluyen muestras de la parte media de dos costillas dorsales, la parte media de tres gastralias, la porción dorsal de una epipófisis de una vértebra cervical, la parte media de la diáfisis del fémur izquierdo, y de un hueso plano indeterminado. Las secciones delgadas fueron preparadas usando la metodología implementada por Chinsamy and Raath (1992) y estudiadas utilizando un microscopio petrográfico bajo luz normal, polarizada y con filtro lambda. Los aumentos de las imágenes, y mencionados en cada epígrafe, corresponden a los aumentos del microscopio cuando se tomaron las fotos. Para definir las estructuras histológicas se empleó la nomenclatura y definiciones propuestas por Francillon-Vieillot et al. (1990) y Chinsamy-Turan (2005). Después de una detallada descripción de la microestructura de los huesos de *Aucasaurus*, se compararon las características histológicas con otros terópodos, más concretamente con *Eoabelisaurus mefi* (MPEF PV 3990), *Quilmesaurus curriei* (MPCA-PV-100) y *Abelisauridae* indet (MMCh-PV 69), los cuales son los únicos abelisáuridos de los cuales se han descrito algunas características histológicas (Pol y Rauhut, 2012; Canale et al., 2016; Baiano and Cerda, 2017).

3. Descripción

3.1. Epipófisis de vértebra cervical

La muestra fue obtenida del extremo dorsal de una epipófisis de una vértebra cervical, lo cual fue seccionada longitudinalmente (Fig. 5.1A). La cavidad medular está conformada por hueso esponjoso (Fig. 5.1B). Las trabéculas muestran una matriz

lamelar y la presencia de osteonas secundarias (Fig. 5.1B). La parte cortical está constituida por hueso primario y con una matriz pseudolamelar (Fig. 5.1C). La región anterior está poco vascularizada. La abundancia y complejidad de la vascularización aumenta en la parte posterior. En esta región, las lagunas de osteocitos están densamente distribuidas y muestran un contorno irregular (Fig. 5.1C). Se pueden observar parches de fibras de Sharpey mayoritariamente en el borde dorsal y orientadas perpendicularmente a ese último. El hueso compacto carece de líneas de crecimiento detenido y de una capa circunferencial externa. Varias osteonas secundarias ocupan parte del hueso cortical, aunque una mayor concentración es visible en la parte más posterior de la muestra (Fig. 5.1B). Las osteonas secundarias están formadas de hueso lamelar, dentro de la cual las fibras de la primera lamela formada son concéntricas a los canales haversianos y las otras son paralelas a ello. Las lagunas de osteocitos en las osteonas secundarias tienen forma elongada (Fig. 5.1D).

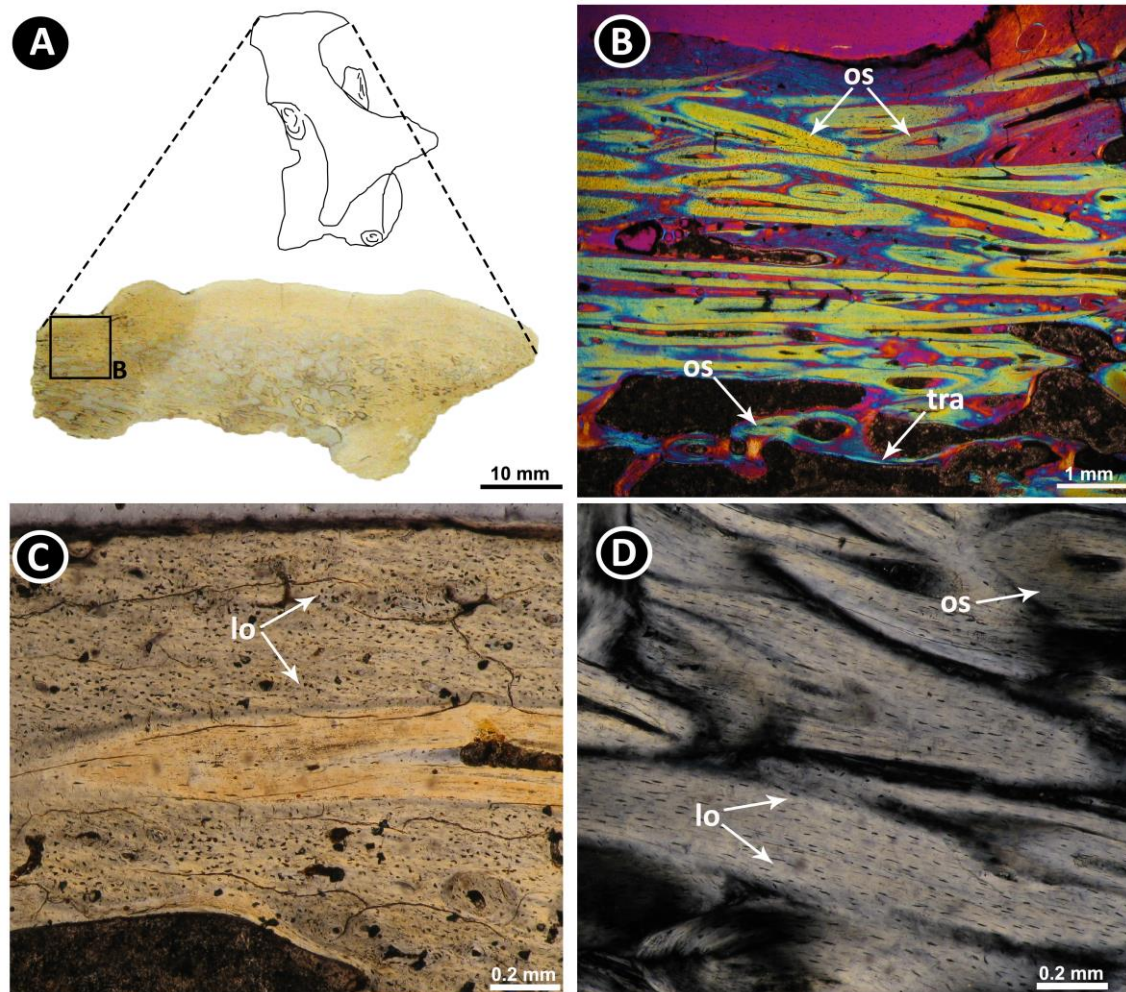


Figura 5.1. Histología de la epifósis de una vértebra cervical de *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH-236). Todas las figuras están orientadas con la corteza más externa en la parte superior y la cavidad medular en la parte inferior. El recuadro negro en la figura “A” indica la posición de la figura en detalle “B”. (A), sección completa de la epifósis, 1x. (B), detalle de hueso compacto y esponjoso, mostrando osteonas secundarias y trabéculas, 20x. (C), detalle tejido primario de hueso cortical, 40x. (D), detalle osteonas secundarias, 100x. A, C, bajo luz normal; B, bajo luz polarizada con filtro lambda; D, bajo luz polarizada con nicoles cruzados. Abreviaciones: **lo**, laguna de osteocito; **os**, osteona secundaria; **tra**, trabéculas.

3.2. Costillas dorsales

Las muestras tomadas de tres costillas dorsales tienen características histológicas similares, por lo tanto son incluidas en una única descripción indicando variaciones cuando éstas ocurren (Fig. 5.2A, B). En la cavidad medular, el hueso esponjoso está

compuesto por trabéculas con una matriz lamelar de hueso secundario (Fig. 5.2C-E). Se observan restos de osteonas secundarias usualmente dispersos dentro de las trabéculas (Fig. 5.2D). La orientación de las lagunas de los osteocitos en las trabéculas refleja la disposición de las fibras en cada lámina. En las osteonas secundarias, las lagunas de osteocitos están dispuestas de manera circunferencial. En algunas muestras, las trabéculas del hueso esponjoso no están limitadas a la región medular del elemento y casi alcanzan la porción cortical externa (Fig. 5.2A). El hueso compacto muestra una matriz entretejida con osteonas primarias orientadas longitudinalmente (Fig. 5.2F, G). Las fibras intrínsecas de la matriz están organizadas en paquetes gruesos (Fig. 5.2G). En el tejido primario, las lagunas de los osteocitos son numerosas, dispersas de manera aleatoria y de contorno globular o irregular (Fig. 5.2F). En las tres muestras se encuentra el hueso haversiano denso, alcanzando, en algunas partes, la zona externa de la corteza (Fig. 5.2A, H). Se observaron por lo menos diez líneas de crecimiento detenido (dobles y simples), algunas incluidas en los *annuli* (Fig. 5.2A, F). La capa circunferencial externa está poco vascularizada y caracterizada por un paquete de líneas de crecimiento detenido situados a poca distancia entre sí (Fig. 5.2B). Los restos de tejido primario localizados en las áreas altamente remodeladas exhiben fibras de Sharpey (Fig. 5.2H).

Figura 5.2. Histología de las costillas dorsales de *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH-236). Todas las figuras están orientadas con la corteza más externa en la parte de arriba y la cavidad medular en la parte de abajo. Los recuadros internos indican la posición de las figura en detalle. (A), dibujo interpretativo de costilla indicando el lugar de donde se obtuvo la sección delgada. (B), sección completa de la costilla, mostrando hueso haversiano abundante y el tejido esponjoso que alcanza casi la capa más externa, 10x. (C), sección completa de la costilla con hueso haversiano denso. Las flechas negras indican diez líneas de crecimiento detenido, 10x. (D), detalle de la cavidad medular ocupada por el hueso esponjoso, 20x. (E), detalle de la cavidad medular con osteonas secundarias que invaden el tejido esponjoso, 40x. (F), detalle de las trabéculas mostrando hueso lamelar depositado secundariamente, 100x. (G), detalle de tejido primario caracterizado por canales vasculares longitudinales y un *annulus*, 40x. (H), detalle de tejido primario, mostrando osteonas primarias y haces gruesos de fibras, 100x. (I), vista detallada del hueso compacto con tejido haversiano denso y parches de fibras de Sharpey, 40x. B, C, D, G, bajo luz normal; E, F, H, bajo luz polarizada con filtro lambda; I, bajo luz polarizada con nicoles cruzados. Abreviaciones: **cce**, capa circunferencial externa; **cr**, cavidad de resorción; **fs**, fibras de Sharpey; **lo**, laguna de osteocito; **op**, osteona primaria; **os**, osteona secundaria; **pf**, paquete de fibras; **tra**, trabéculas.

3.3. Gastralias

Las tres muestras de gastralias carecen de hueso esponjoso y están compuestas de hueso haversiano denso, que ocupa la región medular y cortical (Fig. 5.3A-C). Varias generaciones de osteonas secundarias alcanzan la capa circunferencial externa, lo cual impide poder identificar la presencia de osteonas primarias y líneas de crecimiento detenido (Fig. 5.3A-C, E, F, H, I). Las lagunas de osteocitos dentro de las osteonas secundarias tienen una forma alargada (Fig. 5.3D, F). Generalmente, la capa circunferencial externa muestra una matriz pseudolamelar, sin canales vasculares y tiene abundantes lagunas de osteocitos de forma irregular (Fig. 5.3E, F, H, I). En algunas instancias, se observan cavidades de resorción de forma irregular en la corteza interna, y que están rellenas parcialmente por tejido lamelar (Fig. 5.3G). Hay parches de fibras

de Sharpey cerca de la corteza externa con el eje mayor orientado oblicuamente (Fig. 5.3H, I).

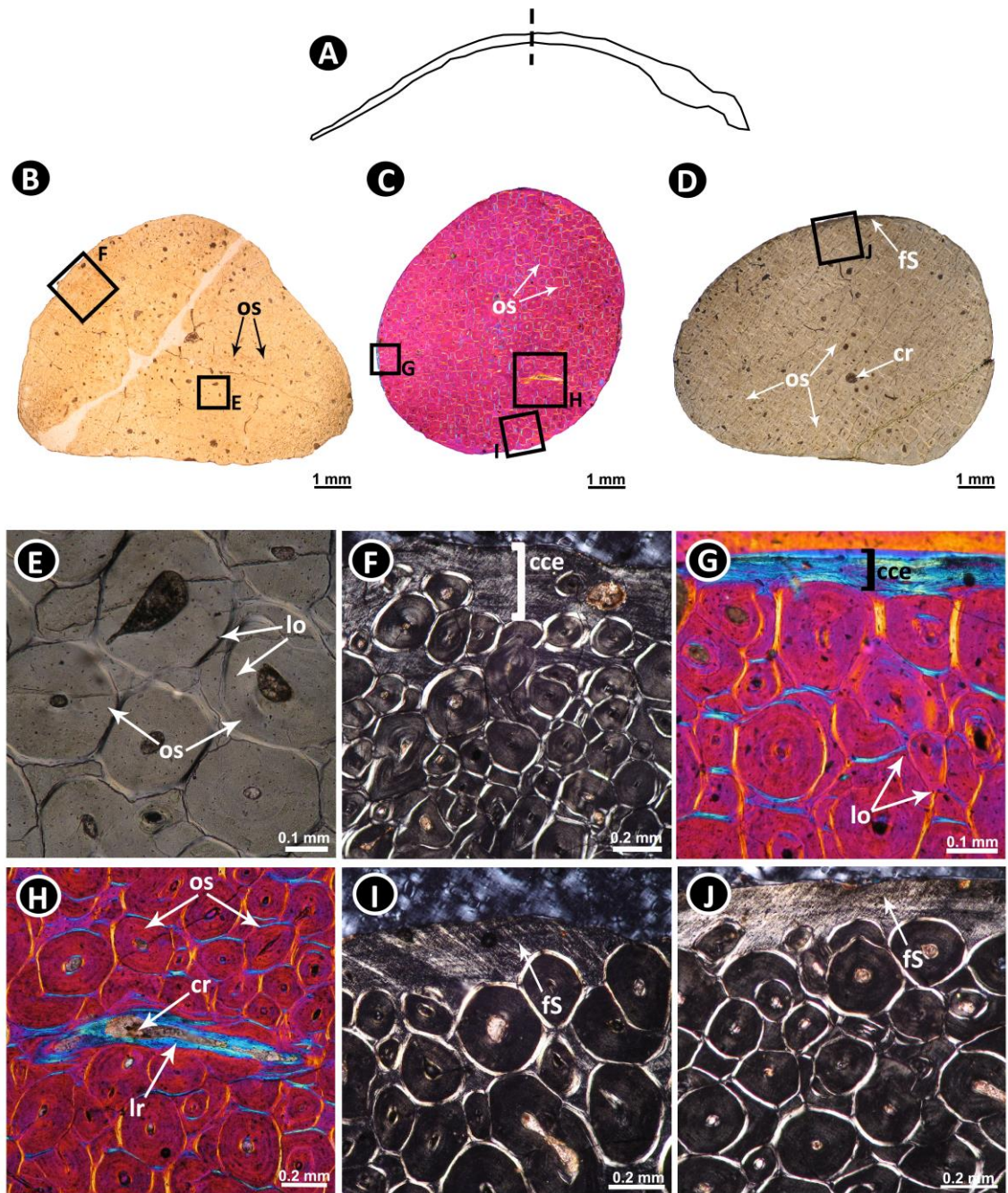


Figura 5.3. Histología de tres gastralias de *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH-236). Todas las figuras están orientadas con la corteza más externa en la parte de arriba y la cavidad medular en la parte de abajo. Los recuadros internos indican la posición de las figura en detalle. (A), dibujo interpretativo de gastralia indicando el lugar de donde se obtuvo la sección delgada. (B, C y D), secciones completas de la diáfisis de las gastralias, mostrando abundante hueso haversiano, 10x. (E), detalle de osteonas secundarias, 100x. (F), detalle de la región cortical mostrando la capa circunferencial externa, 40x. (G), detalle de la capa circunferencial externa compuesto de hueso pseudolamelar, 40x. (H), detalle de la cavidad de resorción y líneas de resorción, 40x. (I, J), detalle de las capas circunferenciales externas con fibras de Sharpey, 40x. B, D, E, bajo luz normal; C, G, H, bajo luz polarizada con filtro lambda; F, I, J, bajo luz polarizada con nicoles cruzados. Abreviaciones: **cce**, capa circunferencial externa; **cr**, cavidad de resorción; **fs**, fibras de Sharpey; **lo**, laguna de osteocito; **lr**, línea de resorción; **os**, osteona secundaria.

3.4. Fémur

La muestra fue tomada cerca de la mitad de longitud de la diáfisis del fémur izquierdo (Fig. 5.4A, B). La región perimedular contiene hueso esponjoso formado por matriz lamelar depositada durante varios eventos de remodelación (Fig. 5.4A). La muestra carece de una capa circunferencial interna. El tejido primario está formado por hueso fibrolamelar, en la cual la fibras intrínsecas de la matriz están organizadas en haces gruesos (Fig. 5.4D, F). Las lagunas de los osteocitos son numerosas, dispersas de manera aleatoria y de contorno globular o irregular (Fig. 5.4D). Una extensa área del hueso cortical presenta una importante remodelación secundaria con abundante tejido óseo haversiano (Fig. 5.4A-C, H). Las osteonas secundarias alcanzan el margen periosteal en esa área. Los canales vasculares son mayoritariamente longitudinales, y más raramente son oblicuos (Fig. 5.4E, F). La corteza está estratificada en ciclos de crecimientos anuales consistiendo en nueve líneas de crecimiento detenido. Algunas de estas líneas están asociadas con *annuli* de hueso pseudolamelar y con una baja

vascularización (Fig. 5.4A, B, E). En algunos casos se observan dos líneas de crecimiento detenido por *annulus*. La parte más externa de la corteza está caracterizada por una matriz pseudolamelar sin vascularización. Hay por lo menos diez líneas de crecimiento detenido cercanas entre sí y las lagunas de los osteocitos están organizadas, aunque manteniendo una forma irregular (Fig. 5.4G). Se interpreta esta parte como la capa circunferencial externa (Fig. 5.4A).

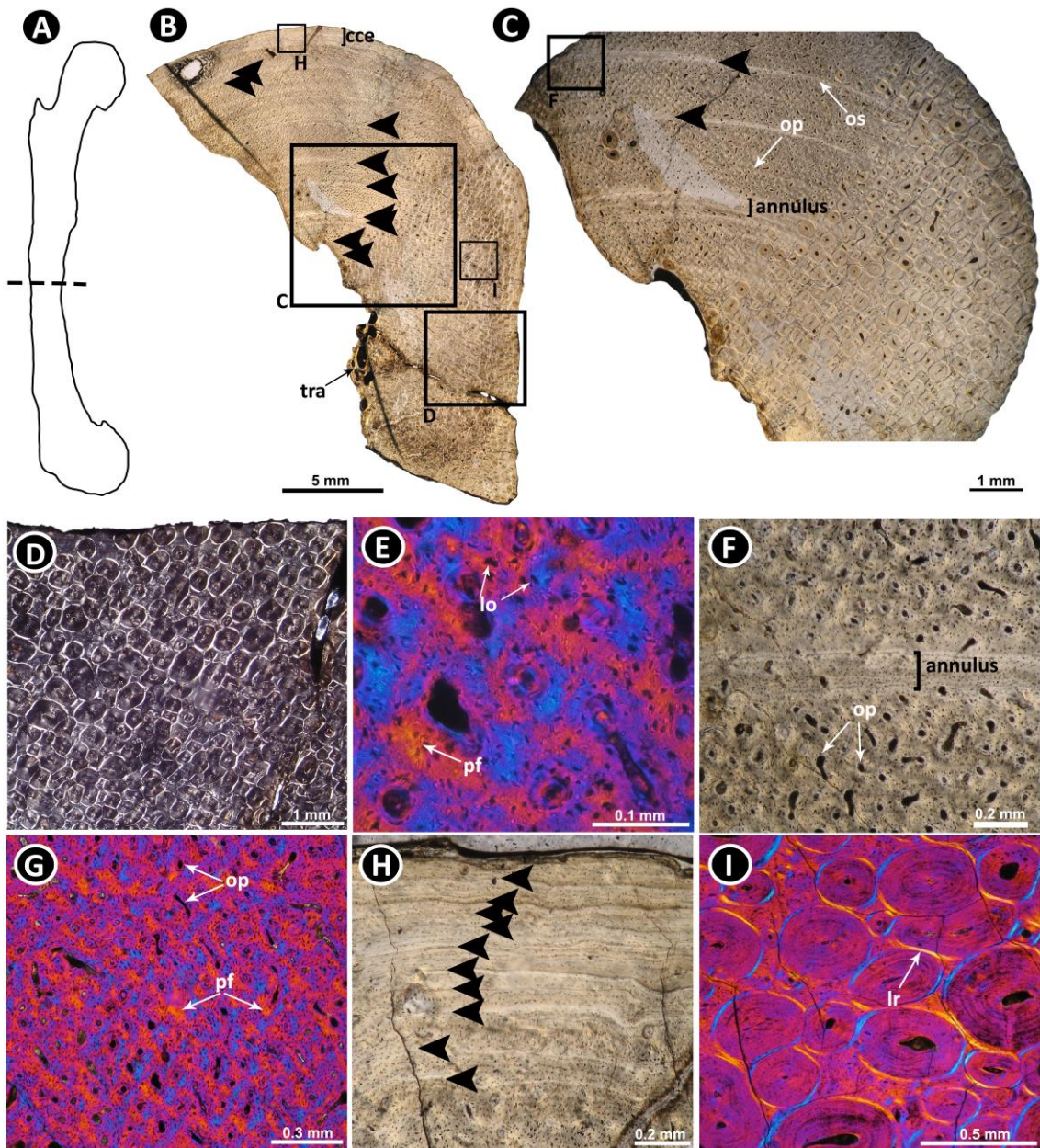


Figura 5.4. Histología del fémur de *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH-236). Todas las figuras están orientadas con la corteza más externa en la parte de arriba y la cavidad medular en la parte de abajo. Los recuadros internos indican la posición de las figuras en detalle. **(A)**, dibujo interpretativo del fémur indicando el lugar de donde se obtuvo la sección delgada. **(B)**, sección completa de la diáfisis del fémur. Las flechas negras indican nuevas líneas de crecimiento detenido, 10x. **(C)**, detalle del hueso cortical mostrando tejido primario y hueso haversiano denso, 10x. **(D)**, detalle de hueso haversiano denso que alcanza el margen subperiosteal, 20x. **(E)**, detalle del tejido primario con lagunas de osteocitos de forma irregulares, 100x. **(F)**, detalle de un *annulus*, 40x. **(G)**, detalle de tejido primario mostrando paquetes gruesos de fibras, 20x. **(H)**, detalle de capa circunferencial externa. Las flechas negras, indican diez líneas de crecimiento detenido, 100x. **(I)**, detalle de osteona secundaria, 100x. B, C, F, H, bajo luz normal; D, bajo luz polarizada con nicoles cruzados; E, G, I, bajo luz polarizada con filtro lambda. Abreviaciones: **cce**, capa circunferencial externa; **lo**, laguna de osteocito; **lr**, línea de resorción; **op**, osteona primaria; **os**, osteona secundaria; **pf**, paquete de fibras; **tra**, trabéculas.

3.5. Hueso indeterminado

La muestra está formada principalmente por hueso esponjoso secundario (Fig. 5.5A, B). Las trabéculas están compuestas por hueso lamelar. En la región periférica las trabéculas están invadidas por osteonas secundarias (Fig. 5.5A). El hueso compacto es delgado y muy remodelado, con abundante hueso haversiano. El tejido primario es visible solamente en la capa más externa. Esta última no presenta vascularización y está formada por hueso pseudolamelar (Fig. 5.5B). No se observan líneas de crecimiento detenido en el tejido primario. Las lagunas de osteocitos en las osteonas secundarias son alargadas. Se observan fibras de Sharpey alrededor de la corteza externa y están orientadas perpendicularmente a esta última.

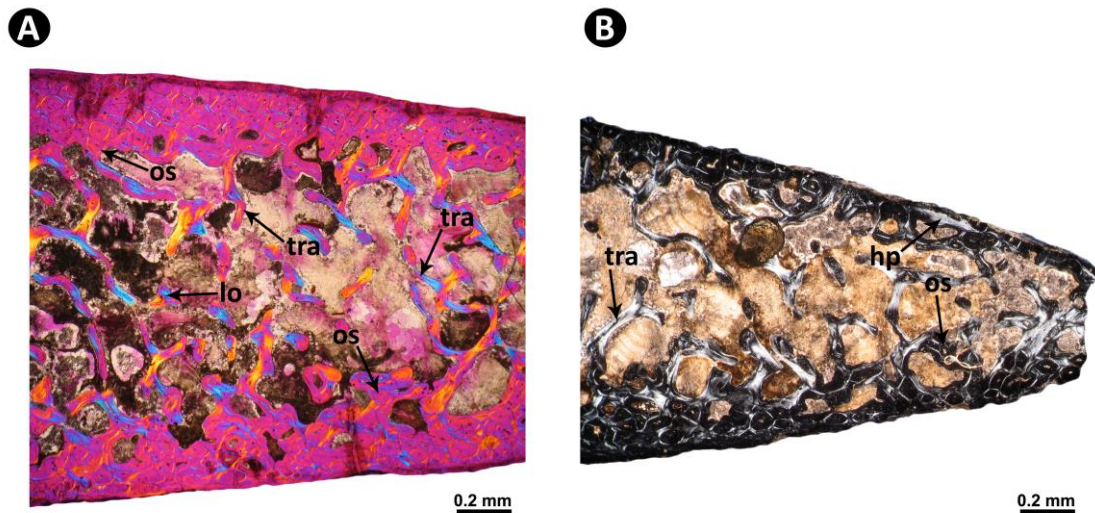


Figura 5.5. Histología de un hueso indeterminado de *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH-236). (A), vista detallada del hueso indeterminado, mostrando hueso haversiano denso y la cavidad medular ocupada por hueso esponjoso, 20x. (B), detalle del hueso indeterminado principalmente formado por hueso esponjoso y osteonas secundarias que invaden el hueso primario (limitado en la parte superior de la muestra), 20x. A, bajo luz polarizada con filtro lambda; B, bajo luz polarizada con nicoles cruzados. Abreviaciones: **hp**, hueso primario; **lo**, laguna de osteocito; **os**, osteona secundaria; **tra**, trabéculas.

4. Comparación y Discusión

El excepcional estado de preservación de las características microestructurales de *Aucasaurus* ha permitido compararlo con varios taxones estudiados previamente y hacer inferencias paleobiológicas sobre este taxón. Todas las muestras tienen un hueso compacto de tipo zonal, como fue observado en otros terópodos (Varricchio, 1993; Reid, 1996; Lee y O'Connor, 2013; Canale et al., 2016). En particular, la partición de la región cortical en *annuli* (baja tasa de crecimiento y poca vascularización) y zonas (alta tasa de crecimiento y abundante vascularización) es similar a *Coelophysis*, *Masiakasaurus* y *Abelisauridae* indet. MMCh-PV 69 (Chinsamy-Turan, 1990; Lee y O'Connor, 2013; Canale et al., 2016). La presencia de líneas de crecimiento detenido en el hueso compacto del fémur y costillas de *Aucasaurus* indica un crecimiento de tipo

cíclico, como en el Abelisauridae indet. MMCh-PV 69, *Coelophysis*, *Masiakasaurus*, *Quilmesaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Tyrannosaurus* y otros terópodos (Varricchio, 1993; Erickson et al., 2004, 2009; D’Emic et al., 2012; Lee y O’Connor, 2013; Canale et al., 2016; Baiano y Cerda, 2017). Además, la presencia de una capa circunferencial externa revela un crecimiento determinado para *Aucasaurus*. La abundancia de hueso fibrolamelar observado en el fémur y costillas dorsales de *Aucasaurus* corrobora para este taxón el crecimiento “típicamente dinosauriano”, en acuerdo con los dinosaurios de gran porte y diferente de taxones de pequeños tamaños (Padian et al., 2001, 2004; Erickson et al., 2009). Sin embargo, la presencia de *annuli* formados por matriz pseudolamelar podría significar un crecimiento más lento si lo comparamos con otros terópodos no avianos (Horner y Padian, 2004). Un crecimiento levemente más lento de *Aucasaurus* podría ser confirmado por la predominancia de canales vasculares longitudinales, que difiere de la estructura reticular o plexiforme presente en otros terópodos (e.g. *Acrocanthosaurus*, *Citipati*, *Tyrannosaurus*; Horner y Padian, 2004; Erickson et al., 2009; D’Emic et al., 2012).

El fémur de *Aucasaurus* muestra varias diferencias respecto a *Quilmesaurus* y al Abelisauridae indet. MMCh-PV 69. Por ejemplo, *Aucasaurus* carece de una capa circunferencial interna, y el hueso compacto se caracteriza mayormente por canales vasculares longitudinales en lugar de canales circunferenciales o radiales. Además, en el fémur de *Aucasaurus* el hueso primario está compuesto de una matriz entretejida, como en *Limusaurus*, *Quilmesaurus* y otros terópodos no avianos, pero diferente de *Masiakasaurus* y el Abelisauridae indet. MMCh-PV 69 que muestran una matriz más organizada de tipo pseudolamelar (Chinsamy, 1990; Padian et al., 2004; Erickson et al., 2009; Xu et al., 2009; Lee y O’Connor, 2013; Canale et al., 2016). Esta diferencia indica una tasa de crecimiento más rápida en *Aucasaurus* respecto a *Masiakasaurus* y el

Abelisauridae indet. MMCh-PV 69. Como en el Abelisauridae indet. MMCh-PV 69, el fémur de *Aucasaurus* muestra una región cortical con abundantes osteonas secundarias, alcanzando la capa más externa. Aparentemente, la vascularización en *Aucasaurus* también difiere de *Ceratosaurus* donde predominan canales circunferenciales (Reid, 1996). La presencia de trabéculas en la cavidad medular del fémur de *Aucasaurus* difiere de la condición observada en *Coelophysis*, dado que este último exhibe una cavidad medular vacía (Chinsamy, 1990). La costilla dorsal de *Aucasaurus* es diferente de la del Abelisauridae indet. MMCh-PV 69, debido a que el hueso esponjoso se extiende hasta la capa circunferencial externa. Las costillas de *Aucasaurus* presentan una cavidad medular reducida en comparación con las de *Ceratosaurus* (Reid, 1996; Fig. 73), aunque en este caso parece depender de la altura de donde se sacó la muestra. Además, las costillas y gastralias de *Aucasaurus* (huesos que no sostienen el peso del ejemplar) tienen un abundante hueso Haversiano desde la región interna a la región externa de la corteza, dificultando una correcta evaluación del número de líneas de crecimiento detenido. Esta condición contrasta con la baja tasa de remodelación intracortical observada en los huesos que no sostienen el peso de *Tyrannosaurus*, y por ende son considerados adecuados para la estimación de la edad (Erikson et al., 2004).

La distribución de las osteonas secundarias en el fémur de *Aucasaurus* es similar a *Masiakasaurus*, *Allosaurus* y *Acrocanthosaurus*, dado que la distribución del hueso haversiano no es homogénea, ocupando el hueso cortical solamente en una parte de la muestra (Bybee et al., 2006; D’Emic et al., 2012; Lee y O’Connor, 2013). El fémur tiene el mayor número de líneas de crecimiento detenido, ya que son visibles 19 ciclos de crecimiento. Esta característica junto con la presencia de osteonas secundarias en la capa más externa indica que el espécimen tipo *Aucasaurus* estaba por lo menos en el vigésimo año de edad cuando murió. A pesar del registro incompleto de las líneas de

crecimiento detenido, la presencia de una capa circunferencial externa permite inferir la madurez somática de *Aucasaurus* cuando murió. De hecho, la presencia de una capa circunferencial externa evidencia la proximidad a la detención del crecimiento osteológico (e.g. Chinsamy, 1990; Horner et al., 1999; Sander et al., 2006; Woodward et al., 2011). Este rasgo junto con la frecuente fusión de varios huesos como, escápula y el coracoides, astrágalo-calcáneo con tibia y fíbula, la fusión entre ilion, pubis e isquion, todas las vértebras con sus arcos neurales y cuerpos fusionados con sutura obliterada, observada en *Aucasaurus* confirma su estadio adulto. También *Eoabelisaurus*, muestra una directa correlación entre la microestructura histológica y el estado de fusión de varios elementos esqueléticos, para el reconocimiento de la etapa ontogenética (Pol and Rauhut, 2012).

Finalmente, es interesante resaltar la microestructura de la epipófisis cervical estudiada en esta Tesis Doctoral, dado que hasta la actualidad era desconocida para *Abelisauridae*. El extremo desarrollo de estas estructuras en los abelisáuridos ha llevado a diferentes autores a hipotetizar sobre su funcionalidad (e.g. Méndez, 2014; Delcourt, 2018). De hecho, ellos han considerados las epipófisis en las vértebras cervicales de los abelisáuridos como zonas de anclaje para músculos muy desarrollados, que habrían generado algunos movimientos del cuello (Méndez, 2014). Además, esta robustez del cuello daba una cierta rigidez necesaria para soportar un alto estrés (Delcourt, 2018). A la luz de esto, dichas inferencias están parcialmente soportadas por las características histológicas observadas en la epipófisis cervical de *Aucasaurus*. Precisamente, la presencia de parches de fibras de Sharpey a lo largo del borde dorsal y orientados perpendicularmente a este último, implica algún correlato muscular preponderante en esta zona del hueso.

CAPÍTULO 6-OSTEOLOGÍA DE ABELISAUROIDAE INDET. MCF-PVPH-380

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroidea (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Abelisauridae Bonaparte y Novas, 1985 *sensu* Wilson et al. (2003)

Brachyrostra Canale, Scanferla, Agnolin y Novas, 2009 *sensu* Canale et al. (2009)

Furileosauria Filippi, Méndez, Juárez-Valieri y Garrido, 2016 *sensu* Filippi et al. (2016)

Furileosauria *gen. et sp. nov.*

1.1. Material

El ejemplar MCF-PVPH-380 está compuesto por: el cuerpo vertebral de una vértebra dorsal anterior, el extremo distal de un proceso transversal de una vértebra caudal, una secuencia de 12 vértebras caudales medias y posteriores, el extremo distal de un fémur derecho, un fragmento de una cresta cnemial de una tibia izquierda, extremo proximal de una fíbula derecha, extremo proximal de una fíbula izquierda, un astrágalo-calcáneo izquierdo, fragmentos distales de los metatarsianos II derecho e izquierdo, un fragmento proximal y uno distal de un metatarsiano III derecho, un fragmento proximal y uno distal de un metatarsiano IV derecho, un fragmento distal de un metatarsiano IV izquierdo, falanges pedales III-2 derecha e izquierda, una falange IV-2 izquierda casi completa, una falange IV-3 derecha casi completa, una porción proximal de una falange pedal ungueal (Tablas 16-19).

1.2. Posible diagnóstico

MCF-PVPH-380 es un abelisáurido diferente de otros terópodos por tener: una cresta paralela al borde lateral del proceso transverso en las vértebras caudales anteriores y medias, visible dorsalmente; una cresta oblicua entre dos tubérculos en la superficie proximolateral de la fíbula (presente en *Neovenator*).

1.3. Procedencia geográfica y estratigráfica

Sierra del Portezuelo, área al norte de la Ruta Nacional 22, a 25 km al noroeste de la ciudad de Plaza Huincul, Provincia del Neuquén (Fig. 6.1).

El material perteneciente a *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380, se encontró en las sedimentitas pertenecientes a la Formación Portezuelo (Turoniano-Coniaciano, Cretácico Superior).

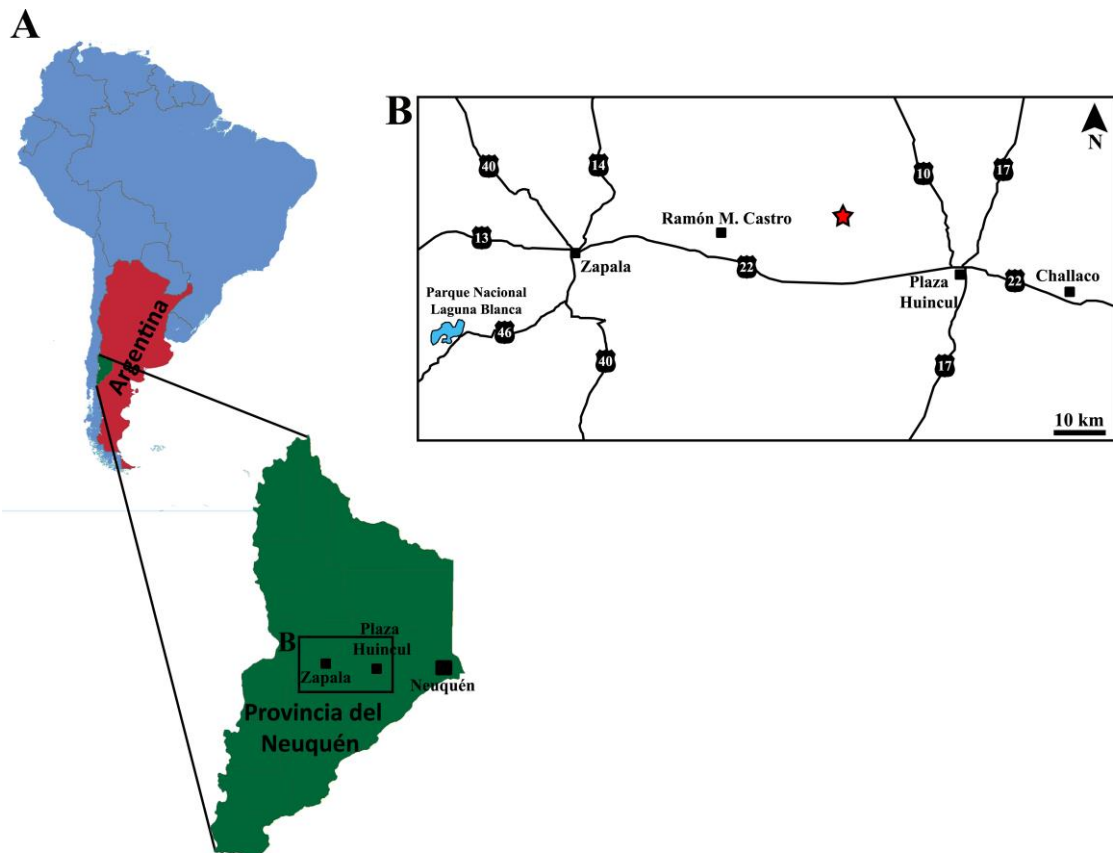


Figura 6.1. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380, indicada con una estrella roja.

2. Descripción

2.1. Vértebra dorsal anterior

El único elemento de la serie presacra es un cuerpo vertebral dorsal anterior, que se identifica así en base a la presencia parcial de las parapófisis en el cuerpo vertebral (Fig. 6.2A-F). Este elemento está parcialmente preservado, dado que no preservó parte de los bordes laterales de la superficie articular anterior y del hueso cortical en varias zonas de la superficie articular posterior. Por la posición de la parapófisis se considera que este elemento corresponde a una tercera o cuarta vértebra dorsal.

En vista anterior (Fig. 6.2A), la superficie articular es fuertemente cóncava y, a pesar de las partes faltantes, se infiere que podría haber tenido un contorno circular.

En vista lateral (Fig. 6.2B, E), el borde anterior y posterior son paralelos entre sí. La superficie lateral muestra una fosa ubicada ventralmente a la sutura neurocentral que se desarrolla anteroposteriormente y que carece de forámenes neumáticos. La ausencia de forámenes en las superficies laterales del cuerpo vertebral dorsal es una condición observada también en las vértebras dorsales medias de *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Majungasaurus* (O' Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), las vértebras dorsales posteriores de *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), las vértebras dorsales medias y posteriores de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), y diferente de *Viavenator* (MAU-Pv-LI-530) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894) donde los cuerpos tienen forámenes neumáticos por lo menos hasta la décima vértebra dorsal. En la esquina dorsoanterior es visible una marca que podría corresponder al resto de la parapófisis.

En vista dorsal (Fig. 6.2C), el canal neural mantiene un ancho transversal uniforme a lo largo de toda su longitud. En el fondo del canal neural se puede observar, sobre todo anteriormente, una marcada rugosidad. La sutura neurocentral no muestra la rugosidad a zigzag observada en otros taxones (e.g. *Murusraptor* MVF-PVPH-411).

En vista posterior (Fig. 6.2D), la superficie articular carece de todo el borde, aunque parece haber tenido un contorno circular. La superficie articular es menos cóncava que la superficie articular anterior.

En vista ventral (Fig. 6.2F), la superficie ventral es levemente convexa transversalmente y no presenta surco o cresta anteroposterior, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

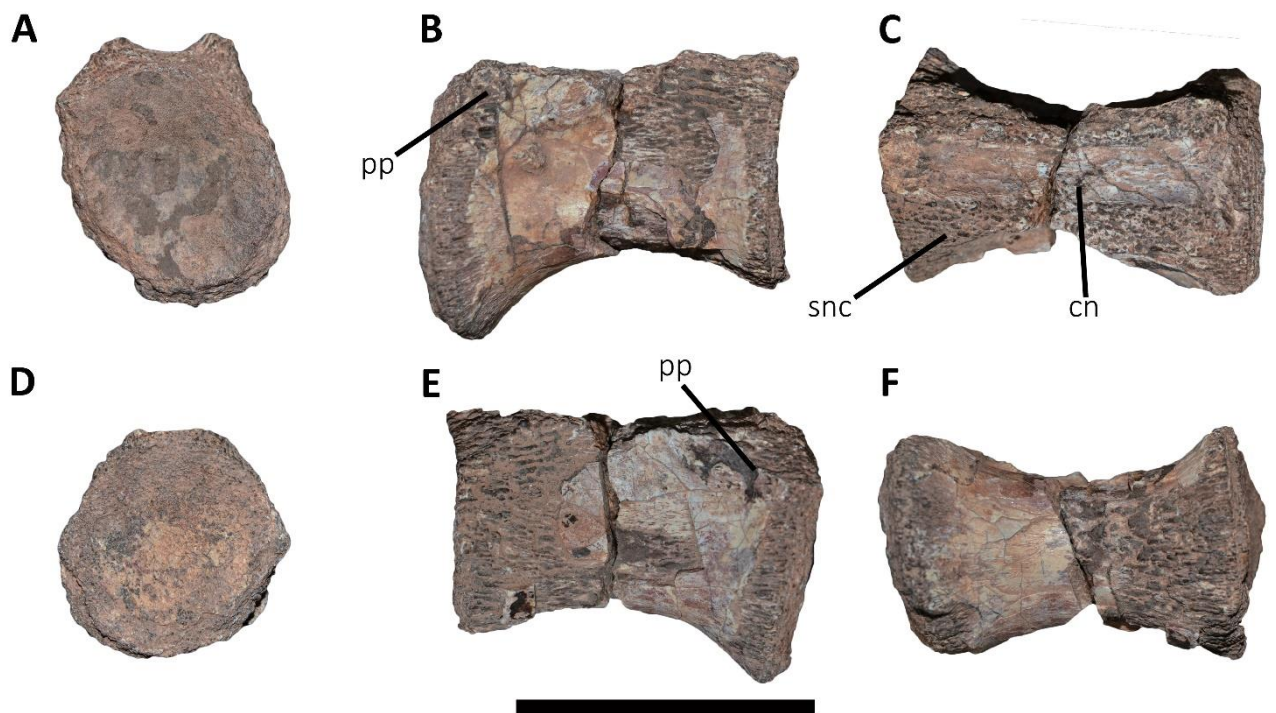


Figura 6.2. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Cuerpo vertebral dorsal en vistas anterior (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), posterior (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 5 cm.

2.2. Vértebra caudal, proceso transverso

El fragmento del proceso transverso preservado incluye el extremo distal y parte del proceso anterior (Fig. 6.3A-C).

En vista dorsal (Fig. 6.3A), el borde lateral es más bien recto. Solamente se preservó la base del proceso anterior del borde lateral del proceso transverso, que se va acuñando anteriormente. El borde anterior del proceso transverso es cóncavo. El proceso anterior del borde lateral del proceso transverso presente en el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380, es presente también en las vértebras caudales anteriores y medias de *Ekrixinatosaurus* (MUC Pv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el *Abelisauridae* indet. MACN-Pv-RN 1012 y el *Abelisauridae* indet. MAU Pv LI 547, y ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (O' Connor, 2007). Una cresta rugosa a 1,5 cm. de distancia del borde lateral y paralela a este último recorre casi toda la superficie dorsal. En la parte posterodorsal se puede observar lo que podía ser un tubérculo o marca rugosa.

En vista ventral (Fig. 6.3B), la cresta que marcaría donde termina la lámina centrodiapofiseal (**cdl**) es visible parcialmente y tiene una orientación anteroposterior, como *Ekrixinatosaurus* (MUC Pv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), el *Abelisauridae* indet. MACN-Pv-RN 1012 y el *Abelisauridae* indet. MAU PV LI 547.

En vista lateral (Fig. 6.3C), el proceso transverso es levemente convexo dorsalmente y tiene una superficie tenuemente rugosa.

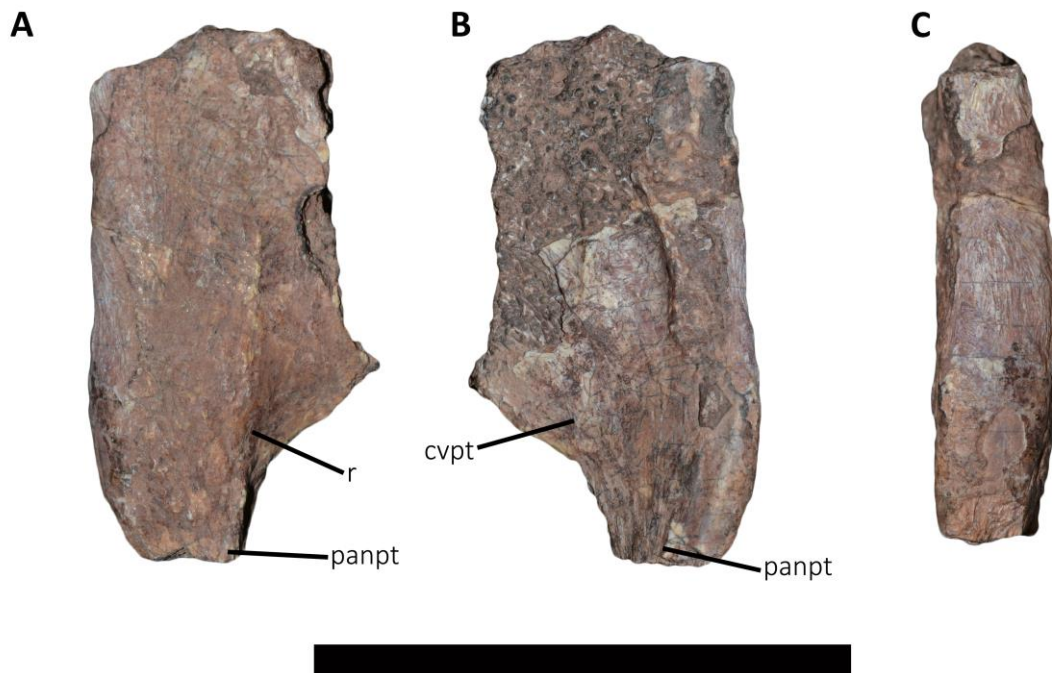


Figura 6.3. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Proceso transverso de vértebra caudal en vistas dorsal (A), ventral (B), y lateral (C). Escala: 5 cm.

2.3. Vertebras caudales medias y posteriores

De la zona posterior también se identificó un total de 12 vértebras de la parte media y posterior (Fig. 6.4A-E; 6.5A-E). Las vértebras presentan una preservación variada, dado que algunas son muy fragmentarias. Todas son anficélicas. Cabe destacar la presencia de una patología que afecta distintas vértebras medias, que se manifiesta como un engrosamiento (callo óseo) lateral y ventral en las articulaciones entre vértebra y vértebra. Este engrosamiento provoca la fusión parcial entre superficies articulares.

Se identificaron cinco vértebras caudales medias (Fig. 6.4A-E). Las dos más anteriores se presentan desarticuladas y parcialmente completas, debido a que el arco neural de ambas está muy fracturado. Las tres más distales se encuentran patológicamente fusionadas. La más proximal de esta serie conservó solamente la mitad posterior, tanto del cuerpo como del arco. La cuarta vértebra de esta serie articulada

carece solamente de la espina neural. De la última solamente se conservó la mitad proximal del cuerpo y las prezigapófisis. La patología se desarrolla entre la tercera y cuarta de las vértebras caudales medias, implicando la fusión de ambas comprometiendo también la parte proximal de un arco hemal.

En vista dorsal (Fig. 6.4A), Las prezigapófisis están dirigidas anteriormente y levemente dorsalmente, con una inclinación inferior que a *Majungasaurus* (O'Connor, 2007). Anteriormente superan un tercio o más la longitud de cuerpo vertebral anterior, como en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Los procesos transversos (solamente se preservó casi completo el derecho de la segunda vértebra caudal de la serie) se encuentran en la mitad posterior de la vértebra, tienen forma triangular y presentan un importante desarrollo anteroposterior a la base. Está condición es diferente de un proceso transverso menos desarrollado en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y MPCN-PV-69. Están dirigidos lateralmente, y no presentan ninguna neumaticidad ventral.

En vista ventral (Fig. 6.4B), un surco atraviesa anteroposteriormente toda la superficie, tal como en todas las vértebras caudales de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), en la vértebra caudal media de *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 y ausente en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017) y *Viavenator* (MAU PV LI 530).

En vista lateral (Fig. 6.4C, D), ninguno de los cuerpos de estas vértebras presenta concavidades, fosas o forámenes, siendo la superficie lateral plana. Como se ha mencionado antes, las vértebras más distales de la parte media están fusionadas patológicamente lo cual afecta la zonas articulares. Dicha patología causa un crecimiento óseo lateral (sobre todo sobre el lado derecho) y ventralmente, en correspondencia con la articulación con los arcos hemales. La espina neural está

posicionada en la mitad posterior del cuerpo y en vista lateral tiene forma de “L”, debido a que anteriormente presenta una leve cresta que termina anteriormente con un pequeño proceso. Sin embargo, dicho proceso no tiene el mismo desarrollo observado que en *Lajasvenator* (Coria et al. 2020; proceso espinoso). El arco neural está desplazado anteriormente respecto al cuerpo, debido a que los pedicelos anteriores terminan en el borde anterior del cuerpo, mientras que posteriormente los pedicelos terminan mucho antes que el borde posterior del cuerpo, tal como se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O’Connor, 2007) y *Viavenator* (MAU PV LI 530).

En vista anterior (Fig. 6.4E), la superficie articular en las dos vértebras más proximales tiene un contorno casi circular, siendo ligeramente más ancha que alta, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O’Connor, 2007), *Vivenator* (MAU PV LI 530) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. La superficie articular para el arco hemal está poco definida. No es posible observar la superficie articular anterior de la dos vértebras que están patológicamente fusionadas, dado que en la más anterior la superficie se erosionó completamente mientras que la posterior esta fusionada.

En vista posterior (Fig. 6.4E), las superficies articulares tienen un perfil diferente respecto de las superficies articulares anteriores, dado que son más bien ovaladas, siendo más anchas que altas. Ventralmente a la faceta articular posterior, la superficie para la articulación con el arco hemal es mucho más definida que en la superficie anterior.

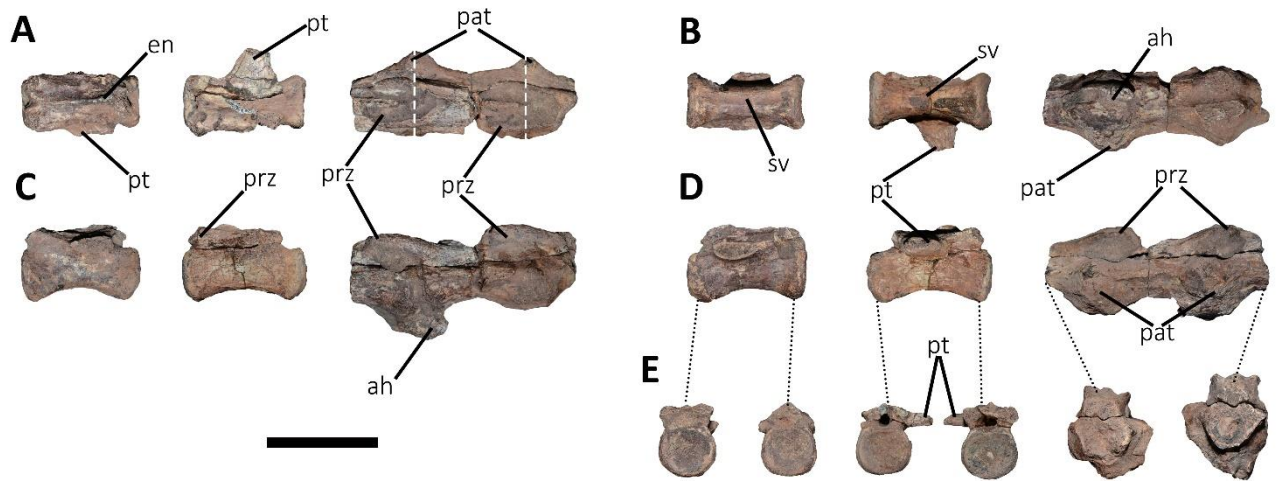


Figura 6.4. *Abelisauridae gen. et sp. nov*, MCF-PVPH-380. Vértebrae caudales medias en vista dorsal (A), ventral (B), lateral izquierda (C), lateral derecha (D), y anterior y posterior (E). Las líneas discontinuas blancas señalan la separación entre tres vértebras fusionadas. Las líneas discontinuas negras señalan las superficies articulares correspondientes a cada vértebra. Escala: 5 cm.

Se han preservado siete cuerpos vertebrales correspondientes al sector posterior de la cola. Dos de estos cuerpos vertebrales posteriores están patológicamente fusionados como en las vértebras caudales medias, mostrando los márgenes laterales y ventrales engrosados (Fig. 6.5A-E).

En vista dorsal (Fig. 6.5A), los cuerpos se van reduciendo anteroposteriormente a medida que se van haciendo más distales, y todos son anficélicos. El canal neural se expande en proximidad de la entrada anterior y salida posterior. Es visible el contacto entre las primeras dos vértebras de la serie afectadas por una posible patología.

En vista ventral (Fig. 6.5B), la superficie ventral del cuerpo presenta un surco anteroposterior menos profundo que las vértebras caudales medias, ausente en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Viavenator* (MAU PV LI 530). Se observan superficies de contacto para los arcos hemales muy amplias, como en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Viavenator* (MAU PV LI 530).

En vista lateral (Fig. 6.5C, D), las superficies laterales no presentan procesos transversos sino una cresta, que en las más proximales es cóncava dorsalmente y recta en las más distales, y es menos marcada que en *Viavenator* (MAU PV LI 530). Lateralmente y ventralmente a dicha cresta, se observan dos crestas más reducidas una anterior y otra posterior. Los arcos neurales se ubican en una posición más anterior respecto al cuerpo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Viavenator* (MAU PV LI 530). En todos los cuerpos, la longitud anteroposterior es el doble o más de la altura dorsoventral de las superficies articulares.

En vista anterior y posterior (Fig. 6.5E), Ambas superficies articulares tienen un contorno ovalado siendo más anchas que altas, diferente de la más circular observada en *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y de la hexagonal en *Viavenator* (MAU PV LI 530). La superficie para el contacto con el arco hemal es más amplia posteriormente.

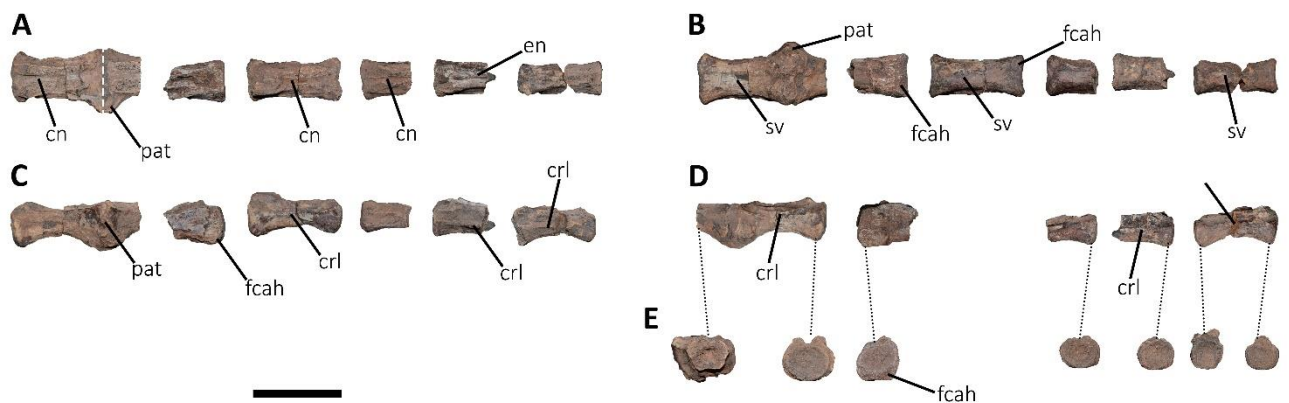


Figura 6.5. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Vértebrae caudales posteriores en vista dorsal (A), ventral (B), lateral izquierda (C), lateral derecha (D), y anterior y posterior (E). La línea discontinua blanca señala la separación entre dos vértebras fusionadas. La líneas discontinuas negras señalan las superficies articulares correspondientes a cada vertebrae. Escala: 5 cm.

2.4. Fémur

El fragmento distal de fémur presenta una pérdida parcial del hueso cortical sobre todo en la zona posterolateral. Presenta el cóndilo tibial y una cresta tibiofibularis parcialmente rota (Fig. 6.6A-E).

En vista proximal, la diáfisis tiene una sección transversal de contorno rectangular, con una leve concavidad en el borde posterior y en el borde anterior.

En vista anterior (Fig. 6.6A), la cresta epicondilar medial no se preservó, sin embargo la superficie de fractura de esta última demuestra que podía haber sido bien desarrollada, terminando en el cóndilo tibial. Tal como se observa en el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380, una cresta epicondilar medial muy desarrollada se observa también en otros abelisauroideos como *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). No se observa la cresta transversal ubicada proximalmente a la cresta epicondilar medial, la cual está presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Probablemente el fragmento de fémur preservado precisamente se fracturó distalmente a dicha cresta. Lateralmente a la cresta epicondilar la superficie es cóncava y presenta una cresta dirigida distolateralmente, como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Ambos cóndilos se proyectan distalmente a la misma altura.

En vista posterior (Fig. 6.6B), el cóndilo tibial no preservó el proceso puntiagudo observado en otros abelisaúridos (e.g. *Ekrixinosaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*), sin embargo una cresta filosa hace suponer que proximalmente el cóndilo

podía haber tenido dicho proceso. De este proceso, una cresta con superficie lisa se dirige proximalmente, como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El surco intercondilar es profundo y distalmente está delimitado por un escalón, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294; aunque esté parcialmente roto) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dicho escalón a su vez presenta una cresta con borde afilado, también dirigida transversalmente y que conecta la parte lateral del cóndilo tibial con la parte medial de la cresta tibiofibular. Esta cresta accesoria presente en el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 se halla también en *Coelophysis* (Rowe, 1989), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La cresta tibiofibular está separada por el cóndilo fibular aunque solamente está preservada en su base. Dicha cresta se desarrolla proximodistalmente por 4 cm., y proximalmente desvanece en la diáfisis de manera suave.

En vista medial (Fig. 6.6C), la cresta epicondilar tiene un escalón con una superficie rugosa que como otros abelisáuridos (e.g. *Xenotarsosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*) continuaba en la cresta epicondilar. Distalmente y medialmente al cóndilo tibial dicho escalón forma un reborde rugoso.

En vista lateral (Fig. 6.6D), el cóndilo fibular presenta un contorno casi circular y tiene una superficie rugosa, probablemente debido a que en esa parte se anclaba el *M. femorotibialis lateralis* (Carrano and Hutchinson, 2002).

En vista distal (Fig. 6.6E), los cóndilos presentan dos morfologías distintas, siendo el tibial rectangular como en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el fibular bulboso como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El cóndilo fibular es casi el doble de ancho que el tibial, aunque este último está proyectado más posteriormente. No se puede apreciar si la cresta tibiofibular superaba posteriormente el cóndilo tibial. Ambos cóndilos divergen posteriormente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde los cóndilos son casi paralelos entre sí. Se observa una leve concavidad entre los cóndilos distales, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184).

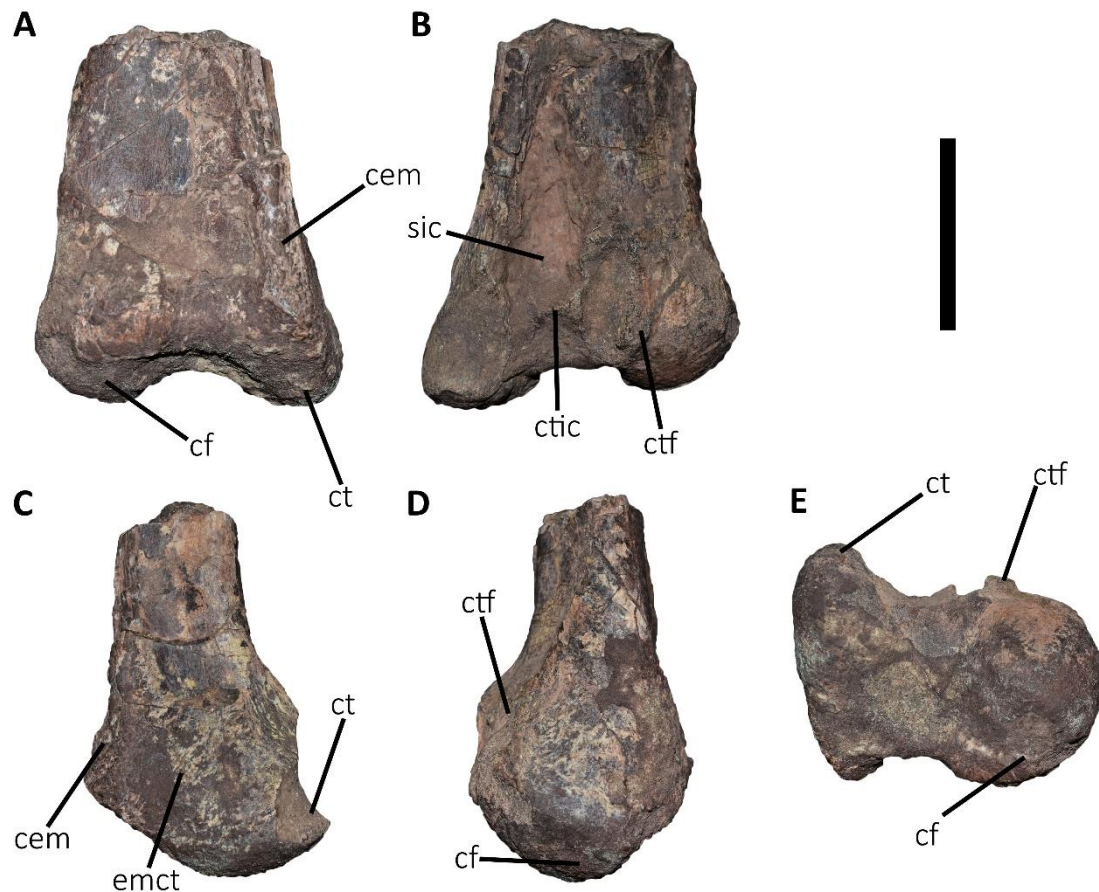


Figura 6.6. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Fémur derecho en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), y distal (E). Escala: 5 cm.

2.5. Tibia

El fragmento anterior de la cresta cnemial preservado tiene importantes rasgos para la identificación sistemática (Fig. 6.7A-D).

En vista medial (Fig. 6.7A), la superficie medial es convexa proximodistalmente y anteroposteriormente, sobre todo en proximidad del borde anterior donde la superficie se curva bruscamente en sentido lateral. El borde anterior es levemente convexo y se une con el borde proximal en un ángulo recto. Distalmente, el borde anterior crea un proceso dando a la cresta cnemial la forma de hacha observada en algunos abelisáuridos como *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294),

Quilmesaurus (MPCA PV 100), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el *Abelisauridae* indet. (MMCh-PV 255). El borde distal es cóncavo. En la parte distal de la superficie hay un surco dirigido oblicuamente.

En vista lateral (Fig. 6.7B), se observan los tubérculos anteriores. Ambos presentan una superficie rugosa y tienen un mayor desarrollo próximodistal. Posteriormente al tubérculo proximal, la superficie es levemente convexa. Esta convexidad podría ser la parte final de la cresta que se conecta distalmente a la cresta fibular. Posteriormente al tubérculo distal, la superficie es cóncava, siendo la porción anterior de la fosa lateral.

En vista anterior (Fig. 6.7C), el borde medial es convexo, mientras que el lateral es ondulado. Dicha ondulación es debida a la presencia de dos tubérculos, el primero posicionado a 1,7 cm. desde el borde proximal, y el otro más reducido a 5 cm. El tubérculo proximal era el sitio de anclaje de los músculos *femorotibialis*, *iliotibialis* y *ambiens*, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

En vista posterior (Fig. 6.7D), la cresta cnemial está cortada en sección presentando un contorno con forma de coma, haciéndose más delgada distalmente.

2.6. Fíbula

Ambas fíbulas se preservaron, aunque solamente sus extremos proximales. Además, los mismos fragmentos presentan una preservación parcial debido a la pérdida de varias partes (Fig. 6.7E-N).

En vista lateral (Fig. 6.7E, J), la parte proximal parece tener un contorno triangular. Cerca del borde posterproximal se destaca una leve rugosidad y una concavidad que se desarrolla próximodistalmente, como en otros abelisáuridos tal como

Eoabelisaurus (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Ambas fíbulas presentan una característica no observada en ningún otro abelisáurido, y consiste en un tubérculo rugoso ubicado 3 cm anteriormente al borde posterior y a 1 cm de distancia del borde proximal. Desde este tubérculo, una cresta rugosa se dirige anterodistalmente y de manera oblicua, que termina en otro tubérculo posicionado a corta distancia del borde anterior (Fig. X, XA). Probablemente esta condición sea autapomórfico para ese ejemplar (aunque una cresta similar se observa también en *Neovenator*).

En vista medial (Fig. 6.7F, K), la cresta ósea es oblicua con orientación anterodistal-posteroproximal, y parece estar dirigida medialmente y posteriormente, implicando una fosa medial que se asoma medioposteriormente, condición presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Además, proximalmente a la cresta ósea, la superficie es levemente cóncava.

En vista anterior (Fig. 6.7G, L), hay una leve rugosidad cerca del borde proximal, y desde este borde hacia la parte distal la superficie es levemente cóncava mediolateralmente, tal como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La cresta ósea medial se proyecta más medialmente que el resto de la superficie.

En vista posterior (Fig. 6.7H, M), la curvatura medial de la pared posterior de la fosa medial hace que en esta vista se pueda observar parte de la superficie lateral.

En vista proximal (Fig. 6.7I, N), las superficies de ambas fíbulas están incompletas. Sin embargo, lo que se perdió de una se preservó en la otra, por ende es

posible reconstruir la morfología completa de manera bastante confiable. La superficie proximal tiene contorno en forma de coma, con la parte más ancha posicionada anteriormente. Los bordes posterior y medial son cóncavos, el lateral recto con inflexiones en los extremos anterior y posterior, y el borde anterior convexo. La superficie es levemente cóncava mediolateralmente, debido a una inflexión medial de la superficie. También es cóncava anteroposteriormente por la presencia de un evidente tubérculo en el extremo posterior, como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

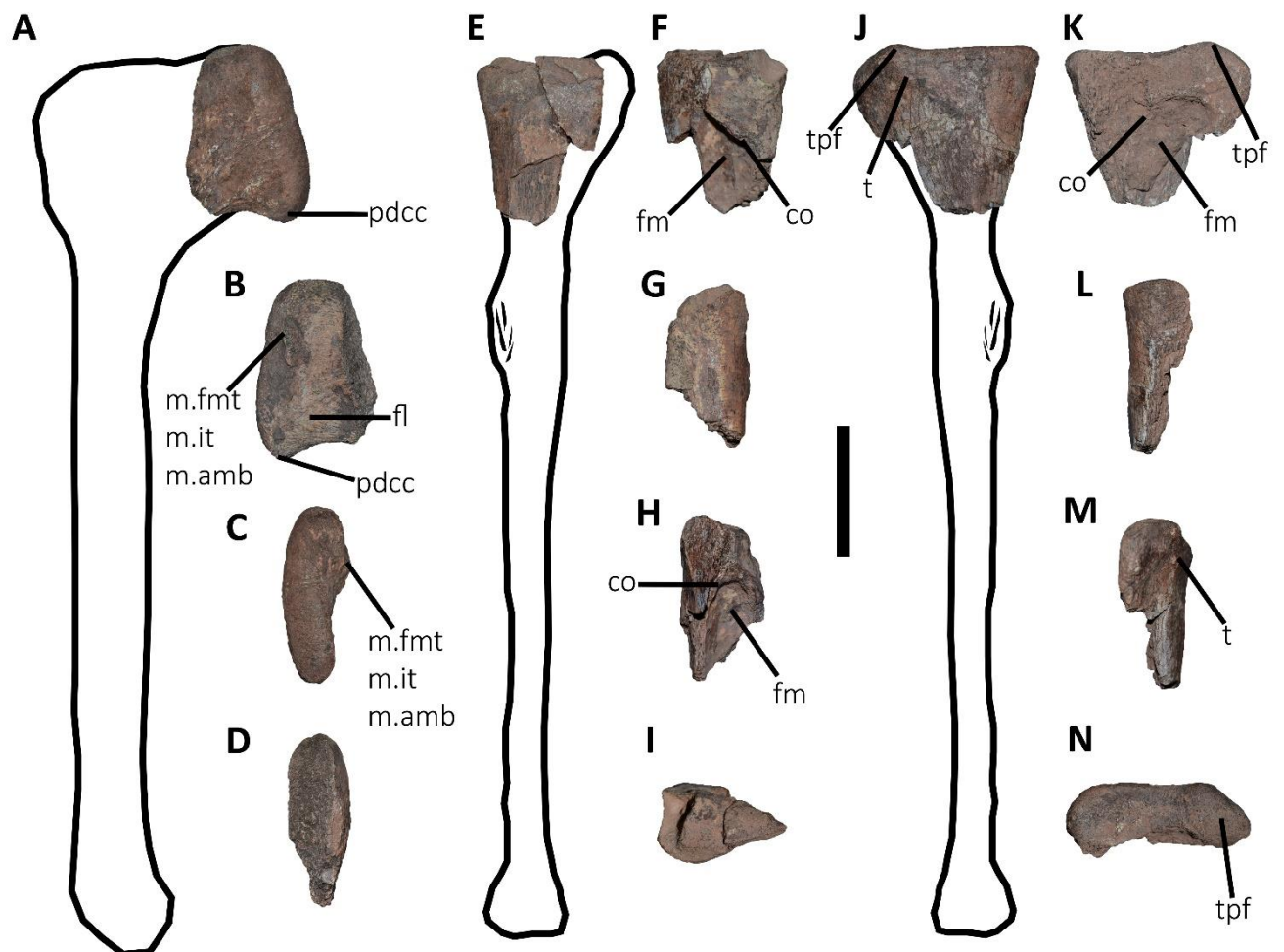


Figura 6.7. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Fragmento de tibia izquierda (A-D) y fíbulas izquierda (E-I) y derecha (J-N) en vista medial (A, F, K), lateral (B, E, J), anterior (C, G, L), posterior (D, H, M), y proximal (I, N). Escala: 5 cm.

2.7. Astrágalo-calcáneo

El astrágalo-calcáneo está separado en dos fragmentos, probablemente a lo largo de la sutura entre el astrágalo y el calcáneo. No se preservó el proceso ascendente (Fig. 6.8A-D).

En vista proximal (Fig. 6.8A), el astrágalo-calcáneo tiene un contorno en “8” debido a una suave constricción en la parte media, que a su vez es debida a dos tubérculos anteriores. El fragmento medial presenta la concavidad para la articulación con el cóndilo medial de la tibia. Dicha concavidad es más ancha medialmente y se estrecha hacia la parte media. La superficie de contacto medial está delimitada tanto anteriormente como posteriormente por paredes. La pared posterior es más gruesa y más alta que la pared anterior. La superficie de contacto para el cóndilo lateral de la tibia está ubicada en el calcáneo, y anteriormente a esta se encuentra la superficie para la articulación con la fíbula. La superficie de articulación para el cóndilo lateral de la tibia es cóncava, de forma ovalada, más ancha transversalmente y anteroposteriormente más corta que la superficie medial. Asimismo, la superficie lateral está posicionada más distalmente que la medial. Tal como se observa en la parte medial, la superficie lateral está delimitada por una baja pared posterior y por otra posicionada más proximalmente que la separa de la superficie que contactaría la fíbula. La superficie para el contacto con la fíbula tiene contorno triangular y presenta una concavidad menos profunda que la superficie para el contacto con la tibia. El contacto con el calcáneo tiene un inclinación posterolateral-anteromedial. Así, la superficie de contacto es más amplia lateralmente

que medialmente. Una pared muy baja rodea lateralmente y anteriormente la superficie articular.

En vista anterior (Fig. 6.8B), un tubérculo está posicionado medialmente en correspondencia al cóndilo medial de la tibia, y el otro lateralmente en correspondencia con la fíbula. Distalmente a ambos tubérculos hay presente un surco, que atraviesa horizontalmente la superficie anterior. Dicho surco, probablemente vascular, es una característica poseída también en otros abelisauroides como *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*). El borde distal es levemente sigmoideo, mientras que el proximal es recto pero inclinado lateralmente. Esta inclinación es debida también a que en la parte mediolateral se ubicaba el proceso ascendente

En vista posterior, la pared cubre mayoritariamente la superficie de contacto para el cóndilo medial de la tibia. En esta vista se puede apreciar la mayor profundidad de la superficie de contacto lateral. Eso implica que el cóndilo lateral de la tibia estaba proyectado más distalmente.

En vista medial (Fig. 6.8C), la superficie del astrágalo es levemente cóncava. En vista lateral, la superficie del calcáneo también es cóncava (Fig. 6.8D). En esta vista el calcáneo es más alto proximodistalmente respecto el astrágalo.

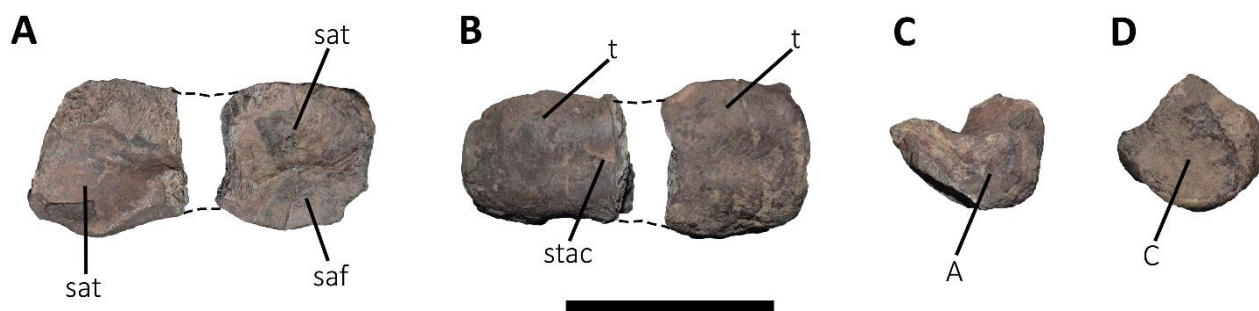


Figura 6.8. *Abelisauridae gen. et sp. nov*, MCF-PVPH-380. Astrágalo-calcáneo izquierdo en vista proximal (A), anterodistal (B), medial (C), y lateral (D). Escala: 5 cm.

2.8. Metatarsiano II

Se preservaron dos fragmentos distales de los metatarsianos II derecho e izquierdo (Fig. 6.9A-J). De la diáfisis solamente se preservó una pequeña parte distal en ambos fragmentos, y parecería que fuera más estrecha transversalmente que el mt-III, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) aunque no tanto como los noasáuridos.

En vista anterior (Fig. 6.9A, G), la fosa hiperextensora es muy superficial, resultando en una leve concavidad, diferente de *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Los bordes medial y lateral son rectos y paralelos entre sí. El cóndilo lateral se dirige más distalmente que el cóndilo medial.

En vista posterior (Fig. 6.9B, H), ambos fragmentos presentan una tróclea profunda que separa los cóndilos distales. Los cóndilos son asimétricos y presentan una orientación distinta. El cóndilo medial dirigido fuertemente en sentido posteromedial y probablemente de forma triangular, mientras que el lateral es más redondeado y también está dirigido más posteriormente. El fragmento izquierdo presenta una rugosidad a lo largo de todo el borde lateral de la parte distal de la diáfisis, y que marca el anclaje del *M. gastrocnemius pars lateralis*, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

En vista medial y lateral (Fig. 6.9C, D, I, J), los cóndilos distales son más anchos anteroposteriormente respecto a la diáfisis. Las fosas para los ligamentos laterales son profundas y tienen un contorno de gota con el ápice dirigido proximalmente.

En vista distal (Fig. 6.9E, F), la superficie articular tiene contorno cuadrangular con una leve inflexión medial del borde anterior, como otros neoterópodos como *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Allosaurus* (Madsen, 1976), *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) y *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003). Se nota la diferencia de inclinación entre los cóndilos con respecto al eje central.

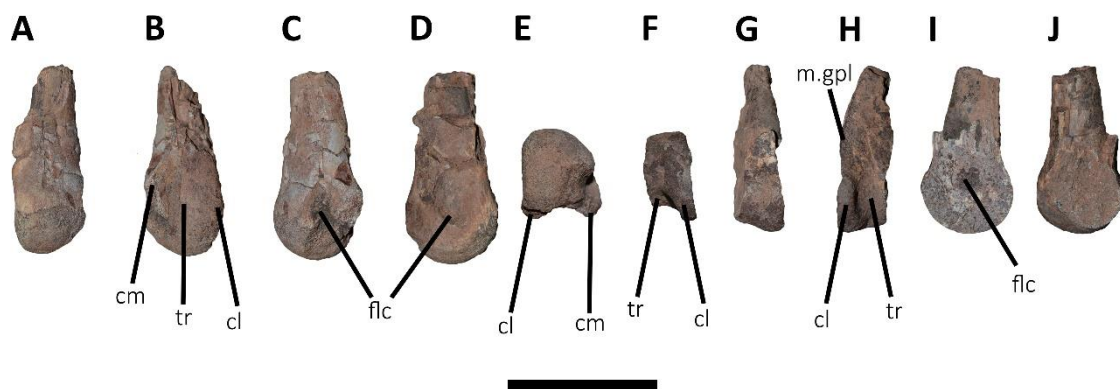


Figura 6.9. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Metatarsiano II derecho (A-E) e izquierdo (F-J) en vista anterior (A, G), posterior (B, H), medial (C, I), lateral (D, J), y distal (E, F). Escala: 5 cm.

2.9. Metatarsiano III

Los fragmentos del metatarsiano III derecho corresponden a una porción proximal y a una porción lateral de la superficie articular distal (Fig. 6.10A-J).

En vista proximal (Fig. 6.10A), la superficie de articulación es plana anteriormente y levemente convexa en su parte posterior, debido a la fusión con el tarsal distal III, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Esta condición se codifica como un carácter para la matriz (carácter 265).

La superficie proximal muestra un contorno de reloj de arena, siendo los bordes anterior y posterior levemente convexos, y los bordes medial y lateral cóncavos, como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Velocisaurus* (MUC PV 41), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La presencia de un proceso posterior dirigido medialmente, así como *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Velocisaurus* (MUC PV 41), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El extremo desarrollo de la superficie proximal del metatarsiano III hace suponer que la superficie de articulación proximal metatarsal sería de tipo antarcotmetatarsiana (Carrano et al., 2002; Carrano and Sampson, 2008).

En vista anterior (Fig. 6.10B), el borde proximal es grueso y la superficie en esta zona es rugosa. Distalmente al borde proximal hay una marcada concavidad, sobre todo en el borde medial. Esa condición hace que el extremo proximomedial forme un leve alero. La torsión de la porción proximal del mt-III permite que en esta vista se pueda observar la superficie medial.

En vista posterior (Fig. 6.10C), la parte proximal es gruesa y con superficie rugosa, y está delimitado distalmente por un borde inclinado lateralmente. Este borde termina lateralmente de forma puntiaguda. La torsión de la porción proximal del mt-III permite que en esta vista se pueda observar la superficie lateral.

En vista medial (Fig. 6.10D), la superficie de contacto para el mt-II es fuertemente cóncava y de forma triangular. Se observa una importante rugosidad en el extremo anterodorsal.

En vista lateral (Fig. 6.10E), la superficie tiene forma triangular como la medial, aunque tiene un grado menor de concavidad y es más estrecha anteroposteriormente.

El fragmento distal podría corresponder a la mitad lateral. Anteriormente la fosa hiperextensora es más profunda distalmente, y probablemente tenía un contorno a “D” (Fig. 6.10F), como en otros neoterópodos (e.g. *Aucasaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*). Una leve cresta oblicua va desde el borde distal de la fosa hacia el cóndilo lateral. Posteriormente, el cóndilo lateral forma un leve proceso lateral desde el cual se origina una cresta oblicua que se dirige medialmente (Fig. 6.10G), observada también en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Australovenator* (White et al., 2013) y *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003). En vista lateral, la fosa del ligamento colateral es ovalada, siendo más larga proximodistalmente que ancha anteroposteriormente. En esta vista es posible notar como el cóndilo lateral termina con un escalón anteroproximalmente y posteroproximalmente. Distalmente, aunque esté preservado solamente el cóndilo lateral no parece tener una tróclea, haciendo presuponer una forma de rodillo de la superficie articular.

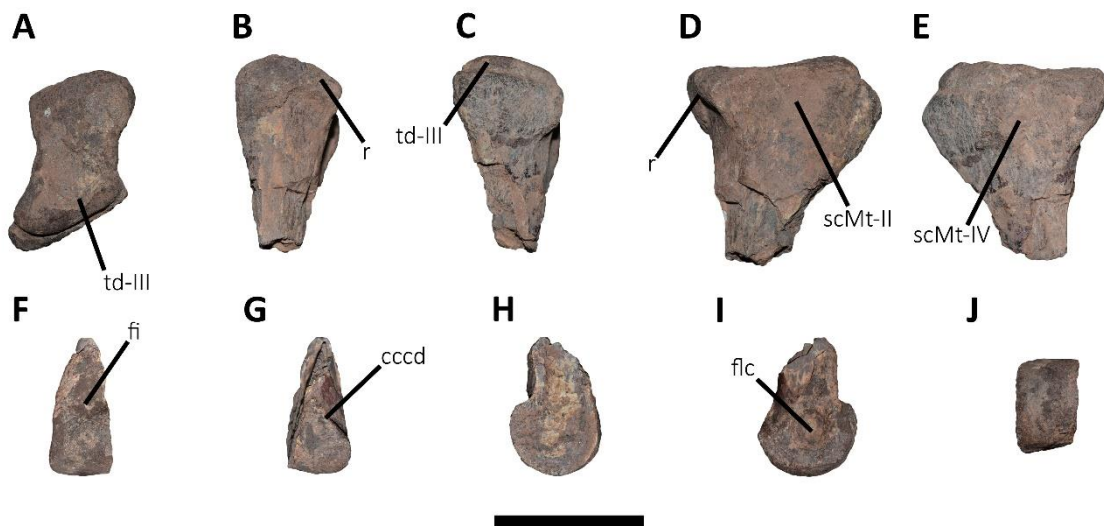


Figura 6.10. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Metatarsiano III derecho en vista proximal (A), anterior (B, F), posterior (C, G), medial (D, H), lateral (E, I), y distal (J). Escala: 5 cm.

2.10. Metatarsiano IV

El fragmento proximal derecho muestra las superficies se presenta muy erosionado, imposibilitando la observación de la morfología posterior (Fig. 6.11A-E). En vista proximal (Fig. 6.11A), la superficie es levemente cóncava y tiene un contorno casi rectangular. Se observa un leve proceso posteromedial, que está parcialmente roto.

En vista anterior (Fig. 6.11B), la parte proximal está erosionada, y la diáfisis curva levemente en sentido lateral. La zona proximal tiene un grosor mayor que la diáfisis, por ende la superficie se va haciendo cóncava distalmente. La parte de la diáfisis que se preservó es comprimida mediolateralmente, probablemente siendo la mitad o menos de la diáfisis del mt-III.

En vista medial (Fig. 6.11D), la parte proximal presenta una concavidad de forma triangular en la mitad anterior, mientras que es convexa en la mitad posterior. Dicha morfología es debida al contacto con la superficie lateral del mt-III. Dicha forma de la parte proximal del metatarsiano IV es similar a la de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

En vista lateral (Fig. 6.11E), cerca del margen proximal hay varios forámenes nutricios. En esta vista el borde anterior es fuertemente cóncavo.

Distalmente, no hay presencia de una fosa hiperextensora (Fig. 6.11F; Fig.6.12A). Los cóndilos están separados por una profunda tróclea y son levemente asimétricos, aunque tengan aproximadamente el mismo tamaño (Fig. 6.11G; Fig. 6.12B). La leve asimetría de los cóndilos es una condición de los ceratosaurios como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y difiere mucho de los tetanuros, donde los cóndilo son altamente asimétrico. Las fosas de los ligamentos colaterales son poco profundas, y ovaladas proximodistalmente (la

medial es más extensa que la lateral) (Fig. 6.11H, I; Fig. 6.12C, D). El cóndilo lateral tiene contorno triangular, tiene una inclinación mayor y está dirigido más posteriormente que el medial. Este último tiene un contorno circular y está dirigido apenas más distalmente que el lateral. La superficie articular distal tiene un contorno triangular (Fig. 6.11J; Fig. 6.12E), como otros ceratosaurios tipo *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Velocisaurus* (MUC PV 41), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Abelisauridae* indet. MPCN-PV-69 (aunque los noasáuridos presentan una condición más extrema).

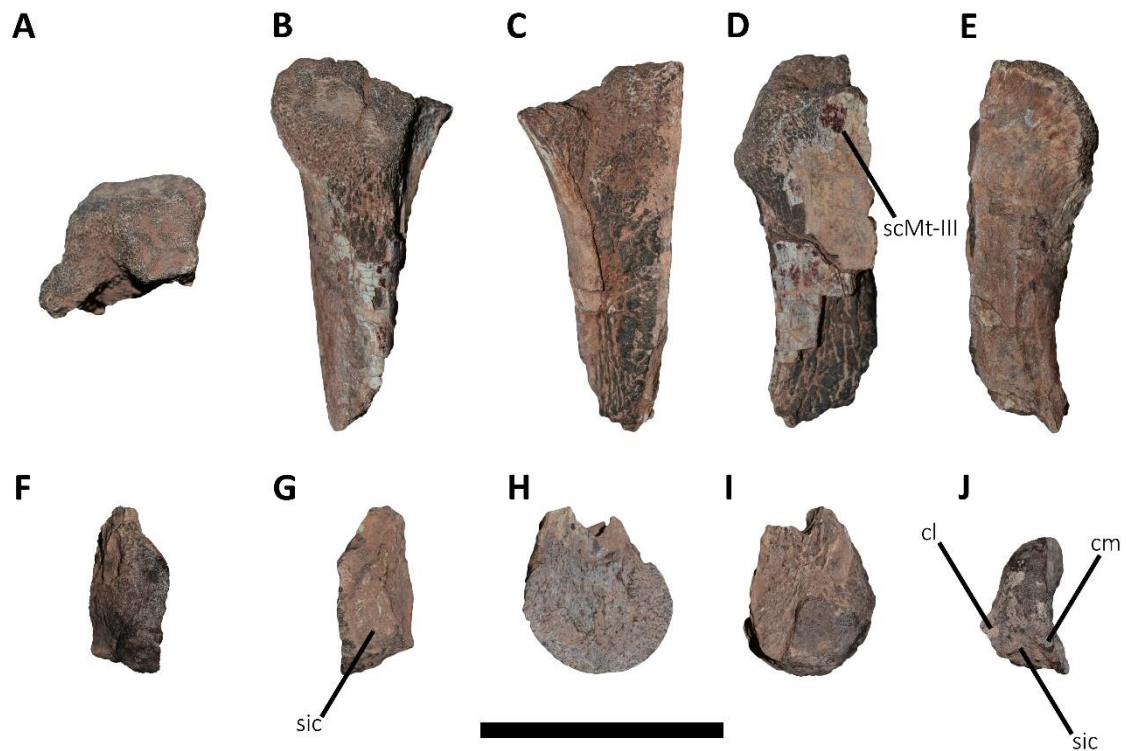


Figura 6.11. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Metatarsiano IV derecho en vista proximal (A), anterior (B, F), posterior (C, G), medial (D, H), lateral (E, I), y distal (J). Escala: 5 cm.

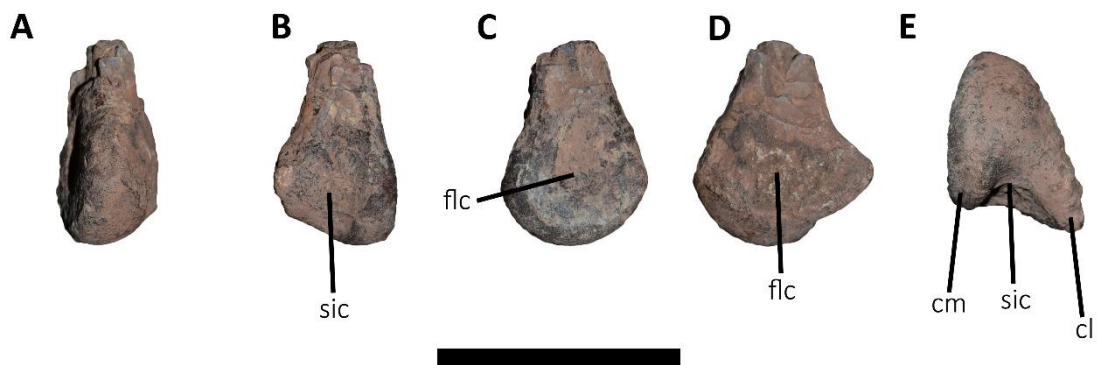


Figura 6.12. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Metatarsiano IV izquierdo en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), y distal (E). Escala: 5 cm.

2.11. Falange III-2

La falange III-2 derecha está completa mientras que la izquierda carece de la superficie articular distal (Fig. 6.13A-K). En vista proximal (Fig. 6.13A, G), la superficie articular tiene un contorno a “D”, aunque el borde ventral es levemente cóncavo. La superficie es cóncava dorsoventralmente y carece de cresta mediana. La proyección dorsal se preservó parcialmente en la falange derecha, y supera proximalmente el borde ventral.

En vista dorsal (Fig. 6.13B, H), la proyección proximal parecería tener un contorno convexo. Los márgenes medial y lateral son cóncavos, divergiendo proximalmente y distalmente. La superficie dorsal es levemente convexa transversalmente. La fosa hiperextensora es profunda sobre todo distalmente, y tiene contorno de “D”. El margen distal de la fosa es más marcado que el proximal. La longitud anteroposterior es parecida inferior a la de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y mayor de *Majungasaurus* (Carrano, 2007).

En vista ventral (Fig. 6.13C, I), la parte proximal de la superficie presenta una fuerte rugosidad en forma de W, dado que el margen que la delimita anteriormente es

ondulado, como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Además, la parte medial de esta área, es más extensa proximodistalmente. El área rugosa está limitada medialmente y lateralmente por dos crestas, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Distalmente se puede observar que los cóndilos se extienden aproximadamente al mismo nivel.

En vista medial y lateral (Fig. 6.13D, E, J, K), el borde proximal es cóncavo. En la esquina ventroproximal se observa una leve fosa triangular con superficie rugosa. El margen dorsal es recto, mientras que el ventral es sigmoideo, y ambos convergen distalmente. Las fosas de los ligamentos colaterales son circulares y relativamente profundas. Cabe destacar que los cóndilos distales terminan de forma abrupta ventralmente, creando un escalón.

En vista distal (Fig. 6.13F), no hay una verdadera tróclea que separe los cóndilos aunque se observa una suave concavidad entre ambos. Ambos cóndilos convergen dorsalmente. El cóndilo medial es mayor que el lateral y se expande más dorsalmente y ventralmente que este último.

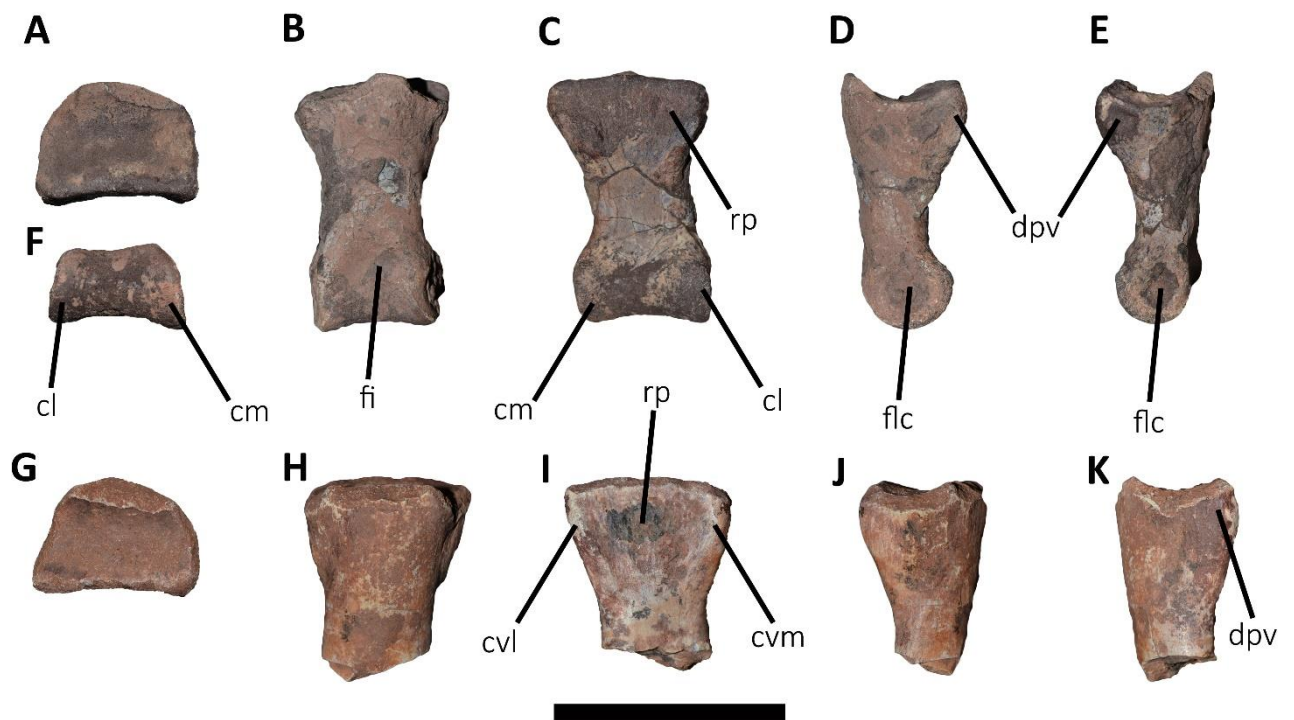


Figura 6.13. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Falange III-2 derecha (A-F) e izquierda (G-K) en vista proximal (A, G), dorsal (B, H), ventral (C, I), medial (D, J), lateral (E, K), y distal (F). Escala: 5 cm.

2.12. Falange IV-2

La falange IV-2 izquierda presenta la proyección proximodorsal, el cóndilo distal medial y parte de la cresta proximal rota (Fig. 6.14A-F).

En vista proximal (Fig. 6.14A), la superficie tiene un contorno rectangular, más alto que ancho. El borde ventral es plano, mientras que los bordes medial y lateral rectos y convergen dorsalmente en un borde convexo. Dorsalmente y ventralmente hay dos proyecciones que se dirigen proximalmente. Estas dos proyecciones están conectadas por una cresta que atraviesa la superficie articular, dividiendo la superficie proximal en dos áreas, siendo la medial más alta dorsoventralmente.

En vista dorsal (Fig. 6.14B), la proyección dorsal está rota aunque se puede inferir que estaba en el medio del borde del borde proximal. Dorsalmente se puede observar la asimetría de la falange, dado que la superficie medial es vertical y la lateral inclinada medialmente. La fosa extensora lateral es profunda, de forma ovalada, posicionada oblicuamente y bordeada medialmente y lateralmente por dos leves crestas, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Abelisauridae* indet. (MPCN-PV-69).

En vista ventral (Fig. 6.14C), el borde proximal tiene una proyección triangular bien definida. Anteriormente y a los lados de dicha proyección, se desarrollan dos crestas rugosas menos evidentes que la falange III-2. El cóndilo distal lateral termina proximalmente de manera abrupta.

En vista medial y lateral (Fig. 6.14D, E), se observa una rugosidad en la esquina ventroproximal y que no llega a ser una fosa como en la falange III-2. En el cóndilo

lateral, la fosa del ligamento colateral es superficial, de forma ovalada más larga que alta y se posiciona ligeramente más dorsalmente. En la parte ventral el cóndilo lateral termina con un escalón.

En vista distal (Fig. 6.14F), por la falta del cóndilo medial no se puede hacer una comparación directa. Sin embargo, una profunda tróclea separaba los cóndilos distales, y el cóndilo medial estaba proyectado más dorsalmente que el lateral. El cóndilo lateral está inclinado medialmente.

2.13. Falange IV-3

La falange IV-3 está casi completa, careciendo solamente de las superficies ventroproximal y ventrolaterodistal (Fig. 6.14G-L).

En vista proximal (Fig. 6.14G), la superficie carece de toda la zona ventral dificultando la observación de su morfología. Probablemente tenía un contorno pentagonal. Una cresta medial separa la superficie en dos áreas cóncavas, una medial más alta dorsoventralmente y otra lateral más ancha transversalmente. La proyección dorsoproximal está parcialmente rota, aunque se deduce que tenía un desarrollo proximal importante.

En vista dorsal (Fig. 6.14H), la proyección proximal está en una posición central. La fosa extensora es profunda y tiene contorno circular. Los cóndilos distales termina proximalmente con un leve escalón, y distalmente el cóndilo lateral supera el medial.

En vista ventral (Fig. 6.14I), solamente se conservó la zona lateral de la superficie. Proximalmente la cresta lateral es muy reducida. Los cóndilos están separados por una profunda tróclea, y el cóndilo lateral termina proximalmente con un escalón.

En vista medial y lateral (Fig. 6.14J, K), ambas superficies están mal preservadas, aunque se pueden distinguir varias características. Las superficies presentan una inclinación hacia la parte media de la falange muy parecida, conllevando una cierta simetría. Las esquinas ventroproximales solamente tienen una leve rugosidad. Las fosas de los ligamentos colaterales están parcialmente rotas, aunque parecen ser ovaladas anteroposteriormente y profundas.

En vista distal (Fig. 6.14L), no se puede apreciar bien el tamaño de los cóndilos, posiblemente el medial era más grande. Sin embargo, por lo menos dorsalmente ambos terminan a la misma altura. Finalmente, los cóndilos distales están inclinados hacia la parte central de la falange.

2.14. Falange pedal ungueal

De la falange ungueal solamente se preservó la mitad proximal (Fig. 6.14M-Q). En vista proximal (Fig. 6.14M), la superficie articular tiene contorno triangular con los bordes medial y lateral que convergen dorsalmente. El proceso dorsoproximal no se preservó. El borde ventral es levemente convexo. La superficie es cóncava dorsoventralmente y presenta un leve abultamiento en la parte central, dividiendo la superficie en dos áreas.

En vista dorsal (Fig. 6.14N), la superficie es simétrica, no se puede conocer la extensión posterior del proceso proximal. Se pueden observar los canales vasculares dorsales de las superficies medial y lateral.

En vista ventral (Fig. 6.14O), la superficie está muy mal preservada, sin embargo no se observa un tubérculo flexor, como en los abelisauroides *Velocisaurus* (MUC PV 41; MPCN-PV-370), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Vespersaurus* (Langer et al., 2019), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano,

2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y *Abelisauridae* indet. (MPCN-PV-69).

En vista medial y lateral (Fig. 6.14P, Q), se perdió la parte media y distal de la falange, sin embargo, el fragmento presenta la típica morfología de varios abelisauroideos. Un canal vascular que recorre la parte media de la superficie se separa en dos posteriormente, una rama dorsal y otra ventral, dando la típica morfología de “Y”, como en *Velocisaurus* (MUC PV 41; MPCN-PV-370), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Vespersaurus* (Langer et al., 2019), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Abelisauridae* indet. (MPCN-PV-69). El canal ventral se desvía hacia la superficie ventral de la falange, y probablemente se conectaba con un surco ventral.

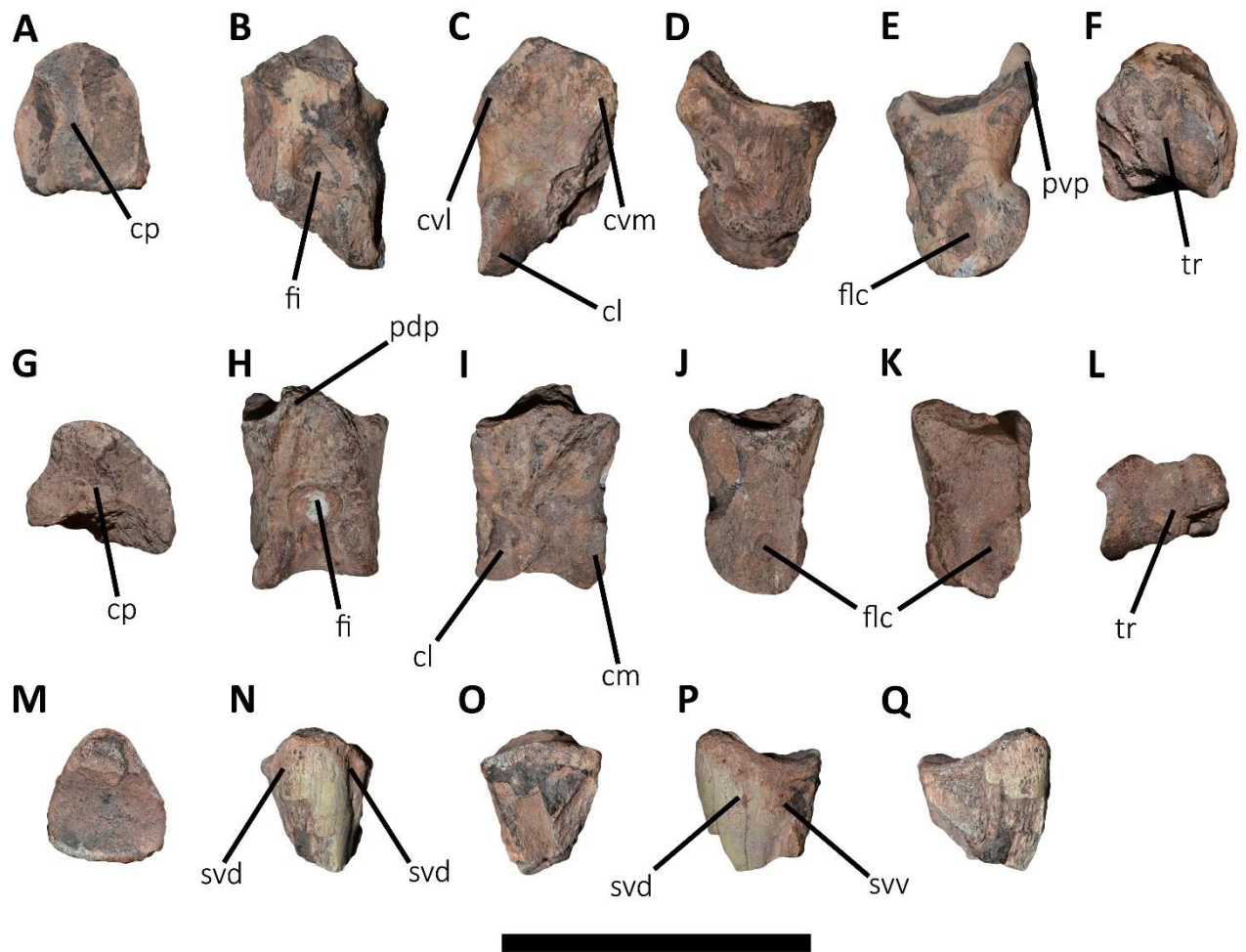


Figura 6.14. *Abelisauridae gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380. Falange IV-2 izquierda (A-F), falange IV-3 derecho (G-L), y falange ungueal pedal (M-Q) en vista proximal (A, G, M), dorsal (B, H, N), ventral (C, I, O), medial (D, J, P), lateral (E, K, Q), y distal (F, L). Escala: 5 cm.

3. Discusión

La asignación de MCF-PVPH-380 a Ceratosauria no da lugar a duda, de hecho una cresta epicondilar medial bien desarrollada y una fosa medial de la fíbula abierta posteriormente son caracteres observado solamente en los ceratosaurios. Además, falanges ungueales pedales con dos surcos vasculares por cada superficie lateral, es una apomorfía de Abelisauroida. Dentro de esta última, el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 muestra rasgo distintivos de *Abelisauridae*, como: una cresta cnemial en

forma de hacha, tarsal III fusionado con el metatarsiano III, fosa hiperextensora posicionada lateralmente y orientada oblicuamente en la falange pedal IV-2, son todas características compartidas con los abelisáuridos. Sin embargo, presenta rasgos basales dentro de Abelisauridae, como un borde lateral del proceso transversal caudal plano (como en *Skorpiovenator*, *Ekrixinatosaurus* e *Ilokelesia*).

Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 pese a ser un ejemplar muy fragmentario presenta estados de carácter autapomórficos que lo distinguen de otros abelisáuridos. Los procesos transversos en los abelisáuridos Brachyrostra son altamente modificados, debido a la presencia de un proceso en el borde lateral del proceso transversal que se puede desarrollar anteriormente y/o posteriormente. Además, los taxones que muestran dicha característica también presentan una rugosidad ubicada en la parte dorsolateroposterior del proceso transversal (ver carácter de la matriz 250). Sin embargo, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 presenta, en la superficie dorsal de los procesos transversos, una cresta anteroposteriormente dirigida y paralela al borde lateral. Esa característica no se observa en ningún otro abelisáurido.

Otra peculiaridad observada en el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 es la presencia de una rugosidad en la superficie lateral de la parte proximal de la fíbula (Fig. 6.15A). Esta estructura ubicada entre dos leves tubérculos, no se observa en ningún otro abelisáurido. Sin embargo, una cresta similar en la parte proximal de la fíbula es presente en *Neovenator* (Fig. 6.15B) (Brusatte, et al. 2008), aunque con una mayor inclinación y con una dirección opuesta respecto a Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380.

La presencia de un abelisáurido en el Turoniano-Coniaciano (Fig. 2.3) tiene una enorme importancia en el sentido de registro fósil. De hecho, el registro de Abelisauridae en ese lapso cronoestratigráfico tiene un gap a nivel mundial. Si

consideramos *Dahalokely* como último abelisáurido de la parte inferior del Cretácico Superior (Cenomaniano-Coniaciano), los primeros abelisáuridos de la parte alta del Cretácico Superior (Santoniano-Maastrichtiano) proceden de la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano) tal como *Viavenator*, un material asignado a Abelisauridae indet. (MAU PV LI 547) y una vértebra caudal (Abelisauridae indet. MACN-Pv-RN 1012). Teniendo en cuenta las características peculiares mostradas por el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 y su procedencia estratigráfica, se considera como un taxón novedoso y de relevancia para entender la evolución de la familia.

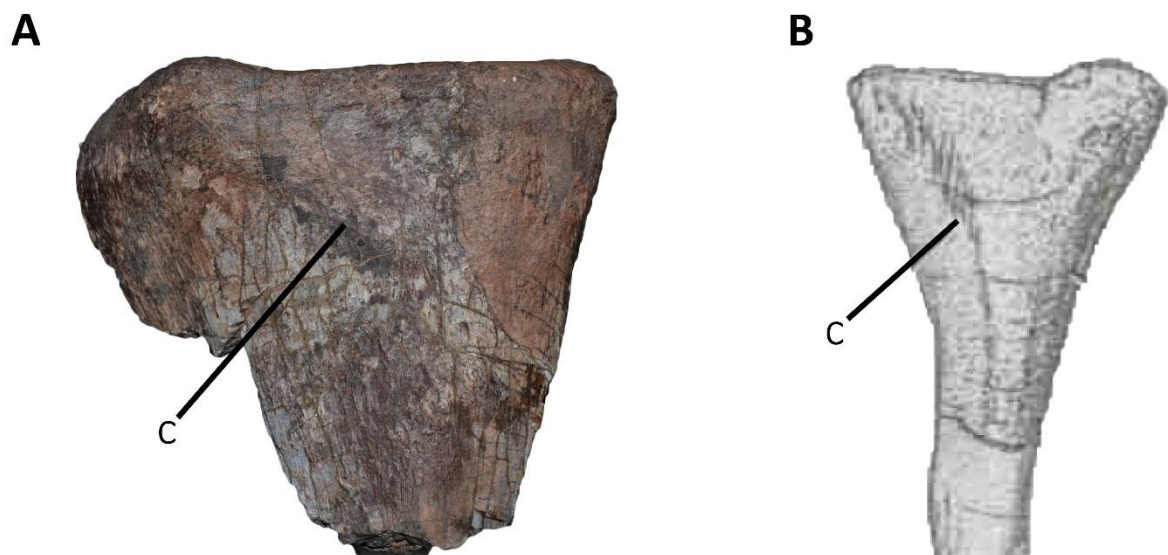


Figura 6.15. Comparación entre la fíbula de Abelisauridae *gen. et sp. nov.*, MCF-PVPH-380 (A) y *Neovenator salerii* (modificada de Brusatte et al., 2008) (B). Se puede observar la cresta en la superficie lateral de la parte proximal de la fíbula. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

En esta Tesis Doctoral se ha testado con la metodología cladística la posible relación entre el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 y los abelisáuridos, con el resultado de ser recuperado como un abelisáurido *Brachyrostra* (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA).

CAPÍTULO 7-OSTEOLOGÍA DE ABELISAUROIDAE INDET. MCF-PVPH-820

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroidea (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Abelisauridae Bonaparte y Novas, 1985 *sensu* Wilson et al. (2003)

Abelisauridae *gen et sp. indet.*

1.1. Material

El espécimen MCF-PVPH-820 está conformado por una cadera completa y articulada constituida por el sacro, iliones, pubis e isquiones (Tablas 20-22).

1.2. Posible diagnosis

Posiblemente no haya caracteres diagnósticos que lo diferencian como un nuevo taxón.

1.3. Procedencia geográfica y estratigráfica

El ejemplar MCF-PVPH-820 fue encontrado a 32 km al oeste de la ciudad de Plaza Huincul, Neuquén, Argentina (Fig. 7.1). El mismo, procede de sedimentitas de la Formación Huincul (Cenomaniano-Turoniano, Cretácico Superior)

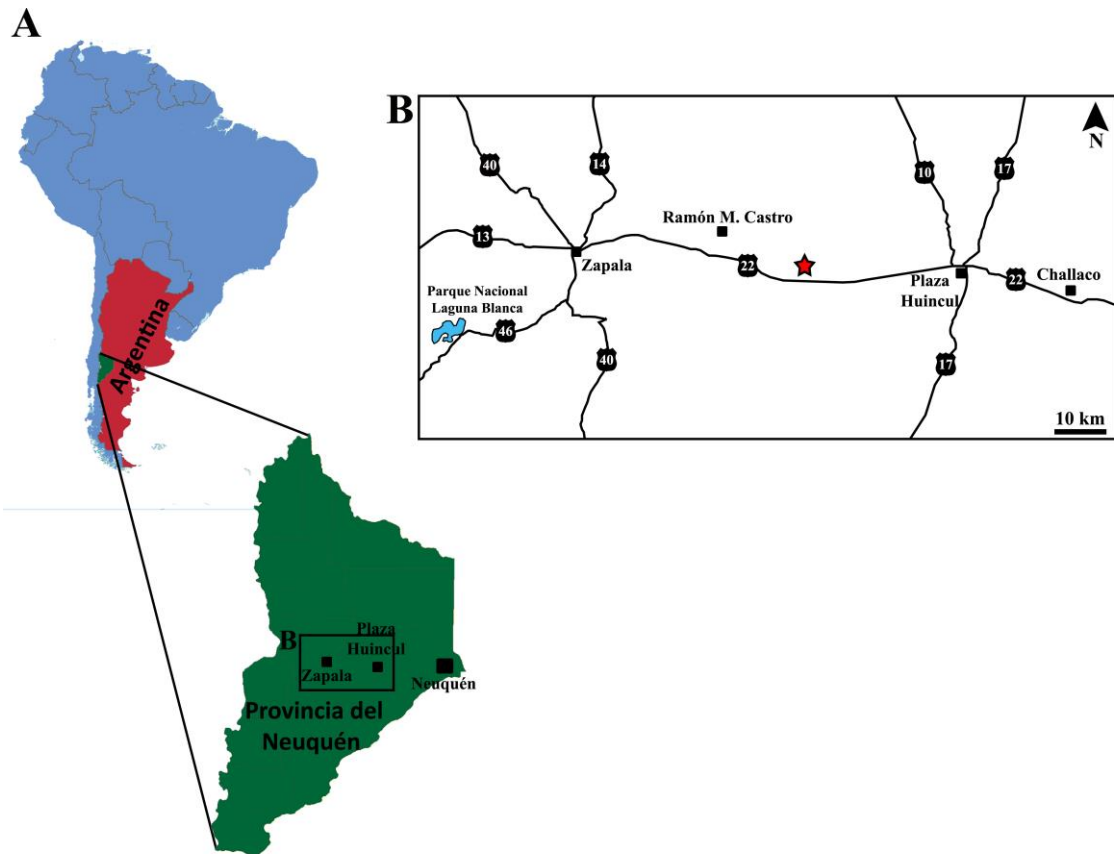


Figura 7.1. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820, indicada con una estrella roja.

2. Descripción

2.1. Sacro

El sacro está formado por seis vértebras sacras como otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, *Eoabelisaurus*, *Rajasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*) y diferentes del sacro de tres vértebras en los terópodos tempranos como *Herrerasaurus* (Novas, 1993), o del sacro formado por 5 vértebras en los tetanuros. Las seis vértebras del sacro se preservaron completamente fusionadas, como otros terópodos pero diferente de *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) donde la primera y la última se encontraron sin fusionarse.

En vista anterior (Fig. 7.2A), la primera vértebra sacra presenta un cuerpo con superficie articular levemente cóncava con contorno circular. Las superficies laterales de los cuerpos no presentan forámenes neumáticos, sino una leve concavidad desarrollada anteroposteriormente. En el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 el sacro presenta un borde ventral recto (Fig. 7.2B, E), tal como en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y diferente del borde arqueado de *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En vista ventral ninguno de los cuerpos presenta un surco o quilla (Fig. 7.2E). Los cuerpos están fusionados entre sí, aunque entre la primera y la segunda y entre la quinta y sexta sacra es visible tanto lateralmente como ventralmente la superficie de fusión (Fig. 7.2E). *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 posee los cuerpos del sacro con el ancho aproximadamente igual para todos, como *Herrerasaurus* y *Dilophosaurus* (Welles, 1984; Novas, 1993) y diferenciándose de un sacro constreñido en la parte media observado en varios ceratosaurios (e.g. *Berberosaurus*, *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*). La sexta sacra presenta un cuerpo vertebral con superficie articular posterior de forma ovalada, más alta que ancha (Fig. 7.2C).

El canal neural en la primera y sexta vértebra sacra tiene un contorno ovalado más alto que ancho. Los procesos transversos se encuentran muy altos y contactan horizontalmente las superficies mediales de los iliones (Fig. 7.2A, C). De hecho, los procesos transversos de la última vértebra sacra contactan los iliones dorsalmente a la repisa *brevis*. La espina neural tiene un contorno a “T” sobre todo en las últimas espinas, debido al engrosamiento transversal de la parte más dorsal de la espina, como

en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36) (Fig. 7.2A, C). En vista dorsal (Fig. 7.2D), se observa el ensanchamiento lateral del borde dorsal de las espinas neurales. Todas las espinas están fusionadas entre sí creando una repisa dorsal, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002, 2011), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Se observan dos procesos anteriores y posteriores en la parte dorsal de cada espina neural que se contactan entre vértebras, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Fig. 7.2D, F). Los procesos transversos, presentan un tamaño diferente y una dirección diferente a lo largo de la secuencia sacra (Fig. 7.2D). Los procesos transversos de la cuarta y quinta sacra presentan un mayor ancho anteroposterior respecto a las otras sacras, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Desde la cuarta hasta la sexta vértebra sacra los procesos transversos aumentan la inclinación posterior, como se observa en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En vista lateral, las espinas neurales están a nivel del borde dorsal del ilion y no superan dorsalmente el mismo, como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

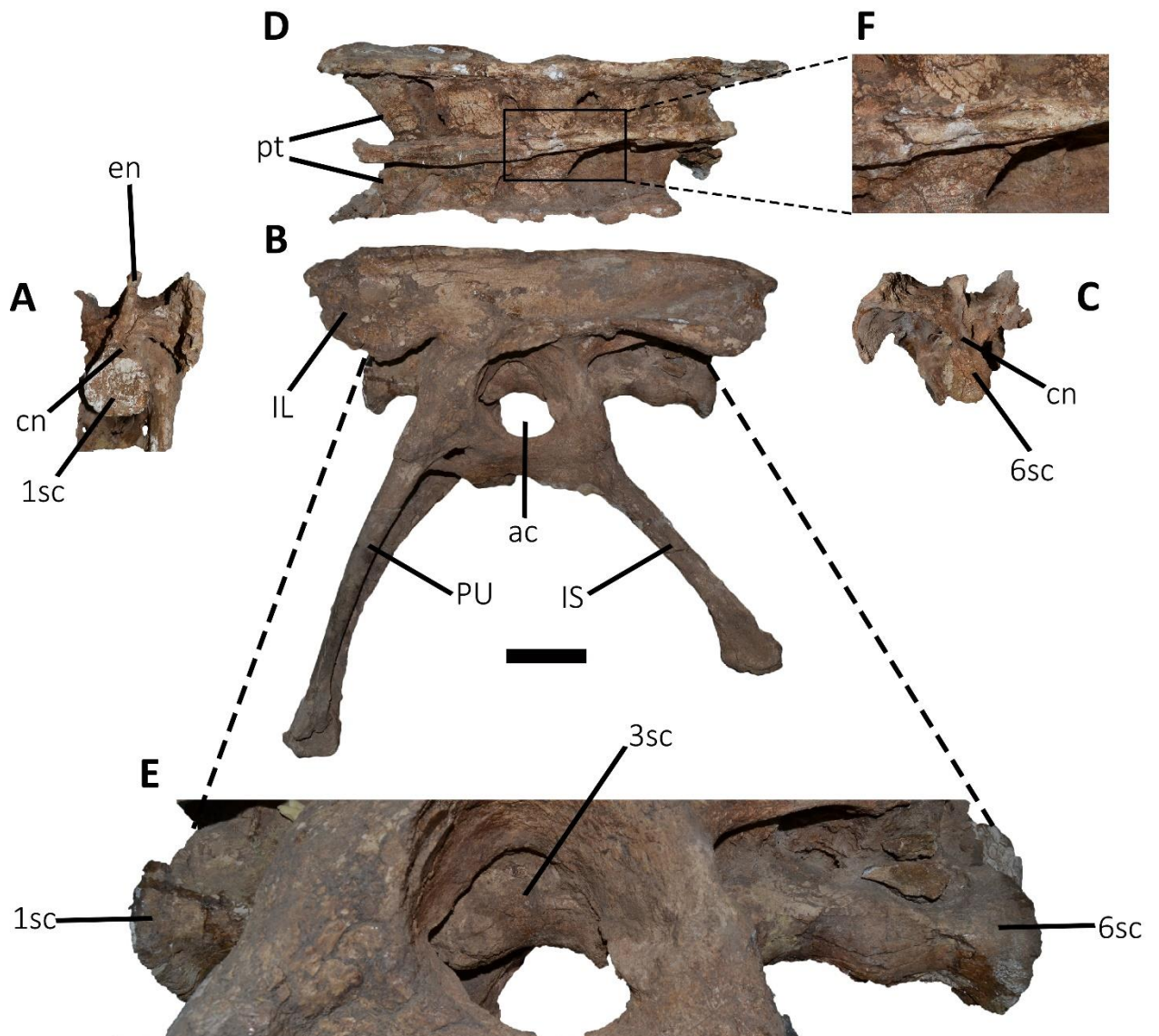


Figura 7.2. Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. Cintura pélvica y sacro en vistas lateral (A), dorsal (B), anterior (C), y posterior (D). Detalle del sacro en vista ventrolateral (E) y detalle de las espinas neurales fusionadas y de los procesos dorsales de las espinas neurales (F). Escala: 10 cm.

2.2. Ilium

Los iliones se encuentran fusionados con los pubis y los isquiones (7.2B). Dicha condición se observa en *Coelophysis* (Tykoski, 1998) y otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*) aunque con un grado de fusión diferente. Sin embargo, las características

morfológicas se han podido observar en el izquierdo, dado que el derecho está muy mal preservado.

En vista anterior (Fig. 7.2A), el borde anterior es recto como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), diferente de un borde lateralmente convexo presente en *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La fosa *cuppediticus* es muy reducida tanto dorsoventralmente como transversalmente, como en otros abelisáuridos (e.g. *Eoabelisaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator* y *Aucasaurus*) y diferente de los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Murusraptor*, *Tyrannosaurus*).

En vista lateral (Fig. 7.3A), se aprecia el mayor desarrollo anteroposterior respecto al alto de la hoja iliaca. En el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820, la relación entre el largo total del ilion y el alto del mismo en correspondencia del borde de la cresta supracetabular es de 0.22. Este valor es más bajo si lo relacionamos con los abelisauroideos (e.g. *Carnotaurus*=0.24; *Masiakasaurus*=0.26; *Aucasaurus* y *Majungasaurus*=0.29) y más bajo aún respecto a algunos tetanuros (e.g. *Torvosaurus*=0.34; *Allosaurus*=0.34). El borde anterior está mal preservado y el proceso anteroventral no se preservó. Sin embargo, en base a la inclinación del borde ventral de la hoja preacetabular parecería que el proceso anteroventral tendría un menor desarrollo ventral y estar más alejado del pedúnculo púbico. Esta característica es similar a *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Relacionado a ese rasgo está la inclinación del borde ventral de la hoja preacetabular, que en el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 es de alrededor de 60 grados como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-237, y diferente de *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus*

(Rauhut y Carrano, 2016), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) que presentan un ángulo mucho más cerrado. La hoja preacetabular es más desarrollada anteroposteriormente como en algunos ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, *Carnotaurus*), y diferente de una hoja preacetabular más corta en *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El borde dorsal es recto (Fig. 7.3A) como *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de un borde arqueado presente en *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Limusaurus* (Xu et al., 2009), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y algunos tetanuros (e.g. *Murusraptor*, *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*). Sin embargo, un borde recto del ilion es una condición que se observa también en varios tetanuros como *Mapusaurus* (MCF-PVPH-108.128) o algunos oviraptorosaurios (Lü et al., 2013). El borde dorsal termina anteriormente de manera horizontal como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), sin tener la inflexión ventral observada en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-237. La cresta supracetabular tiene un contorno convexo (Fig. 7.3A), orientada posteroventralmente y forma una capucha dorsalmente al acetábulo, como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y diferente de *Coelophysis* (Colbert, 1989) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La cresta supracetabular es continua con la repisa *brevis* lateral como en varios ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Masiakasaurus*, *Aucasaurus*,

Carnotaurus), y diferente de otros terópodos donde hay una interrupción entre las dos estructuras (e.g. *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Allosaurus*). En el extremo posterior el borde dorsal de la hoja ilíaca tiene una inflexión ventral como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007), diferente de una esquina posterodorsal recta observada en *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Rahiolisaurus* (Wilson et al., 2003), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237. A lo largo de todo el borde del ilion se aprecia un reborde que resulta ser más amplio en las esquinas posterodorsal y posteroventral (Fig. 7.3A), como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237. En el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 la esquina posterodorsal está proyectada posteriormente creando un proceso (Fig. 7.3A), observado también en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237. El borde posterior tiene un perfil sigmoideo, siendo cóncavo dorsalmente y convexo ventralmente. Sin embargo, la concavidad en proporción tiene una extensión dorsoventral de un tercio de todo el borde posterior, como en *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MHNM KK 04, y diferente de *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La hoja postacetabular se alarga posteriormente, terminando con el borde posterior más ancho que la parte anterior de la misma hoja como en *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MHNM KK 04 (Zitouni et al., 2019), diferenciándose de *Coelophysis* (Colbert, 1989),

Dilophosaurus (Welles, 1984), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Torvosaurus* (Britt, 1991), *Allosaurus* (Madsen, 1976), *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) y *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003). Siempre en vista lateral (Fig. 7.3A), es visible ampliamente la repisa *brevis* medial por debajo de la repisa *brevis* lateral, también *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) poseen esta condición, y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La repisa *brevis* lateral esta levemente desplazada dorsolateralmente, no obstante no alcanza a exponerse dorsalmente como observado en los noasáuridos (e.g. *Elaphrosaurus*). El pedúnculo púbico se dirige anteroventralmente y se encuentra fusionado con el pedúnculo iliaco del pubis. El pedúnculo púbico tiene un largo anteroposterior levemente mayor al pedúnculo isquiático, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y diferente de una mayor diferencia entre los pedúnculos observada en los tetanuros. Es visible la superficie articular acetabular del pedúnculo púbico como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), dado que carece de la lámina lateral presente en *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Ambos pedúnculos se encuentra a la misma altura ventralmente como otros neoterópodos (Fig. 7.3A), diferente de otros terópodos que presentan una mayor proyección ventral de pedúnculo púbico (e.g. *Elaphrosaurus*, *Torvosaurus*, *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*) o al revés (*Rajasaurus*). El pedúnculo isquiático está dirigido posteroventralmente y es más estrecho anteroposteriormente que el pedúnculo iliaco del isquion, como en

Eoabelisaurus (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Es visible la superficie articular acetabular del pedúnculo isquiático, mostrando un posible antitrocánter, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

En vista ventral, la fosa *brevis* es muy amplia posteriormente y se va estrechando anteriormente, conllevando que la repisa medial y lateral convergen en el pedúnculo isquiático (Fig. 7.3B). Esta condición se observa en *Coelophysis* (Raath, 1990), varios ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Eoabelisaurus*, *Majungasaurus* y *Aucasaurus*), y algunos tetanuros (e.g. *Torvosaurus*, *Megalosaurus*). Entre la superficie lateral del pedúnculo isquiático y la superficie medial de la hoja iliaca se observa una cresta que separa la fosa *brevis* del acetábulo. Dicha estructura es visible también en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

En vista posterior (Fig. 7.3B), se aprecia como la fosa *brevis* es mucho más amplia y dorsoventralmente profunda que la región anterior, condición similar a otros ceratosaurios. La repisa lateral de la fosa *brevis* es fuertemente convexa como en *Coelophysis* (Raath, 1969, 1977, 1990), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), y diferente de una pared lateral recta observada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

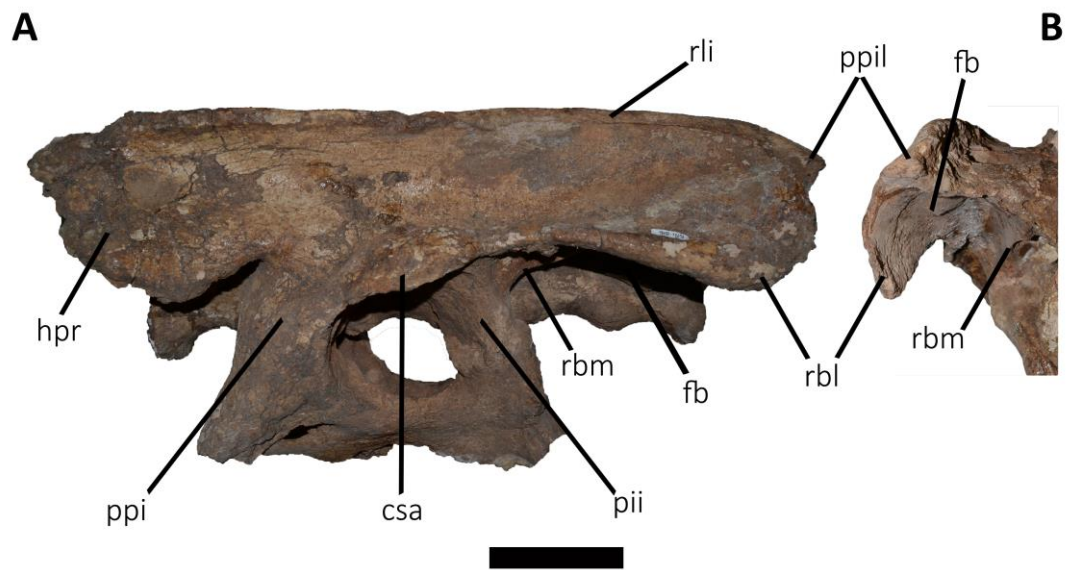


Figura 7.3. Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. Ilion en vista lateral (A), y posterior (B). Escala: 10 cm.

2.3. Pubis

Ambos pubis se preservaron articulados entre sí aunque con un grado de preservación diferente, siendo el izquierdo mejor preservado. Los iliones están articulados y fusionados con el isquion y el ilion (Fig. 7.4A-C). El pubis del *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820, muestra una inclinación anterior (Fig. 7.4A) parecida a *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Abelisauridae* indet (MMCh-PV 69) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-237, y diferente de un pubis más vertical en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

En vista anterior (Fig. 7.4B), los pubis convergen medialmente mostrando un borde lateral levemente cóncavo, como en *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El pedúnculo iliaco tiene un mayor ancho transversal proximalmente que distalmente. El delantal púbico está parcialmente preservado como una delgada lámina entre los vástagos de los

pubis, donde entran en contacto por lo menos por dos tercios de la longitud (Fig. 7.4B). La sínfisis del delantal púbico es visible a lo largo de toda su longitud.

En vista lateral (Fig. 7.4A), el pedúnculo iliaco tiene una forma cuadrangular y está totalmente fusionado al pedúnculo púbico del ilion, sin mostrar la sutura entre los huesos, como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y diferente de *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007). La superficie de anclaje para el *M. ambiens* es levemente rugosa, presentando una condición parecida a *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de un tubérculo mucho más marcado visible en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). El pedúnculo iliaco tiene un mayor ancho transversal dorsalmente, reduciéndose hacia la parte ventral. El pedúnculo iliaco junto con el pedúnculo púbico del ilion, forman la pared anterior del acetábulo. El pedúnculo isquiático (Fig. 7.4A), es una lámina que incluye el foramen obturador (aunque la parte acetabular tiene un grosor mayor respecto la parte distal), y está fusionado al pedúnculo púbico del isquion. El foramen obturador está totalmente cerrado (Fig. 7.4A), tiene un contorno ovalado y dirigido anterodistal-posteroproximal como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) que presentan una orientación diferente. *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820, presenta un pedúnculo isquiático con la pared acetabular medial más alta que la lateral como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La lámina distal del pedúnculo isquiático contacta

posteriormente el pedúnculo púbico del isquion y medialmente el correspondiente del lado opuesto en una sínfisis medial, formando un piso por debajo del sacro (Fig. 7.4A, B). La lámina del pedúnculo isquiático se conecta distalmente con el delantal púbico, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El vástago del pubis tiene una sección lenticular, afinándose medialmente en correspondencia del delantal púbico.

El delantal púbico termina distalmente en los pies púbicos sin tener el foramen observado en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. (MPCN-PV-69). Solamente se preservó el pie púbico derecho (Fig. 7.4A, C), aunque parece no estar fusionados, como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002, 2011), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. (MPCN-PV-69), y diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El pie púbico del *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 (Fig. 7.4C) no presenta el desarrollo anteroposterior observado en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Abelisauridae* indet. (MPCN-PV-69) y los tetanuros. De hecho presenta una condición más primitiva como en *Coelophysis* (Colbert, 1989) y *Dilophosaurus* (Welles, 1984), donde el pie púbico es un leve engrosamiento en la parte final del vástago del pubis. Lateralmente la superficie de los pies púbicos es plana como en *Coelophysis* (Raath, 1969, 1977; Colbert, 1989), *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), diferente de una superficie cóncava observada en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002, 2011), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie ventral del pie púbico en el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 es convexa.

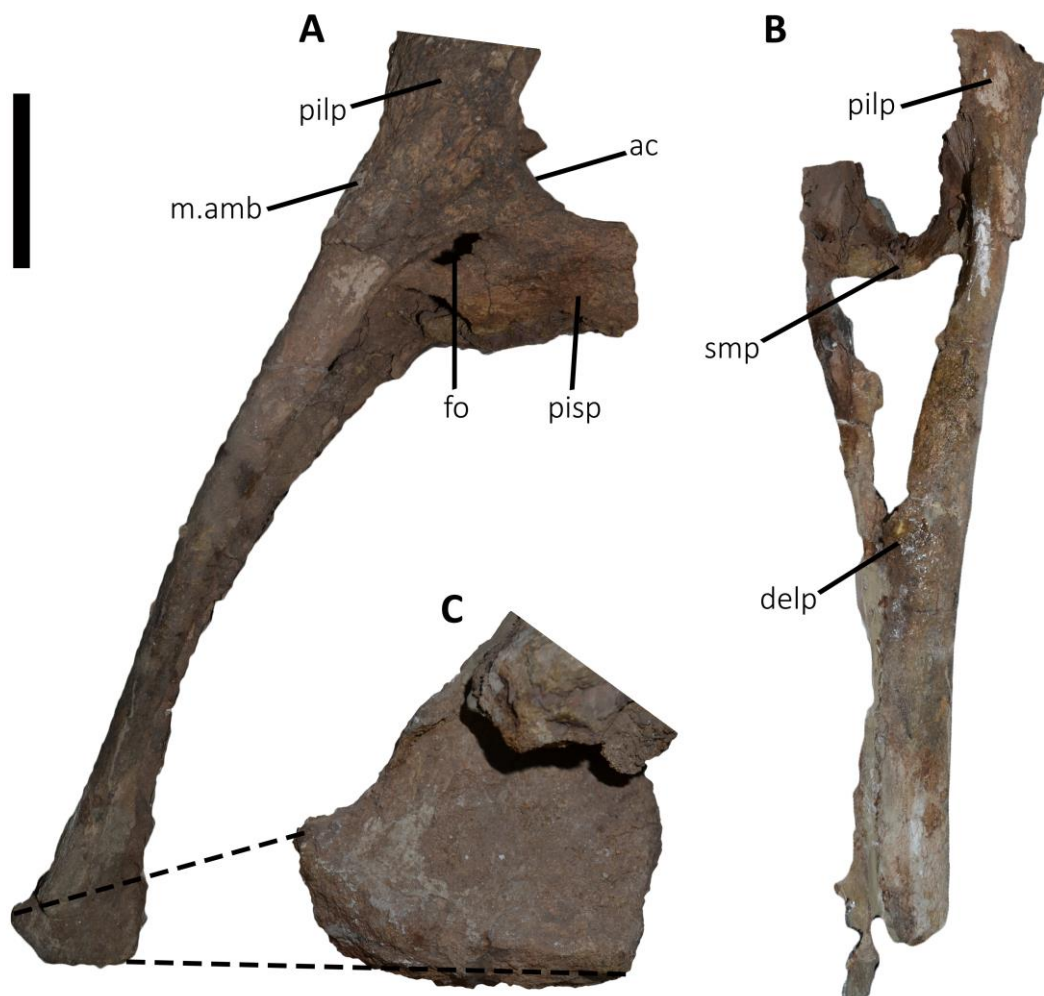


Figura 7.4. Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. Pubis en vista lateral (A), y anterior (B). Vista en detalle del pie púbico (C). Escala: 10 cm.

2.4. Isquion

Los isquiones como el resto de la cadera se encontraron articulados y fusionados al ilion y pubis. Como el pubis, los isquiones presentan diferencias en la preservación, siendo el izquierdo mejor preservado que el derecho.

En vista anterior (Fig. 7.5A), los bordes laterales de los isquiones son levemente cóncavos, dado que la parte proximal (en correspondencia de los pedúnculos iliacos) es más ancha transversalmente. La unión distal de los pedúnculos púbicos no va a formar la cresta medial observada en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) y *Carnotaurus*

(MACN-PV-CH 894). Los vástagos de los isquiones forman una inflexión medial dando una sección transversal con forma de “U”, como en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Distalmente los pies isquiáticos tienen un borde convexo como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) sin presentar el proceso dirigido anteriormente presente en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

En vista posterior, los isquiones convergen distalmente y se fusionan entre sí a una distancia de aproximadamente 10 cm. de la articulación ilion-isquion. Proximalmente, el espacio que se forma entre los isquiones tiene contorno a “V” (Fig. 7.5A), como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El pedúnculo iliaco tiene contorno triangular con la parte más ancha ubicada proximalmente, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 carece de la cresta observada en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y otros abelisáuridos, que se forma en la sínfisis de la parte dorsal del pie isquiático. Los dos vástagos y los pies isquiáticos están en contacto pero no hay fusión, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), y diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista lateral (Fig. 7.5B), el isquion forma la parte posteroventral del acetábulo. El pedúnculo iliaco es anteroposteriormente más largo que el pedúnculo isquiático del ilion mostrando parte de la superficie articular y formando el antitrocánter como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En el borde posterior y distalmente al pedúnculo iliaco se observa una muy marcada protuberancia (Fig. 7.5A, B) que es sitio donde anclaba el *M. flexor tibialis internus 3* (Carrano y Hutchinson, 2002), como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) mientras que en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) es menos desarrollada. El pedúnculo púbico se desarrolla anteroposteriormente con una longitud levemente inferior al pedúnculo isquiático del pubis, como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237. Es más ancho proximalmente en correspondencia del acetábulo, mientras que distalmente se convierte en una lámina. El pedúnculo púbico (Fig. 7.5B) distalmente no se preserva totalmente, por ende no se puede apreciar si el proceso obturador tiene el mismo desarrollo de *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), o de los tetanuros como *Allosaurus* (Madsen, 1976) y *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003). Tampoco se puede distinguir la presencia de una muesca obturadora. El pie isquiático del Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 carece de una expansión anteroposterior (Fig. 7.5C), como en *Herrerasaurus* (Novas, 1993), *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Rahiolisaurus* (Wilson et al., 2003) y los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*), y diferente de *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al.,

2011), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Distalmente los pies isquiáticos tienen un contorno ovalado.

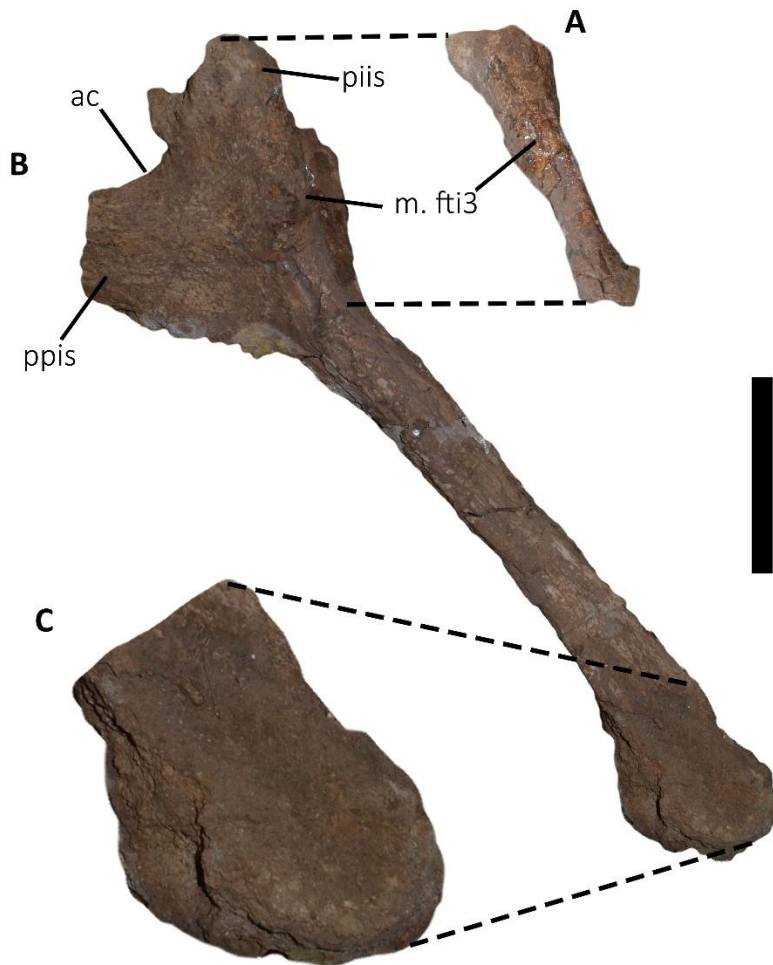


Figura 7.5. Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. Isquion en vista anterior (A), y lateral (B). Vista en detalle del pie isquiático (C). Escala: 10 cm.

3. Discusión

La ubicación estratigráfica de dicho espécimen lo incluye en una fauna donde por lo menos los abelisauroideos son bastante conocidos. De hecho de la Formación Huincul proceden los abelisáuridos *Skorpiovenator*, *Ilokelesia* y *Tralkasaurus*, y un posible noasáurido *Huinculsaurus*. Lamentablemente, el único taxón donde hay material que se pueda solapar con el ejemplar Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, es

Skorpiovenator (MMCh PV 48). En esta Tesis Doctoral el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) se consideran taxones distintos, por la morfología del ilion, y algunas otras características del isquion y del sacro. De hecho en el primero hay un borde dorsal recto, mientras que en el segundo taxón es convexo. En el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 el ángulo entre el borde dorsal y anterior es inferior a 90 grados, mientras que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) es de 90 grados. La repisa *brevis* lateral es mucho más amplia en el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). El tubérculo donde ancla el *M. flexor tibialis internus 3* en el vástago del isquion es mucho más desarrollado en el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Finalmente, las vértebras de la parte media del sacro de Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 no presentan la constricción transversal observada en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 presenta rasgos apomórficos de Abelisauroida pero también simplesimórficos dentro de Ceratosauria. La morfología del ilion es comparable con la observada en varios noasáuridos y abelisáuridos. De hecho un borde dorsal recto, una repisa lateral dirigida anteroventralmente, pedicelo púbico e isquiático aproximadamente del mismo tamaño, son características compartidas con las dos familias mencionadas previamente, y que lo diferencia de ceratosaurios tempranos como *Eoabelisaurus* o *Ceratosaurus*. Sin embargo, la falta de una constricción transversal media del sacro y la ausencia de un pie púbico e isquiático desarrollado, como observado en algunos abelisáuridos (e.g. *Viavenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*), probablemente conllevaban una posición más temprana dentro de Abelisauridae. De todos modos, cabe destacar que sobre todo la parte distal del pubis e isquion son desconocidos en todos los abelisauroides contemporáneos a Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820.

CAPÍTULO 8-HUINCULSAURUS MONTESI MCF-PVPH-36

El ejemplar Holotipo *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-36 fue originalmente incluido en el proyecto de la presente Tesis Doctoral como uno de los varios especímenes resguardados en el Museo Municipal Carmen Funes, y que podrían haber tenido estrechas relaciones filogenéticas con los Abelisauridae. Esta posibilidad fue tomada en cuenta por ser un ejemplar juvenil hallado muy cerca del ejemplar holotipo del abelisáurido *Ilokelesia aguadagrandensis* con evidentes caracteres morfológicos que lo vincularían a este grupo. El material fue primero analizado preliminarmente por Coria y Salgado (1993) quienes lo identifican como un probable Neoceratosauria, portador de al menos una autapomorfía, aunque con caracteres compartidos de manera ambigua con *Ilokelesia*, o con noasáuridos y abelisáuridos. El estudio en detalle de dicho ejemplar (y su publicación en la revista *Cretaceous Research* y presentado como artículo de soporte en esta Tesis) dio como resultado no solamente de ser un taxón distinto de *Ilokelesia*, sino de estar filogenéticamente cercano a los Noosauridae (Baiano et al., 2020a). A continuación se presenta una versión en castellano del trabajo publicado por Baiano et al. (2020a) de la especie de noasáurido *Huinculsaurus montesi*.

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroidea (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Noosauridae Bonaparte y Powell, 1980 *sensu* Wilson et al. (2003)

Huinculsaurus Baiano, Coria y Cau, 2020

1.1. Holotipo

El holotipo de *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-36 es un ejemplar inmaduro (su estadio ontogenético se infiere por la falta de fusión entre los cuerpos vertebrales y los arcos neurales de la vértebras dorsales) que incluye: una secuencia articulada de las últimas tres vértebras dorsales y las dos primeras sacras (Tabla 23).

1.2. Diagnósis original

Huinculsaurus montesi es un taxón único entre los terópodos en tener la siguiente combinación de estados de carácter autapomórficos: 1) faceta articular prezigapofiseal en la vértebras dorsales posteriores dos veces más largas que el ancho transversal; 2) lámina centroparapofiseal anterior fuertemente desarrollada como una extensa lámina lateral en las vértebras dorsales posteriores; 3) forámenes neumáticos posicionados ventralmente a la lámina postzigodiapofiseal en las vértebras dorsales posteriores; 4) postzigapófisis que se van haciendo puntiagudas posteriormente; 5) arcos neurales dorsales posteriores con la fosa parapofiseal centrodiapofiseal dividida en dos por una lámina accesoria (**la**) (presente también en *Carnotaurus*) (Baiano et al., 2020a).

Diagnósis diferencial. Basado en el tamaño, grado de sutura neurocentral y morfología de las vértebras posteriores, el único espécimen conocido de *Huinculsaurus montesi* difiere del simpátrico *Ilokelesia aguadagrandensis* (Coria y Salgado, 2000) dado que el primero representa un individuo inmaduro y de menor tamaño. Además, *Huinculsaurus montesi* difiere de *Ilokelesia aguadagrandensis* en la presencia de una faceta articular prezigapofiseal más estrecha transversalmente y más larga anteroposteriormente en las vértebras dorsales posteriores (las mismas son más

cuadradas en *Ilokelesia*), faceta articular prezigapofiseal inclinada dorsomedialmente en las vértebras dorsales posteriores (dorsolateralmente orientadas en *Ilokelesia*), lámina centroparapofiseal anterior orientada cranioventralmente (subvertical en *Ilokelesia*) y presencia de una lámina accesoria que atraviesa la fosa parapofiseal centrodiapofiseal en las vértebras dorsales posteriores (ausente en *Ilokelesia*). No hay evidencia que estas diferencias en las vértebras estén relacionadas con la ontogenia en los terópodos (ver Wang et al., 2017).

1.3. Procedencia geográfica y estratigráfica

Huinculsaurus montesi MCF-PVPH-36 procede de la localidad Aguada Grande, 15 kilómetros al sur de la ciudad de Plaza Huincul, Provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 8.1). *Huinculsaurus* fue encontrado a una distancia de 10 metros al norte del ejemplar holotipo *Ilokelesia aguadagrandsis* (Coria y Salgado, 2000) y depositado en el mismo estrato. Los estratos portadores de los fósiles son areniscas amarillentas de granulometría de tamaño medio, asignadas a la parte superior de la Formación Huincul (Cenomaniano superior-Turoniano) (Wichmann, 1927; Garrido, 2010).

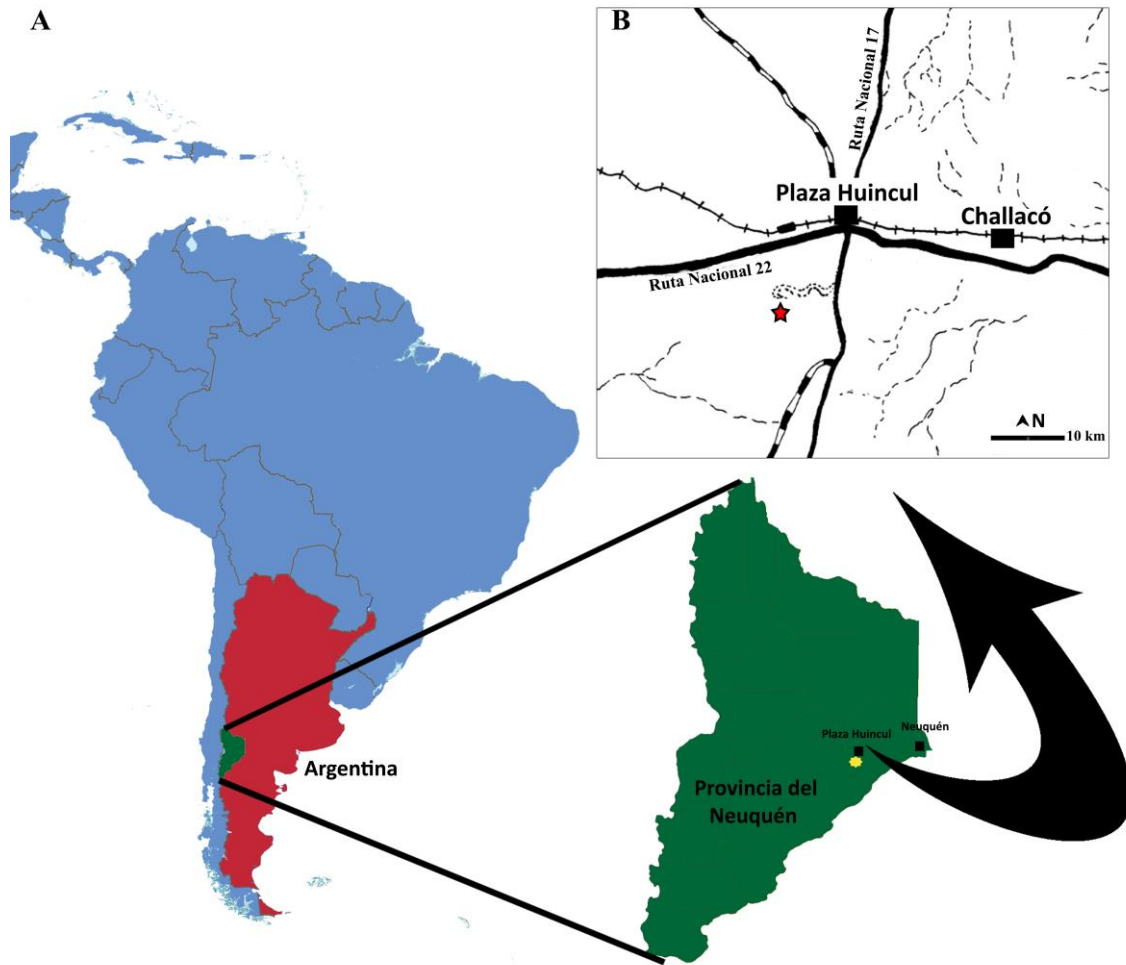


Figura 8.1. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-36, indicada con una estrella roja. Modificado de Baiano et al. (2020a).

2. Descripción

2.1. 11ª vértebra dorsal

El cuerpo vertebral está casi totalmente perdido, excepto por un fragmento posterior izquierdo (Fig. 8.2A-F). En vista anterior (Fig. 8.2A), el canal neural es de forma ovalada, más alto que ancho. Las prezigapófisis se conservan solo en sus bases aunque parecen ser dorsoventralmente extensas. El hipantro es triangular siendo más ancho ventralmente. Las parapófisis se proyectan muy lateralmente, alcanzando casi la misma amplitud de los procesos transversales y están dirigidas ventralmente. La fosa

espinoprezigapofiseal (**sprf**) es profunda y estrecha, mientras que ambas láminas espinoprezigapofiseales (**sprl**) están incompletas. El proceso ventral de las prezigapófisis, la lámina centroparapofiseal anterior (**acpl**) y la lámina prezigodiapofiseal (**prdl**), delimitan una lateralmente amplia fosa centrodiapofiseal prezigapofiseal (**prcdf**). La lámina centroparapofiseal anterior (**acpl**) es expandida y cóncava ventralmente en vista anterior. Los procesos transversales están orientados dorsalmente en un ángulo de 30°.

En la vista posterior (Fig. 8.2B), los pedicelos anterior y posterior se proyectan ligeramente lateralmente. El hipósforo se conserva solo en su base, y probablemente era triangular en vista posterior y dorsoventralmente alto. Las postzigapófisis están ligeramente orientadas ventrolateralmente, más largas que anchas y puntiagudas posteriormente. Las fosas centrodiapofiseal postzigapofiseal (**podf**) son anchas, profundas y se comunican con el interior del arco neural. Se puede observar un pequeño foramen en ambos procesos transversos, ubicados ventralmente a las láminas postzigodiapofiseal (**podl**). La fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) es profunda y subtriangular, delimitada por dos láminas espinopostzigapofiseales (**spol**) que divergen ventralmente.

En la vista dorsal (Fig. 8.2C), los procesos transversos tienen un contorno en forma de “D”, debido a una lámina prezigodiapofiseal anteriormente convexa y una lámina postzigodiapofiseal levemente cóncava.

En la vista lateral (Fig. 8.2D, E), la lámina paradiapofiseal (**ppdl**) conecta verticalmente la parapófisis a la superficie ventral de la lámina prezigodiapofiseal. La lámina centroparapofiseal posterior (**pcpl**) y la lámina centrodiapofiseal parecen emerger juntas de la sutura con el cuerpo y divergir anteriormente para conectar la parapófisis y la diapófisis, respectivamente. Por lo tanto, estas láminas separan la fosa

centrodiapofiseal (**cdf**) en una fosa centrodiapofiseal parapofiseal (**pacdf**) y una fosa centroparapofiseal (**cpaf**). Un pequeño foramen está presente entre la lámina centroparapofiseal posterior y la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**). La espina neural está parcialmente rota y reducida a una delgada lámina de hueso sin indicación de la presencia de una cavidad neumática en la base. La espina neural es dorsoventralmente baja y presenta una notable proyección posterodorsal posteriormente dirigida.

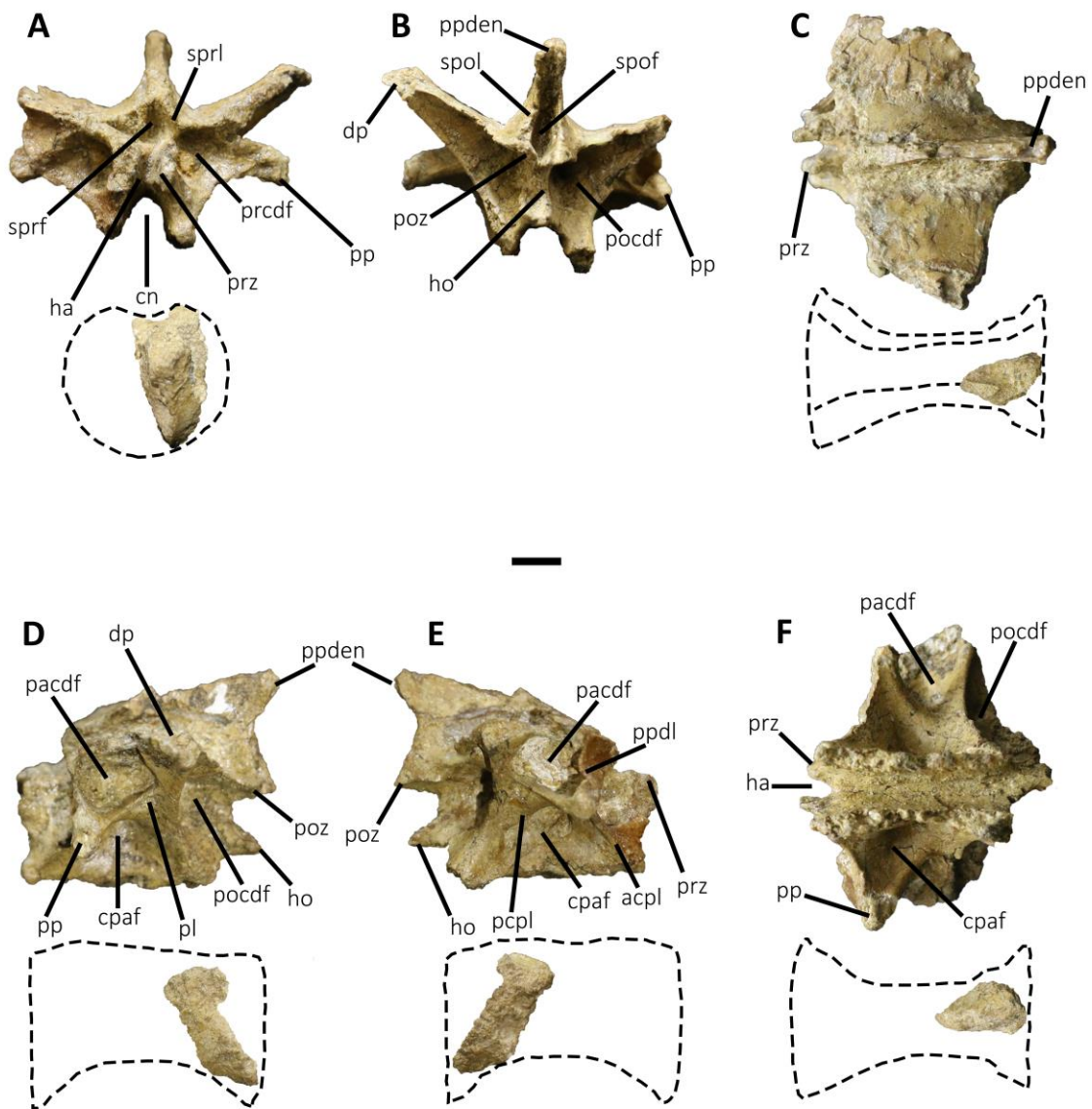


Figura 8.2. *Huinculsaurus montesi*, holotipo, MCF-PVPH-36. 11^a vértebra dorsal en vista anterior (A), posterior (B), dorsal (C), lateral izquierda (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 1 cm.

2.2. 12^a vértebra dorsal

De esta vértebra se preservaron el arco neural y el cuerpo vertebral (Fig. 8.3A-F). El cuerpo se conserva parcialmente, dado que no se preservó la superficie derecha y parte de la superficie articular anterior. Muestra una forma de bobina y es más larga que alta (Fig. 8.3B-F). La superficie izquierda carece de pleurocelo, aunque hay una depresión anteroposterior justo por debajo de la sutura neural (Fig. 8.3D, E). La superficie articular posterior es cóncava (Fig. 8.3B). En la parte ventral del cuerpo, no hay surco o quilla en la parte media, sino varios y pequeños surcos y crestas cerca del borde de la superficie articular, probablemente indicando un contacto con ligamentos (Fig. 8.3F). La longitud anteroposterior y la relación de altura dorsoventral de la superficie articular anterior es de 1.3, y este valor permanece constante en los siguientes cuerpos.

Esta vértebra muestra una morfología general del arco neural, similar a la anterior, aunque es más grande y los procesos transversos tienen una menor inclinación dorsal. En vista anterior (Fig. 8.3A), los pedicelos anteriores divergen lateralmente. La entrada al canal neural es ovalada. La faceta articular de la prezigapófisis es rectangular siendo dos veces más larga que ancha, y está orientada dorsomedialmente. El hipantro es más profundo que la vértebra precedente y, además, las prezigapófisis son más altas que la longitud anteroposterior de las facetas articulares. Las superficies mediales de las prezigapófisis muestran las facetas de contacto para el hipósforo. La fosa espinoprezigapofiseal (**sprf**) es más profunda y más ancha que la vértebra precedente. Las láminas espinoprezigapofiseales (**sprl**) están bien desarrolladas aunque

parcialmente rotas. Las parapófisis se proyectan muy lateralmente y están ventralmente dirigidas, pero en menor grado que en la vértebra descrita anteriormente. La lámina centroparapofiseal anterior (**cpal**) y la lámina prezygadiapofiseal (**prdl**) son el piso y el techo de una fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**cprf**) rectangular.

En vista posterior (Fig. 8.3B), el hipósforo se expande ventralmente. Las postzigapófisis están orientadas ventrolateralmente, aunque parecen ser más pequeñas y tienen una forma menos puntiaguda en comparación con las vértebras anteriores. Las fosas postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pocdf**) son grandes y profundas. Ventralmente a las láminas postzigodiapofiseales (**podl**) hay dos forámenes, siendo el medial el más ancho. La fosa espinopostzigapofiseal (**spof**) está bien desarrollada, y tiene forma subtriangular debido a la divergencia ventral de las láminas espinopostzigapofiseales (**spol**). Los pedicelos posteriores están parcialmente rotos y divergen lateralmente.

En vista dorsal (Fig. 8.3C), los procesos transversos tienen el mismo contorno en forma de “D” de la vértebra anterior, y presentan numerosas ranuras que se extienden mediolateralmente. Estas crestas son similares a cicatrices que también se conservan en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Viavenator* (Filippi et al., 2016). Probablemente en esta área se fijaba el *musculus tendinoarticularis* (para cocodrilos) o el *musculus ascendens thoracicus* (para aves) (Órgan, 2006).

En la vista lateral (Fig. 8.3D, E), la parapófisis se coloca anteroventralmente con respecto a la diapófisis. La lámina paradiapofiseal todavía tiene un tamaño significativo, pero no en el mismo grado que en la vértebra anterior. Una lámina bien desarrollada separa la fosa parapofiseal centrodiapofiseal (**pacdf**) en dos, lo cual es visible solo en el lado derecho (siendo el lado izquierdo casi completamente roto). Hay una fosa colocada ventralmente a la fosa parapofiseal centrodiapofiseal (**pacdf**) en lugar del foramen que se ha descrito en la vértebra anterior (Fig. 8.3F). La espina neural muestra un borde

posterior, levemente cóncavo, y un proceso proyectado dorsoposteriormente, como en la vértebra anterior.

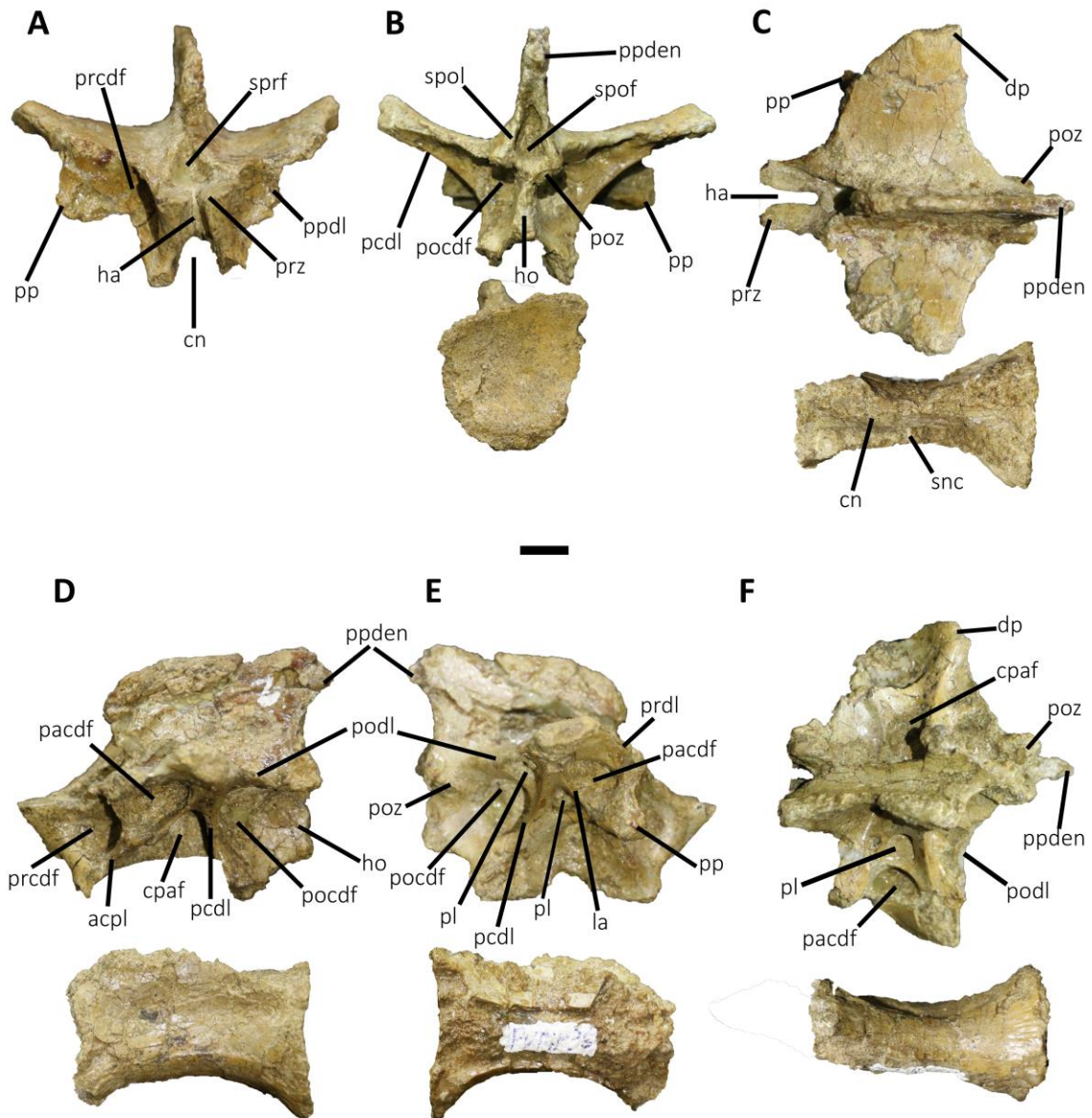


Figura 8.3. *Huinculsaurus montesi*, holotipo, MCF-PVPH-36/02. 12^a vértebra dorsal en vista anterior (A), posterior (B), dorsal (C), lateral izquierda (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 1 cm.

2.3. 13^a vértebra dorsal

Esta vértebra muestra el arco neural y el cuerpo casi completamente preservados (Fig. 8.4A-F). El cuerpo es anficélico, y tiene el mismo tamaño y la misma forma de

bobina observada en la vértebra precedente (Fig. 8.4A-F). Aunque incompleta, la superficie articular anterior tiene un contorno ovalado, más alto que ancho (Fig. 8.4A). La superficie articular posterior tiene forma circular (Fig. 8.4B). Las superficies laterales carecen de pleurocelos, aunque tienen depresiones anteroposteriores bien marcadas (Fig. 8.4D, E). Al igual que el cuerpo anterior, en vista ventral tiene varias pequeñas ranuras alrededor de las superficies articulares (Fig. 8.4F).

En la vista anterior (Fig. 8.4A), los pedicelos anteriores son subparalelos. El hipantro es profundo y triangular con su ápice posicionado dorsalmente. Las facetas de contacto para el hipósforo están bien definidas. Las facetas articulares prezigapofiseal son craneoposteriormente largas, siendo más largas que anchas, y están orientadas dorsomedialmente. La altura dorsoventral de las prezigapofisis sigue siendo mayor que la longitud anteroposterior de las facetas articulares. La fosa espinoprezigapofiseal (**spof**) es más profunda que en las vértebras anteriores. Los procesos transversos se proyectan dorsolateralmente en menor grado en comparación con las vértebras anteriores.

En vista posterior (Fig. 8.4B), los pedicelos posteriores se dirigen lateralmente. El hipósforo está parcialmente roto, pero aparentemente era laminar y dorsoventralmente más alto que en la vértebra anterior. Las facetas articulares de las postzigapofisis están parcialmente rotas y orientadas ventrolateralmente. Las fosas postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pocdf**) son profundas. Un pequeño foramen está presente anteriormente a la postzigapofisis. En la vista dorsal (Fig. 8.4C), los procesos transversos se estrechan lateralmente mostrando una forma triangular y son anteroposteriormente más cortos que en las vértebras anteriores.

En la vista lateral (Fig. 8.4D, E), la parapofisis y la diapofisis se ubican a la misma altura y forman una sola estructura (pleuropofisis; O'Connor, 2007). El hecho que la parapofisis y la diapofisis estén a la misma altura, conlleva la ausencia de láminas y fosas

ventrales al proceso transverso. Solo están presentes la lámina centrodiafiseal anterior (**acdl**) y la lámina centrodiafiseal posterior (**pcdl**), conectando los procesos transversos con los pedicelos. Sin embargo, una cresta vestigial anteroposterior es visible entre estas dos láminas, separando la superficie en dos concavidades poco profundas. La espina neural es anteroposteriormente corta y dorsoventralmente baja en comparación con las vértebras anteriores, y carece del proceso posterodorsal.

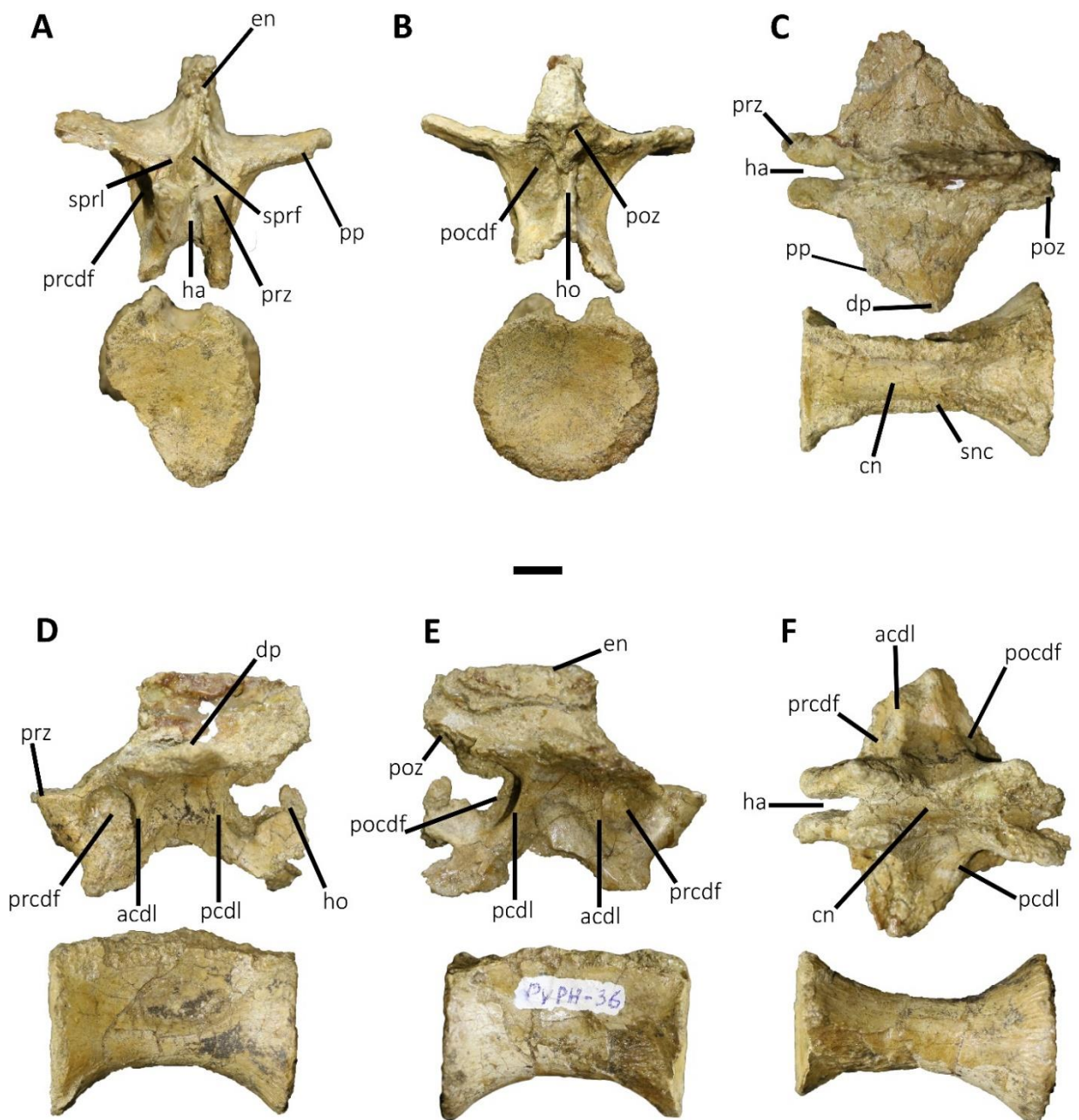


Figura 8.4. *Huinculsaurus montesi*, holotipo, MCF-PVPH-36/03. 13^a vértebra dorsal en vista anterior (A), posterior (B), dorsal (C), lateral izquierdo (D), lateral derecho (E), y ventral (F). Escala: 1 cm.

2.4. 1^a vértebra sacra

El cuerpo tiene un tamaño general similar a las vértebras anteriores (Fig. 8.5A-C, E, F). Muestra una superficie anterior ligeramente cóncava y circular, aunque las depresiones laterales son menos profundas que los cuerpos dorsales (Fig. 8.5A). La superficie posterior es más estrecha lateralmente y menos alta dorsoventralmente que la superficie anterior, y está parcialmente fusionada con la segunda vértebra sacra. Las superficies laterales no presentan fosas (Fig. 8.5B, C). Ventralmente y cerca de las superficies articulares anteriores, hay varios surcos y crestas (Fig. 8.5F).

En vista anterior (Fig. 8.5A), la entrada al canal neural es más amplia que en las vértebras anteriores. El hipantro es triangular, aunque es notablemente más estrecho que las vértebras anteriores. Las superficies dorsales de las prezigapófisis son anteroposteriormente y lateralmente cortas. Las facetas articulares prezigapofiseales están más orientadas mediodorsalmente en un grado mayor a las otras vértebras. Los procesos transversos mantienen una inclinación dorsolateral, pero menos que en las vértebras dorsales.

En vista lateral (Fig. 8.5B, C), solo están presentes la lámina centrodiapofiseal anterior (**acdl**) y la lámina centrodiapofiseal posterior (**pcdl**). La fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal (**prcdf**) es más ancha y profunda que en las últimas vértebras dorsales. Las fosas laterales, ventralmente a los procesos transversos, están ausentes. Sin embargo, hay una fosa poco profunda en la unión entre el arco neural y el cuerpo. Los procesos transversos son robustos. La espina neural se fusiona con la espina neural de la siguiente vértebra.

En vista posterior, el arco neural está parcialmente preservado y fusionado con la segunda vértebra sacra. Las únicas partes visibles son la lámina postzigodiapofiseal (**podl**) derecha, la parte posterior del proceso transversal derecho y la fosa postzigapofiseal centrodiapofiseal (**pocdf**) derecha. Tanto las láminas como las fosas se reducen con respecto a las vértebras dorsales.

En la vista dorsal (Fig. 8.5E), los procesos transversos son lateralmente y anteroposteriormente cortos. A diferencia de las vértebras dorsales anteriores, los procesos transversos son rectangulares. La espina neural se fusiona con la segunda vértebra sacra y mantiene la misma altura dorsoventral de la última vértebra dorsal. La espina neural carece de la expansión mediolateral de la parte dorsal.

2.5. 2ª vértebra sacra

El cuerpo está muy incompleto y muestra una superficie articular anterior dorsoventralmente baja. Solo se preservó la porción izquierda de la superficie anterior del cuerpo, que se fusiona con el cuerpo de la vértebra anterior (Fig. 8.5B-F). En vista posterior, tanto el arco neural como el cuerpo están mal preservados (Fig. 8.5D).

El arco neural de la segunda vértebra sacra está incompleto (Fig. 8.5B-E). Los procesos transversos tienen una morfología y extensión lateral parecida a la primera vértebra sacra, y tienen una ligera inclinación dorsolateral (Fig. 8.5D). Dado que la vértebra sacra está mal conservada, no es posible estimar el grado de neumaticidad. Sin embargo, no muestra indicios de neumaticidad dorsalmente a los procesos transversos. En el lado derecho (Fig. 8.5C), una porción de la costilla sacra está fusionada con el proceso transversal, y juntos están posicionados anteriormente.

En vista dorsal (Fig. 8.5E), los procesos transversos se proyectan lateralmente, como en la primera vértebra sacra. La espina neural se conserva solo en su parte

anterior, está fusionada con la espina neural anterior y es dorsoventralmente baja. Al igual que la primera vértebra sacra, carece de la expansión transversal de la parte dorsal de la espina neural.

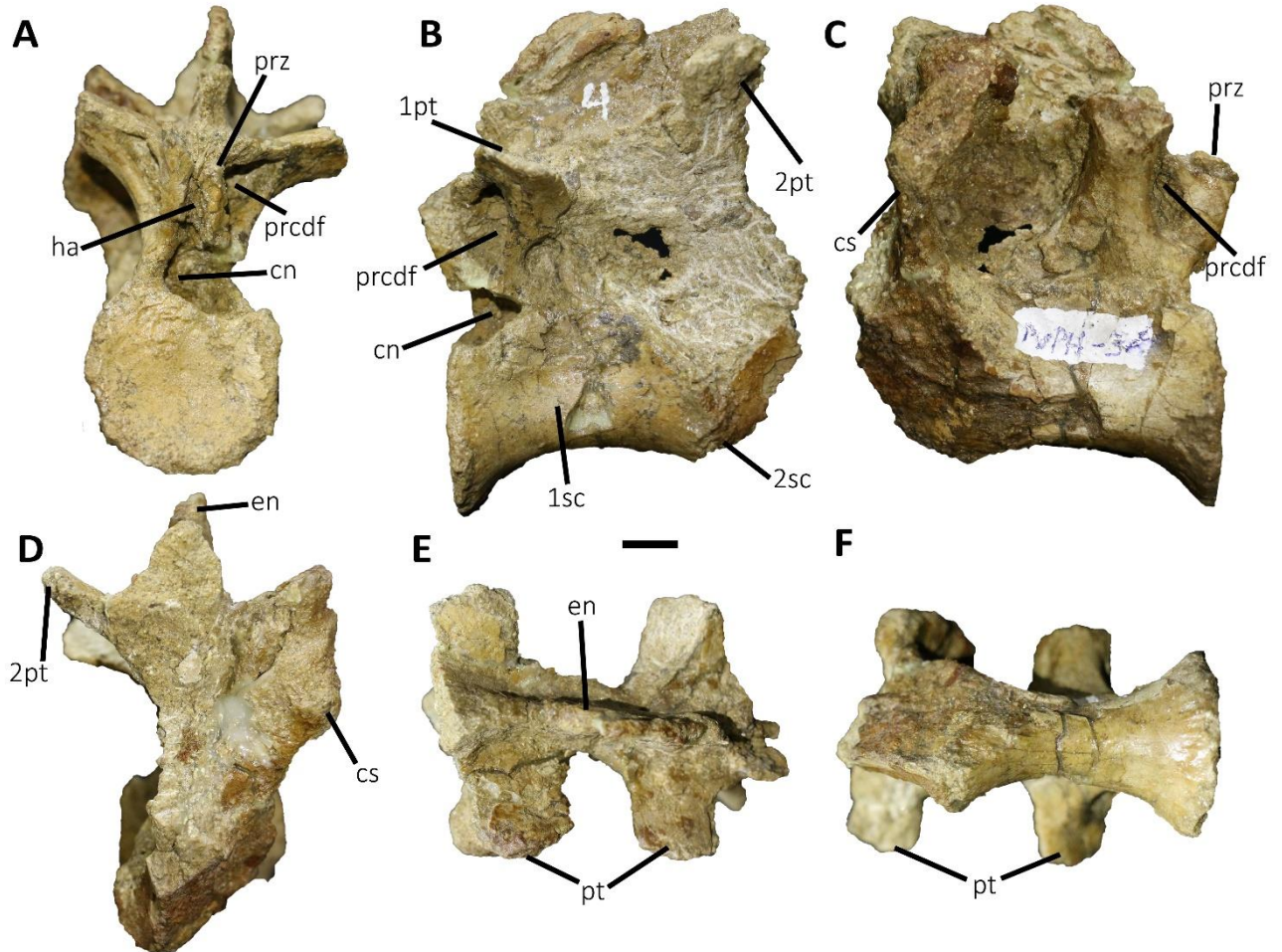


Figura 8.5. *Huinculsaurus montesi*, holotipo, MCF-PVPH-36/04-05. Primera y segunda vértebra sacra en vista anterior (A), lateral izquierda (B), lateral derecha (C), posterior (D), dorsal (E), y ventral (F). Escala: 1 cm.

3. Discusión

Huinculsaurus tiene una combinación única de estados de carácter, que lo diferencian de cualquier otro terópodo, como por ejemplo: faceta articular de las prezigapófisis estrecha transversalmente (siendo dos veces más larga que ancha), y prezigapófisis más altas que la longitud anteroposterior de la faceta articular (con un proceso ventral). Sin embargo, también otros terópodos muestran facetas articulares de

las prezigapófisis largas, como *Herrerasaurus* (Novas, 1994), *Eoabelisaurus* (Pol y Rauhut, 2012; MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), y *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013). Dicha condición difiere de una faceta articular más cuadrada observada en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCH-PV 48). Prezigapófisis altas dorsoventralmente con un proceso ventral también se pueden observar en *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCH-PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Finalmente, *Huinculsaurus* comparte con *Ceratosaurus*, *Sinraptor* y *Allosaurus* en tener las facetas articulares de las prezigapófisis inclinadas dorsomedialmente (Madsen, 1976; Currie y Zhao, 1993; Madsen y Welles, 2000), difiriendo otros abelisauroides como (e.g. *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Ilokelesia*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*) donde están inclinadas dorsolateralmente.

Las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores de *Huinculsaurus* son bajas dorsoventralmente y estrechas transversalmente respecto a otros abelisáuridos, pareciéndose a la condición presente en *Dilophosaurus* (Welles, 1984) y *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016). Además, en *Huinculsaurus* el extremo posterodorsal de las espinas neurales presenta un proceso dirigido posteriormente, como en *Dilophosaurus* y *Dahalokely* (Welles, 1984; Farke y Sertich, 2013), aunque no llegan a tener el desarrollo de la condición observada en *Viavenator* (MAU PV LI 530). Sin embargo, *Huinculsaurus* carece del proceso anterior del extremo dorsal en las espinas neurales, observado en *Dahalokely* y *Viavenator* (Farke y Sertich, 2013; MAU PV LI 530).

El proceso transversal tiene un contorno en forma de “D” como en *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990),

Skorpiovenator (MMCh PV 48) y *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), diferente de un contorno triangular de *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) y otros neoterópodos (e.g. Raath, 1977; You et al., 2014) o rectangular de los tetanuros (e.g. Brochu, 2003; Coria y Currie, 2016). Las vértebras dorsales posteriores de *Huinculsaurus* tienen las parapófisis proyectada muy lateralmente respecto el arco neural, como en otros abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Dahalokely*, *Carnotaurus*). Dichas parapófisis están también proyectada anteriormente y visibles por debajo de los procesos transversos en vista dorsal, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Viavenator* (MAU PV LI 530). *Huinculsaurus* muestra una condición peculiar de la lámina centroparapofiseal anterior siendo muy desarrollada lateralmente, tomando una forma de ala. En *Huinculsaurus* la lámina centroparapofiseal posterior está desarrollada y es subhorizontal como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Viavenator* (MAU PV LI 530), pero diferente de *Skorpiovenator* (MMCH-PV 48) donde está inclinada posteroventralmente y de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde es una cresta poco desarrollada. La lámina centroparapofiseal anterior está inclinada anteroventralmente como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), pero distinto de una lámina subvertical en *Skorpiovenator* (MMCH-PV 48), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La presencia de una lámina accesoria que separa en dos la fosa parapofiseal centrodiapofiseal es una característica compartida con *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Una lámina postzigodiapofiseal cóncava es una condición compartida entre *Huinculsaurus* y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCH-PV 48), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), y *Viavenator* (MAU PV LI 530), diferente de una lámina recta presente en *Dahalokely* (Farke y

Sertich, 2013), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

Las postzigapófisis de *Huinculsaurus* son más largas anteroposteriormente que anchas mediolateralmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), pero distinta de una postzigapófisis más cuadrangular de *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002) y los abelisáuridos. El hipósforo es muy desarrollado dorsoventralmente con forma de cono invertido, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y algunos tetanuros (e.g. *Sinraptor*, *Condorraptor*, *Tyrannosaurus*). En *Huinculsaurus* se observa una migración dorsal abrupta de la parapófisis en las últimas dos dorsales. De hecho, en la última vértebra dorsal la parapófisis está completamente incluida en la lámina prezigodiapofiseal. Esta condición difiere de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde hay una migración posterior en las últimas tres vértebras dorsales. El contorno triangular de los procesos transversos de la última vértebra dorsal de *Huinculsaurus* se observa también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), contrariamente a un contorno rectangular observado en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Probablemente la última vértebra dorsal de *Huinculsaurus* estaba incluida en el sacro contactando lateralmente los iliones, como en *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

La reducción transversal de los cuerpos de las primeras dos vértebras sacras de *Huinculsaurus* es una condición presente también en *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Skorpioventor* (MMCH-PV 48) y *Carnotaurus*

(MACN-PV-CH 894). Asimismo, la concavidad del margen ventral de los cuerpos sacros es una condición de otros abelisauroideos (e.g. *Carnotaurus*), aunque distinto de un sacro recto de *Rajasaurus* y *Rahiolisaurus* (Wilson et al., 2003; Novas et al., 2010). La relación entre el largo anteroposterior y el alto dorsoventral de los cuerpos de las vértebras dorsales en *Huinculsaurus* es aproximadamente de 1.3, una condición intermedia entre un valor de 1.5 de los noasáuridos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*) y un valor de aproximadamente 1 de los abelisáuridos. La ausencia de forámenes neumáticos en los cuerpos de las vértebras dorsales posteriores es un condición que se observa también en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), que difiere de *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpioventor* (MMCH-PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde si hay forámenes en las vértebras dorsales posteriores.

Según Henning (1966) es importante una comparación morfológica entre individuos semaforontes en la misma etapa ontogenética. Sin embargo, en varios casos se han acuñado nuevos taxones sobre especímenes juveniles (e.g. Sereno et al., 2009; Rauhut et al., 2012; Choiniere et al., 2014). Contrariamente, otros trabajos sobre dinosaurios han remarcado que la inclusión de semaforontes juveniles en análisis cladísticos, se han recuperados en posiciones lejanas de semaforontes adultos. Más precisamente, siempre se han encontrado en posiciones más tempranas (e.g. Tykosky, 2005; Fowler et al., 2011; Tsuihiji et al., 2011; Campione et al., 2013; Currie et al., 2016). Por ende, la inclusión de especímenes juveniles en matrices filogenéticas construidas sobre especímenes adultos puede llevar a equivocaciones a la hora de interpretar los resultados obtenidos. Esto es debido a que los caracteres cambian a lo

largo de la ontogenia, y en algunos casos surgen tardíamente en la ontogenia. Para obviar a este problema, los paleontólogos han tomados dos posiciones distintas a la hora de hacer inferencias filogenéticas sobre un espécimen juvenil: 1) tomando en cuenta las apomorfías de los grupos superiores presentes en el espécimen e incluirlo en el taxón menos inclusivo (e.g. Dal Sasso y Signore, 1998; Tsuihiji et al., 2011); 2) incluir el espécimen en un análisis filogenético, codificando como dato perdido los caracteres considerados que cambian a lo largo de la ontogenia (e.g. Choiniere et al., 2014). La identificación de caracteres que varían a lo largo de la ontogenia permite eliminarlos de la base de datos como mencionado en el punto 2, codificarlos como datos perdidos. En este sentido, son varios los trabajos que han propuestos series de caracteres que muestran cambios en la secuencia ontogenética (e.g. Varricchio, 1997; Bever y Norell, 2009; Wang et al., 2017).

Si bien hay evidentes diferencias morfológicas entre *Huinculsaurus* e *Ilokelesia*, se puede tomar en consideración que dichas diferencias reflejan el temprano estadio ontogenético de *Huinculsaurus*. Sin embargo, Wang et al. (2017) encuentran 78 caracteres que varían a lo largo de la ontogenia y que se excluyen de la base de datos, ninguno de estos caracteres se ubica en las vértebras dorsales. En consecuencia, las diferencias identificadas entre las vértebras dorsales posteriores de *Huinculsaurus* e *Ilokelesia* estarían reflejando una diferenciación filogenética más que ontogenética. Además, Wang et al. (2017) encuentran que a la hora de considerar cada estadio ontogenético de *Limusaurus* como un OTU independiente, el resultado final del análisis agrupa todos juntos como un grupo monofilético. El mínimo efecto de la ontogenia sobre la filogenia observada en *Limusaurus*, fue explicado por Wang et al. (2017) porque este taxón es de tamaño pequeño con un ciclo ontogenético posiblemente breve respecto a grandes terópodos, donde hay ontogenias más largas y el mismo tamaño

escala a varias órdenes de magnitud a lo largo de la ontogenia misma. Si tomamos en cuenta esta última inferencia, otra razón por la cual *Huinculsaurus* es un taxón válido y distinto de *Ilokelesia* es la posible relación filogenia/ontogenia en este último. Si *Huinculsaurus* fuera un semaforonte juvenil de *Ilokelesia* debería posicionarse filogenéticamente cerca éste (considerado un subadulto o adulto debido a la fusión de la sutura neurocentral en la vértebras), tal como en *Limusaurus*, y diferente a los grandes terópodos como los tiranosáuridos (Fowler et al., 2011; Tsuihiji et al., 2011). Esta similitud entre *Ilokelesia* y *Limusaurus* procede primero de una cercanía filogenética entre los dos taxones, y también porque *Ilokelesia* es un terópodo con un tamaño medio de aproximadamente 5 metros de longitud (Grillo y Delcourt, 2017), más cercano a *Limusaurus* que alcanzaba aproximadamente los dos metros que a los grandes tiranosáuridos que alcanzaban hasta los 13 metros.

Tres filogenias distintas, las dos publicadas por Baiano et al. (2020a) y la propuesta en esta Tesis Doctoral recuperan a *Huinculsaurus* filogenéticamente lejos de *Ilokelesia*. En los primeros dos análisis se lo recupera como un posible Noosauridae elaphrosaurino. En esta Tesis Doctoral, *Huinculsaurus* se recupera como un Abelisauroida temprano con una posibilidad mayor de ser un Noosauridae que un taxón hermano de *Ilokelesia*. Este resultado, más las características morfológicas de *Huinculsaurus* confirman las diferencias con el coetáneo abelisáurido, siendo poco parsimonioso considerarlo un ejemplar juvenil de *Ilokelesia* (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA).

CAPÍTULO 9-REVISIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS ARGENTINOS

1. Introducción

En este capítulo se describirán distintos abelisaúridos que se han podido estudiar en primera persona. La parte descriptiva resulta ser una ampliación de lo descrito previamente, con nuevas y más amplias comparaciones. Cuando hizo falta, se enmendó la diagnosis original, proponiendo nuevos caracteres y eliminando aquellos que actualmente tienen una más amplia distribución dentro de Abelisauridae.

ABELISAURUS COMAHUENSIS

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroidea (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Abelisauridae Bonaparte y Novas, 1985 *sensu* Wilson et al. (2003)

Carnosaurinae Sereno, 1998 *sensu* Sereno (1998)

Brachyrostra Canale, Scanferla, Agnolin y Novas, 2009 *sensu* Canale et al. (2009)

Furileosauria Filippi, Méndez, Juárez-Valieri y Garrido, 2016 *sensu* Filippi et al. (2016)

Abelisaurus Bonaparte y Novas, 1985

Abelisaurus comahuensis Bonaparte y Novas, 1985

1.1. Holotipo

El holotipo de *Abelisaurus comahuensis* MPCA PV 11098 está constituido por un cráneo parcialmente preservado (Fig. 9.1).

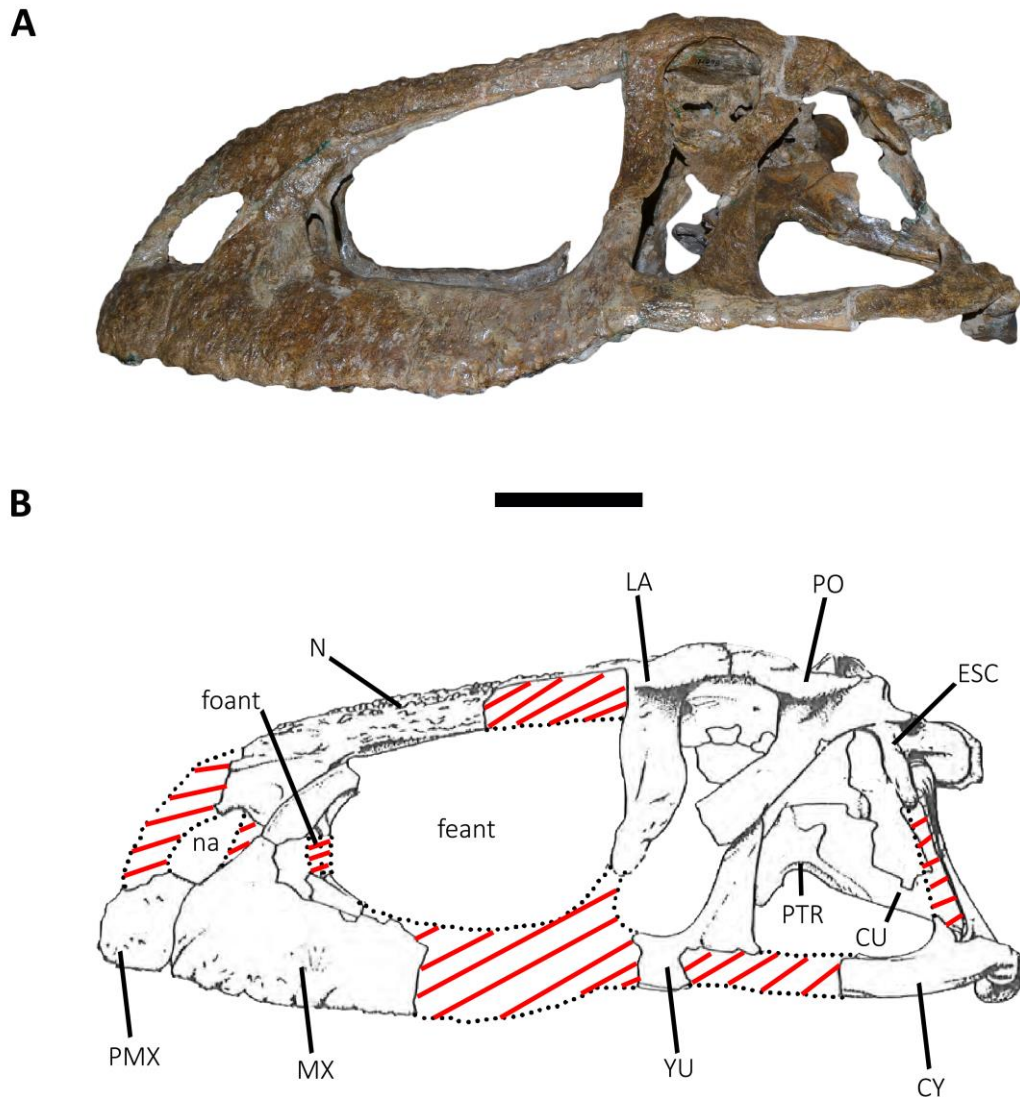


Figura 9.1. *Abelisaurus comahuensis*, holotipo, MPCA PV 11098. Cráneo en vista lateral izquierda (A), y dibujo interpretativo (B) (modificado de Bonaparte y Novas, 1985). Las líneas rojas indican las partes reconstruidas. Escala: 10 cm.

1.2. Diagnosis original

Bonaparte y Novas (1985) diferencian *Abelisaurus comahuensis* de otros terópodos por ser un Carnosauria de gran porte, con cráneo alto, alargado, ampliamente fenestrado, con rugosidades prominentes en los nasales. Con abertura preorbitaria

proporcionalmente más grande que en Tyrannosauridae y los restantes carnosaurios cretácicos y jurásicos; abertura preorbitaria adicional pequeña ubicada en el borde anterior de la depresión preorbitaria; región interorbitaria más ancha que en los restantes carnosaurios, y con contacto lateral externo de lacrimales y postorbitales formando una especie de alero orbitario; abertura orbitaria muy alta, con el yugal bajo, y con la órbita propiamente dicha muy enmarcada por el postorbital y el lacrimal formando una circunferencia apenas abierta ventralmente, recordando en parte la condición existente en *Tyrannosaurus rex*; escamoso proyectado hacia atrás casi horizontalmente, con su proceso para el cuadradoyugal dirigido ventralmente y no hacia adelante como en Tyrannosauridae, recordando la condición de *Ceratosaurus*, y en menor grado la de *Allosaurus*; cuadrado bastante más largo que en Tyrannosauridae, comparable a *Ceratosaurus*; abertura infratemporal muy amplia en ambos sentidos, notablemente mayor que en Tyrannosauridae, recordando otra vez a *Ceratosaurus*; aberturas supratemporales muy cortas axialmente; rama horizontal del maxilar extensa, provista de dientes anchos y muy comprimidos lateralmente; caja craneana comparable a la de *Piatnitzkysaurus* en los conspicuos procesos aliformes de los lateroesfenoides, y en la marcada constricción transversal del parabasiesfenoides.

1.3. Procedencia geográfica y estratigráfica

Abelisaurus comahuensis procede de las canteras de arena en las proximidades del Lago Pellegrini, Departamento de General Roca, Provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 9.2).

Originalmente, Bonaparte y Novas (1985) consideraron que los estratos portadores de *Abelisaurus comahuensis* correspondían a la Formación Allen y por ende fueron datados como Maastrichtiano temprano. Posteriormente, Heredia y Salgado

(1999) analizando los niveles aflorantes sobre todo en la zona del Lago Pellegrini (Provincia de Río Negro, Argentina) y de Cinco Saltos (Provincia de Río Negro, Argentina), concluyeron que pertenecen a la Formación Anacleto (Formación Rio Colorado en Heredia y Salgado, 1999) y por ende al Campaniano inferior (aunque ver Delaloye y Garrido, 2017).

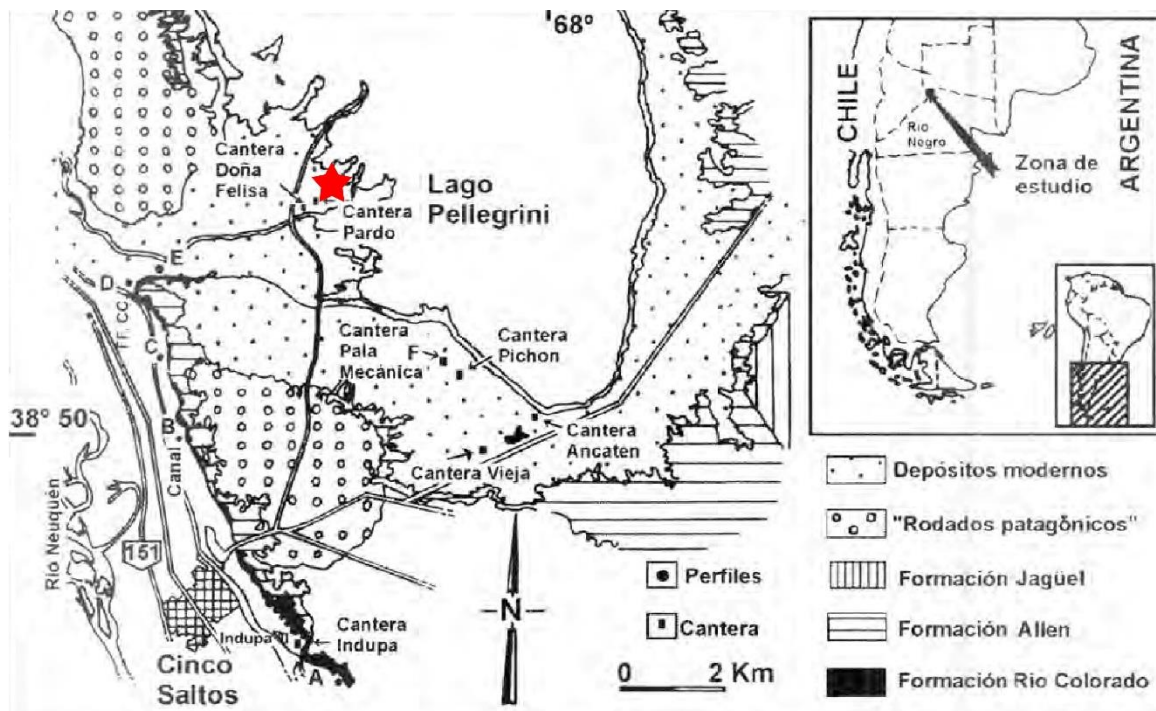


Figura 9.2. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Abelisaurus comahuensis* indicada con una estrella roja. Modificado de Heredia y Salgado (1999).

2. Comentarios

Debido a la escasez de abelisáuridos conocidos en aquel entonces (y de terópodos gondwánicos en general), Bonaparte y Novas (1985) compararon *Abelisaurus* principalmente con taxones de gran tamaño de otros grupos, y algún otro celurosaurio. En el mismo trabajo estos autores reconocen las diferencias entre *Abelisaurus* y cualquier otro terópodo, y en consecuencia acuñan una nueva familia para dicho taxón, Abelisauridae. Sucesivamente, distintos trabajos ampliaron la comparación de

Abelisaurus con nuevos abelisáuridos que se fueron descubriendo en el siglo 21 (e.g. Coria, 2007; Novas, 2009).

2.1. Cráneo

Ambos premaxilares se preservaron parcialmente (Fig. 9.3A, B; Fig. 9.4A). El cuerpo del premaxilar es rectangular en vista lateral, siendo más alto dorsoventralmente que largo anteroposteriormente, tal como en otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*). La fosa de la narina externa tiene un extensión dorsoventral parecida a la observada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), pero diferente a *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) en el cual es mucho más profunda. La superficie externa del cuerpo del premaxilar es rugosa, con la presencia de forámenes y pequeños tubérculos. El premaxilar porta cuatro alvéolos, distinto de *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) y *Torvosaurus* (Britt, 1991) que tienen tres, o *Allosaurus* (Madsen, 1976) y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) que tienen cinco. Ambos premaxilares están íntimamente fusionados en la sínfisis (Fig. 9.4A). Este carácter no se observa en ningún ceratosaurio donde se conoce el premaxilar (e.g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*, *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69).

Los maxilares son muy fragmentarios, siendo el izquierdo el mejor preservado (Fig. 9.3A, B). En general, el maxilar es largo anteroposteriormente como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y diferente de los maxilares cortos anteroposteriormente observados en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 298), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Dicho desarrollo anteroposterior implica que también la fenestra antorbital sea larga, tal como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y diferente de la fenestra antorbital reducida anteroposteriormente de *Ekrixinatosaurus*

(MUCPv 298), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247. En *Abelisaurus* el proceso anterior del maxilar es alto y reducido como en otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*), y diferente del maxilar de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), donde el proceso anterior es casi ausente. Además, en *Abelisaurus* el maxilar participa en la narina externa, condición que no ocurre en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). *Abelisaurus* muestra una fosa antorbital reducida, condición que se observa también en algunos abelisáuridos como *Rugops* (Serenio et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, pero difiere de otros abelisáuridos como *Tralkasaurus* (Cerroni et al., 2020a) donde hay una fosa antorbital que se expande posteriormente. El borde ventral del maxilar de *Abelisaurus* es levemente convexo, como en otros abelisáuridos (e.g. *Skorpiovenator*, *Majungasaurus*, *Carnotaurus*) y difiere del borde fuertemente convexo del maxilar de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Bonaparte y Novas (1985) estiman que el maxilar de *Abelisaurus* poseía 12 o 13 alvéolos. Si este fuera el caso, sería una condición parecida a la de *Carnotaurus* (12 dientes) pero diferente de *Rugops* (18 dientes), *Majungasaurus* (17 dientes), *Ekrixinatosaurus* (16 dientes), *Skorpiovenator* (16 dientes) y *Aucasaurus* (14 o 15 dientes). La ornamentación de los maxilares es parecida a la de otros abelisáuridos, con la presencia de forámenes y rugosidades.

Los nasales de *Abelisaurus* se preservaron casi completos, careciendo solamente de los extremos anteriores (Fig. 9.3A, B; Fig. 9.4A). Ambos nasales están fusionados entre sí (Fig. 9.4A) y no se observa la sínfisis internasal como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), pero diferente de *Rugops* (Serenio et al., 2004),

Skorpiovenator (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), en donde los nasales no están fusionados. Además, la superficie externa de los nasales de *Abelisaurus* es fuertemente convexa transversalmente, tal como se observa en algunos abelisáuridos como *Majungasaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, pero diferente a *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Rugops* (Sereno et al., 2004) donde la superficie externa de los nasales es transversalmente cóncava. En vista dorsal, los nasales tienen un contorno triangular como en *Rugops* (Sereno et al., 2004) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), pero diferente a *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde son más bien rectangulares. Posteriormente, los nasales de *Abelisaurus* contactan los frontales mediante una articulación de tipo interdigitada (Fig. 9.5A, B), diferente de una articulación en forma de “U” observada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) o en forma de “V” presente en *Rugops* (Sereno et al., 2004). La ornamentación de los nasales de *Abelisaurus* difiere levemente de otros abelisáuridos dado que la superficie es rugosa, tiene surcos, depresiones y tubérculos muy pronunciados, algunos con una terminación puntiaguda. *Abelisaurus* carece de la serie de forámenes que están presentes en *Rugops* (Sereno et al., 2004), *Skorpiovenator* (Cerroni et al., 2020b) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

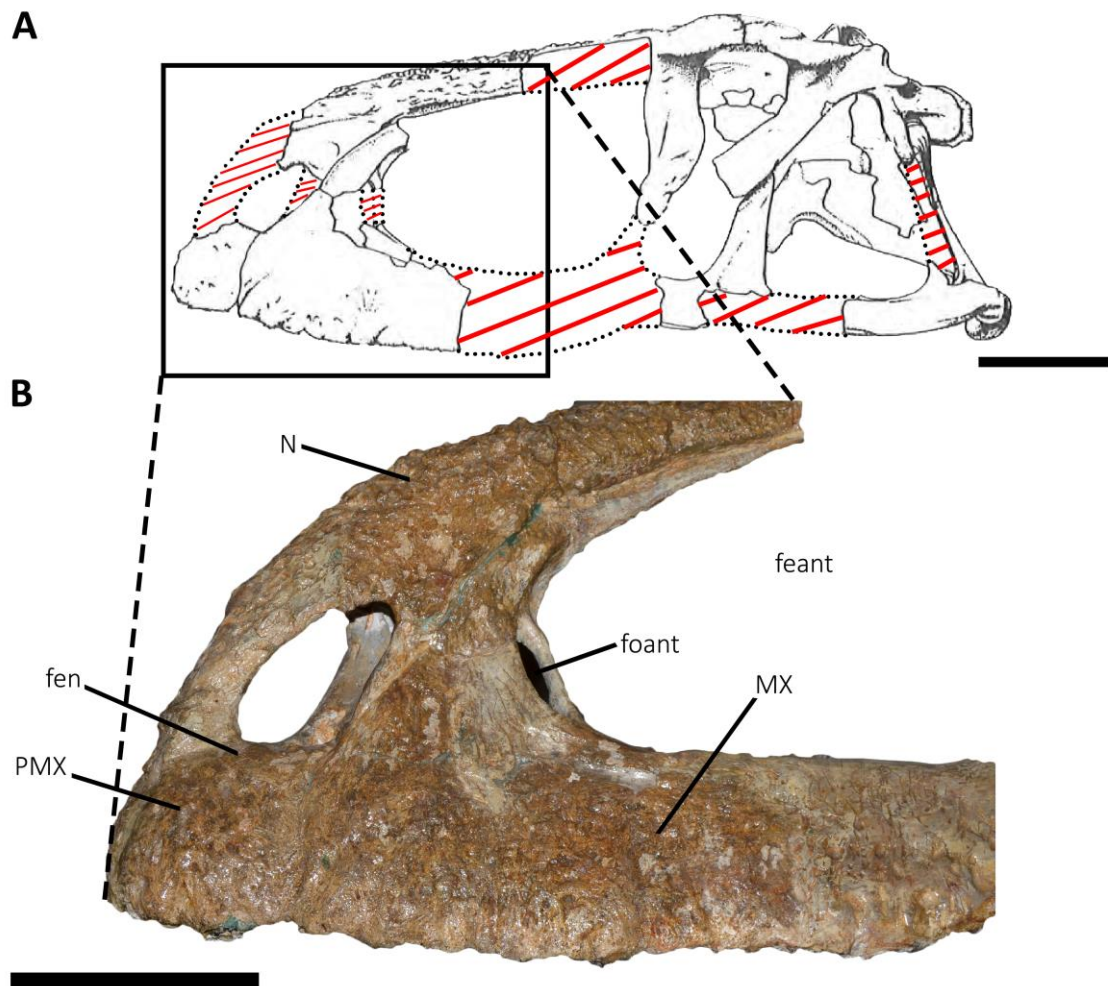


Figura 9.3. *Abelisaurus comahuensis*, holotipo, MPCA PV 11098. Cráneo en vista lateral izquierda (A) (dibujo interpretativo modificado de Bonaparte y Novas, 1985), y detalle del rostro (B). Las líneas rojas indican las partes reconstruidas. Escalas: 10 cm.

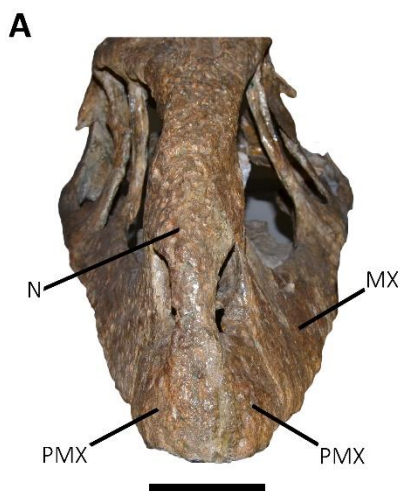


Figura 9.4. *Abelisaurus comahuensis*, holotipo, MPCA PV 11098. Cráneo en vista anterior (A). Escala: 10 cm.

El lacrimal tiene un contorno de “L” invertida dado que la rama anterior está poco desarrollada (Fig. 9.5A, B), tal como en *Rugops* (Serenó et al., 2004),

Majungasaurus (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48),

Aucasaurus (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En la región dorsolateral se observa una repisa supraorbital que se conecta con el postorbital. El foramen que conecta con el receso lacrimal está oculto lateralmente por la lámina lateral. Posteriormente contacta al postorbital, excluyendo el frontal de la cavidad orbital, como en otros abelisáuridos (e.g. *Rugops*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*), los carcarodontosáuridos y los tiranosáuridos (Gauthier, 1986; Sereno et al., 1996), y diferente de otros ceratosaurios donde el frontal es parte de la órbita (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Limusaurus*). El borde anterior de la rama ventral es levemente cóncavo, diferente del borde sinusoide observado en *Rugops* (Sereno et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Se observa un proceso suborbital, que da una forma sinusoidal al borde posterior de la rama ventral del lacrimal, como en *Rugops* (Sereno et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), pero diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), donde dicho proceso es muy reducido. En vista dorsal (Fig. 9.6A, B), el lacrimal tiene un contorno triangular, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La ornamentación de la superficie externa se observa mayoritariamente en la zona dorsal donde hay rugosidades y pequeños surcos. En la superficie lateral de la rama ventral se pueden observar unos surcos que probablemente son las marcas de vasos sanguíneos, como en *Rugops*, *Majungasaurus* y *Carnotaurus* (Porter y Witmer, 2020).

El postorbital de *Abelisaurus* presenta el típico contorno en forma de “C” (Fig. 9.5A, B), con una rama escamosa poco desarrollada. Dicha morfología es típica de algunos abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*, *Carnotaurus*), pero diferente de otros ceratosaurios como *Ceratosaurus*

(Gilmore 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al. 2011) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), donde la rama escamosa es tan larga como la rama lacrimal. Lateralmente, en el extremo dorsal del postorbital de *Abelisaurus* se observa la repisa supraorbital que conecta con el lacrimal, como en otros abelisáuridos (e.g. *Arcovenator*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*). Sin embargo, carece de la protuberancia dorsal presente en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH-236). *Abelisaurus* tiene una rama yugal del postorbital con una longitud dorsoventral mayor que el largo anteroposterior del conjunto rama lacrimal + rama escamosa. Dicha condición se observa en ceratosaurios tempranos como *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), pero difiere de otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*, *Carnotaurus*), donde hay una condición invertida. *Abelisaurus* carece de una fosa en la parte ventrolateral de la rama yugal, contrariamente a *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde hay un evidente escalón y fosa. Tal como otros huesos de la parte anterior del cráneo, el postorbital presenta una superficie rugosa tanto dorsalmente que lateralmente.

El escamoso tiene forma trirradiada y tiene una orientación en el espacio casi vertical (Fig. 9.5A, B), con poca participación en la fenestra supratemporal (Fig. 9.6A, B). Esta condición se observa en otros abelisáuridos como *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y difiere de *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde hay una mayor

participación. La rama postorbital presenta una escotadura donde encaja la rama escamosa del postorbital. La rama cuadradoyugal se dirige ventralmente, y se desconoce si, como en otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*), contactaba el cuadradoyugal. Dorsalmente (Fig. 9.6A, B), el escamoso formaba el extremo lateral de la cresta nucal mediante un proceso medial (Bonaparte y Novas, 1985). La rama posterior presenta un cótilo orientado posteroventralmente, parcialmente expuesto lateralmente, para el cóndilo dorsal del cuadrado. Medialmente, la rama posterior contacta el proceso paraoccipital. *Abelisaurus* parece tener una leve fosa en la superficie lateral como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

El yugal en *Abelisaurus* es muy fragmentario (Fig. 9.5A, B), preservándose solamente parcialmente el izquierdo. Sin embargo, presenta algunas características que comparte y difiere de otros abelisáuridos. La parte del cuerpo del yugal preservada es baja dorsoventralmente, pareciéndose a lo que se observa en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), y diferente del yugal dorsoventralmente alto observado en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El fragmento de la rama maxilar preservada hace presuponer que no tenía la inclinación anterodorsal observada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pareciéndose más a la condición observada en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Dicha inferencia se basa sobre la orientación horizontal del borde ventral a la órbita de este fragmento, diferente de un borde ventral fuertemente inclinado dorsalmente observado en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La rama postorbital es baja y el contacto con el postorbital es reducido (Fig. 9.5A, B), como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer,

2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente del extenso contacto presente en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990).

El cuadradoyugal está preservado parcialmente (Fig. 9.5A, B), dado que perdió el extremo anterior de la rama yugal y la rama escamosa. Sin embargo, por la conformación y la posición de los otros huesos aledaños al cuadradoyugal (e.g. yugal, escamoso) parece que la rama yugal era más larga de la rama escamosa. Esta condición se observa también en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y difiere de *Ceratosaurus* (UMNH VP 5278), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde ambas ramas tienen aproximadamente el mismo tamaño. La porción preservada de la rama yugal también hace presuponer que se iba estrechando anteriormente de manera leve, diferente del contorno fuertemente rectangular observado en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Posteriormente, el cuadradoyugal tiene un reducido proceso con contorno rectangular, como en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Allosaurus* (AMNH 8444) y diferente del proceso más desarrollado de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) o del proceso reducido de forma triangular observado en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La superficie externa del cuadradoyugal no presenta ornamentación, como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) donde se pueden observar que la superficie es rugosa. Si bien es parcialmente visible el contacto con el cuadrado, la sutura tiene un alto grado de obliteración (Fig. 9.7), dicha característica se observa también en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y difiere de un cuadradoyugal no fusionado con el cuadrado de *Ceratosaurus* (UMNH VP 5278), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus*

(Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

El cuadrado de *Abelisaurus* es alto dorsoventralmente (Fig. 9.7) y con una leve concavidad posterior, como en otros abelisáuridos donde se conoce dicho hueso (e.g. *Majungasaurus*, *Ilokelesia*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*) y diferente del cuadrado de *Noasaurus* (Bonaparte y Powell, 1980) que muestra una concavidad más acentuada y de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) donde este hueso es sigmoideo. Tal como en otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*), el cuerpo del cuadrado de *Abelisaurus* carece de un foramen cuadrático (Fig. 9.7). También carece del proceso puntiagudo presente en la superficie posteroventral del cuerpo del cuadrado de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Medialmente, el ala pterigoidea articula con el pterigoides mediante un extenso contacto (Fig. 9.7). Dicha ala no tiene el grado de desarrollo medial observado en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Ventralmente, los cóndilos tienen tamaño y forma distintos siendo el lateral más pequeño y de forma más ovalada. El surco intercondilar es superficial, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y distinto de *Majungasaurus* (Hendrickx et al., 2015) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde es profundo.

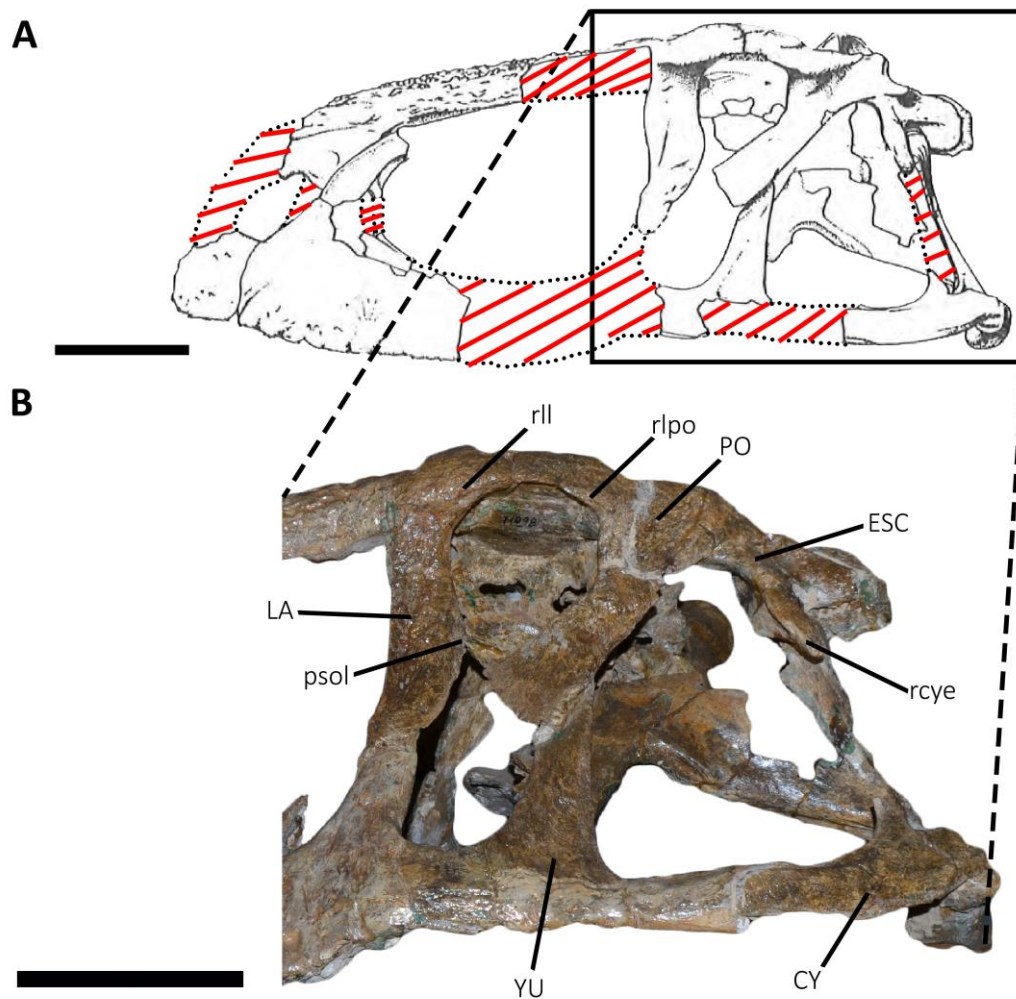


Figura 9.5. *Abelisaurus comahuensis*, holotipo, MPCA PV 11098. Cráneo en vista lateral izquierda (A) (dibujo interpretativo modificado de Bonaparte y Novas, 1985), y región posterior del cráneo en vista lateral (B). Las líneas rojas indican las partes reconstruidas. Escalas: 10 cm.

La caja craneana fue descrita en detalle por Paulina Carabajal (2011a), por ende las descripciones de los huesos de esta zona del cráneo aquí presentadas se restringen a las características más relevantes. Los frontales están fusionados por lo menos externamente formando, una amplia plataforma (Paulina Carabajal, 2011a) (Fig. 9.6A, B), como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Viavenator* (Filippi et al., 2017) y probablemente *Carnotaurus* (Paulina Carabajal, 2011b), diferente de *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294) y *Aucasaurus* donde el contacto parece visible también

externamente (MCF-PVPH-236; Paulina Carabajal, 2011a). Estos últimos forman un contacto interdigitado con los nasales, condición distinta de otros abelisáuridos, donde dicho contacto es más simple (e.g. *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*). *Abelisaurus* carece de la protuberancia central presente en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) o de los cuernos típicos de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Sin embargo, tiene dos abultamientos cercanos a los márgenes laterales (Fig. 9.6A, B), tal como se observa en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), pero diferente de otros abelisáuridos que tienen la superficie dorsal de los frontales planas (e.g. *Skorpiovenator*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*). Como fue mencionado previamente, el frontal no participa en la órbita dado que está excluido por el contacto entre el lacrimal y el postorbital. La fenestra supratemporal es tan ancha como larga y la fosa supratemporal es reducida anteroposteriormente (Fig. 9.6A, B). Dicha condición se observa en todos los Abelisauridae y difiere de los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*) donde hay una fenestra y fosa supratemporal más largas anteroposteriormente. No es posible observar la sutura con el parietal, dado que están fusionados. La ornamentación de la superficie externa presenta surcos, crestas y tubérculos, tal como se observa en otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*).

Ambos parietales están fusionados entre sí (Fig. 9.6A, B; Fig. 9.7). En la parte anterior forman una cresta sagital delgada que separa las fenestras supratemporales (Paulina Carabajal, 2011a), como en todos los abelisáuridos donde se conoce esta región (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*) y diferente de otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*) y los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*) donde la cresta sagital es más ancha. La cresta nucal si bien es alta, no llega a tener el mismo desarrollo dorsal

observado en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La eminencia parietal está bien desarrollada, y se encuentra a una mayor altura respecto a *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Posteriormente (Fig. 9.7), la cresta nugal tiene dos depresiones, una por cada lado, que se observan también en *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

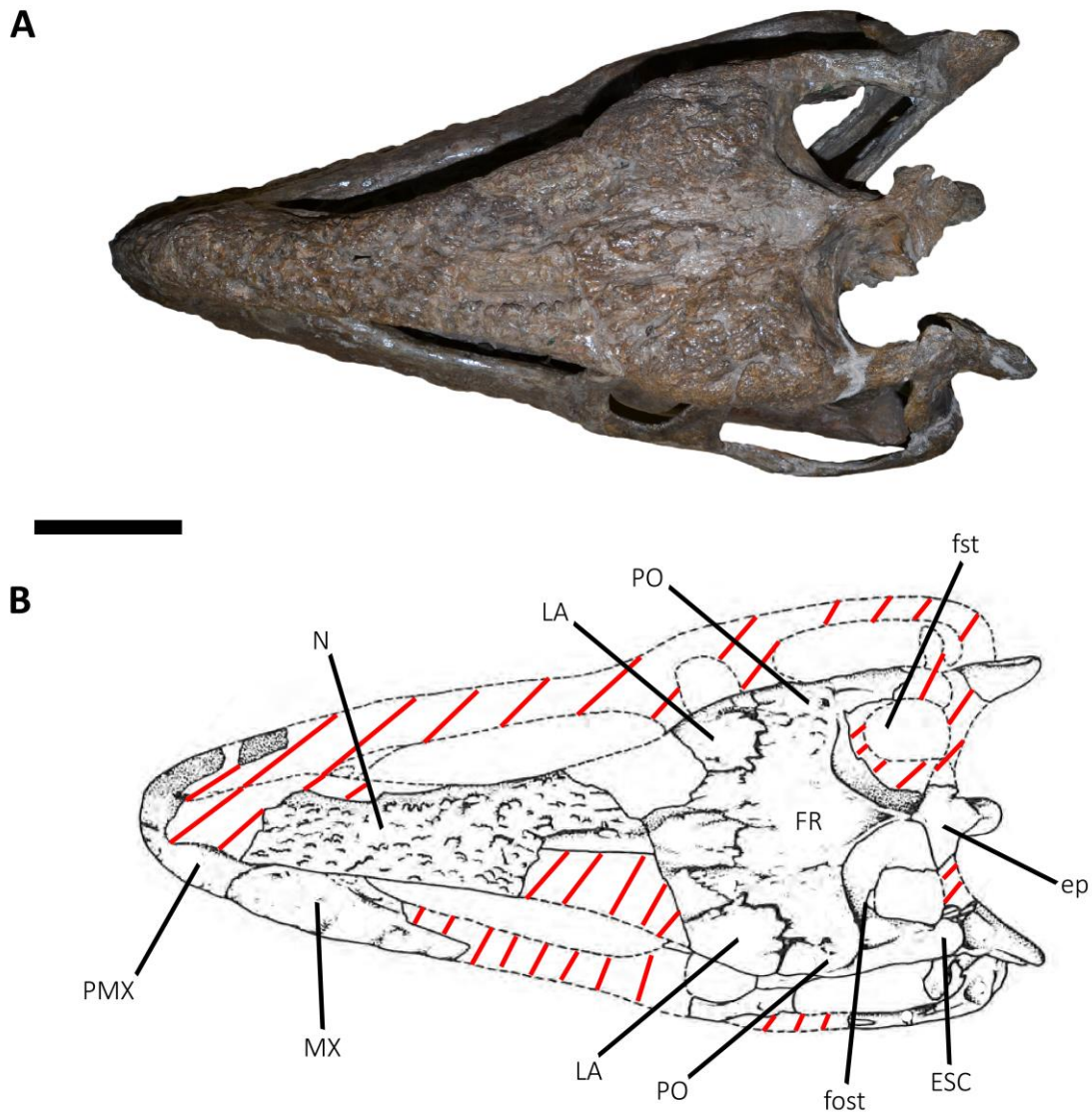


Figura 9.6. *Abelisaurus comahuensis*, holotipo, MPCA PV 11098. Cráneo en vista dorsal (A), y dibujo interpretativo (modificado de Bonaparte y Novas, 1985) (B). Las líneas rojas indican las partes reconstruidas. Escala: 10 cm.

El supraoccipital se preservó casi completamente y está formado por una evidente protuberancia supraoccipital que se ubica en el extremo dorsal (Fig. 9.7), tiene una forma oblonga y se proyecta posteriormente. En esta estructura probablemente se anclaba un tendón medial del *M. transversospinalis capitis* (Snively y Russel, 2007). Ventralmente a dicha estructura se desarrolla una cresta supraoccipital robusta y vertical (Fig. 9.7), que probablemente terminaba a poco centímetros del foramen magnum. Dicha cresta es más ancha anteriormente, en proximidad del parietal. Debido a la fusión con el exoccipital no se puede apreciar si forma la parte dorsal del foramen magnum (Paulina Carabajal, 2011a).

El exoccipital-opistótico están fusionado para formar los procesos paraoccipitales y que en *Abelisaurus* el derecho se preservó por completo (Paulina Carabajal, 2011a) (Fig. 9.7). El proceso paraoccipital es largo, tiene la superficie medial vertical y se agranda dorsoventralmente hacía la parte distal, distinto de los procesos paraoccipitales más reducidos anteroposteriormente, con contorno rectangular y superficie medial proyectada posterodorsalmente observada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El exoccipital forma el borde dorsolateral del foramen magnum y la parte dorsolateral del cuello condilar. Sin embargo, no era parte de la superficie articular del cóndilo, condición similar a la de *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Lateralmente al cuello condilar se observa un receso por cada lado que hospeda al foramen para el Nervio Craneal XII y al foramen metótico. El opistótico junto con el proótico forma la pared lateral de la caja craneana, aunque la sutura entre estos dos huesos está obliterada por fusión (Paulina Carabajal, 2011a).

El basioccipital forma parte del cuello condilar, la base del foramen magnum y el cóndilo occipital (Paulina Carabajal, 2011a) (Fig. 9.7). Este último es esférico, siendo levemente más ancho que alto. En la parte ventral del cuello condilar hay una cresta media anteroposteriormente dirigida, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530) donde hay una fosa. Las túberas basales están fusionadas entre sí (Fig. 9.7), formando una pared vertical. Una cresta media separa dos depresiones laterales, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Distalmente, las túberas están levemente separadas entre sí, con un borde ventral sigmoideo. Esta morfología es parecida a la observada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero distinta de *Viavenator* (MAU PV LI 530) donde las túberas están separadas distalmente de manera más evidente y son divergentes entre sí. Finalmente, *Abelisaurus* carece de la plataforma ósea que se observa en el extremo ventral de las túberas basales de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

El parabasiesfenoides en *Abelisaurus* está fusionado con los huesos que lo delimitan (Paulina Carabajal, 2011a), como en *Viavenator* (MAU PV LI 530). Ventralmente es visible el receso basiesfenoidal que está delimitado anteriormente por los procesos basipterigoideos y posteriormente por las túberas basales (Paulina Carabajal, 2011a). El receso subselar, se ubica anteriormente al receso basiesfenoidal, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Los procesos basipterigoideos están dirigidos lateroventralmente creando un ángulo más abierto respecto al eje vertical de lo observado en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI

530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), donde los procesos basipterigoideos son más verticales.

El proótico, tal como lo menciona Paulina Carabajal (2011a), es fragmentario en ambos lados. Sin embargo, algunos contactos están marcados por algunos forámenes, como por ejemplo el receso columelar que marca el límite entre proótico y opistótico y el foramen del Nervio Craneal V_{2,3} que marca el límite entre el proótico y el lateroesfenoides. Probablemente como en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), en *Abelisaurus* la rama oftálmica del Nervio Craneal V salía por un foramen distinto de lo que salen las rama 2 y 3. El pendiente proótico es laminar y oculta el receso timpánico lateralmente.

El lateroesfenoides es fragmentario en ambos lados. Se aprecia el proceso postorbital que asume una forma rectangular. La sutura con el orbitoesfenoides no es visible dado que están fusionados, y tampoco entre este último y los elementos etmoidales (Paulina Carabajal, 2011a). El septo orbital está osificado, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El septo orbital delimita anteriormente una fenestra interorbital (*fonticulus interorbitalis*; Sampson y Witmer, 2007; Paulina Carabajal, 2011a). Tanto el mesetmoides como el esfenetmoides están fusionados entre sí, y al frontal, orbitoesfenoides y al septo interorbital, como en *Majungasaurus* y *Carnotaurus* (Paulina Carabajal, 2011a). Estos elementos delimitan el tracto olfatorio y los bulbos olfatorios, el mesetmoides mediante un septo internasal, y el esfenetmoides envolviendo tanto el tracto como los bulbos olfatorios (Paulina Carabajal, 2011a).

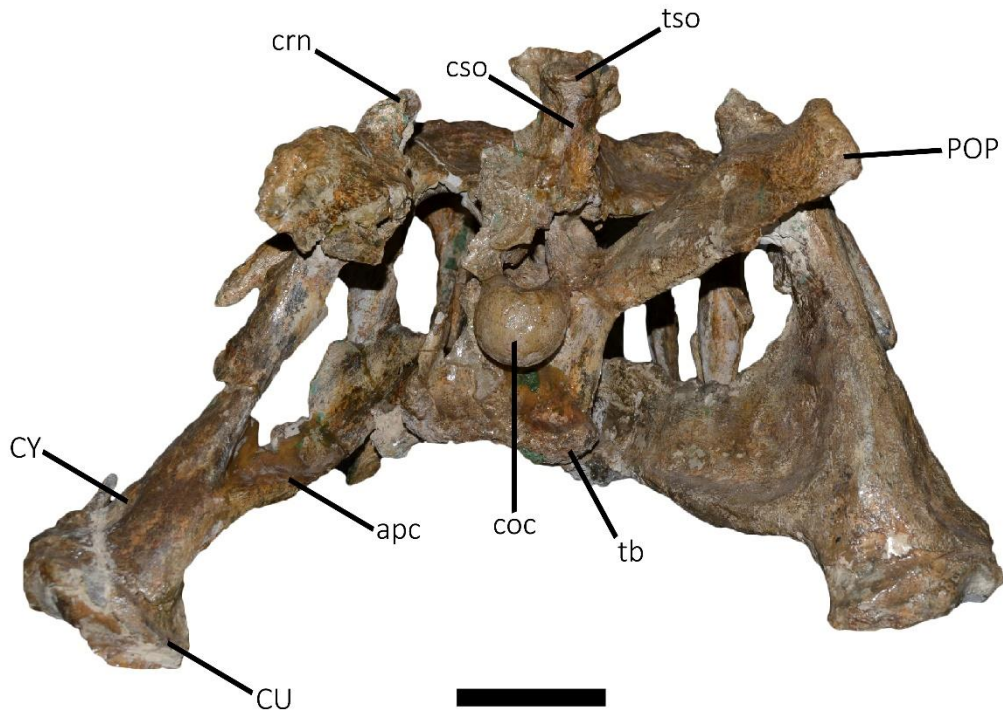


Figura 9.7. *Abelisaurus comahuensis*, holotipo, MPCA PV 11098. Cráneo en vista posterior. Escala: 10 cm.

3. Discusión

Abelisaurus tiene un cráneo anteroposteriormente largo con la fenestra antorbital más larga anteroposteriormente que alta dorsoventralmente, distinto de otros abelisáuridos como *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) que tienen un cráneo más corto anteroposteriormente y más profundo dorsoventralmente. Sin embargo, dicha condición ya no es distintiva de *Abelisaurus*, dado que también *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) posee un cráneo relativamente alargado. Aunque preservada parcialmente, *Abelisaurus* tiene una fenestra promaxilar reducida ubicada en una fosa antorbital pequeña. El lacrimal y el postorbital están en contacto entre sí en vista lateral, creando una repisa supraorbital expuesta lateralmente. Dicha característica se observa en otros abelisáuridos como

Majungasaurus (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

Si bien parcialmente preservado, el yugal de *Abelisaurus* difiere de la morfología observada en otros abelisáuridos. De hecho, el fragmento de yugal derecho preservado es bajo dorsoventralmente en relación con la órbita. Dicha condición es típica de varios ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*), pero difiere de varios abelisáuridos como *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde la parte del yugal ventral a la órbita es proporcionalmente más profunda dorsoventralmente. Sin embargo, la articulación entre el yugal y postorbital es más parecida a la condición observada en los abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*) donde hay un contacto reducido respecto a otros terópodos (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Sinraptor*). Finalmente, la inclinación anterior de la rama yugal del postorbital de *Abelisaurus* procura que se forme un proceso intraorbital que casi divide en dos la órbita. A pesar que esta morfología está presente también en algunos tetanuros (e.g. *Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus*) y levemente menos evidente en los carcarodontosáuridos (e.g. *Giganotosaurus*, *Carcharodontosaurus*), otros abelisáuridos como *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) muestra la misma morfología que *Abelisaurus*. El escamoso de *Abelisaurus* tiene una rama ventral en forma de varilla y casi vertical (no se puede saber si contactaba con el cuadradoyugal), tal como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

Bonaparte y Novas (1985) mencionan en la diagnosis un cuadrado muy alto, más que los Tyrannosauridae y parecido a *Ceratosaurus*. Hoy día sabemos que un cuadrado muy largo dorsoventralmente se observa también en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). También una amplia fenestra infratemporal fue considerada como diagnóstica de *Abelisaurus* (Bonaparte y Novas, 1985), condición que los mismos autores mencionan como parecida a *Ceratosaurus*, y que también se puede observar en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (Ratsimbaholison, et al., 2016). Las fenestras supratemporales en *Abelisaurus* son muy reducidas anteroposteriormente, condición considerada peculiar por Bonaparte y Novas (1985). Otros abelisáuridos como *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) tienen la misma condición. En conclusión, la rama posterior del maxilar de *Abelisaurus*, si bien fragmentaria, parece tener un importante desarrollo anteroposterior. No obstante, dicha condición se observa también en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y por ende podría ser una condición apomórfica del grupo formado por estos dos taxones.

El descubrimiento de distintos nuevos abelisáuridos permite comparar más exhaustivamente *Abelisaurus* con otros taxones de la familia. Dicha comparación ha permitido detectar una distribución más amplia de ciertos caracteres de la diagnosis original. Sin embargo, hay estados de caracteres o un conjunto de estos que se observan solamente en *Abelisaurus*. La ornamentación de los huesos dérmicos del cráneo es típico de los abelisáuridos, que se despliega mediante rugosidades, surcos y crestas. En este sentido, *Abelisaurus* tiene una ornamentación peculiar sobre todo en la superficie externa de los nasales, con la presencia de numerosos tubérculos pequeños. Otra

característica peculiar de *Abelisaurus* es la fusión, por lo menos externa, de los nasales, condición ausente en todos los abelisáuridos de América del Sur (Brachyrostra) pero presente en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). Los frontales de *Abelisaurus* mantienen contacto con los nasales, prefrontales, postorbitales, lacrimales y parietales. No obstante, la sutura entre los frontales y los primeros tres huesos es interdigitada, distinta a la de otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*, *Carnotaurus*) donde dicha sutura es simple. En *Abelisaurus* se preservó solamente el proceso paraoccipital derecho, mostrándose alargado anteroposteriormente y orientado verticalmente respecto al eje horizontal. Sin bien este último carácter podría ser el resultado de deformación, ningún otro abelisáurido tiene un proceso tan largo, siendo en *Abelisaurus* más de 4 veces el ancho transversal del foramen magnum.

Abelisaurus se diferencia de otros abelisáuridos por un conjunto de estados de carácter simplesiomórficos y apomórficos exhibidos por algunos huesos del cráneo, y que solamente ocurren en este taxón. La fusión de los premaxilares, por lo menos en la superficie externa, es una condición que en los ceratosaurios donde se conocen estos huesos solamente ocurre en *Abelisaurus*. El yugal tiene una rama maxilar baja dorsoventralmente recordando a terópodos no abelisáuridos (e.g. *Ceratosaurus*, *Coelophysis*, *Allosaurus*), condición simplesiomórfica dentro de Abelisauridae dado que los taxones de esta familia tienen un yugal muy alto. Sin embargo, de manera apomórfica el yugal mantiene un contacto reducido con el postorbital, tal como ocurre en los abelisáuridos como *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator* y *Carnotaurus*. También el postorbital muestra estados de carácter plesiomórficos y apomórficos. De hecho, la longitud dorsoventral de la rama yugal es mayor que la longitud anterodorsal de la región dorsal, como se observa en la mayoría de los terópodos con excepción de

los abelisáuridos donde estos dos parámetros son parecidos, o hay una mayor longitud anteroposterior de la región dorsal. No obstante, la rama yugal está inclinada anteriormente creando un evidente proceso intraorbital, tal como otros abelisáuridos (y los tiranosáuridos) y ausente en otros terópodos.

Bonaparte y Novas (1985) cuando describieron *Abelisaurus* lo compararon con grandes terópodos laurásicos (e.g. *Ceratosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Segnosaurus*, *Therizinosaurus*, *Dromaeosaurus*). Al mismo tiempo, estos autores acuñan la familia Abelisauridae que incluía a *Abelisaurus* como género monotipo. En 1988, Buffetaut y colaboradores describieron un maxilar del Maastrichtiano de Francia remarcando algunas afinidades entre éste y *Abelisaurus*. Posteriormente, en la descripción ampliada de *Carnotaurus sastrei* (Bonaparte et al., 1990) los autores comparan esa forma con *Abelisaurus*, llegando a la conclusión que pertenecen a la misma familia. Al año siguiente, Bonaparte (1991) utilizó a *Abelisaurus*, en conjunto con *Carnotaurus*, como especies de referencia para definir los estados de carácter sinapomórficos de la familia. Bertini (1996) describe luego un premaxilar de Brasil, comparándolo principalmente con *Abelisaurus*. Cabe destacar que Lamanna et al. (2002) proponen posteriormente una posible relación entre *Abelisaurus* y los carcarodontosáuridos sobre todo por la falta de sinapomorfías de Carnosaurinae en *Abelisaurus* y por tener un cuadrado muy inclinado posteroventralmente, como en *Giganotosaurus*.

La mayoría de los trabajos sobre abelisáuridos posteriores a 1996 involucran análisis filogenéticos, incluyendo a *Abelisaurus* como OTU. Según el trabajo que se tome en consideración, *Abelisaurus* ha ocupado distintas topologías dentro de Abelisauridae. Sampson et al. (1998) produjeron probablemente el primer trabajo filogenético utilizando la metodología cladística sobre los Abelisauridae, y donde

Abelisaurus es resuelto en una politomía con otros abelisáuridos (*Indosaurus*, *Indosuchus*, *Majungasaurus* y *Carnotaurus*). Coria y Salgado (2000) recuperan a *Abelisaurus* como taxón hermano de *Carnotaurus*. Carrano et al. (2002) obtienen aproximadamente el mismo resultado que Sampson et al. (1998). Los trabajos posteriores a estos recuperan a *Abelisaurus* o bien como la forma más temprana dentro de los Abelisauridae (Coria et al., 2002; Wilson et al., 2003; Sereno et al., 2004; Canale et al., 2009; Pol y Rauhut, 2012; Rauhut y Carrano, 2016; Longrich et al., 2017; Wang et al., 2017; Delcourt, 2018), como un abelisáurido brachyrostro (Tortosa et al., 2013; Delcourt, 2017), o relacionado con *Ilokelesia* (Farke y Sertich, 2013; Gianechini et al., 2015; Canale et al., 2016), o con *Aucasaurus* (Filippi et al., 2016; Cerroni et al., 2020a).

CARNOTAURUS SASTREI

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroidea (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Abelisauridae Bonaparte y Novas, 1985 *sensu* Wilson et al. (2003)

Carnosaurinae Sereno, 1998 *sensu* Sereno (1998)

Brachyrostra Canale, Scanferla, Agnolin y Novas, 2009 *sensu* Canale et al. (2009)

Furileosauria Filippi, Méndez, Juárez-Valieri y Garrido, 2016 *sensu* Filippi et al. (2016)

Carnotaurus Bonaparte, 1985

Carnotaurus sastrei Bonaparte, 1985

1.1. Holotipo

El holotipo de *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 está constituido de un esqueleto casi completo formado por: cráneo completo, osificaciones del aparato ceratobranchial, secuencia vertebral preservada desde el atlas hasta la séptima vértebra caudal y el cuerpo de la décima vértebra caudal, costillas cervicales y dorsales, varios arcos hemales, clavícula derecha, placa esternal, ambos coracoides, ambas escápulas, ambos humeros, ambos radios, ambas ulnas, varios metacarpianos, varias falanges manuales, ambos iliones (si bien solamente el izquierdo tiene preservado el pedúnculo isquiático), ambos pubis, ambos isquiones (si bien no se preservaron parte de los vástagos), extremos proximales y distales de ambos fémures, y extremos proximales de

ambas tibias. Además, se encontraron impresiones de piel correspondiente a la región troncal y posterior.

1.2. Diagnósis original

El holotipo de *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 fue considerado por Bonaparte (1985) diferente de otros terópodos por tener: un cráneo más corto y más alto que en Tyrannosauridae, con un rostro profundo y estrecho; cuernos prominentes dorsalmente a la órbita; una órbita dividida en dos, con la sección superior redondeada proyectada anterolateralmente para el ojo, con un pared orbital posterodorsal, y la sección inferior proyectada lateralmente; fosa supratemporal reducida, con una pared posterior (=cresta nuczal) alta y formada por el parietal y el escamoso, y un borde lateral (=barra supratemporal?) bajo; fosas infratemporal y preorbital (=antorbital) más largas que en Tyrannosauridae y parecidas a *Abelisaurus*; miembros anteriores reducidos, con radio y ulna cortos y robustos y ambos huesos con un extremo distal expandido y convexo.

1.3. Diagnósis revisada (trabajos posteriores a Bonaparte, 1985)

Bonaparte et al. (1990) proponen una diagnósis revisada, siendo *Carnotaurus*: un abelisáurido carnosaurio, con cráneo más corto y más alto que en *Abelisaurus* y otros terópodos, y con un rostro profundo; cuernos frontales prominentes; una órbita dividida en dos, con la sección superior redondeada proyectada anterolateralmente para el ojo, con un pared orbital posterodorsal pronunciada, y la sección inferior dorsoventralmente alargada; fosa supratemporal reducida, con un pared posterior (=cresta nuczal) alta y formada por el parietal y el escamoso, y un borde lateral (=barra supratemporal?) bajo; fosas infratemporal y preorbital (=antorbital) más reducida que en *Abelisaurus*;

cuadrado muy alto; escamoso con un proyección ventral corta y en forma de varilla; dentario que articula con los huesos post-dentario de manera suelta, y formando una fenestra mandibular expandida; vértebras cervicales posteriores al axis con una espina neural reducida y con altas y bien desarrolladas epipófisis; sacro formado por siete vértebras fusionadas entre sí; miembros anteriores reducidos, con radio y ulna cortos y robustos y ambos huesos con un extremo distal expandido y convexo; iliones alargados y de contorno rectangular; pubis, isquiones y fémures alargados y esbeltos.

Si bien Bonaparte et al. (1990) alargan la diagnosis original, varios autores posteriormente remarcaron la necesidad de una actualización de la diagnosis. De hecho, el primero en proponer una nueva diagnosis después de 17 años es Coria (2007), que indica como estados de carácter se han encontrado en taxones descritos posteriormente como *Ekrixinatosaurus*, *Majungasaurus* y *Aucasaurus*. Si bien Coria (2007) no hace explícitamente una revisión o enmienda de la diagnosis, considera a *Carnotaurus sastrei* como un taxón válido por tener las siguientes características: cuernos frontales robustos por encima de las órbitas; epipófisis de las vértebras cervicales con proyección anterior y posterior; un húmero robusto y cilíndrico; y un metacarpiano I alargado.

Al año siguiente, Carrano y Sampson (2008) proponen una nueva diagnosis, siendo *Carnotaurus sastrei* un abelisáurido con cráneo más corto y con un rostro más profundo que otros abelisáuridos; abertura pneumática accesoria en la rama ascendente del maxilar (*excavatio pneumatica*); cuernos frontales prominentes; y radio y ulna extremadamente cortos y robustos, el primero con un proceso ulnar expandido, y ambos huesos con un extremo distal expandido y convexo. Si bien varios estados de carácter de la diagnosis de Bonaparte et al. (1990) fueron excluidos por estos autores, debido a que son más ampliamente distribuidos dentro de Theropoda, ellos no describen ni muestran alguna comparación que sostenga la nueva diagnosis. En esta tesis (ver **Comentarios** y

Discusión) se exponen comparaciones que avalan una nueva diagnosis de esta emblemática especie patagónica.

1.4. Diagnosis revisada en esta Tesis Doctoral

La nueva diagnosis distingue a *Carnotaurus sastrei* de cualquier otro terópodo por tener la siguiente combinación de estados de carácter: fenestra antorbital (=?fosa preorbital para Bonaparte, 1985) reducida anteroposteriormente, aproximadamente dos veces más alta que larga (**nuevo**); extremo ventral de la rama yugal del postorbital muy expandido en forma de abanico (**nuevo**); fenestra infratemporal de forma rectangular, con la mitad dorsal aproximadamente de la misma longitud anteroposterior que la mitad ventral (**nuevo**); cuernos frontales prominentes (Bonaparte, 1985); eminencia parietal extremadamente amplia, siendo más de dos tercios del ancho de la fenestra supratemporal (**nuevo**); ala pterigoidea del cuadrado formando una extensa plataforma medial (**nuevo**); marcada proyección anterior de forma convexa de la parte dorsal del margen anterior del ilion (**nuevo**); proceso obturador del isquion de forma triangular y puntiagudo, con el margen anterior levemente convexo y con profunda y aguda escotadura obturadora (**nuevo**); surco del ligamento oblicuo superficial, y poco o nulo desarrollo del labio posterior (**nuevo**).

1.5. Procedencia geográfica y estratigráfica

Carnotaurus sastrei procede de la Estancia Pocho Sastre, Provincia del Chubut, Argentina (Fig. 9.8).

Cuando dio a conocer *Carnotaurus*, Bonaparte (1985) menciona que la geología del lugar no era bien conocida. Sin embargo, asigna el hallazgo a los estratos pertenecientes a la Formación Gorro Frigio de edad albiana (Cretácico Inferior).

Posteriormente, un estudio geológico del área (Ardolino y Delpino, 1987) asignó los estratos portadores de *Carnotaurus sastrei* como pertenecientes a la Formación La Colonia (Maastrichtiano, Cretácico Superior).

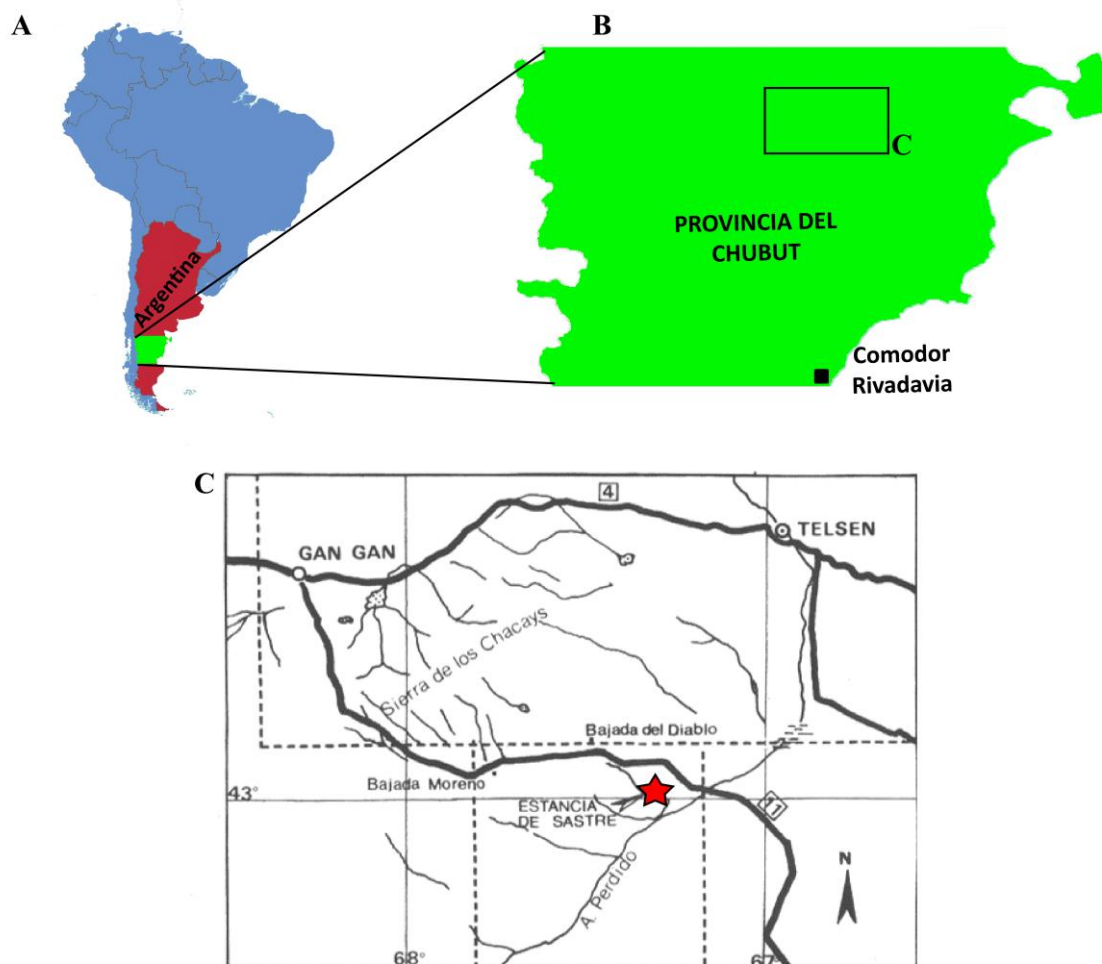


Figura 9.8. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Carnotaurus sastrei* indicada con una estrella roja. (C) Modificado de Bonaparte et al. (1990).

2. Comentarios

Varios trabajos han descrito en detalle diferentes partes del esqueleto de *Carnotaurus* como el neurocráneo (Paulina-Carabajal, 2011b), la serie vertebral cervical (Méndez, 2014a) y la mano (Ruiz et al., 2011), o la morfología endocraneana (Cerroni y Paulina-Carabajal, 2019). En esta sección se harán comparaciones puntuales de diferentes elementos óseos de *Carnotaurus sastrei* mostrando semejanzas y diferencias

con otros terópodos, y a la vez se describirán caracteres peculiares para dicho taxón o estados de carácter derivados dentro de los Abelisauridae.

2.1. Cráneo

El cráneo de *Carnotaurus* se presenta reducido anteroposteriormente respecto el tamaño total del ejemplar, siendo el largo del cuerpo aproximadamente 13 veces la longitud anteroposterior del cráneo (longitud del cuerpo tomado de Grillo y Delcourt, 2017). Dicha característica es parecida a *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), donde el largo del cuerpo es aproximadamente 12 veces la longitud anteroposterior del cráneo (largo del cuerpo tomado de Grillo y Delcourt, 2017). Esta condición difiere de formas con un cráneo más largo como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) o *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), donde este valor se acerca a 10 (largo del cuerpo tomado de Grillo y Delcourt, 2017). Varios de los huesos de la parte anterior del cráneo como premaxilar, maxilar, nasal, lacrimal y postorbital, presentan una fuerte ornamentación (Fig. 9.9A-C). Los procesos nasales de los premaxilares en *Carnotaurus* se muestran unidos a lo largo de toda su longitud, diferenciándose de *Rugops* (Serenó et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2004) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), donde dichos procesos se alejan entre sí posteriormente (Fig. 9.9C; Fig. 9.10A). El maxilar de *Carnotaurus* presenta una depresión neumática en la rama ascendente del maxilar, presente solamente en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) entre los ceratosaurios. El cuerpo del maxilar presenta el borde dorsal y ventral paralelos entre sí, dando un contorno rectangular. Dicha morfología se observa en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, y difiere de la forma más triangular observada en *Rugops* (Serenó et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Entre los

abelisáuridos, el maxilar de *Carnotaurus* tiene el menor número de dientes, ya que se cuentan por un total de doce (Fig. 9.9B). El contacto entre el maxilar y el yugal tiene una marcada inclinación dorsal de la parte anterior, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), diferente de la menor inclinación observada en *Rugops* (Sereno et al., 2004), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). Los nasales son robustos y con una marcada ornamentación, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Sin embargo, los nasales no se presentan fusionados como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), dado que se observa perfectamente la sutura internasal. Además, presentan una serie de forámenes neurovasculares (Cerroni et al., 2020b), como en *Rugops* (Sereno et al., 2004) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) (Fig. 9.9C; Fig. 9.10A). El techo craneano de *Carnotaurus* carece de la fenestra entre el lacrimal, frontal y postorbital, inversamente a *Rugops* (Sereno et al., 2004), *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) que presentan una pequeña fenestra. Las fenestras supratemporales son cuadrangulares, siendo tan anchas transversalmente como largas anteroposteriormente (Fig. 9.9C). Además, están separadas por una cresta sagital reducida transversalmente en la mitad posterior y expandida y de forma triangular en la mitad anterior, como otros abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus*, *Arcovenator*, *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*). El cuadrado presenta un amplio desarrollo de la superficie articular mandibular, sobre todo en vista anterior, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Si bien el cuadrado está fusionado al cuadradoyugal, se puede observar una rama lateral que se proyecta más lateralmente del cóndilo lateral, como en *Majungasaurus*

(Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Fig. 9.9D; Fig. 9.10B).

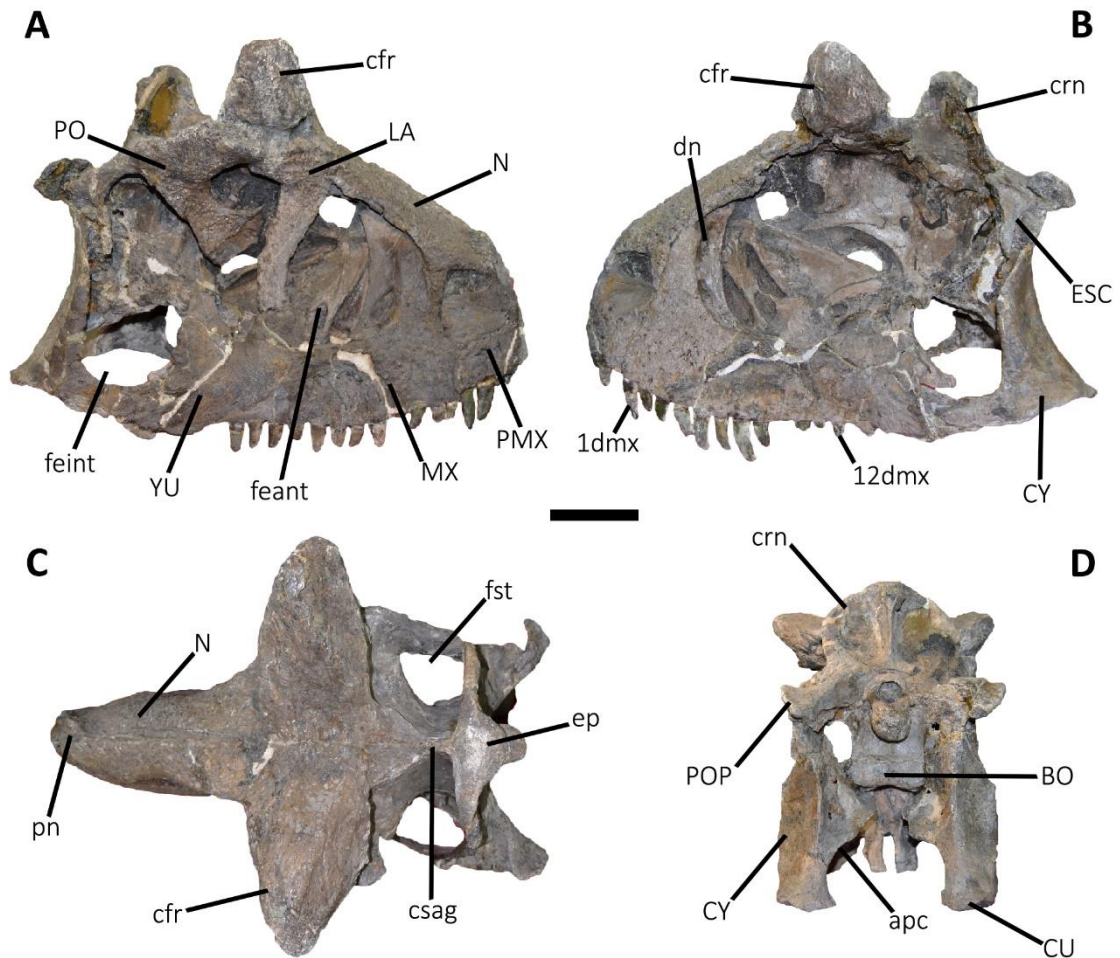


Figura 9.9. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Cráneo en vista lateral derecha (A), lateral izquierda (B), dorsal (C), y posterior (D). Escala: 10 cm.

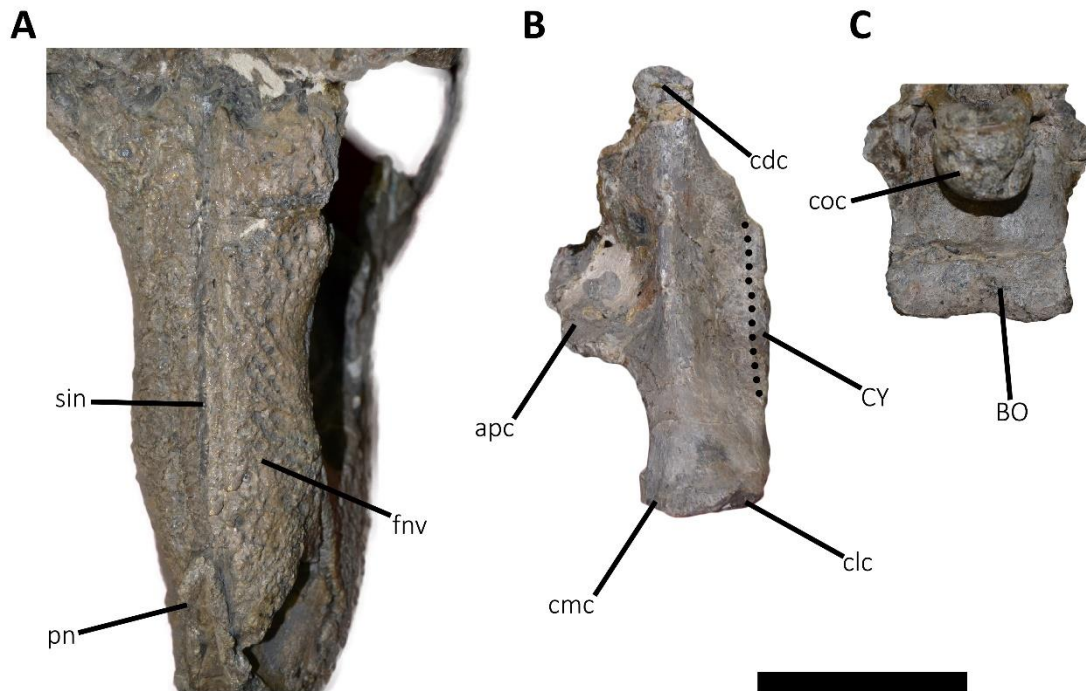


Figura 9.10. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Imágenes de los nasales (A), cuadrado (B), y basioccipital (C); en vista dorsal (A), y posterior (B, C). La línea discontinua marca el contacto cuadrado-cuadradoyugal. Escala: 10 cm.

El lacrimal de *Carnotaurus* presenta una rama anterior muy reducida, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El borde posterior del lacrimal de *Carnotaurus* presenta un pequeño proceso que podría ser el proceso suborbital presente en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Lateralmente y en la parte supraorbitaria, forma una repisa, como en varios abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*) (Fig. 9.11A). En vista lateral, medialmente a los lacrimales y anteriormente a los cuernos, se observa un hueso sobreelevado, que probablemente podría ser un fragmento del prefrontal fusionado con el lacrimal. El postorbital es robusto y más largo anteroposteriormente (rama lacrimal + rama escamoso) que alto dorsoventralmente, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer,

2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Fig. 9.11B), pero distinto de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) donde hay una condición invertida. El borde dorsal del postorbital de *Carnotaurus* no está inflado, como inversamente se observa en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Además, la región dorsolateral del postorbital carece de la depresión observada en varios neoterópodos (e.g. *Dilophosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Allosaurus*). La rama yugal del postorbital presenta un escalón y fosa ventral, presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Viavenator* (MAU PV LI 530) (Fig. 9.11B). El cóndilo occipital parece estar formado solamente por el basioccipital, mientras que el exoccipital forma la parte dorsolateral del cuello condilar, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El basioccipital en *Carnotaurus* presenta una morfología peculiar, siendo muy robusto, con un borde ventral casi recto y la parte más ventral forma una plataforma rectangular (Fig. 9.10C). El dentario de *Carnotaurus* presenta una limitada articulación con el angular ventralmente y el surangular dorsalmente, con una amplia fenestra mandibular siendo aproximadamente la mitad del alto de la mandíbula. Dorsalmente el dentario tiene una muesca ancha para la articulación con el surangular. Esta morfología de la mandíbula también se observa en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Además, como estos dos últimos taxones, *Carnotaurus* muestra un proceso angular del surangular expandido y esbelto, limitando el angular en la participación en la fenestra mandibular externa. El esplenial es robusto, de forma triangular, con el extremo anterior dividido en dos proyecciones

que alcanzan la misma extensión anterior, como en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). *Carnotaurus* tiene un proceso retroarticular muy desarrollado como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Sin embargo, solamente con este último comparte la característica que la superficie dorsal del retroarticular está separada en dos por una cresta mediolateralmente dirigida.

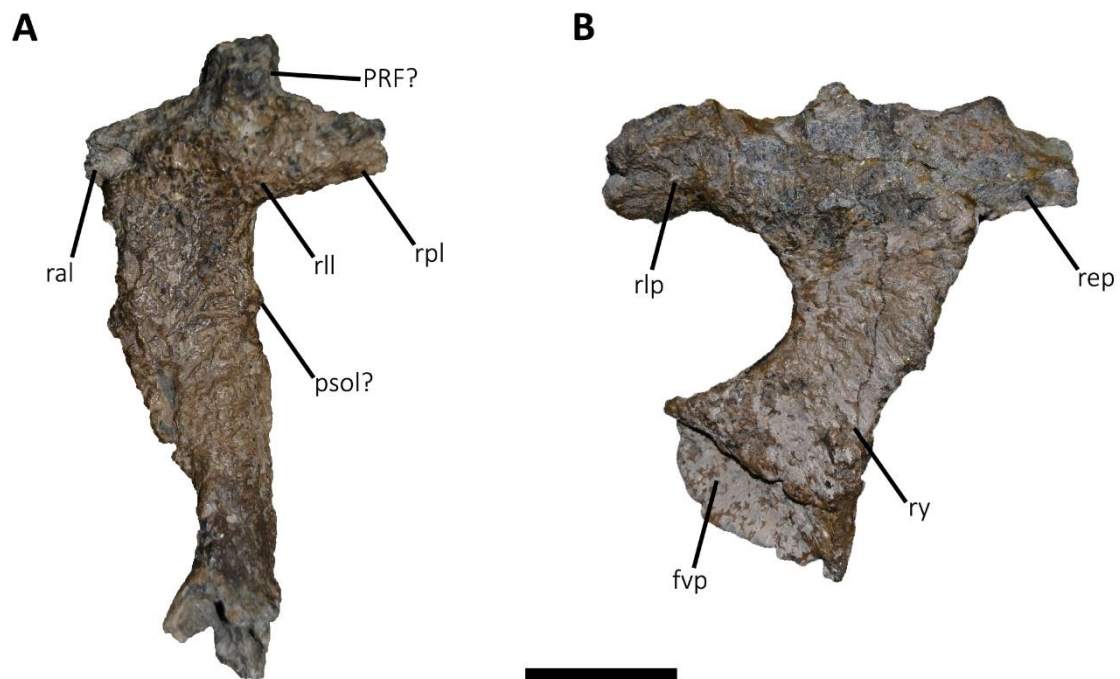


Figura 9.11. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Lacrimal (A) y postorbital (B) izquierdos en vista lateral. Escala: 5 cm.

2.2. Esqueleto axial

La serie cervical en *Carnotaurus* fue descrita por Méndez (2014), donde destaca principalmente diferencias y semejanzas con *Majungasaurus*, dado que este último es el único abelisáurido donde la serie cervical está desarticulada y bien preservada (en *Skorpiovenator* la articulación entre vértebra y vértebra impide una completa observación). El atlas (Fig. 9.12A-C) presenta epipófisis alargadas y en forma de varilla,

como en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Viavenator* (MAU PV LI 530). El axis (Fig. 9.12D-F) es muy alto dorsoventralmente, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y más que en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Thanos* (Delcourt y Iori, 2018). *Carnotaurus* muestra un proceso odontoides proyectado más anteriormente que la superficie articular anterior del cuerpo del axis (Fig. 9.12E), como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002) y *Thanos* (Delcourt y Iori, 2018), y diferente de otros abelisauroideos (e.g. *Rahiolisaurus*, *Majungasaurus*). El intercentro del axis está firmemente fusionado al cuerpo vertebral (Fig. 9.12E, F). La superficie lateral del cuerpo presenta dos pleurocelos, uno anterior y uno posterior, ambos tienen forma ovalada pero comprimida dorsoventralmente. Los procesos transversos son reducidos y colgantes desde el arco neural (Fig. 9.12D, E). Como en otros abelisaúridos, *Carnotaurus* presenta las láminas espinopostzigapofiseal (**spol**) del axis muy cóncava (Fig. 9.12D). Ventralmente, el cuerpo del axis tiene una cresta bien definida como en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Thanos* (Delcourt y Iori, 2018) (Fig. 9.12F).

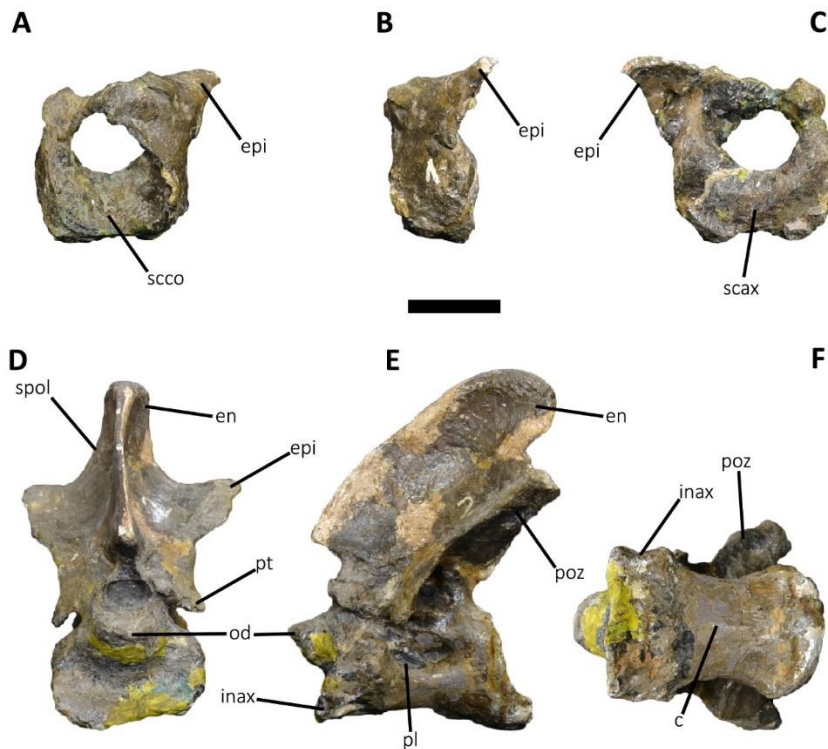


Figura 9.12. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Atlas (A-C) y axis (D-F) en vista anterior (A, D), lateral izquierda (B, E), posterior (C), y ventral (F). Escala: 5 cm.

La serie cervical post-axial muestra los cuerpos con las superficies articulares anteriores posicionadas más dorsalmente que las superficies articulares posteriores, marcando la curvatura del cuello (Fig. 9.13A-D). El cuerpo de las vértebras cervicales son levemente procélicos y más anchos que altos. Los procesos transversos están dirigidos ventrolateralmente y tienen un contorno triangular (Fig. 9.13A). Todas las vértebras cervicales presentan una espina neural más reducida que en terópodos no abelisáuridos (e.g. *Dilophosaurus*, *Allosaurus*) (Fig. 9.13A, B). *Carnotaurus*, presenta una lámina postzigodiapofiseal (**podl**) bien desarrollada, como *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y diferente de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) o *Viavenator* (MAU PV LI 530) donde casi no existe (Fig. 9.13B). La fosa spiniopostzigodiapofiseal (**spof**) es amplia y con un contorno en forma de rombo. Las

epipófisis son altas y robustas, como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920; Madsen y Welles, 2000), *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Fig. 9.13A-C). Además, las epipófisis tienen un proceso anterior y posterior (Fig. 9.13C), como en *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y diferente de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) que presentan solamente el proceso posterior. La parte dorsal del arco neural de las vértebras cervicales de *Carnotaurus* está separada del proceso transversal por la lámina epipofiseal prezigapofiseal (**epri**) como en otros abelisauroides (e.g. *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*) (Fig. 9.13C). Las facetas zigapofiseales de las vértebras cervicales de *Carnotaurus* presenta un contorno en forma de gota, como en *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Fig. 9.13D).

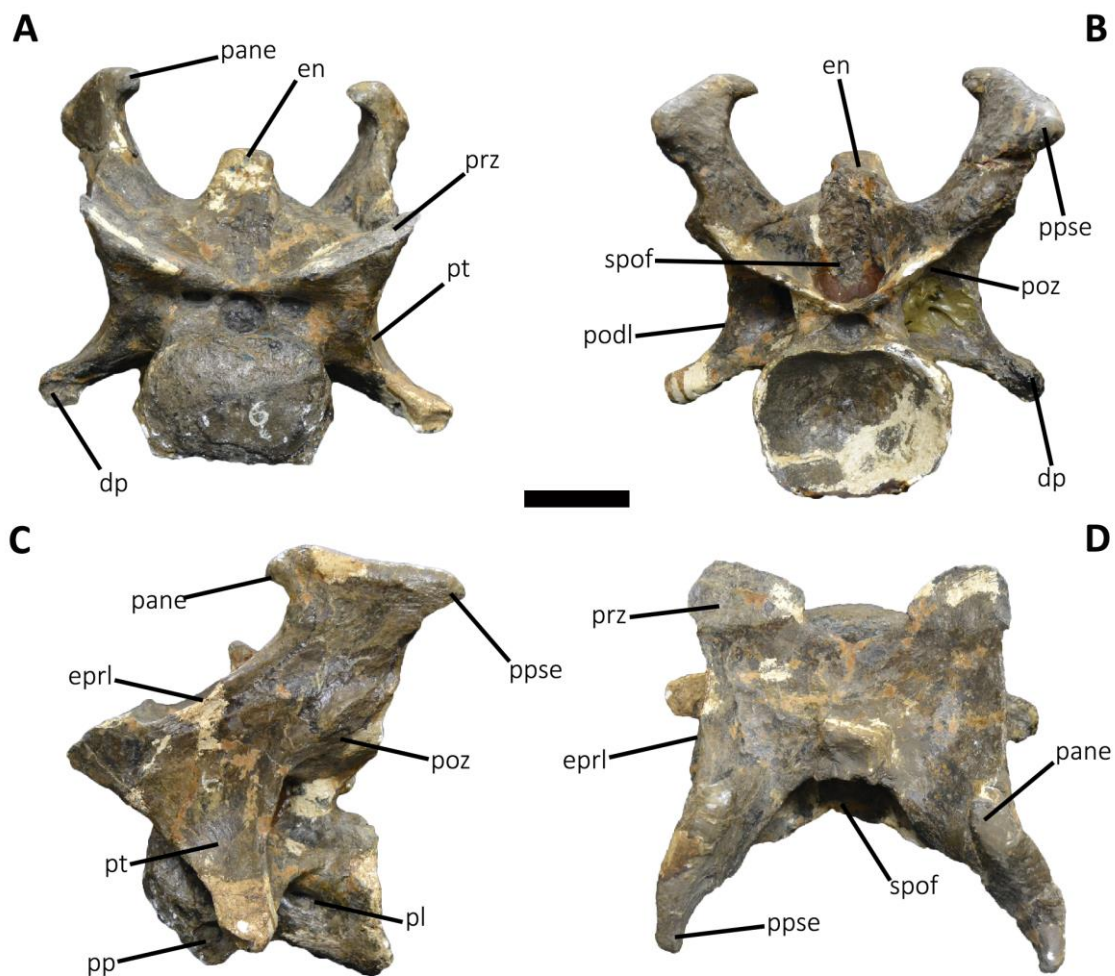


Figura 9.13. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Sexta vértebra cervical en vista anterior (A), posterior (B), lateral izquierda (C), y dorsal (D). Escala: 5 cm.

Las vértebras dorsales presentan cuerpos anfipláticos o levemente anficélicos. En las vértebras dorsales más anteriores la parte ventral del cuerpo lleva dos crestas dirigidas anteroposteriormente. En la primera vértebra dorsal, estas crestas forman una plataforma ventral. Las prezigapófisis en la vértebras dorsales anteriores son casi verticales si se observan lateralmente, como en otros terópodos (e.g. *Allosaurus*, *Dahalokely*, *Eoabelisaurus*, *Skorpiovenator*) pero diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), donde se proyectan anteriormente, superando el cuerpo vertebral. Siempre en las vértebras dorsales más anteriores, las prezigapófisis

están casi alineadas con la lámina prezigodiapofiseal (**prdl**) como en otros terópodos (e.g. *Coelophysis*, *Allosaurus*, *Dahalokely*, *Masiakasaurus*) y diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007). Las primera tres dorsales presentan las parapófisis en el centro, mientras que desde la cuarta hacia la última dorsal se ubican sobre el arco neural. Al moverse al arco neural, la parapófisis se desplaza también lateralmente implicando un importante desarrollo tanto de la lámina parapofiseal anterior como de la lámina paradiapofiseal (**ppdl**), como en otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*). Si bien en *Carnotaurus* la fosa centrodiapofiseal (**cdf**) está dividida en dos por la lámina centroparapofiseal posterior (**pcpl**) como en varios abelisauroides (e.g. *Eoabelisaurus*, *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*), también se observa una lámina accesoria como en *Huinculsaurus* (Baiano et al., 2020a). *Carnotaurus* junto con otros abelisáuridos como *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Viavenator* (MAU PV LI), presenta la faceta articular de la prezigapófisis orientada dorsolateralmente. Los procesos transversos de las vértebras dorsales posteriores tienen forma de “D” como en otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Huinculsaurus*, *Masiakasaurus*, *Eoabelisaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*). Cabe destacar que en las últimas dorsales, sobre todo las vértebras dorsales 10 y 11 presentan los procesos transversos con un contorno rectangular y están dirigidos anteriormente. En las últimas dorsales la parapófisis sube dorsalmente hasta llegar a la misma altura que la diapófisis e ubicarse en la lámina prezigodiapofiseal (**prdl**) como en *Huinculsaurus* (Baiano et al., 2020a), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) e *Iloklesia* (MCF-PVPH35). Además, tal como en *Huinculsaurus* (Baiano et al., 2020a) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), en la última dorsal de *Carnotaurus* desaparecen las

fosas ventrales a los procesos transversos y las láminas centrodiapofiseal anterior (**acdl**) y posterior (**pcdl**) están levemente desarrolladas. Cuando se articula el sacro de *Carnotaurus* con los iliones, se puede observar que las últimas dos dorsales están incluidas entre estos huesos de la cadera (aunque no haya un contacto entre la vértebra y el ilion).

El sacro fue considerado por Bonaparte et al. (1990) como formado por 7 vértebras, sin embargo, después una revisión del mismo se pudo comprobar que está formado por seis vértebras como en otros ceratosaurios (Fig. 9.14A). De hecho, se han podido detectar seis procesos transversos y seis costillas por cada vértebra sacra. Además, Bonaparte et al. (1990) consideran como primera vértebra sacra, la que aquí se interpreta, como vértebra dorsal 12. Dicha vértebra, no está fusionada a las otras vértebras sacras, y no presenta costillas fusionadas al cuerpo vertebral. Finalmente, se puede remarcar una fuerte semejanza morfológica entre la vértebra dorsal 12 de *Carnotaurus* y la vértebra dorsal 13 de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007). Los cuerpos están firmemente fusionados entre sí y presentan el borde ventral fuertemente cóncavo como en otros abelisauroideos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, *Rahiolisaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*) (Fig. 9.14A). Las vértebras sacras de la parte central están constreñidas transversalmente respecto a la primera y sexta sacra, como en varios ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Elaphrosaurus*, *Huinculsaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*). Todos los cuerpos carecen de forámenes neumáticos. Contrariamente, los arcos neurales son muy neumáticos, dado que presentan varias fosas y fenestras en las superficies laterales. Las costillas y los procesos transversos tienen forma triangular u ovalada y están conectadas entre sí mediante una lámina (Fig. 9.14A). Cabe destacar el desplazamiento anterior de los procesos transversos de cada arco neural, como en *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36)

y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007). Las espinas neurales están fusionadas entre sí formando una pared lateral (Fig. 9.14A, B). En su parte más dorsal están expandidas lateralmente, formando una tabla, como en varios abelisauroides (e.g. *Masiakasaurus*, *Elaphrosaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*) (Fig. 9.14B).

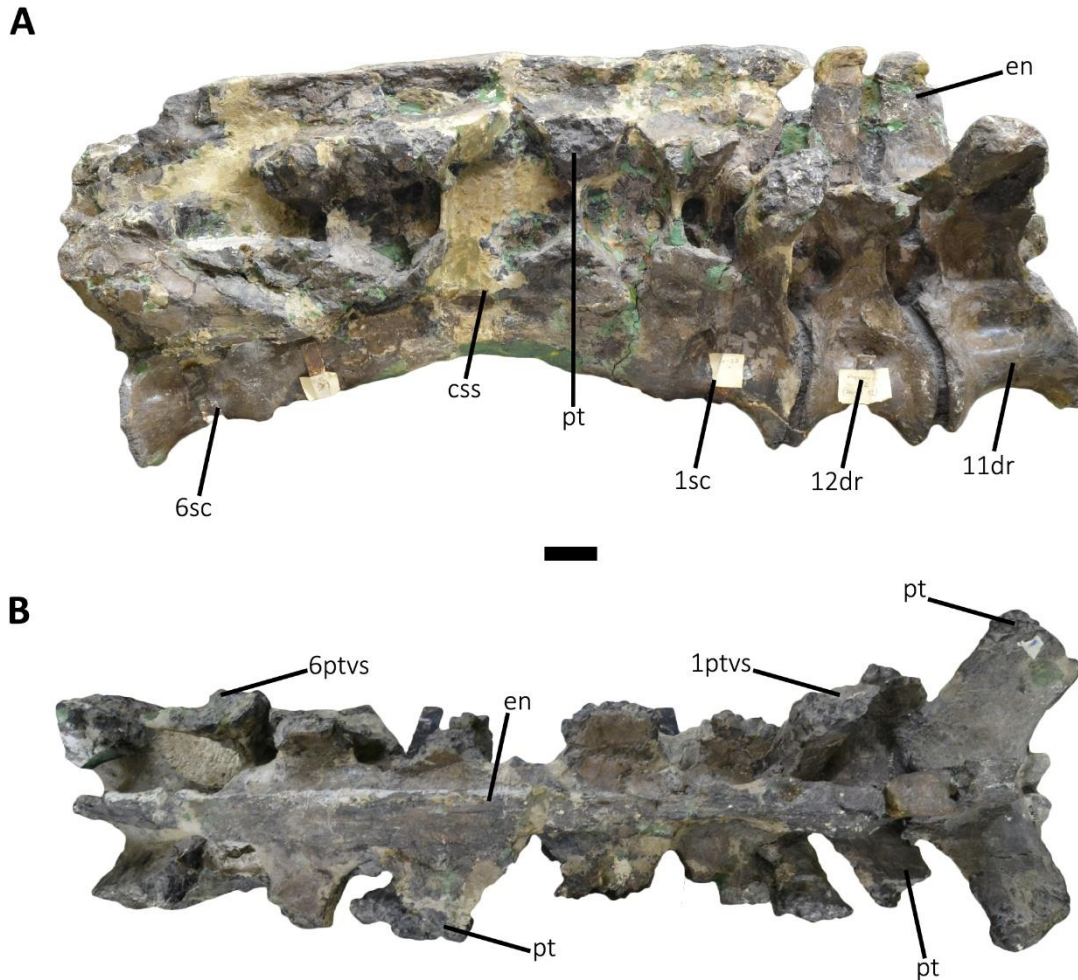


Figura 9.14. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Vértex sacras en vista lateral derecha (A), y dorsal (B). Escala: 5 cm.

Carnotaurus tiene preservado hasta la séptima vértebra caudal y el cuerpo de la décima. Las vértebras anteriores presentan los cuerpos sin tener un surco ventral como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y los otros abelisauroides

que presentan un surco longitudinal. Todas las vértebras anteriores de *Carnotaurus* muestran una articulación hipófeno-hipantro (Fig. 9.15A, B), como en otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Masiakasaurus*, *Viavenator* y *Aucasaurus*). Además, el complejo hipantro-prezigapófisis en *Carnotaurus* es alto dorsoventralmente hasta por lo menos la séptima vértebra caudal (Fig. 9.15A, C), como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Además, como en estos últimos taxones, las prezigapófisis tienen una fuerte inclinación medial diferente a la de otros abelisauroideos (e.g. *Arcovenator*, *Majungasaurus*) que presentan una menor inclinación (Fig. 9.15A). Los procesos transversos están fuertemente inclinados dorsalmente (Fig. 9.15A, B), como *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y más que en otros ceratosaurios. Los bordes laterales de los procesos transversos son fuertemente convexos (Fig. 9.15C), como en *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), diferente del borde recto o cóncavo observado en *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator* y *Abelisauridae* indet. MPM 99. Las vértebras caudales de *Carnotaurus* presentan el proceso anterior en el borde lateral de los procesos transversos (Fig. 9.15C), como en otros abelisaúridos braquirostros (e.g. *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*, *Aucasaurus*). Sin embargo, carece del proceso posterior observado en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Ventralmente en los procesos transversos, la lámina centrodiapofiseal se separa ventralmente en una rama anterior y otra posterior bien definidas (Fig. 9.15C), como en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En la parte más lateral de la lámina centrodiapofiseal existe una cresta dirigida anteroposteriormente, como se observa en

todos los brachyrostras (Ezcurra y Méndez, 2009; Méndez, 2014). La espina neural es delgada transversalmente con un engrosamiento en el extremo dorsal (Fig. 9.15B), tal como se observa en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y Abelisauridae indet. MPM-99. La fosa espinopostzigapofiseal es profunda y reducida transversalmente, y está delimitada lateroventralmente por las postzigapófisis y laterodorsalmente por las láminas espinopostzigapofiseal (Fig. 9.15B).

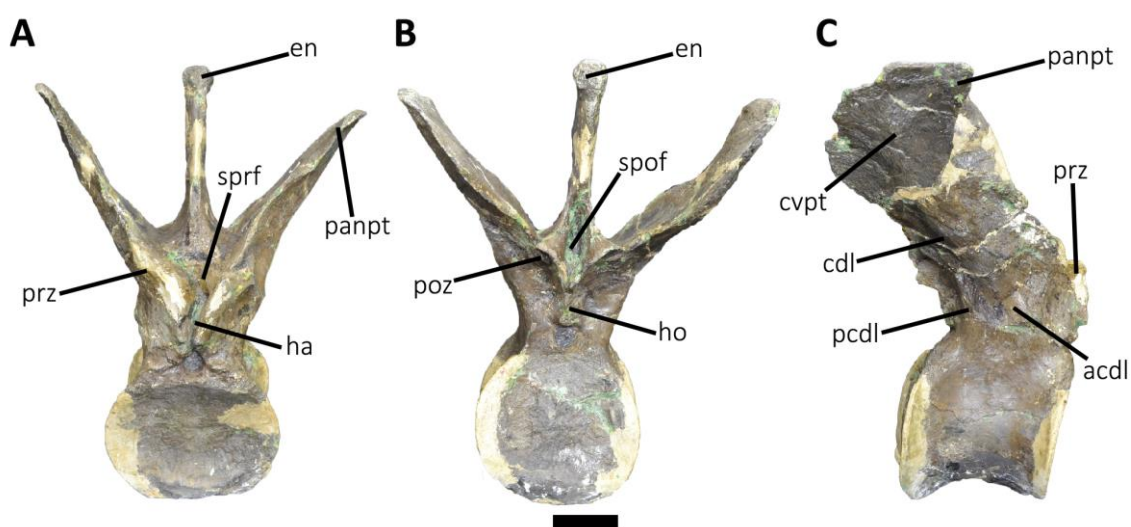


Figura 9.15. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Segunda vértebra caudal en vista anterior (A), posterior (B), y lateral derecha (C). Escala: 5 cm.

2.3. Esqueleto apendicular

Ambas escápulas están fusionadas a los coracoides (Fig. 9.16A). La hoja escapular tiene forma rectangular y no se ensancha en la región posterior (Fig. 9.16A). En general es más ancha dorsoventralmente que en los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*). En el borde ventral y posicionado anteriormente se destaca un muy desarrollado tubérculo para el *M. triceps brachii scapularis* (Fig. 9.16A, B), como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La cavidad glenoidea es amplia anteroposteriormente, con forma de

riñón y delimitada por dos labios (Fig. 9.16B), como en *Allosaurus* (Madsen, 1976), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Dorsalmente a la cavidad glenoidea es visible una marcada depresión (Fig. 9.16A), como en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Si bien el coracoides está íntimamente fusionado a la escápula, la sutura es visible tanto lateralmente como medialmente. El coracoides es largo anteroposteriormente, más que en formas tempranas como *Coelophysis* (Colbert, 1989) y *Dilophosaurus* (Welles, 1984). El foramen coracoideo es amplio, con contorno ovalado y traspasa el coracoides oblicuamente. Si bien el borde ventral está roto, se puede deducir un importante desarrollo del proceso posteroventral (Fig. 9.16A), como en otros averostranos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Aucasaurus*, *Tyrannosaurus*), y diferente del proceso posteroventral poco desarrollado observado en los celofísidos (e.g. *Coelophysis*). Además, aparentemente el proceso ventral estaba distante de la cavidad glenoidea como en *Allosaurus* (Madsen, 1976), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y diferente de *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016) y los celofísidos donde ambas estructuras están más cerca una de otra.

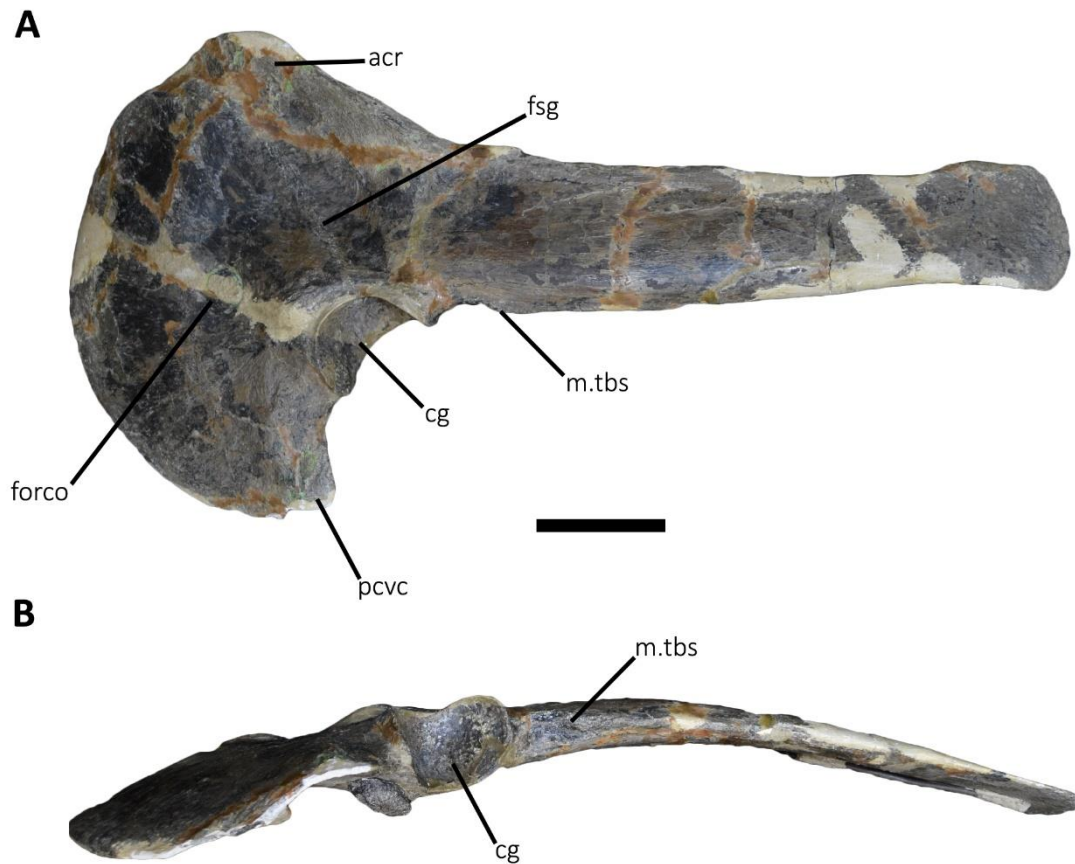


Figura 9.16. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Escápula y coracoides izquierdo en vista lateral (A), y posterior (B). Escala: 10 cm.

Todo el miembro anterior presenta una extrema reducción (Fig. 9.17A-E), tal como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), si bien este último es levemente más largo. El húmero de *Carnotaurus* presenta una morfología muy parecida a la de *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69. Presenta una cabeza humeral esférica (Fig. 9.17A-C), mucho más de la observada en los noasáuridos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, Abelisauroida indet. MCF-PVPH-53). La tuberosidad interna tiene contorno triangular y se dirige medialmente (Fig. 9.17A-C). Esta última está separada de la cabeza humeral por un evidente escalón (Fig. 9.17A, C), como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el

Abelisauridae indet. MPCN PV 69. La cresta deltopectoral es una leve cresta posiciona anterolateralmente (Fig. 9.17A), como en varios abelisauroideos (e.g. *Abelisauroidea* indet. MCF-PVPH-53, *Limusaurus*, *Elaphrosaurus*, *Majungasaurus*, *Aucasaurus*). Posteriormente, el vástago del húmero posee una evidente tuberosidad (Fig. 9.17C), presente también en varios noasáuridos (e.g. *Abelisauroidea* indet. MCF-PVPH-53, *Masiakasaurus*, *Elaphrosaurus*), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. Los cóndilos distales del húmero son escasamente convexos, diferente de los cóndilos bulbosos observados en los terópodos tempranos (e.g. *Dilophosaurus*) y tetanuros (e.g. *Allosaurus*). Radio y ulna son muy reducidos y robustos (Fig. 9.17D, E), siendo menos de la mitad de la longitud del húmero como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Tal como estos taxones presenta las superficies articulares distales muy convexas, diferente de otros terópodos que son plano o levemente convexas. La ulna presenta un olécranon reducido (Fig. 9.17D, E) como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde es mucho más desarrollado y proyectado proximalmente.

Las manos de *Carnotaurus* presentan condiciones muy derivadas y compartidas con *Majungasaurus* y *Aucasaurus*. Varios autores (Ruiz et al., 2011; Burch y Carrano, 2012), proponen para *Carnotaurus* la posibilidad de la presencia de carpales cartilagosos, en lugar de ser óseos (Bonaparte et al., 1990), sin embargo la poca preparación de las manos dificulta una correcta evaluación. Se pueden distinguir los metacarpianos II y III por lo menos, son reducidos y robustos. Estos elementos no presentan una fosa hiperextensora, mientras que las fosas de los ligamentos colaterales son muy superficiales, como *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Aparentemente el metacarpiano II aparece más grande que el III

como en *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Limusaurus* (Xu et al., 2009), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Ruiz et al. (2011) consideran un elemento cónico como el metacarpiano IV. Sin embargo, después de una revisión personal del material, acá se considera como un hueso indeterminado y que probablemente podría ser un fragmento de otro hueso. Se pueden distinguir algunas falanges no ungueales las cuales son reducidas y sin fosa hiperextensora, como en *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

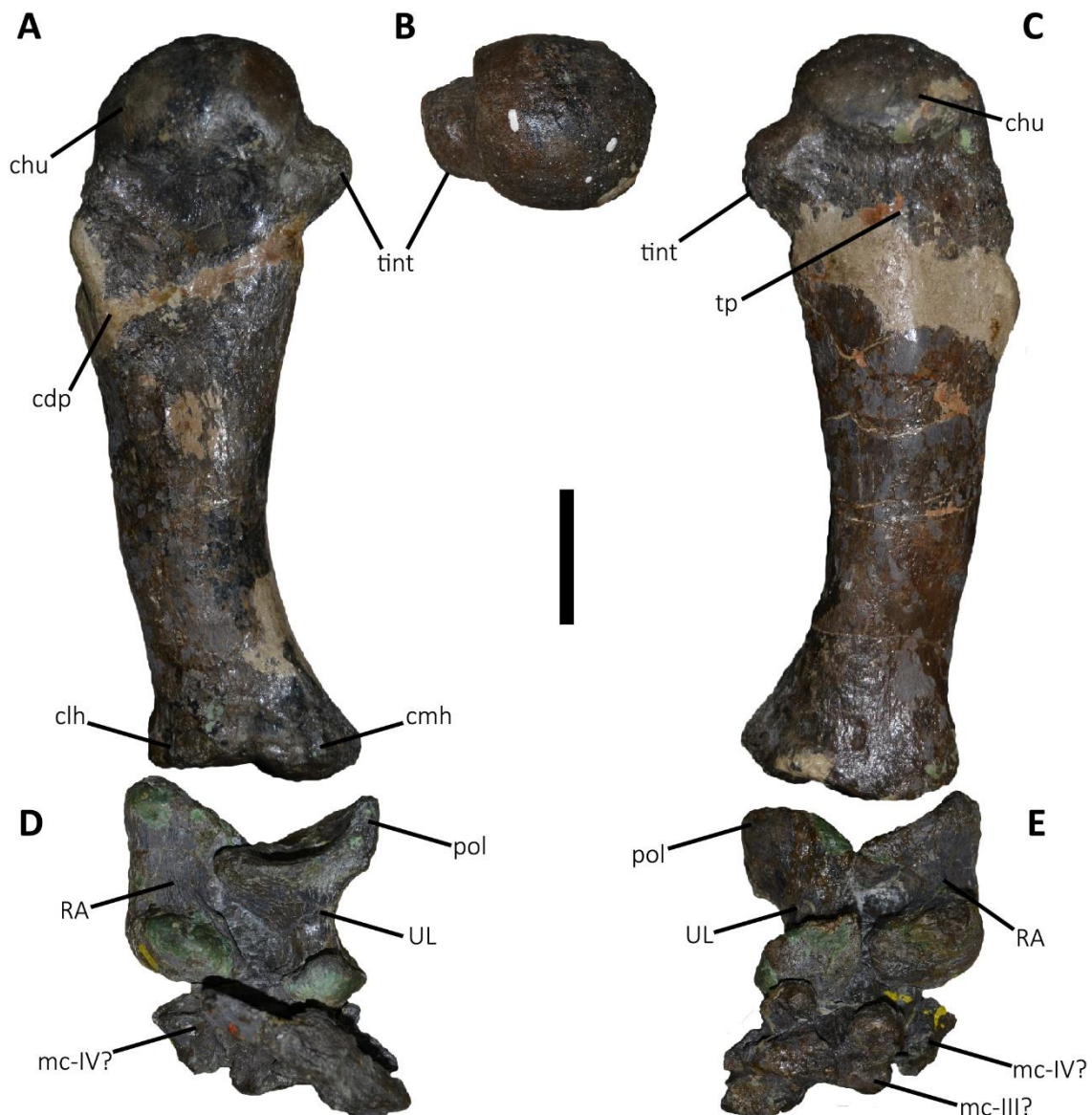


Figura 9.17. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Miembro anterior derecho en vista anterior (A, D), proximal (B), y posterior (C, E). Húmero (A-C), radio, ulna y dedos (D, E). Escala: 5 cm.

Carnotaurus muestra iliones rectangulares y muy desarrollados anteroposteriormente (Fig. 9.18A), también debidos al hecho que el sacro muestra una parcial inclusión de la últimas dos vértebras dorsales. Sin embargo, esta morfología del ilion se observa en varios neoterópodos como *Coelophysis rhodesiensis* (Colbert, 1989),

Limusaurus (Xu et al., 2009), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820. La hoja ilíaca preacetabular presenta un evidente proceso ventral, tal como se observa en los Averostras (e.g. *Ceratosaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*). La hoja ilíaca presenta un reborde a lo largo del margen dorsal, posterior y posteroventral, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 (Fig. 9.18A). El borde posterodorsal del ilion presenta un proceso posterior como en otros abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*), sin embargo, solamente en *Carnotaurus* y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) alcanza tal grado de desarrollo. La repisa *brevis* lateral está dirigida cráneoventralmente, como en otros abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Elaphrosaurus*, *Majungasaurus*, *Aucasaurus*), y distinta de una repisa *brevis* lateral dirigida ventralmente o posteroventralmente observada en terópodos tempranos y tetanuros. Tanto el pubis como el isquion, tiene una articulación con el ilion de tipo “*peg and socket*”, como otros abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Rajasaurus*). El pubis presenta un tubérculo para el *M. ambiens* poco desarrollado. El pedúnculo isquiático del pubis es muy delgado y presenta un foramen obturador amplio, de contorno ovalado y posicionado oblicuamente. El delantal púbico no está fusionado y llega hasta la parte del dorsal del pie púbico. Entre el delantal púbico y el pie púbico se forma un canal. El pedúnculo isquiático del ilion izquierdo de *Carnotaurus* es vertical (Fig. 9.18A), característica compartida solamente con *Genusaurus* (Accarie et al., 1995) y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69, y diferente de otros terópodos donde tiene una clara orientación posterior. La fosa *brevis*, si bien profunda, parece tener el mismo ancho tanto anteriormente como posteriormente, diferente de lo observado en otros neoterópodos (e.g. *Coelophysis*, *Ceratosaurus*, *Ligabueino*, *Masiakasaurus*,

Aucasaurus) donde se desanCHA posteriormente. El pie p blico no est  fusionado y presenta un desarrollo anteroposterior similar a lo que se puede apreciar en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69 (Fig. 9.18B), diferente del pie poco desarrollado en ceratosaurios no abelis uridos (e.g. *Coelophysis*, *Eoabelisaurus*) o del pie p blico largo de los tetanuros. La superficie lateral del pie p blico es c ncava en *Carnotaurus*, delimitada anteriormente por una cresta, como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69. Posteriormente, una marcada cresta une el v stago del pubis con el extremo posterior del pie, como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el Abelisauridae indet. MPCN PV 69. *Carnotaurus*, muestra un proceso obturador desarrollado y puntiagudo del isquion, de forma triangular y dirigido posterodistalmente (Fig. 9.18B). Entre dicho proceso y la di fisis del isquion hay una profunda escotadura obturadora. Esta morfolog a difiere de *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Skorpiovenator* (MMChPV 48) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237. Ambos extremos distales de los isquiones est n fusionados a formar el pie isqui tico. Este  ltimo parece tener (la parte m s anterior est  rota) un contorno pentagonal con el borde posterior recto (Fig. 9.18C), como en *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

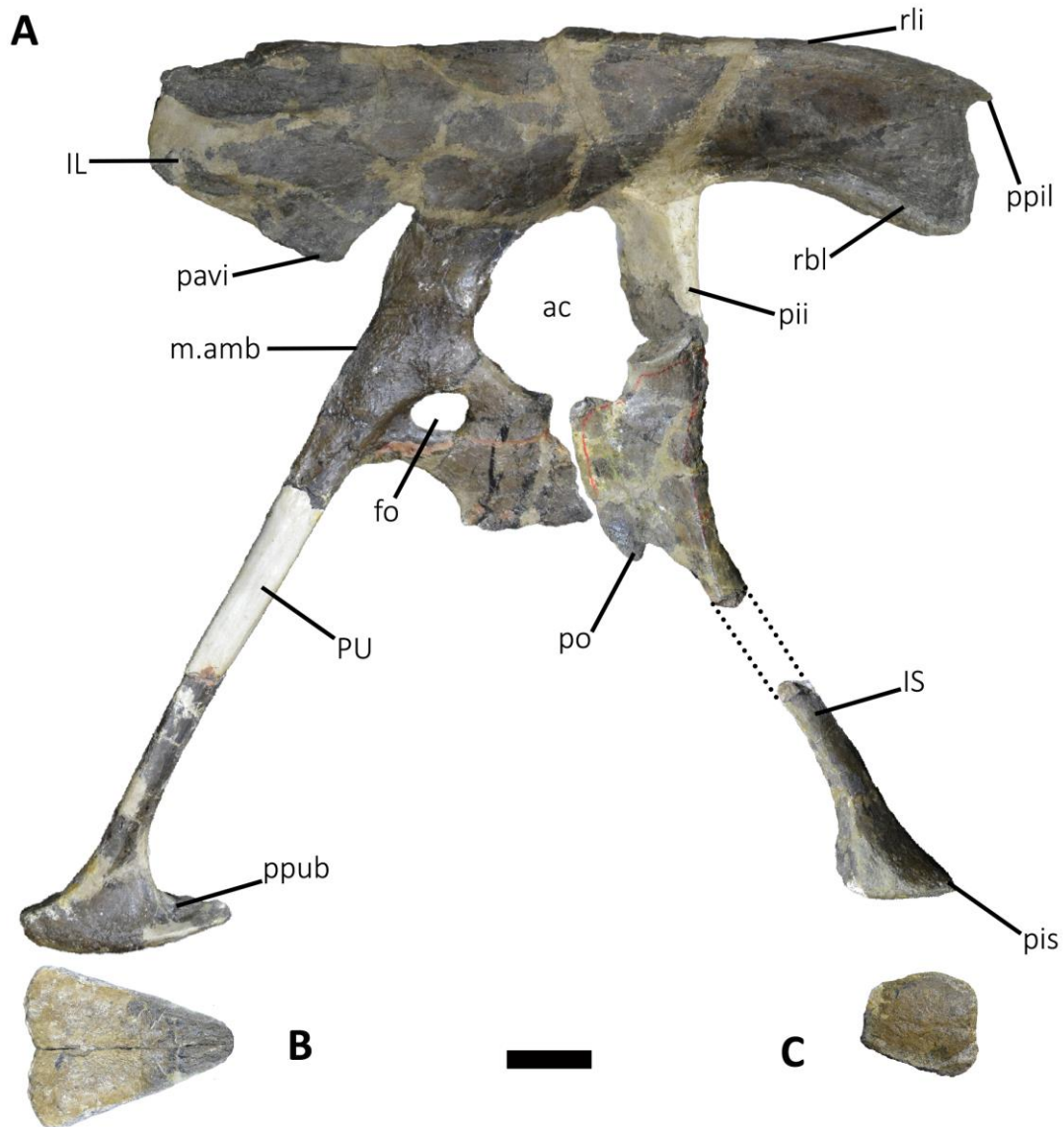


Figura 9.18. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Elementos izquierdo de la cadera en vista lateral (A), y distal (B, C). Escala: 10 cm.

Si bien los miembros posteriores de *Carnotaurus* se preservaron de manera incompleta (Fig. 9.19A-I), presentan características tanto distintivas como típicas de los ceratosauros. De los fémures solamente se preservaron ambos extremos proximales y distales (Fig. 9.19A-F). La región proximal presenta un surco para el ligamento oblicuo muy poco desarrollado, sin tener el labio dirigido posteriormente, diferente de otros terópodos donde tanto el surco como el labio posterior son muy marcados. El trocánter

mayor se encuentra a nivel de la cabeza femoral (Fig. 9.19A-C). La cabeza femoral está inclinada anteromedialmente en un ángulo aproximado de 45° (Fig. 9.19A), como en todos los terópodos no Tetanurae. El trocánter anterior se desarrolla proximalmente como otros averostras, sin elevarse de todos modos como en los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*) (Fig. 9.19B, C). La repisa trocantérica es muy poco desarrollada, siendo una cicatriz en lugar de una marcada cresta (Fig. 9.19C), como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El cuarto trocánter pese a ser parcialmente preservado muestra ser una cresta que se eleva de manera moderada, tal como *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), y los abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Xenotarsosaurus*, *Aucasaurus*). La cresta epicondilar medial presenta el mismo desarrollo que otros abelisáuridos (e.g. *Xenotarsosaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*) (Fig. 9.19D), sin alcanzar el desarrollo de los noasáuridos (e.g. *Ligabueino*, *Masiakasaurus*). El cóndilo tibial presenta el borde proximal con un proceso puntiagudo dirigido proximalmente (Fig. 9.19E), como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El cóndilo fibular del fémur en *Carnotaurus* se proyecta más distalmente que el tibial (Fig. 9.19D, E), condición diferente a la de otros abelisauroideos donde llegan a la misma altura (e.g. *Ligabueino*, *Xenotarsosaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator* y *Aucasaurus*). En vista posterior, ambos cóndilos distales están unidos por una cresta infrapopliteal (Fig. 9.19E), como en los celofísidos, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La cresta tibiofibular es ancha, inclinada lateralmente y presenta una cresta secundaria en la superficie medial (Fig. 9.19E, F), como en

Xenotarsosaurus (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

Solamente se preservaron los extremos proximales de ambas tibias (Fig. 9.19G-D), mostrando diferentes caracteres ceratosaurianos. Los cóndilos proximales están separados por un surco intercondilar profundo (Fig. 9.19G), como en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En vista proximal, los cóndilos tienen morfología distinta, siendo el medial de forma rectangular y el lateral de forma ovalada (Fig. 9.19G). La parte anterior del cóndilo lateral termina en la cresta cnemial de forma suave (Fig. 9.19G), como otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Velocisaurus*, *Eoabelisaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*) y diferente de lo que se observa en los tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*). La cresta cnemial se preservó solamente la región más posterior, por ende no se puede apreciar ni el tamaño ni la morfología (Fig. 9.19H). En *Carnotaurus*, se observa un domo rugoso en la parte posterproximal de la superficie medial de la tibia (Fig. 9.19H), como en *Afromimus* (Serenó, 2017), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). Probablemente, en dicha estructura se anclaba el *M. flexor tibialis internus 3* (Carrano y Hutchinson, 2002). En vista posterior, los cóndilos tienen distintos tamaños y distinta morfología. El cóndilo medial tiene un contorno circular, y termina con un escalón, mientras que el cóndilo lateral tiene una forma triangular y termina distalmente en la diáfisis con una cresta, como en *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La cresta fibular se desarrolla como una leve cresta, se posiciona muy proximalmente conectándose con el borde proximal de la tibia, como en *Ceratosaurus* (Madsen y

Welles, 2000), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Fig. 9.19I).

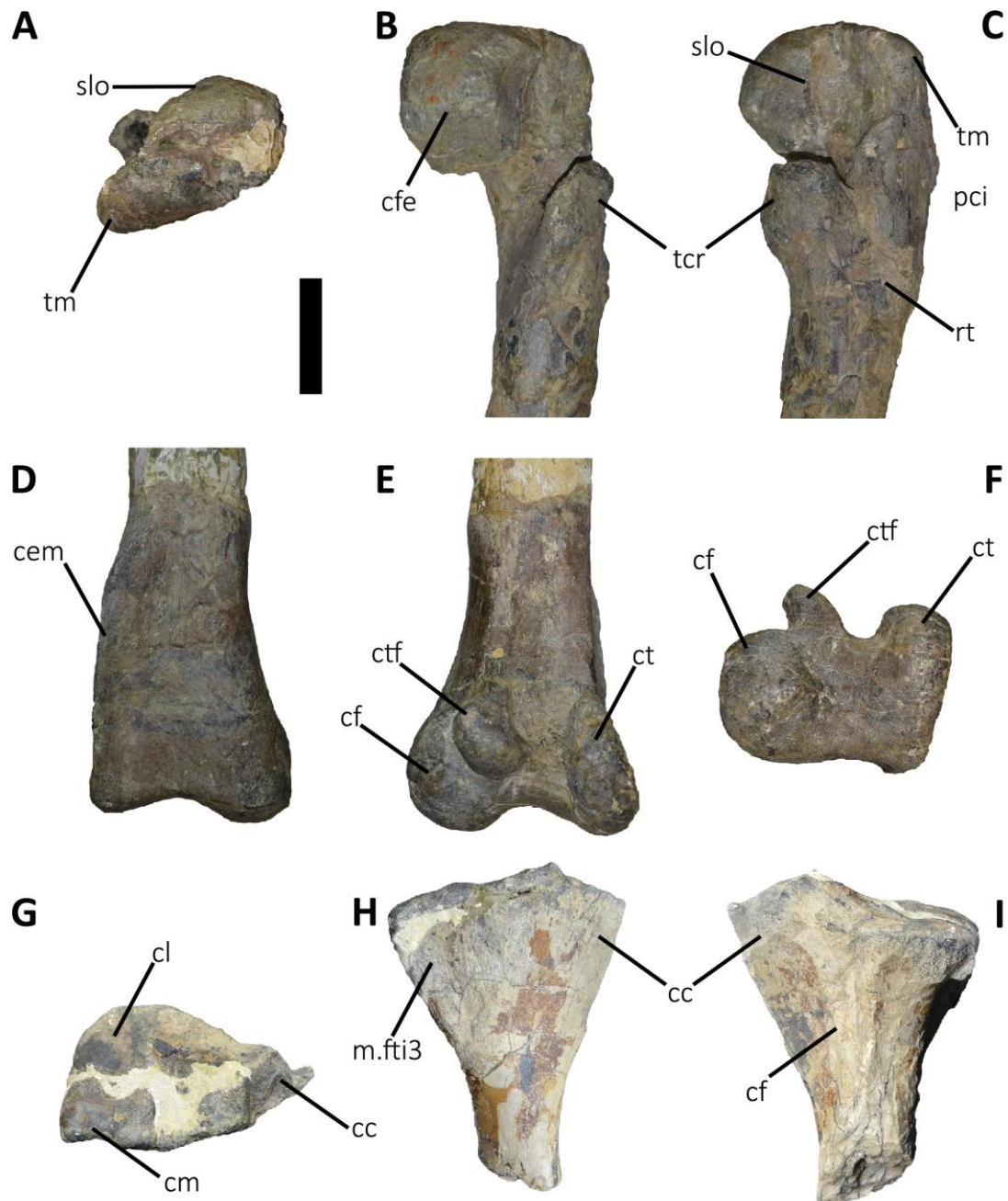


Figura 9.19. *Carnotaurus sastrei*, holotipo, MACN-PV-CH 894. Fémur izquierdo (A-F) y tibia izquierda (G-I) en vista proximal (A, G), anteromedial (B), posterolateral (C), anterior (D), posterior (E), medial (H), lateral (I), y distal (F). Escala: 10 cm.

3. Discusión

El tamaño corporal de *Carnotaurus* fue estimado por Juárez Valieri et al. (2011) entre 8 y 9 metros en base al tamaño absoluto del cráneo. Grillo y Delcourt (2017) afinan esta estimación tomando en cuenta el cráneo, las vértebras y los huesos apendiculares. Para estos autores *Carnotaurus* no superaba los 8 metros de longitud, siendo aproximadamente 7.7 metros. Además, Mazzetta et al. (1998) calculan para este taxón un peso corporal de aproximadamente 1500 kilos.

Del trabajo original de Bonaparte (1985), la única autapomorfía que se retiene en la diagnosis revisada en esta tesis es la presencia de cuernos en los frontales. Las otras condiciones propuestas son actualmente rasgos compartidos con muchos otros taxones. Un cráneo corto y alto es una característica presente per lo menos en *Skorpiovenator*, y si bien el maxilar de *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247 es un único elemento, también podría reflejar un cráneo corto y alto. Conjuntamente, todos los abelisáuridos donde se conoce el premaxilar y maxilar presentan un rostro profundo, debido al evidente desarrollo dorsoventral del cuerpo del premaxilar y de la inclinación vertical del proceso ascendente del maxilar. Una órbita dividida en dos es un carácter presente también en los tiranosáuridos (e.g. Brochu, 2003; Tanke y Currie, 2010) y de forma más leve en los carcarodontosáuridos (e.g. Coria y Salgado, 1995), demostrando una posible evolución independiente en estos clados. Sin embargo, en *Abelisauridae* la parte inferior de la órbita es reducida mientras que en los segundos la división de la órbita en dos es menos marcada que lo otros taxones. Además, esta morfología de la órbita es presente en todo los abelisáuridos donde se conoce esta zona, o supuesta por la presencia de un

postorbital con proceso anterior en la rama yugal. Tanto la fosa supratemporal reducida anteroposteriormente como la presencia de una cresta nugal alta y formada por el parietal y escamoso, se encuentran en varios Abelisauridae, como *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La reducción gradual del radio y ulna (junto con todos los otros elementos del miembro anterior) es una característica que se observa a lo largo de Ceratosauria. Sin embargo, en *Majungasaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* esta reducción es extrema. Además en los tres taxones tanto el radio como la ulna son robustas, y presentan los extremos distales expandidos y convexos.

Todos los caracteres nuevos que se incluyeron a la diagnosis revisada de Bonaparte et al. (1990), se excluyen de la propuesta en esta tesis también por tener una mayor distribución dentro de Abelisauridae. Un cuadrado muy alto observado en *Carnotaurus* se observa también en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Un escamoso con un proceso ventral reducido y en forma de varilla se puede observar también en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La articulación limitada entre el dentario y los huesos posteriores de la mandíbula, con una fenestra mandibular expandida, es una condición que *Carnotaurus* comparte por lo menos con *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). Una espina neural reducida y epípofisis altas y robustas, ambos caracteres se observan en todos los abelisáuridos donde se conocen cervicales post-axis (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*). Varios abelisauroides presentan iliones rectangulares y alargados, como *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Y por último, pubis e isquiones alargado y esbelto, también se han encontrado en varios abelisauroides como *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002, 2011) y

Aucasaurus (MCF-PVPH-236). Los fémures no se tienen en cuenta debido a que solamente se preservaron los extremos proximales y distales, la reconstrucción de las diáfisis fue hecha supuestamente sobre el molde que dejaron en la matriz.

Los dos caracteres que Coria (2007) agrega a la diagnosis revisada de *Carnotaurus*, se descartan. En general, todos los abelisauroideos tienen proyecciones anteriores y posteriores en la parte dorsal de las epipófisis. Sin embargo, hay diferencias entre las epipófisis cervicales de los noasáuridos y los abelisáuridos, siendo en los primeros más bajas (e.g. *Noasaurus*) y en los segundos más altas y más robustas (e.g. *Skorpiovenator*, *Viavenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*). El segundo carácter, “un metacarpiano I alargado”, se considera un carácter dudoso y que probablemente el carácter propuesto era “metacarpiano IV alargado”. En ambos casos el carácter no es distintivo de *Carnotaurus*, dado que si se hizo referencia al metacarpiano I no resulta ser más alargado de *Majungasaurus* o *Aucasaurus*. Si era referido al metacarpiano IV, como fuera mencionado previamente la presencia de este elemento se basó sobre un hueso que con muchas probabilidades podría ser un fragmento de otro hueso indeterminado.

El único carácter nuevo que Carrano y Sampson (2008) agregan a la diagnosis es la “presencia de una depresión neumática en la rama ascendente del maxilar”. Esta estructura (*excavatio pneumatica* o excavación neumática) fue representada por Witmer (1997) en el maxilar de *Allosaurus* y *Sinraptor*, lo cual mencionó la presencia también en *Ceratosaurus*. Además, Hendrickx y Mateus (2014) sugieren la presencia de dicha estructura en varios terópodos, confirmando una amplia presencia de dicha fosa en Theropoda.

Carnotaurus muestra una extrema reducción anteroposterior de la fosa antorbital que resulta ser casi la mitad del alto dorsoventral (Fig. 9.9A, B). La morfología de dicha

fosa observada en *Carnotaurus* no se observa en ningún ceratosaurio como *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Rugops*, *Majungasaurus* o *Skorpiovenator*, ni en los megalosauroides (e.g. Britt, 1991; Sereno et al. 1998), allosauroides (e.g. Madsen, 1976; Currie y Zhao, 1993; Coria y Currie, 2006), o celurosaurios (e.g. Barsbold y Omólska, 1999; Currie, 2003). Como mencionado previamente la proyección anterior del borde anterior del postorbital se observa en varios linajes de Theropoda, sin embargo, algunos abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*) muestran un borde anterior cóncavo y una leve expansión de la parte ventral de la rama yugal. En *Carnotaurus* dicha expansión es mucho más evidente que cualquier otro terópodo con un contorno tipo abanico de el extremo ventral (e.g. *Abelisaurus*, *Majungasaurus*), y marcando aún más el borde ventral de la cavidad donde estaba posicionado el ojo (Fig. 9.9B). También la fenestra infratemporal de *Carnotaurus* presenta una cierta peculiaridad, dado que tiene una forma aproximadamente rectangular siendo casi homogénea en su contorno tanto en la parte dorsal que ventral. De hecho todos los ceratosaurios y los principales clados de Tetanurae, donde se conoce esta región del cráneo (e.g. *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Majungasaurus* o *Skorpiovenator*), la fenestra infratemporal se va reduciendo marcadamente anteroposteriormente hacia la región dorsal, tomando una forma casi triangular.

El rasgo más peculiar de *Carnotaurus* son las proyecciones de los frontales en forma de cuerno. De hecho, a pesar que la presencia de ornamentación en el techo craneano, que sea en la parte media de los frontales (e.g. *Rajasaurus*, *Majungasaurus*), o lateralmente (e.g. *Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*), es sinapomórfica de los abelisáuridos, los cuernos de *Carnotaurus* son muy peculiares. La presencia de surcos probablemente neurovasculares (Paulina-Carabajal, 2011; Delcourt, 2018), reflejan la posible presencia de una vaina cornea, y resultando más grandes de lo que se pueden

observar ahora (Delcourt, 2018). Delcourt (2018) especula que la presencia de los cuernos en *Carnotaurus* (y la ornamentación en otros abelisáuridos), junto con la presencia de epípofisis robustas (Méndez, 2014), incremento de la musculatura del cuello (Méndez, 2014) y la resistencia a fuerzas compresivas en la parte dorsal del cráneo (Mazzetta et al., 1998, 2009), tiene un correlato ecológico y comportamental. De hecho Delcourt (2018) menciona la posibilidad que estas características podrían reflejar dos posibles luchas intraespecífica llamada: “*low-motion headbutting*” y “*giraffe-like strikes*”. En el primer caso los ejemplares apoyan la cabeza y empujan, este comportamiento se observa también en la iguana marina, mientras que en el segundo los ejemplares se golpearían con la parte dorsal del cráneo y ayudados por el cuello que funciona como palanca, como en las jirafas. Cabe destacar que previamente se hizo un estudio con elementos finitos sobre el cráneo de *Majungasaurus* en comparación con una jirafa, para entender si también este terópodo utilizaba el mismo método de combate que el mamífero (Snively et al., 2011). Este estudio se llevó a cabo para conocer los lugares donde hay mayor estrés por impacto y hasta que valores de tensión y compresión puede soportar el cráneo de dichos organismos. El resultado fue que el cráneo de este abelisáurido es susceptible a un estrés mayor cuando se lo compara a una jirafa (Snively et al., 2011).

Si bien son llamativos y muy peculiares los cuernos de los frontales *Carnotaurus*, cabe también mencionar dos caracteres más del techo craneano. Primero, *Carnotaurus* muestra una eminencia parietal muy desarrollada, carácter compartido con casi todos los majungasaurinos y brachyrostros (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*), no obstante en *Carnotaurus* alcanza un tamaño mucho más grande que los otros miembros de Abelisauridae, llegando a ser ancha más de dos tercios del ancho de la fenestra supratemporal (Fig. 9.9C). Por ende se considera como un carácter

diagnóstico para este taxón. Segundo, en *Carnotaurus* se observa una cresta nugal más alta de lo que se observa en otros abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*) (Fig. 9.9A-C). Probablemente, estas dos estructuras tan desarrolladas podrían dar más área de anclaje a algunos músculos craneocervicales como por ejemplo el *M. transversospinalis capitis* y el *M. splenius capitis* (Snively y Russell, 2007). Estos músculos estaban destinados a la dorsiflexión del cráneo y que probablemente podían facilitar una mordedura diferente de otros terópodos (ver Snively y Russell, 2007). En vista posterior, el cráneo de *Carnotaurus* muestra dos estados de carácter que se consideran autapomórficos, como por ejemplo un borde ventral del basioccipital hipertrofiado, creando una plataforma robusta y de forma rectangular (Fig. 9.9D; Fig. 9.10C). Esto también implica un desplazamiento dorsal de los recesos del basioccipital. Esta morfología difiere tanto de los abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Eoabelisaurus*, *Abelisaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator*) como de otros terópodos (e.g. *Herrerasaurus*, *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*). Además, en vista posterior se puede observar como el ala pterigoidea del cuadrado forma una amplia plataforma extendida medialmente (Fig. 9.9D; Fig. 9.10B). Dicha condición difiere de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), donde aunque se observa un cierto desarrollo de esta estructura (sobre todo en los últimos tres taxones), no alcanza a ser como en *Carnotaurus*.

Carnotaurus muestra los miembros anteriores extremadamente reducidos con cuatro dedos también extremadamente reducidos, como en *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Burch y Carrano, 2012) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Con estos dos taxones comparte características peculiares de los miembros anteriores, como: una cabeza humeral esférica, cresta deltopectoral reducida, cóndilos distales del húmero solamente

levemente convexos, radio y ulna siendo menos de la mitad de la longitud del húmero y con la superficie articular distal muy convexa, metacarpo reducido siendo menos del 15 % de la longitud del húmero. La presencia de carpales en *Carnotaurus* queda un aspecto todavía incierto, dado que Bonaparte et al. (1990) describen la presencia de carpales óseos, mientras que para otros autores podrían ser fragmentos de falanges y los carpales sean cartilagosos (Ruiz et al., 2011; Burch y Carrano, 2012). Actualmente ambas manos necesitan una mejor preparación para esclarecer este aspecto, y además teniendo en cuenta la posibilidad que *Eoabelisaurus* y *Aucasaurus* tienen efectivamente carpales, podría ocurrir lo mismo en *Carnotaurus* y su ausencia en esta especie sea un sesgo de preservación.

El ilion de *Carnotaurus* muestra la típica forma rectangular observada en otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Aucasaurus*). Sin embargo, el extremo desarrollo anteroposterior de la hoja ilíaca hace que tenga la relación entre alto/largo del ilion entre la más baja de los abelisáuridos (valor de 0.24; ver CAPÍTULO 4-OSTEOLOGÍA DE *AUCASAUROS* MCF-PVPH-236). El borde anterior es ondulado, aunque se observa una peculiar proyección anterior convexa en la parte dorsal de dicho margen. Esta morfología no se observa en ningún ceratosaurio. La región posterior del ilion de *Carnotaurus* es muy peculiar si lo comparamos con otros ceratosaurios. De hecho presenta una fosa *brevis* que no se expande posteriormente, presentando el mismo ancho aproximadamente para toda su longitud. Esta característica difiere por lo menos de todos los Neotheropoda no tetanurae, dado que en estos taxones la repisa medial y lateral se van alejando posteriormente, con el resultado de una incremento transversal de la fosa *brevis* en su parte posterior. Además, en vista lateral no se observa la parte anterior de la repisa medial de la fosa *brevis*, mientras que si se puede observar en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Eoabelisaurus*

(MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Skorpiovenator* (MMCaCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820 y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69. El proceso obturador en *Carnotaurus* difiere de otros terópodos, dado que en *Ceratosaurus* si bien hay una escotadura obturadora el margen anterior es fuertemente cóncavo. También difiere de algunos abelisáuridos como *Skorpiovenator* (MMChPV 48) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-237, ya que ambos carecen tanto de proceso obturador como de la escotadura. Y por último difiere de los tetanuros, como por ejemplo *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003), que presenta un proceso obturador apuntando anteriormente, y no tiene escotadura obturadora. Otra característica distintiva observada en *Carnotaurus* es la falta de fusión del pie púbico, diferenciándose de *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69 donde si están fusionados. Sin embargo, este último podría ser un carácter ontogenético, mostrando un estadio que todavía no había llegado a ser adulto. De hecho, también otros elementos en *Carnotaurus* resultan no fusionados o fusionados parcialmente, como los nasales, costillas cervicales con respectivas vértebras y los elementos de la cadera. Por último, el fémur de *Carnotaurus* difiere de los típicos fémures de otros ceratosaurios por tener un surco del ligamento oblicuo muy superficial que conlleva un efímero desarrollo del labio posterior.

Carnotaurus siempre fue recuperado como un *Abelisauridae* (pese a que originariamente fue considerado como un Carnosauria). Bonaparte (1991), utiliza *Carnotaurus* (y *Abelisaurus* para la parte del cráneo) principalmente para definir las características claves que caracterizan la familia *Abelisauridae*. Sus relaciones filogenéticas dentro de los *Abelisauridae* han ido modificándose con el avance del conocimiento de la diversidad de este clado. De hecho como grupo hermano de *Carnotaurus* fueron encontrados sucesivamente *Ilokelesia* (e.g. Carrano y Sampson,

2008), *Majungasaurus* (e.g. Sereno et al., 2004) y más recientemente *Aucasaurus* (e.g. Pol y Rauhut, 2012; Rauhut y Carrano, 2016). Por otra parte, otros trabajos lo han encontrado como grupo hermano al clado formado por *Abelisaurus* y *Aucasaurus*. En esta Tesis Doctoral se ha sometido a prueba la hipótesis (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA) que *Carnotaurus* sea el grupo hermano de *Aucasaurus*, dado que este último es, entre los abelisáuridos sudamericanos más completo y además más cercano tanto geográficamente que temporalmente al espécimen chubutense. En base a los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral, *Carnotaurus* fue recuperado filogenéticamente lejano a *Aucasaurus* respecto a otros abelisáuridos como *Viavenator* y *Abelisaurus*. Estos resultados contradicen a los análisis filogenéticos realizados por distintos autores previos.

Carnotaurus siempre fue un taxón de relevancia para los que trabajan con terópodos, por muchos puntos de vista. Primero por su preservación, ya que presenta preservado más del 70% de los huesos y preservando la mayoría de las características anatómicas. Esto ha llevado a una mejor comprensión de la morfología de los abelisáuridos. Segundo por varias estructuras que presenta el esqueleto, sobre todo en el cráneo, que también han fomentado trabajos para entender las funciones paleoecológicas. Finalmente, entender las relaciones filogenética entre *Carnotaurus* y otros taxones, es de suma importancia para la comprensión de hipótesis paleobiogeográficas, sobre todo en su caso ya que es uno de los últimos sobrevivientes de los Abelisauridae.

EKRIXINATOSAURUS NOVASI

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroida (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Abelisauridae Bonaparte y Novas, 1985 *sensu* Wilson et al. (2003)

Carnosaurinae Sereno, 1998 *sensu* Sereno (1998)

Brachyrostra Canale, Scanferla, Agnolin y Novas, 2009 *sensu* Canale et al. (2009)

Ekrixinosaurus Calvo, Rubilar-Rogers y Moreno, 2004

Ekrixinosaurus novasi Calvo, Rubilar-Rogers y Moreno, 2004

1.1. Holotipo

El holotipo de *Ekrixinosaurus novasi* MUCPv 294 según Calvo et al. (2004) incluye: un maxilar izquierdo y un fragmento del derecho; neurocráneo; ambos dentarios; dientes; vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales; arcos hemales; costillas; iliones; ambos pubis; partes proximales de ambos isquiones; fémur izquierdo y parte distal del derecho; tibia izquierda y extremo proximal de la tibia derecha; astrágalo-calcáneo izquierdo; extremo proximal de la fíbula izquierda; metatarsos; falanges; y una falange ungueal pedal.

1.2. Diagnósis original

En el trabajo original, *Ekrixinosaurus novasi* fue considerado un taxón nuevo por tener las siguientes autapomorfías: presencia de una fenestra entre el postorbital, y

el borde anterior del frontal; protuberancia dirigida posteriormente en el contacto entre los parietales con los procesos paraoccipitales; vértebras cervicales comprimidas anteroposteriormente; espina neural cervical a la misma altura que las epipófisis; centros de las vértebras cervicales medias y posteriores con la superficie ventral plana; dos amplios forámenes en las vértebras cervicales medias y posteriores; cervicales medias y posteriores con una depresión preespinal reducida y con una excavación neumática que se conecta con el canal neural; cervicales medias con la lámina preespinal reducida; tibia con un ensanchamiento a mitad de la diáfisis.

1.3. Diagnósis revisada

La diagnósis de *Ekrixinosaurus* fue revisada debido al descubrimiento de nuevos abelisáuridos que han aportado nuevos conocimientos sobre la familia. Por ese motivo, algunos estados de carácter que en su momento fueron considerados autapomórficos para *Ekrixinosaurus*, ahora tienen una más amplia distribución dentro de Abelisauridae.

Se considera *Ekrixinosaurus novasi* diferente de otros terópodos por tener el siguiente conjunto de características: protuberancias con forma de capucha dirigidas posteriormente, en el contacto entre los parietales con los procesos paraoccipitales; cervicales medias con la lámina preespinal reducida; centros de las vértebras cervicales medias y posteriores con la superficie ventral plana; dos amplios forámenes en las vértebras cervicales medias y posteriores; vértebras cervicales posteriores comprimidas anteroposteriormente; vértebras cervicales posteriores con una fosa espinopre- y espinopostzigapofiseal reducida y con forámenes neumáticos que se conectan con el canal neural; tibia con un ensanchamiento a mitad de la diáfisis.

En acuerdo a lo mencionado previamente, se remueven de la diagnosis original: presencia de una fenestra entre el postorbital, y el borde anterior del frontal; espina neural cervical a la misma altura que las epipófisis (ver abajo en **Comentarios y Discusión**).

Además, se intentó interpretar algunas autapomorfías que por su fuerte ambigüedad podrían ser o no ser consideradas como válidas tales como: dos amplios forámenes en las vértebras cervicales medias y posteriores (ver abajo en **Comentarios y Discusión**).

1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica

Según el trabajo original, *Ekrixinosaurus novasi* fue encontrado a 34 kilómetros al noroeste de Añelo, Provincia del Neuquén, Argentina (Calvo et al., 2004a) (Fig. 9.20).

Ekrixinosaurus novasi procede desde sedimentitas datadas como Cenomaniano (Cretácico Superior), por ende pertenecientes a la unidad litoestratigráfica Formación Candeleros (Grupo Neuquén) (Calvo et al., 2004a).

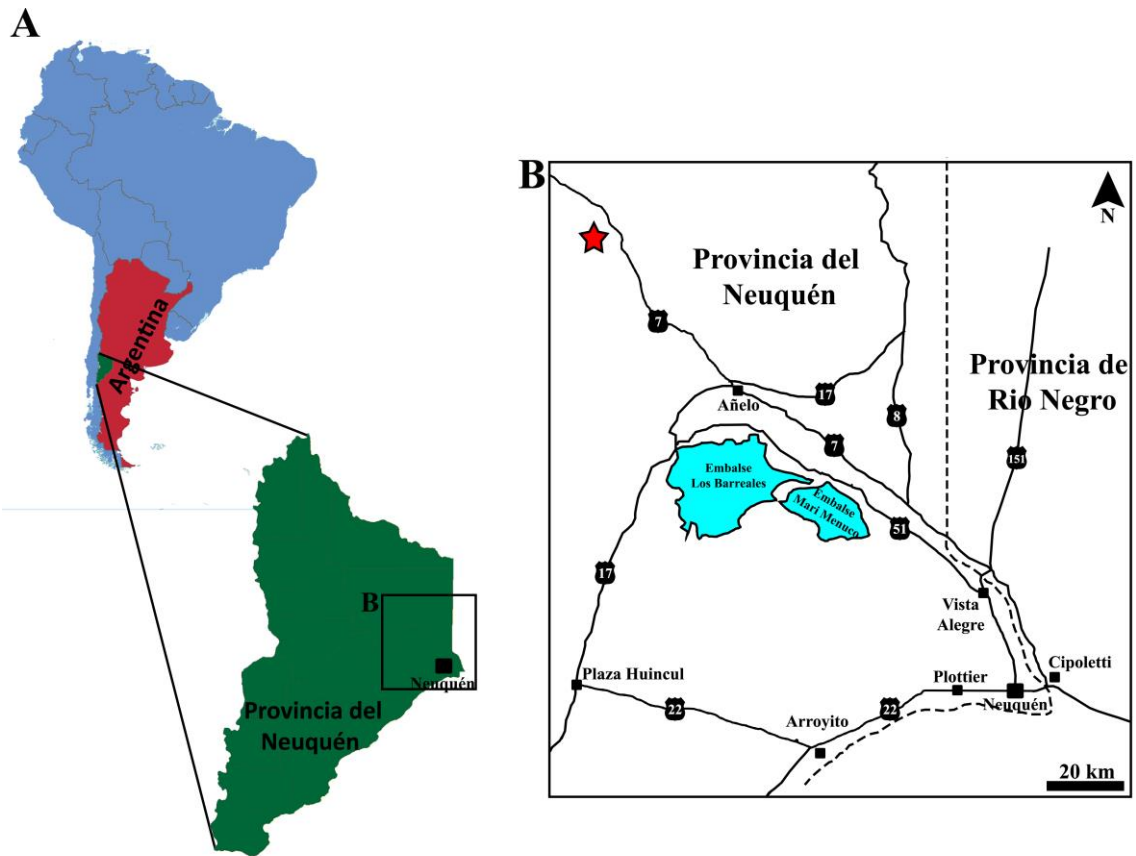


Figura 9.20. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Ekrixinatosaurus novasi* indicada con una estrella roja.

2. Comentarios

Desde el 2004, nuevos descubrimientos de abelisáuridos han incrementaron notablemente el conocimiento sobre este clado. En base a estos hallazgos fue posible mejorar la identificación de algunos caracteres diagnósticos para *Ekrixinatosaurus*. A continuación se harán descripciones puntuales de aquellas estructuras no consideradas en la descripción original, y además se compara *Ekrixinatosaurus* con otros abelisáuridos teniendo en cuenta sus características autapomórficas o compartidas con otros miembros de Abelisauridae.

2.1. Cráneo

Una de las características más notorias del cráneo de los abelisáuridos es la notable reducción de la fosa antorbital, tanto en la parte ventral de la fenestra antorbital que en la parte posterior del proceso ascendente. Sin embargo, el maxilar de *Ekrixinatosaurus* muestra una fosa antorbital más desarrollada si la comparamos a *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 (Fig. 9.21A, B). Además, otra diferencia que presenta el maxilar de *Ekrixinatosaurus* con los mencionados taxones, es la menor inclinación respecto al plano horizontal de la articulación maxilar-yugal, siendo menor que 45 grados (Fig. 9.21A, B). Una característica no reconocida previamente para *Ekrixinatosaurus* es la presencia de una ranura en la superficie anterolateral de la rama ascendente del maxilar que recibe el proceso maxilar del nasal (Fig. 9.21A). Dicha estructura se observa solamente en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Kryptops* (Serenio y Brusatte, 2008), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) entre otros (Fig. 9.21A, B). El proceso ascendente del maxilar de *Ekrixinatosaurus* es casi vertical, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y Abelisauridae indet. UNPSJB-PV247 (Fig. 9.21A, B). Esta característica difiere del proceso ascendente más inclinado posteriormente observado en otros abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Kryptops*, *Majungasaurus*). Por otra parte, las placas parodontales del maxilar son onduladas, y no estriadas tal como se observa en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y diferente de *Kryptops* (Serenio y Brusatte, 2008), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) o el Abelisauridae indet. UNPSJB-PV247, donde se observan crestas y surcos dirigidos dorsoventralmente.

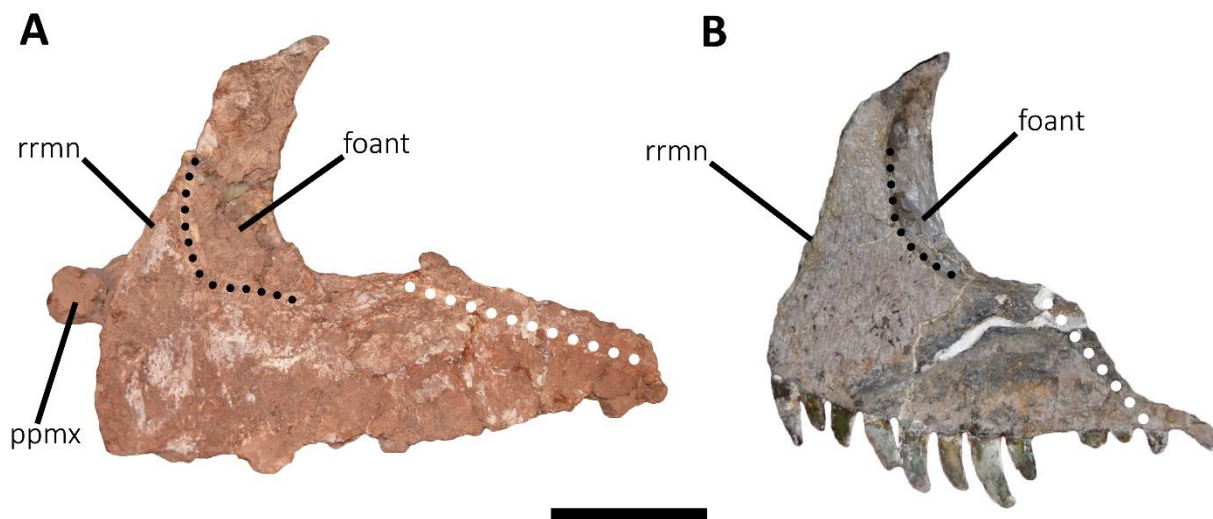


Figura 9.21. Comparación entre el maxilar de *Ekrixinatosaurus novasi* MUCPv 294 y *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894. Se destaca un mayor tamaño de la fosa antorbital (línea discontinua negra) y una menor inclinación de la superficie de contacto para el yugal (línea discontinua blanca) en *Ekrixinatosaurus* respecto a otros abelisáuridos como *Carnotaurus*. Escala: 10 cm.

Una fenestra reducida ubicada entre el lacrimal, postorbital y frontal no solamente está presente en *Ekrixinatosaurus*, dado que fue descrita también en *Rugops* (Serenio et al., 2004), *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), y además se observa en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y probablemente en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) (Fig. 9.22A). *Ekrixinatosaurus*, tal como *Rugops* (Serenio et al., 2004) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), presenta los frontales sin fusionar y con poca ornamentación de la superficie dorsal, diferente de los frontales extremadamente ornamentados de los abelisáuridos del Cretácico terminal como *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) (Fig. 9.22A). La eminencia parietal y la cresta nucal son bajas, tal como se observa en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y diferente de otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*,

Skorpiovenator, *Carnotaurus*) que se eleva muy dorsalmente respecto al techo craneano (Fig. 9.22A, B, C).

Los procesos posteriores del exooccipital-opistótico mencionados en las diagnósis, tienen forma de capucha y la superficie ventralmente a ellos es cóncava y lisa (posiblemente hospedaban alguna glándula) (Fig. 9.22B, D). Otra posible explicación de esas estructuras es que funcionarían como zona de anclaje de músculos relacionados al cuello. El postorbital izquierdo de *Ekrixinatosaurus* es casi completo, mostrando una longitud anteroposterior de aproximadamente 13 cm y un alto dorsoventral del proceso yugal de 7 cm. Sin embargo, el mismo postorbital presenta un conjunto de condiciones basales y derivadas (Fig. 9.22C). La presencia de una concavidad donde se unen las tres ramas difiere de las formas más profundamente anidadas, como *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), que carecen de dicha depresión. Contrariamente, tal como otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*), el borde anterior de la rama yugal es fuertemente cóncava, (Fig. 9.22C). Ambos postorbitales presentan una inclinación muy marcada, tal como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) (Fig. 9.22C, E). El dentario de *Ekrixinatosaurus*, presenta una fuerte curvatura dorsal en vista lateral, característica típica de algunos ceratosaurios, como *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Chenanisaurus* (Longrich et al., 2017), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), mientras que es recto en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) (Fig. 9.23A, B). Además, conjuntamente con estos abelisáuridos el dentario está muy curvado medialmente, dando una forma a “U” a la mandíbula cuando ambos dentarios están articulados. Esta característica difiere de una forma a “V” observada en otros terópodos (Carrano y Sampson, 2008). En

Ekrixinatosaurus, se destaca la posición ventral (por debajo de la mitad de la superficie) del surco lateral del dentarios, que en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) se encuentra aproximadamente a la mitad de la superficie lateral, mientras que en los tetanuros está posicionado más dorsalmente (e.g. Madsen, 1976; Currie y Zhao, 1993; Brochu, 2003) (Fig. 9.23A, B). En el dentario se cuentan 16 alveolos como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48).

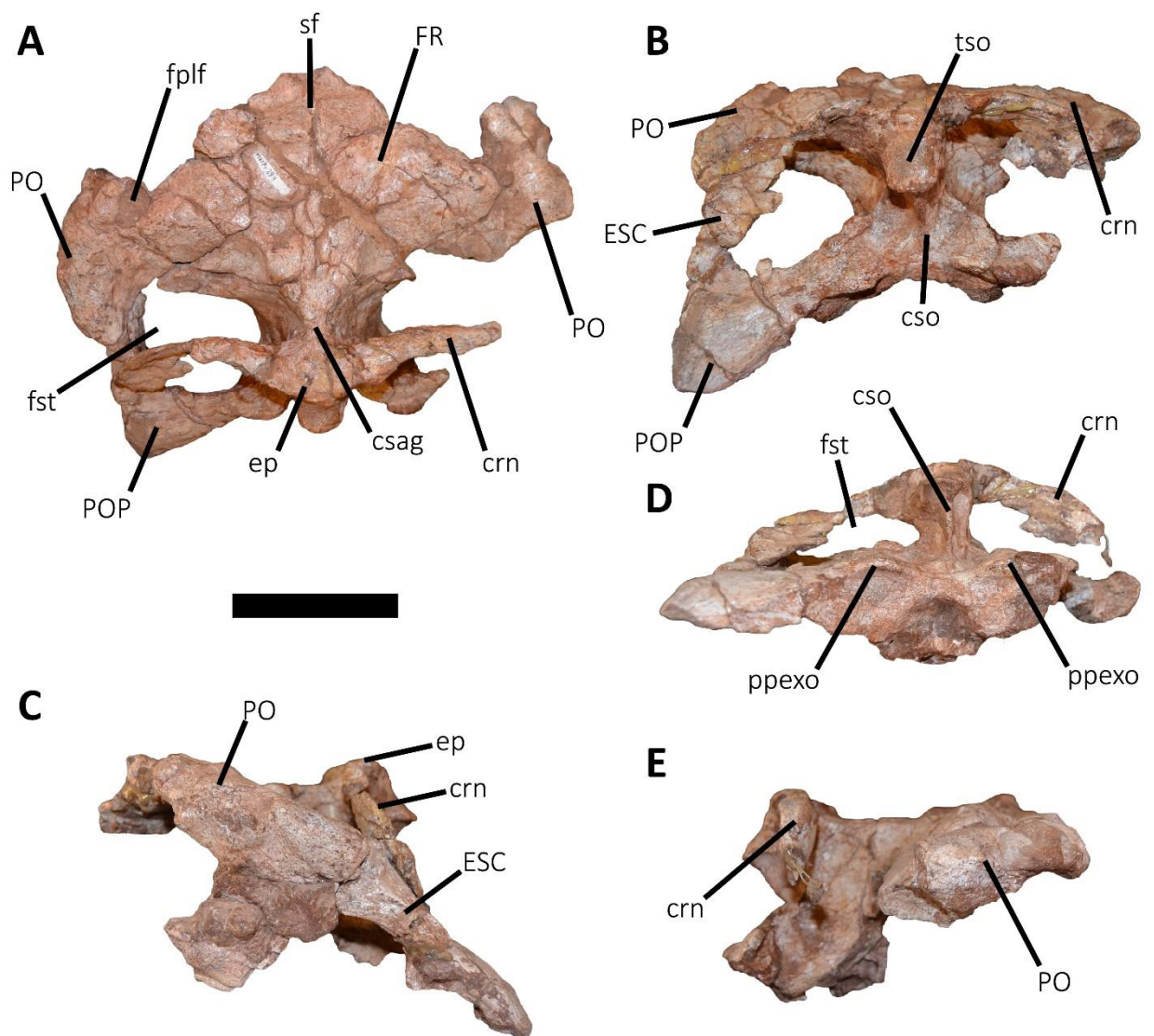


Figura 9.22. *Ekrixinatosaurus novasi*, holotipo, MUCPv 294. Techo craneano en vista dorsal (A), posterior (B), lateral izquierda (C), ventroposterior (D), y lateral derecha (E). Escala: 10 cm.

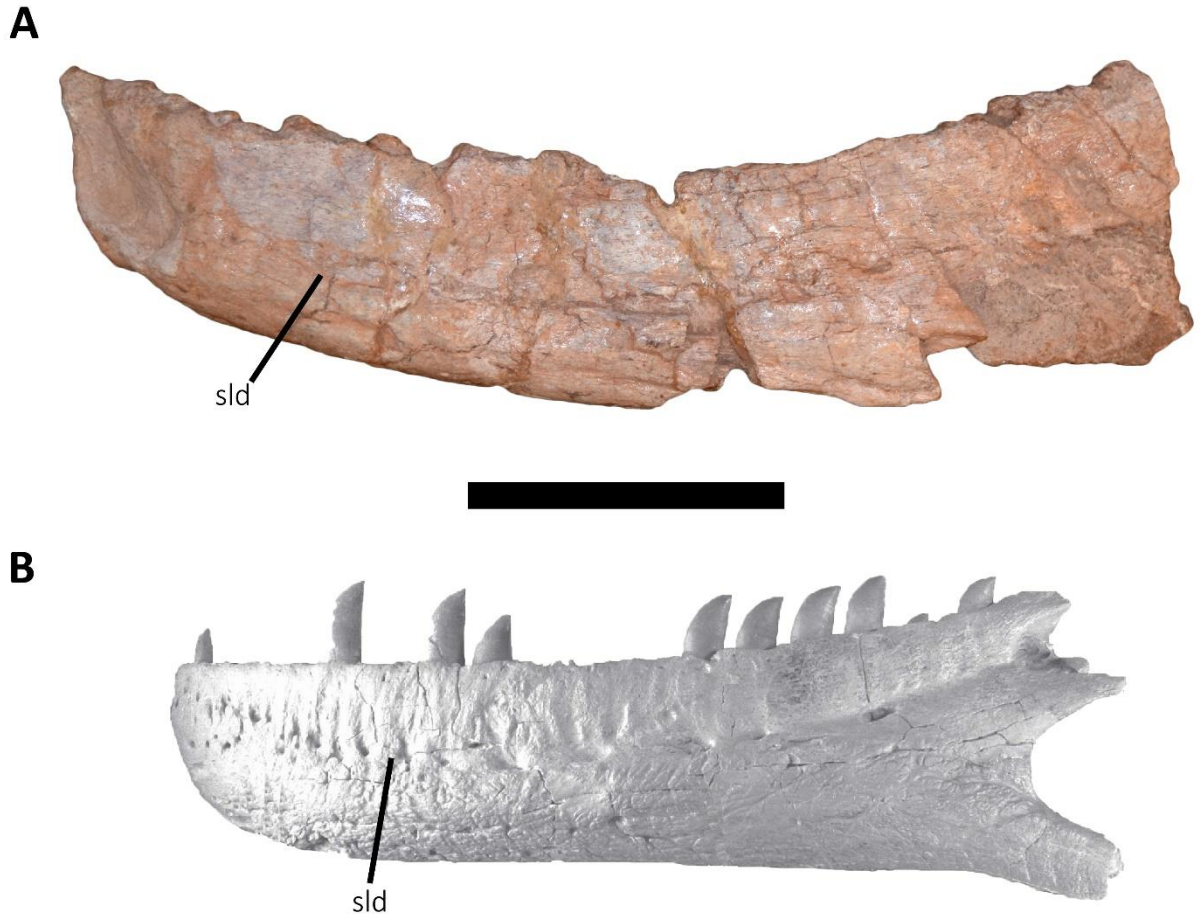


Figura 9.23. Dentarios de *Ekrixinatosaurus novasi*, holotipo, MUCPv 294 y *Majungasaurus crenatissimus* (modificado de Sampson y Witmer, 2007) en vistas laterales. Se destaca la posición ventral del surco lateral y el margen fuertemente convexo de *Ekrixinatosaurus* respecto a otros abelisáuridos como *Majungasaurus*. Escala: 10 cm.

2.2. Esqueleto axial

Una de las dos vértebras cervicales preservadas es una posterior (Fig. 9.24, A, D), que según las características observadas y la comparación con *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y

el Abelisauridae indet. MPM 99, se considera como la décima (última) vértebra cervical (Fig. 9.24A-F). De hecho, tal como la vértebra cervical 10 de estos taxones, *Ekrixinatosaurus* presenta: un cuerpo vertebral con la superficie articular anterior levemente cóncava; ambas superficies articulares desfasadas solamente levemente entre sí, en vista lateral; parapófisis más alta respecto en el cuerpo vertebral; procesos transversos dirigidos ventrolateralmente con una inclinación respecto la horizontal inferior a 30°; fosas y láminas espinopre- (**spri**) y espinopostzigapofiseal (**spol**) reducidas; lámina epipofiseal prezigapofiseal (**epri**) reducida anteroposteriormente; epipófisis reducidas anteroposteriormente (Fig. 9.24A, D). Confirmado que es una vértebra cervical 10, a la hora de comparar el alto de la espina neural con respecto las epipófisis con la vértebra cervical 10 de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Viavenator* (MAU PV LI 530), los tres taxones presentan una espina neural a nivel de las epipófisis (Fig. 9.24A, B, D, E). Debido a que un cuerpo vertebral dorsal de *Ekrixinatosaurus* está parcialmente roto, se puede observar la estructura interna que es de tipo camelata, tal como varios abelisauroides (e.g. *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*) y varios tetanuros (Carrano et al., 2012).

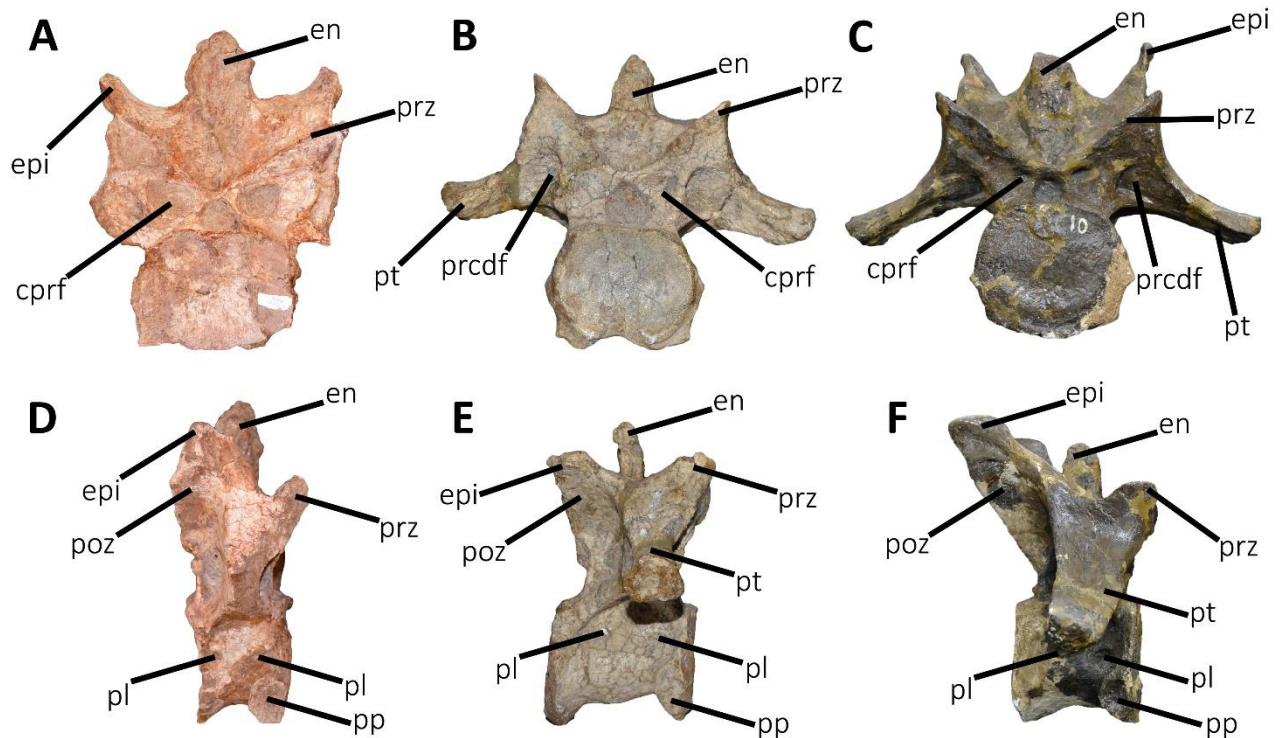


Figura 9.24. Comparación entre vértebras cervical 10 de *Ekrixinatosaurus novasi*, holotipo, MUCPv 294 (A, D), *Viavenator exxoni* MAU PV LI 530 (B, E), y *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (C, F), en vista anterior (A-C), y lateral (D-F). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

De la serie vertebral caudal se preservaron por lo menos una vértebra caudal anterior y una media. La vértebra caudal anterior (Fig. 9.25A, E) presenta las superficie articulares de contorno ovalado, siendo más altas que anchas, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69. La superficie posterior del cuerpo presenta en su parte ventral un área bien definida para el contacto con el arco hemal. La superficie ventral del cuerpo no presenta ningún surco, tal como varios abelisauroideos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*) y diferentes de otras formas que si tienen, como *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Si bien los procesos transversos están preservado parcialmente, muestran una fuerte

inclinación dorsal, como en *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Ventralmente a los procesos transversos se pueden distinguir una lámina centrodiafiseal que en su parte más ventral se separa en una rama anterior y una posterior, como en otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator Aucasaurus*, *Carnotaurus*) (Fig. 9.25A-D). Posteriormente se puede observar un hipósforo bien desarrollado y de forma triangular, con la base posicionada ventralmente, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 (Fig. 9.25E-H). La fosa espinopostzigapofiseal tiene forma de hendidura. La espina neural es delgada transversalmente, con una expansión rugosa en el extremo dorsal. Dicha morfología se observa también en otros abelisáuridos como *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La vértebra caudal media presenta superficies articulares del cuerpo de contorno circular. Los procesos transversos están dirigidos lateralmente, y el borde lateral presenta tanto el proceso anterior que el posterior, como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). La espina neural está posicionada posteriormente, y está orientada verticalmente como en otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Ilokelesia*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*). Se pudo observar una peculiar característica de las prezigapofisis en las vértebras caudales medias, que se presentan con la faceta articular dirigida dorsalmente y de contorno circular. Esta característica no se pudo observar en las otras vértebras caudales media, por ende no se pudo confirmar si hay una continuidad en la secuencia caudal, por ese motivo no se pudo proponer como una posible autapomorfía.

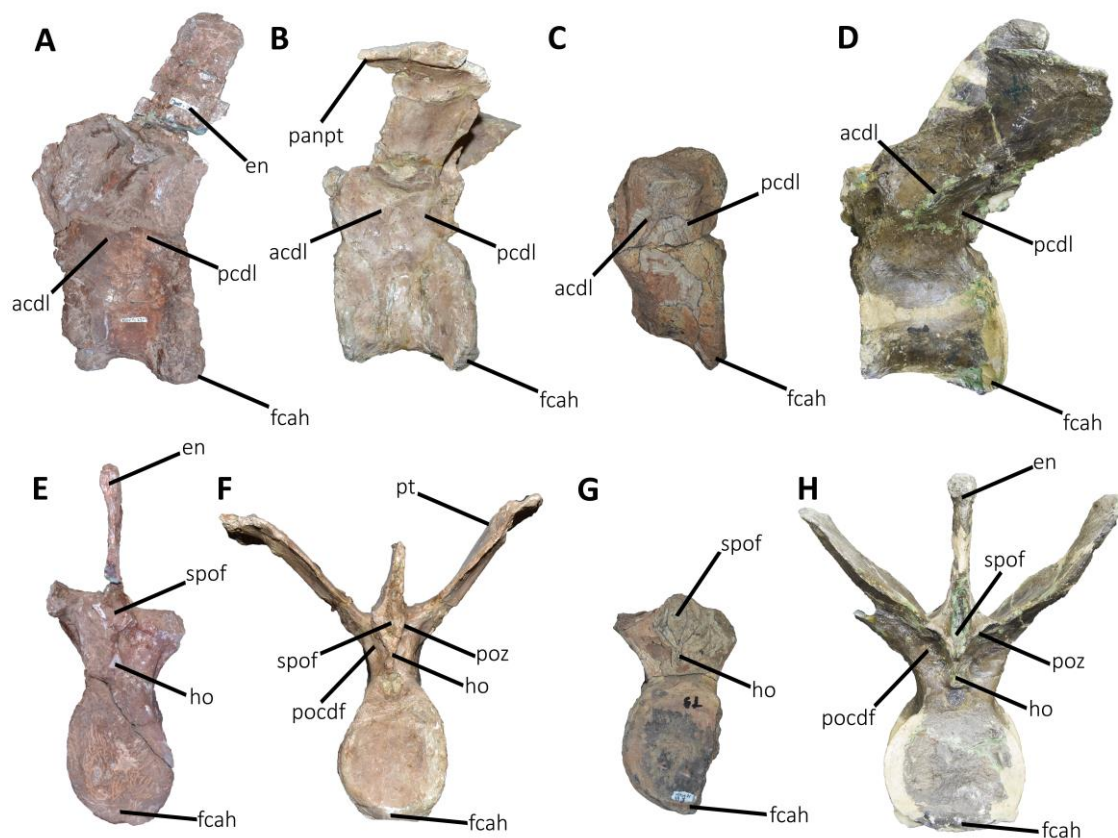


Figura 9.25. Comparación entre la vértebra caudal anterior de *Ekrixinatosaurus novasi*, holotipo, MUCPv 294 (A, E), *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (B, F), *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 (C, G), y *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (D, H). Vista lateral (A-D) y posterior (E-H). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

2.3. Esqueleto apendicular

El fémur, como mencionado previamente es robusto (Juárez Valieri et al., 2011), y no muestra la inclinación distal de la cabeza femoral como en *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Fig. 9.26A-D). La cabeza femoral parece tener un contorno esférico, diferente de un contorno rectangular observado en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Además, la superficie articular de la cabeza femoral en *Ekrixinatosaurus* presenta un escalón, observado también en

Xenotarsosaurus (UNPSJB PV 184) y ausente en otros abelisáuridos (Fig. 9.26A). El fémur de *Ekrixinatosaurus* muestra la superficie del trocánter mayor muy rugosa debido al anclaje del *M. puboischiofemorales externi* (Carrano y Hutchinson, 2002). Distalmente al trocánter mayor se observa una área rugosa, donde anclaba el *M. ischiotrocantericus* (Carrano y Hutchinson, 2002) (Fig. 9.26B). El trocánter anterior, pese a estar parcialmente roto, tiene un mayor desarrollo de los terópodos tempranos y celofísidos, elevándose probablemente hasta la cabeza femoral (Fig. 9.26C-E). El cuarto trocánter es una leve cresta y está dirigido posteriormente tal como otros abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Ligabueino*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*) (Fig. 9.26B). La primer parte de la diáfisis presenta una sección transversal triangular debido a la línea intermuscular anterior, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69 (Fig. 9.26A). El extremo distal del fémur tiene una cresta mediolateral en la superficie anterior muy marcada, como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) (Fig. 9.26A, F). En *Ekrixinatosaurus*, la cresta tibiofibular no se proyecta más posteriormente que el cóndilo tibial, y no tiene la inclinación lateral (Fig. 9.26B, F). Esta morfología de la cresta tibiofibular difiere de los otros abelisáuridos donde es mucho más desarrollada y se dirige posterolateralmente. Probablemente la cresta tibiofibular en *Ekrixinatosaurus* presentaba un proceso accesorio en la superficie medial como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

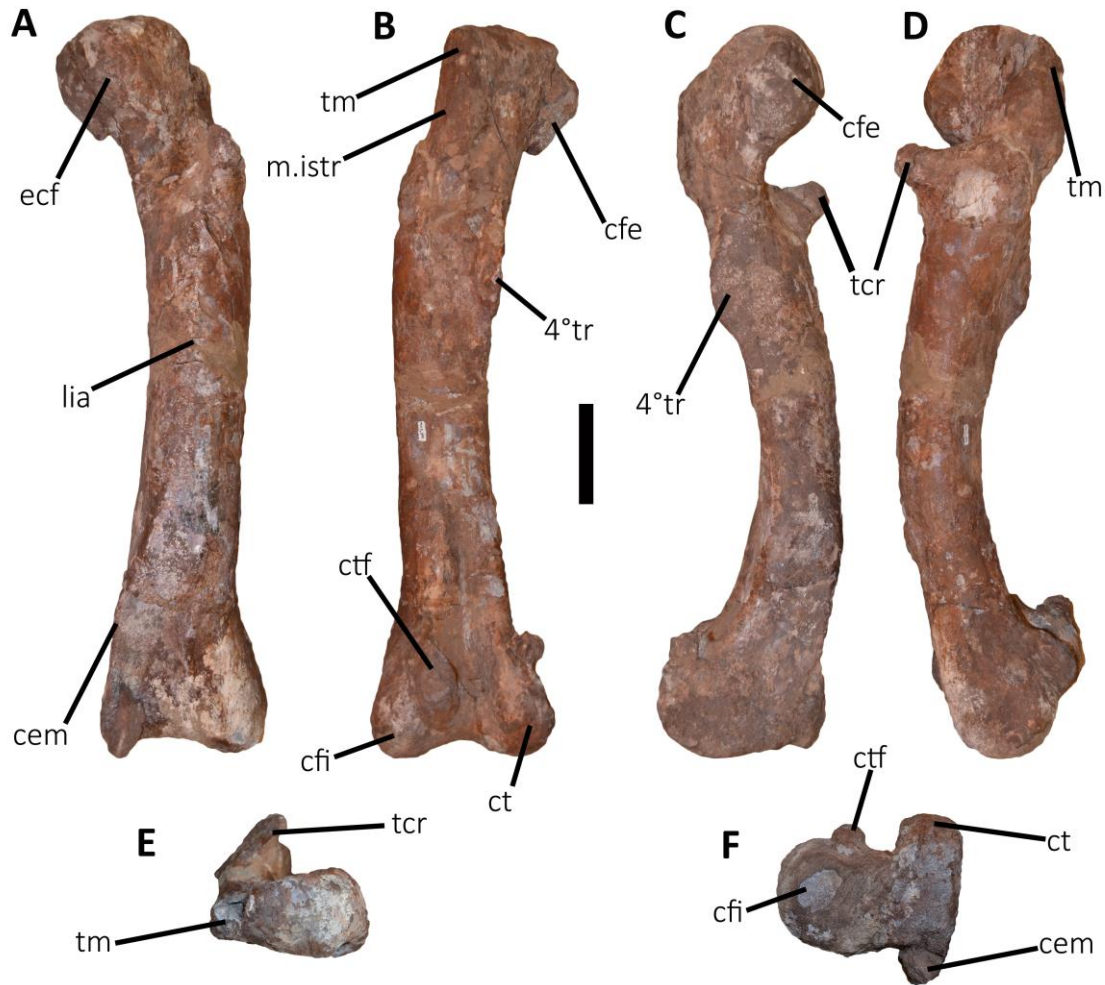


Figura 9.26. *Ekrixinatosaurus novasi*, holotipo, MUCPv 294. Fémur izquierdo en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), proximal (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

La tibia de *Ekrixinatosaurus* es robusta (Fig. 9.27A-D), presentando una relación entre el ancho a mitad de la diáfisis/largo de la tibia de 13,1% (ver subcapítulo tibia *Aucasaurus*), el valor más alto entre todos los abelisáuridos de Argentina y segundo solamente a *Pycnonemosaurus*. De todos modos, el extremo proximal de la tibia presenta varias características típicas de otros ceratosaurios, como: cresta cnemial expandida anteroposteriormete y la ausencia del escalón entre el cóndilo lateral y la cresta cnemial, en vista proximal (Fig. 9.27C-E). Los cóndilos proximales tienen casi el mismo tamaño en vista proximal, aunque el medial tiene una mayor proyección

proximal respecto el lateral (Fig. 9.27B, E). Una característica observada en algunos abelisáuridos, y que posiblemente estaría presente también en *Ekrixinatosaurus*, es la expansión distal del borde anterior de la cresta cnemial. Sin embargo, en ese taxón la parte distal de la cresta cnemial va acuniándose transversalmente como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 255), pero diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Además, la superficie medial del extremo proximal de la tibia presenta un escalón dirigido proximodistalmente, presente también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el *Abelisauridae* indet. MMCh-PV 255 (Fig. 9.27C). Siempre en vista medial, el extremo proximal de la tibia de *Ekrixinatosaurus* muestra una depresión cerca del borde posterior, donde probablemente anclaba el *M. flexor tibialis internus 3* o el *M. gastrocnemius pars medialis* (Carrano y Hutchinson, 2002). Como en otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Aucasaurus*), la *cresta fibularis* es una leve cresta posicionada proximalmente respecto a los tetanuros. La parte media de la diáfisis de *Ekrixinatosaurus* presenta un evidente ensanchamiento que no se observa en ningún otro terópodo. El extremo distal de la tibia presenta una cresta transversalmente dirigida que bordea proximalmente el proceso transversal, como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Fig. 9.27A). Los maléolos en *Ekrixinatosaurus*, muestran una mayor expansión transversal que *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Fig. 9.27A, B).

En *Ekrixinatosaurus* se observa una fusión parcial del astrágalo-calcáneo (Fig. 9.27A, B, F), mientras que en otros abelisauroides la fusión es completa como

Masiakasaurus (Carrano et al., 2002), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En este sentido es más parecido a *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) que también muestra una fusión parcial. En *Ekrixinatosaurus* los cóndilos del astrágalo-calcáneo están dirigidos anteroventralmente (Fig. 9.27F), como *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Tal como otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Velocisaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Aucasaurus*) un surco horizontal (probablemente vascular) atraviesa la superficie anterior del astrágalo-calcáneo (Fig. 9.27A, F). El proceso ascendente del astrágalo es rectangular, más alto que ancho (Fig. 9.27A), pareciéndose a la morfología observada en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y diferente de otros ceratosaurios que tienen una forma triangular (e.g. *Ceratosaurus*, *Majungasaurus*, *Quilmesaurus*). Si bien *Ekrixinatosaurus* carece de la fíbula, es posible ver la superficie de articulación compartida entre el astrágalo y el calcáneo, y que está posicionada anteriormente a la tibia (Fig. 9.27A). Dicha condición es típica de Averostrá. Cabe destacar el importante desarrollo proximodistal del astrágalo-calcáneo (incluyendo el proceso ascendente) de *Ekrixinatosaurus* (Fig. 9.27A), dado que la máxima altura resulta ser aproximadamente el 21 % del alto de la tibia, mientras que en otros ceratosaurios (e.g. *Masiakasaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Aucasaurus*) este valor se acerca al 15 % o menos (e.g. *Ceratosaurus*).

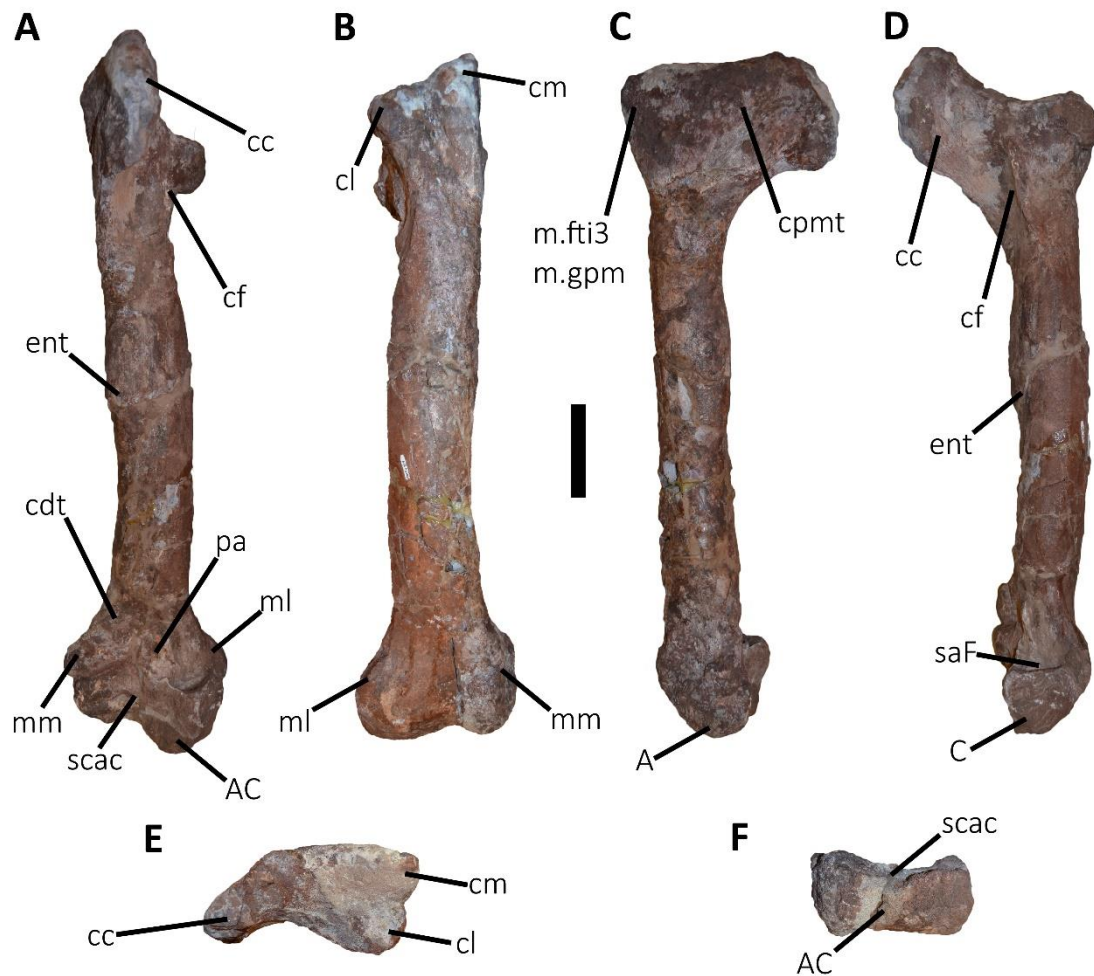


Figura 9.27. *Ekrixinatosaurus novasi*, holotipo, MUCPv 294. Tibia y astrágalo-calcáneo izquierdo en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), proximal (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

3. Discusión

La asignación de *Ekrixinatosaurus* como Abelisauridae, no da lugar a duda. Diferentes estados de carácter en el maxilar, en la vértebra cervical posterior, en las vértebras caudales medias, en el extremo proximal del fémur, en la cresta cnemial de la tibia, en el astrágalo-calcáneo, son apomórficas de esta familia (Coria, 2007; Novas, 2009). Dentro de este clado, *Ekrixinatosaurus* presenta algunos caracteres que comparte solamente con *Ilokelesia* y *Skorpiovenator*, como por ejemplo: la porción dorsal del postorbital abultada, y presencia de un proceso anterior y uno posterior en el borde

lateral de los procesos transversos de las vértebras caudales. No obstante, *Ekrixinatosaurus* presenta estados de carácter que son más primitivos dentro de Abelisauridae, como por ejemplo: ausencia de ornamentación en los frontales, una cresta nugal baja, inclinación menor de 45° del contacto maxilar-yugal. Asimismo muestra rasgos que tienen una amplia distribución entre los neoterópodos no Tetanurae, como por ejemplo: inclinación anteromedial de la cabeza femoral, cresta tibiofibular que no sobrepasa posteriormente el cóndilo tibial.

La diversidad actualmente conocida de los abelisáuridos ha permitido el ajuste de los caracteres diagnósticos de *Ekrixinatosaurus*. Cuando fue descrito eran todavía pocos los abelisáuridos conocidos (aproximadamente 10 hasta el 2004) y las mayorías estaban descritos de manera escueta (e.g. *Rugops*, *Xenotarsosaurus*), mientras que hoy en día se cuentan por lo menos 19 taxones pertenecientes a la familia Abelisauridae. Estos nuevos abelisáuridos, en algunos casos presentan características que en su momento fueron consideradas autapomórficas para *Ekrixinatosaurus*. Por ejemplo, la fenestra accesoria ubicada entre lacrimal, postorbital y frontal es bien visible en otros abelisáuridos, como mencionado en el capítulo Comentarios. Una espina neural de las vértebras cervicales que alcanza la misma altura de las epipófisis también fue considerado un rasgo autapomórfico para *Ekrixinatosaurus*. Esta condición es el resultado de una reducción de la espina neural y de un mayor desarrollo vertical de las epipófisis. De hecho, esta característica difiere mucho de la condición observada en los tetanuros, donde la espina neural se eleva abundantemente por encima de las epipófisis. Sin embargo, esta morfología observada en *Ekrixinatosaurus* está presente en varios abelisáuridos (Fig. 9.24A-F). Estos dos últimos caracteres se excluyeron de la diagnosis revisada debido a su amplia distribución dentro de Abelisauridae. De todas maneras, entender la posición filogenética de *Ekrixinatosaurus* dentro de Abelisauridae es

sumamente importante, dado que es estratigráficamente entre los primeros abelisáuridos del Cretácico Superior. Su ubicación, junta con otros abelisáuridos coevos, dentro de Abelisauridae puede afectar las hipótesis paleobiogeográficas sobre la fragmentación de Gondwana, dado que estas últimas están vinculadas a la filogenia de este grupo (entre otros).

Con respecto al posible tamaño de *Ekrixinatosaurus*, fue considerado originariamente por Calvo et al. (2004) ser entre los 7 y 8 metros. Sucesivamente, Juárez Valieri et al. (2011) mediante la comparación con otros abelisáuridos estiman un tamaño corporal de 10 u 11 metros, considerándolo probablemente el abelisáurido más grande conocido hasta aquel momento. Sin embargo, estos autores no tienen en cuenta *Pycnonemosaurus* (C. Grillo y Delcourt (2017), en base a estimaciones hechas con vértebras y elementos posteriores calculan un posible tamaño corporal para *Ekrixinatosaurus* de aproximadamente 7-8 metros, parecido a la estimación hecha por Calvo et al. (2004).

En la diagnosis original, Calvo et al. (2004) propone el siguiente carácter “dos amplios forámenes en las vértebras cervicales medias y posteriores” sin mencionar a que forámenes se refieren, en que vista y tampoco lo representan en alguna figura. Siendo este carácter muy ambiguo, se intentó interpretarlo y explicarlo. En el caso que los autores hicieran referencia a los pleurocelos en las superficies laterales del cuerpo vertebral, su consideración como una autapomorfía se debilita debido a los siguientes motivos. La cantidad y el tamaño de los pleurocelos en la superficie lateral de los cuerpos de las vértebras cervicales no presenta un patrón filogenético, dado a que en varios abelisáuridos el tamaño, la forma y el número de pleurocelos varía a lo largo de la serie cervical (e.g. *Majungasaurus* y *Viavenator*). Además, la variación de forma y tamaño ocurre en la misma vértebra, como se observa en *Ekrixinatosaurus* donde los

pleurocelos derechos son más reducidos que los izquierdos. Asimismo, varios abelisáuridos presentan dos pleurocelos en diferentes cuerpos de vértebras cervicales medias y posteriores: en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) en las vértebras cervicales 8 y 9; en *Viavenator* (MAU PV LI 530) en las vértebras cervicales 8, 9 y 10; en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) por los menos desde la vértebra cervical 4 hasta la vértebra cervical 10; en el Abelisauridae indet. MPM 99 hay dos en la supuesta cervical 10 (Fig. 9.24D-F). Si los autores se refieren a las fosas centroprezigapofiseal observadas en vista anterior, en *Ekrixinatosaurus* son mucho más amplias y profundas que *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y en el Abelisauridae indet. MPM 99 (Fig. 9.24A-C). En este caso estaría justificado como carácter autapomórfico.

Una característica inusual observada en *Ekrixinatosaurus* es el ensanchamiento de la parte media de la diáfisis de la tibia (Fig. 9.27A, D). Si bien no se observa en ningún otro terópodo, esta morfología podría ser el resultado de alguna patología, dado que aparentemente no es debido a la presencia de algún tejido blando. Una estructura similar se pudo detectar en *Bonitasaura*, y considerada una producción tumoral (Gonzalez et al., 2017). Además, dado que no se preservó la tibia derecha, no se puede comprobar su presencia en el otro hueso apendicular.

En la diagnosis revisada se modificó la redacción de algunos caracteres de la diagnosis original tales como: “vértebras cervicales comprimidas anteroposteriormente” con “vértebras cervicales posteriores comprimidas anteroposteriormente”; y “cervicales medias y posteriores con una depresión preespinal reducida y con una excavación neumática que se conecta con el canal neural” con “cervicales posteriores con una fosa espinopre- y espinopostzigapofiseal reducida y con forámenes neumáticos que se conectan con el canal neural”. El primer carácter se modificó porque *Ekrixinatosaurus*,

preservó una posible cervical anterior (la mala preservación impide una correcta ubicación en la secuencia), y que muestra una longitud anteroposterior parecida a la de otros abelisáuridos. Sin embargo, la vértebra cervical posterior cuando se la compara con las vértebras cervicales posteriores de *Majungasaurus*, *Viavenator* y *Carnotaurus*, muestra una evidente reducción anteroposterior (Fig. 9.24D-E). El segundo carácter se modificó para incluir también la fosa espinopostzigapofiseal, que de hecho en los abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Viavenator*, *Carnotaurus*) ambas fosas son profundas y anchas, tomando un contorno con forma de rombo.

Calvo et al. (2004) conducen un análisis filogenético utilizando 13 caracteres, en el cual *Ekrixinatosaurus* es recuperado como un abelisáurido dentro de una politomía junto con *Majungasaurus*, *Carnotaurus* y *Aucasaurus*. Sucesivamente, Carrano y Sampson (2008), si bien comentan de manera poco detallada la diagnosis de *Ekrixinatosaurus*, lo incluyen en un nuevo análisis filogenético, recuperando a *Ekrixinatosaurus* como un abelisáurido temprano pero más tardío que *Rugops*. Farke y Sertich (2013) llegan al mismo resultado, mientras que Tortosa et al. (2013) lo encuentran como un Brachyrostra temprano. Tanto Wang et al. (2017) como Delcourt y Iori (2018) lo recuperan como un abelisáurido dentro de una politomía de los Brachyrostra. Sin embargo, varios trabajos encuentran a *Ekrixinatosaurus* formando un grupo monofilético con *Skorpiovenator* y *Ilokelesia*, o solamente junto con *Skorpiovenator* (Canale et al., 2009; Pol y Rauhut, 2012; Novas et al., 2013; Rauhut y Carrano, 2016; Filippi et al., 2016; Delcourt, 2017, 2018; Longrich et al., 2017).

ILOKELESIA AGUADAGRANDENSIS

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroida (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Abelisauridae Bonaparte y Novas, 1985 *sensu* Wilson et al. (2003)

Carnosaurinae Sereno, 1998 *sensu* Sereno (1998)

Brachyrostra Canale, Scanferla, Agnolin y Novas, 2009 *sensu* Canale et al. (2009)

Ilokelesia Coria y Salgado, 2000

Ilokelesia aguadagrandensis Coria y Salgado, 2000

1.1. Holotipo

El ejemplar holotipo de *Ilokelesia aguadagrandensis* MCF-PVPH-35 está compuesto por: un postorbital derecho, un cuadrado derecho, un cóndilo occipital, una posible tercera y cuarta vértebra cervical (la tercera menos preservada), una posible decimoprimerá vértebra dorsal, cinco vértebras caudales medias, fragmentos de costillas cervicales, ocho arcos hemales, nueve falanges no ungueales y una falange ungueal de los autopodios posteriores.

MATERIAL REFERIDO: postorbital derecho MCF-PVPH-909

1.2. Diagnósis original

Coria y Salgado (2000) consideraron a *Ilokelesia aguadagrandensis* distinto de otros terópodos por tener: cuadrado con el cóndilo lateral reducido y borde posterior de

la superficie articular formado completamente por el cóndilo medial; vértebras cervicales con una lámina postzigodiapofiseal poco desarrollada; vértebras dorsales posteriores con la lámina centroparapofiseal anterior (infraparapofiseal en Coria y Salgado, 2000) ventralmente cóncava, y parapófisis ventralmente orientada; vértebras dorsales posteriores sin pleurocelos; vértebras caudales medias con el extremo distal de los procesos transversos expandidos con procesos dirigidos anteriormente y posteriormente; borde distal del proceso transverso cóncavo en la parte media.

1.3. Diagnósis revisada

En esta Tesis Doctoral, se hace una revisión de la diagnósis original debido a que algunos caracteres propuestos originariamente actualmente tienen una distribución más amplia dentro de Abelisauridae. Además, el análisis filogenético arrojó una combinación de estados de carácter únicos para dicho taxón. Las autapomorfías obtenidas del análisis serán mencionadas en el CAPÍTULO 10-FILOGENIA.

Ilokelesia aguadagrandensis se considera un terópodo diferente de los otros por tener: vértebras dorsales posteriores con la lámina centroparapofiseal anterior (infraparapofiseal en Coria y Salgado, 2000) ventralmente cóncava, y parapófisis ventralmente orientada; vértebras caudales medias con el borde lateral del proceso transverso cóncavo en la parte media; superficie dorsal en el extremo lateral de los procesos transversos de las vértebras caudales medias, cóncavo dorsalmente.

1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica

Ilokelesia aguadagrandensis procede de la localidad Aguada Grande, 15 km al sur de la ciudad de Plaza Huincul, Provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 9.28A, B).

Dicho espécimen fue encontrado en sedimentitas pertenecientes a la Formación Huincul (Cenomaniano-Turoniano, Cretácico Superior) (Garrido, 2010).

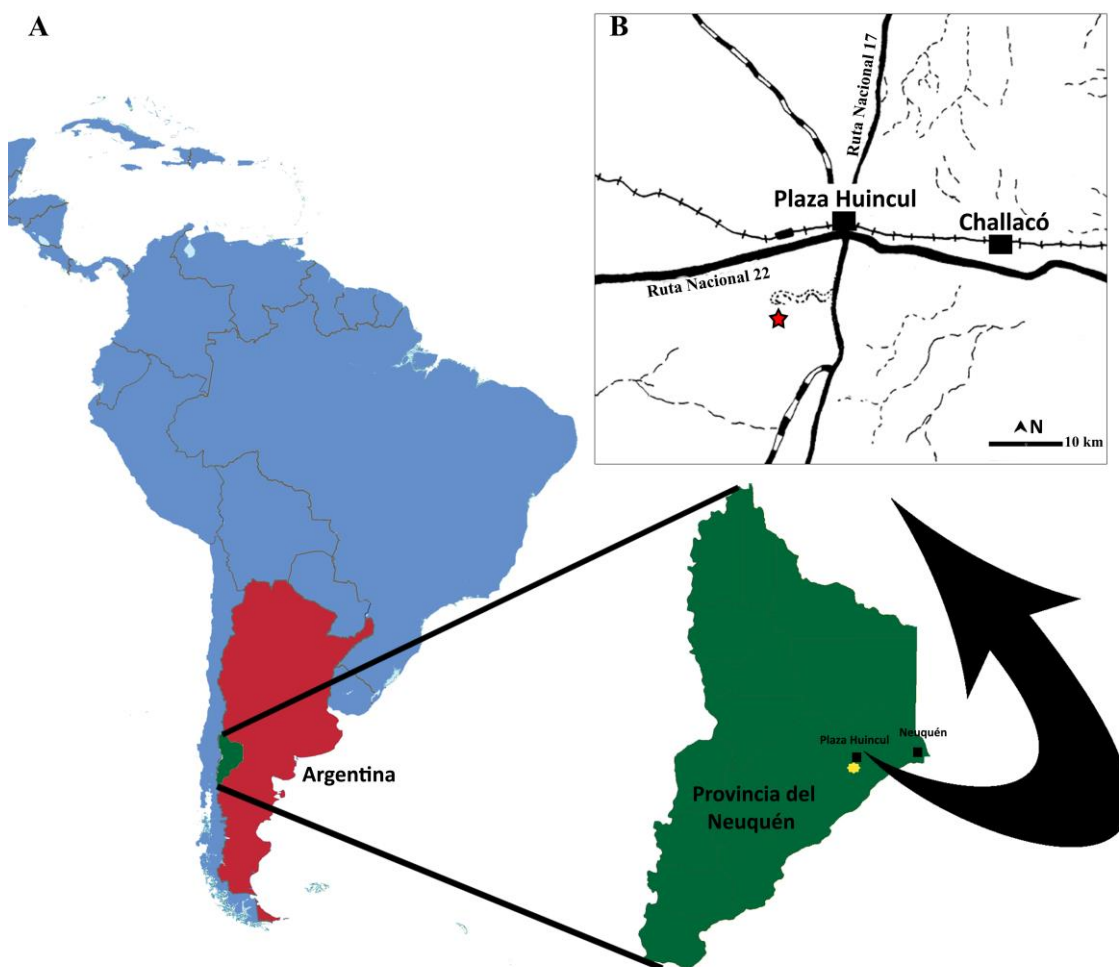


Figura 9.28. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Ilokelesia aguadagrandensis*, indicada con una estrella roja. Modificado de Baiano et al. (2020a).

2. Comentarios

Si bien el trabajo original de Coria y Salgado (2000) describe exhaustivamente el holotipo de *Ilokelesia aguadagrandensis*, en los últimos años se han descubierto nuevos abelisáuridos que han permitido una comparación más amplia entre otros miembros de este grupo. Esta comparación ha permitido detectar caracteres que fueron considerados autapomórficos de *Ilokelesia*, y que presentan una distribución más amplia

por lo menos dentro de Abelisauridae. A continuación se hará una descripción de determinados elementos óseos y su comparación sobre todo con abelisáuridos descubiertos posteriormente a la publicación original de *Ilokelesia*.

2.1. Cráneo

El postorbital derecho tiene la típica forma de “T” con una rama para el lacrimal y una rama para el escamoso (Fig. 9.29A-E), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013) y *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), diferente de la forma de “L” observada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Esta forma es debido a un mayor desarrollo de la rama para el escamoso respecto a la de los mencionados abelisáuridos (Fig. 9.29A, B). Sin embargo, la longitud anteroposterior es igual al alto dorsoventral como en otros abelisáuridos carnosaurinos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*). La rama para el lacrimal es más larga anteroposteriormente y más ancha dorsoventralmente que la rama para el escamoso. Esta última resulta estar más desarrollada anteroposteriormente en comparación con *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La falta de hueso lacrimal impide conocer se estaban en contacto por arriba de la órbita o separados por el frontal, y si existía una fosa dorsal entre el postorbital, lacrimal, prefrontal y frontal. La rama para el escamoso es recta, y se va reduciendo en altura posteriormente. Lateralmente, entre la rama para el lacrimal y la rama para el escamoso hay una repisa supraorbital (Fig. 9.29C, D), tal como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). Además, tal como estos dos últimos

abelisáuridos, el margen dorsal del postorbital en *Ilokelesia* está inflado creando un abultamiento (Fig. 9.29A, B). La rama yugal tiene un borde anterior muy cóncavo y con un proceso suborbital muy pronunciado (Fig. 9.29A, B), como *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El borde posterior es recto, como en *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero distinto a la condición observada en otros abelisáuridos como *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Viavenator* (MAU PV LI 530) donde hay un borde convexo. Además, el borde posterior de la rama yugal carece de una ranura para la rama ascendente del yugal. Finalmente, en vista lateral la parte más ventral de la rama yugal presenta un escalón y una fosa (Fig. 9.29A, F), como en *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La parte ventral de la rama yugal presenta un contacto reducido con la rama ascendente del yugal, siendo el mismo contacto posiblemente menos que el 30% del alto de la órbita. En vista medial (Fig. 9.29B), la cresta que divide la órbita de la cámara aductora está bien desarrollada e inclinada anteriormente, aunque con un menor grado respecto a *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Esta cresta (Fig. 9.29B, E) servía como lugar de anclaje para la membrana circumorbital (Sampson y Witmer, 2007). Dicha cresta terminaba posteroventralmente en un proceso puntiagudo que contactaba el yugal (Fig. 9.29A, B, F, G), como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Cabe

destacar que Filippi et al. (2017) ponen en duda la morfología de la rama yugal del postorbital, debido a las diferencias morfológicas entre el holotipo y el material referido (Fig. 9.29F, G) (ver Carrano y Sampson, 2008). Estos autores remarcan que el postorbital holotipo tiene una rama yugal recta, condición plesiomórfica para Abelisauridae, mientras que el material referido muestra una condición parecida a algunos abelisáuridos más profundamente anidados (rama yugal del postorbital dirigida anteriormente). Sin embargo, luego de una revisión de persona del material no se detectaron diferencias sustanciales entre el holotipo y el material referido. Ambos postorbitales presentan un borde anterior fuertemente cóncavo. Además, no se puede especular sobre la morfología del borde posterior del postorbital referido dado que está casi completamente perdido. Tampoco se puede conocer la posición de ambos postorbitales respecto al eje horizontal dado que se encontraron desarticulados. Finalmente, el postorbital referido solamente preservó el extremo ventral de la rama yugal y por ende no se puede saber si tenía un contorno con forma de “T” o de “L”.

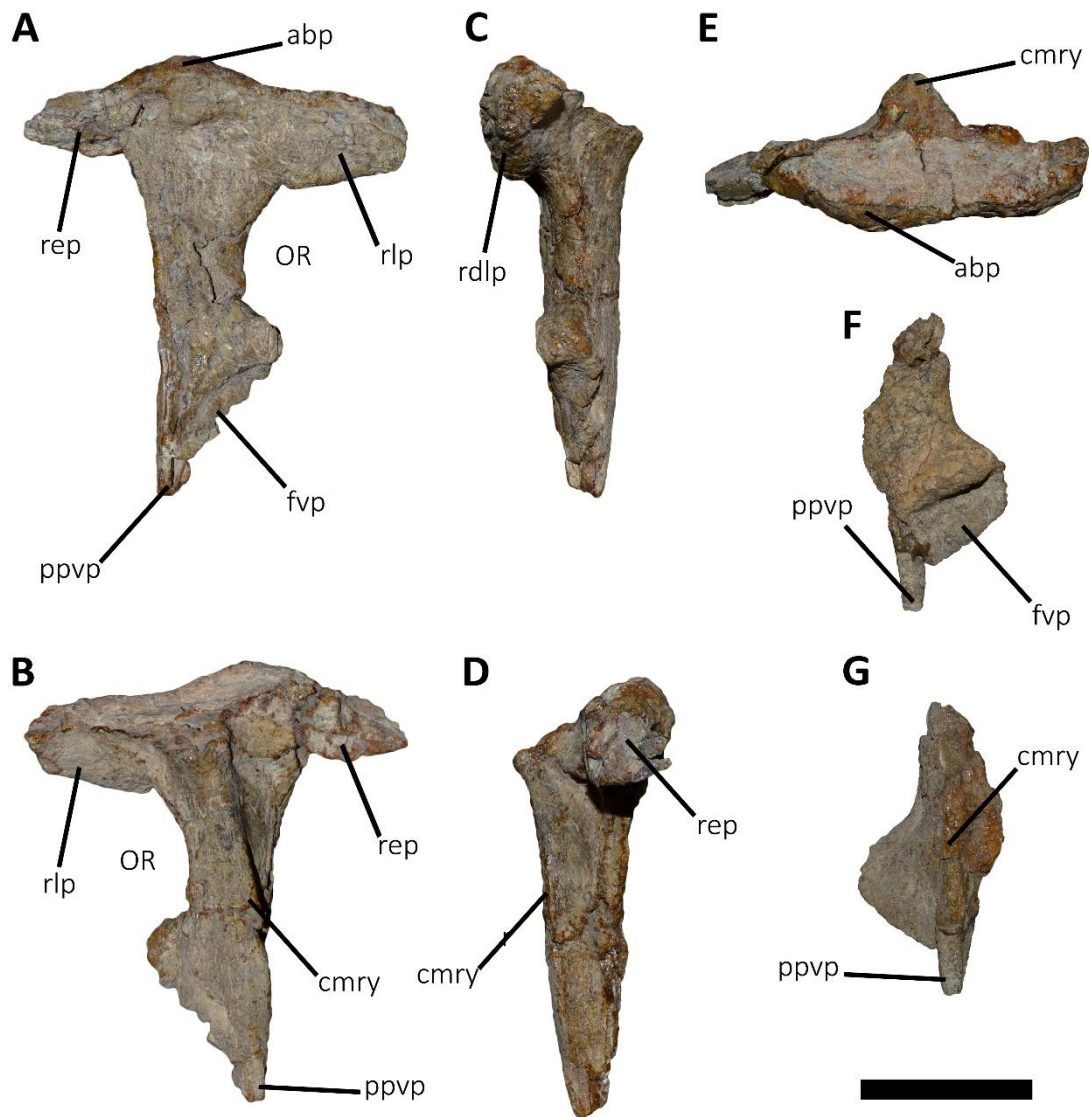


Figura 9.29. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, postorbitales derechos del holotipo MCF-PVPH-35 (A-E) y del ejemplar referido MCF-PVPH-909 (F, G) en vista lateral (A, F), medial (B, G), anterior (C), posterior (D), y dorsal (E). Escala: 5 cm.

El cuadrado de *Ilokelesia* está separado en dos partes, careciendo de una buena parte de la región media (Fig. 9.30A-F). En vista anterior (Fig. 9.30A), el ala pterigoidea está parcialmente rota preservándose solamente el extremo dorsal, impidiendo una correcta evaluación sobre su desarrollo y forma, aunque ventralmente pareciera terminar bien arriba del cóndilo medial (Fig. 9.30A, C), como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48),

Aucasaurus (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Asimismo, la superficie para el contacto con el escamoso y cuadradoyugal se preserva solamente dorsalmente y tiene forma triangular (Fig. 9.30A, B, D), haciendo presuponer que por lo menos el escamoso estaba dirigido fuertemente lateralmente en su parte más ventral. En vista posterior (Fig. 9.30B), *Ilokelesia* si bien tiene una fosa dorsalmente al cóndilo lateral carece de un foramen tal como otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Carnotaurus*). Adyacente a la fosa posterior del cuadrado hay un proceso puntiagudo, tal como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El extremo ventral del ala para el cuadradoyugal en *Ilokelesia* está muy desarrollado superando lateralmente al cóndilo lateral (Fig. 9.30B, D), como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La superficie articular en vista posterior está formada por la casi totalidad del cóndilo medial (Coria y Salgado, 2000), tal como se observa también en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El cuadrado de *Ilokelesia* presenta una superficie articular mandibular que no se limita solamente en la parte ventral sino se extiende posteriormente y sobre todo anteriormente (Fig. 9.30A, B). Además, el cóndilo medial se proyecta muy dorsalmente en vista anterior, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En vista ventral (Fig. 9.30E), el borde posterior de la superficie articular es convexo, como en *Masikasaurus* (Carrano et al., 2011), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero diferente de *Ceratosaurus* (USNM 4735) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990). Los cóndilos articulares mandibulares tienen forma y tamaño diferentes, siendo el cóndilo medial más amplio transversalmente y más largo anteroposteriormente del cóndilo lateral (Fig.

9.30E). Además, el surco intercondilar ventral está muy inclinado medialmente, como *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El cóndilo dorsal que articula con el escamoso tiene contorno triangular (Fig. 9.30F), como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

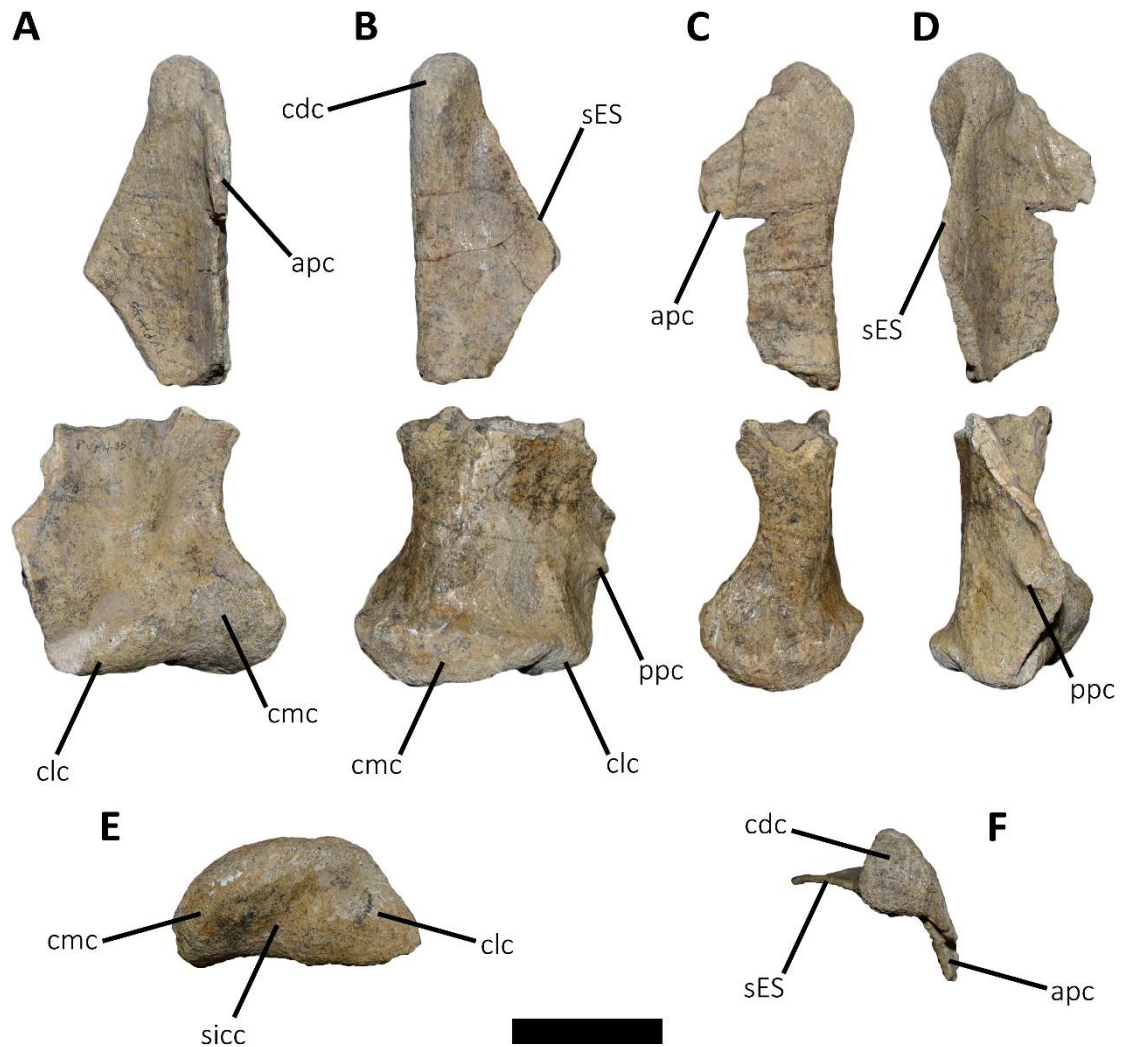


Figura 9.30. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35. Cuadrado derecho en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), ventral (E), y dorsal (F). Escala: 5 cm.

Se recuperó el cóndilo occipital formado por el basioccipital, parabasiesfenoides y exoccipital (Fig. 9.31A-F). La superficie articular posterior tiene forma de hemiesfera (Fig. 9.31A), mientras que hay una constricción como un cuello

anteriormente a la superficie articular. En términos absolutos, es más grande que el cóndilo occipital de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) pero más pequeño que el cóndilo occipital de *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Una característica peculiar de *Ilokelesia* es la presencia de dos recesos neumáticos, visibles anteriormente, entre el basioccipital y el parabasiesfenoides, y que invaden la parte interna del cóndilo (Fig. 9.31B). Dichos recesos están separados, por lo menos anteriormente, por un tabique (MCF-PVPH-35; Paulina Carabajal, 2011), y son más amplios y profundos que *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En vista lateral, la superficie articular está inclinada levemente en sentido ventral como en *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) (Fig. 9.31C, D). En vista dorsal el canal neural tiene el mismo desarrollo transversal que los otros Brachyrostra (Fig. 9.31E), diferente del canal amplio observado en los majungasaurinos (e.g. *Arcovenator*, *Majungasaurus*). El exoccipital parece no participar en la superficie articular del cóndilo, sino limitarse a delimitar lateralmente el canal neural, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La parte ventral del cuello del cóndilo occipital de *Ilokelesia* tiene un leve surco dirigido anteroposteriormente (Fig. 9.31F), condición distinta de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) que presenta una leve cresta parcialmente desarrollada, de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Abelisaurus* (MPCA PV 11098) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde hay una evidente cresta anteroposteriormente dirigida, y de *Viavenator* (MAU PV LI 530) donde hay una amplia y profunda fosa.

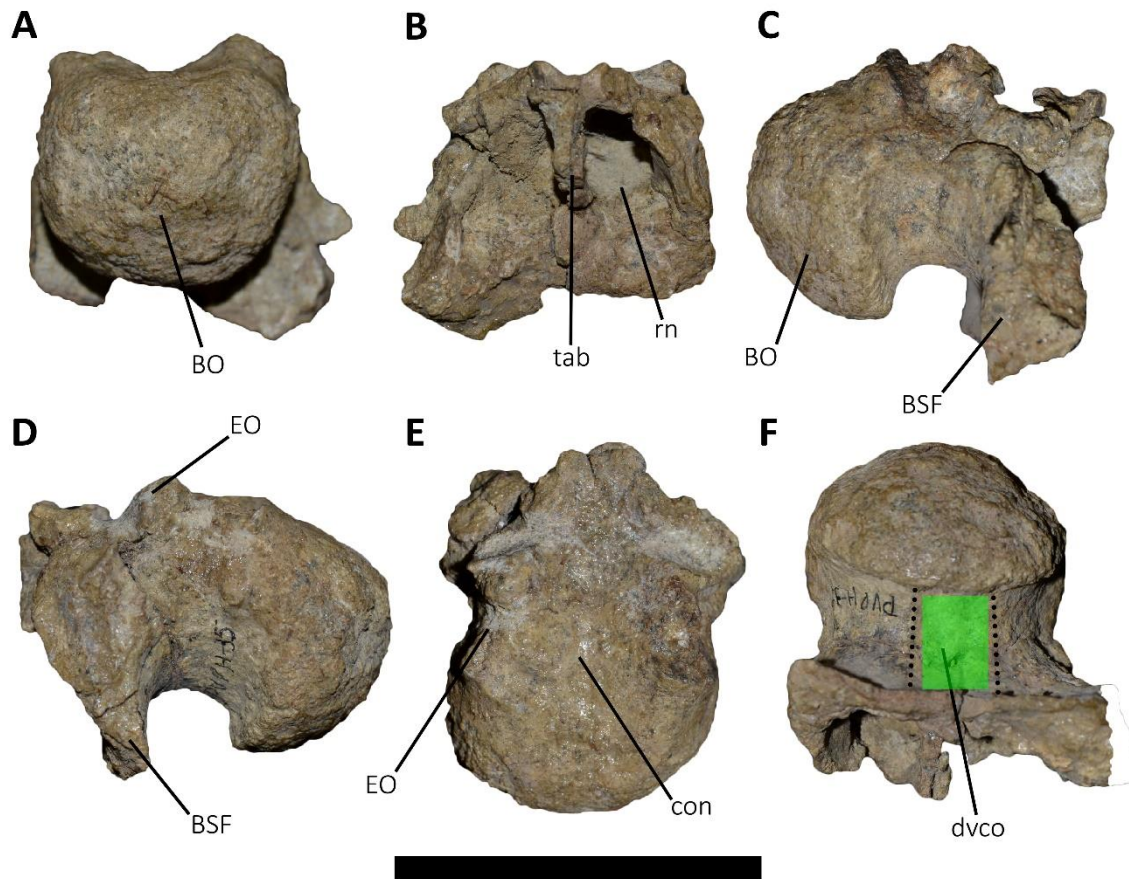


Figura 9.31. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35. Cóndilo occipital en vista posterior (A), anterior (B), lateral derecha (C), lateral izquierda (D), dorsal (E), y ventral (F). El área verde indica el leve surco en la superficie ventral del cuello condilar. Escala: 5 cm.

2.2. Esqueleto axial

Las dos vértebras cervicales recuperadas posiblemente son una tercera y una cuarta en la secuencia cervical (Fig. 9.32A-K). De la tercera se recuperó solamente la mitad izquierda del arco neural y una parte lateral del cuerpo (Fig. 9.32A-E), mientras que la cuarta está casi completa (Fig. 9.32F-K).

La superficie articular anterior de la cuarta vértebra cervical es marcadamente convexa, mientras que la superficie articular posterior es muy cóncava (Fig. 9.32F, G). Por lo menos el cuerpo de la cuarta vértebra cervical tiene dos pleurocelos, uno anterior y otro posterior, en las superficies laterales (Fig. 9.32H, I). La superficie ventral del

cuerpo tiene una leve cresta en su parte más anterior dirigida anteroposteriormente (Fig. 9.32K), diferente de la marcada cresta observada en terópodos no ceratosaurios como *Herrerasaurus*, *Coelophysis* y *Dilophosaurus* (Carrano y Sampson, 2008). En las partes rotas de las vértebras cervicales se puede observar una estructura interna de tipo camelata, como en otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Carnotaurus*).

En vista anterior (Fig. 9.32A, F), las fosas centroprezigapofiseal están reducidas como en *Viavenator* (MAU PV LI 530), y de menor desarrollo que en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) en donde son más amplias. Las facetas articulares de las prezigapófisis están inclinada mediodorsalmente, con un grado mayor que *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Las fosas espinopre- y espinopostzigapofiseal son amplias, sobre todo la fosa espinopostzigapofiseal que presenta un contorno rómbico, como en otras cervicales medias de otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Viavenator*, *Carnotaurus*). La espina neural es baja dorsoventralmente, y no alcanza el borde dorsal de las epipófisis. Los procesos transversos están dirigidos ventralmente y levemente lateralmente. En vista lateral (Fig. 9.32H, I), las epipófisis están muy desarrolladas dorsalmente y tienen solamente el proceso posterior, careciendo del proceso anterior. Esta morfología recuerda a la observada en algunos abelisauroideos como *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), pero diferente de otros como *Noasaurus* (Bonaparte y Powell, 1980), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) que presentan ambos procesos. Tanto las facetas de las prezigapófisis (visibles dorsalmente) como las facetas de las postzigapófisis (visibles ventralmente) presentan un contorno en forma de gota con la parte más ancha ubicada lateralmente

(Fig. 9.32D, E, J, K), como en *Dahalokely*, *Majungasaurus*, *Viavenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*. Además, tal como estos abelisáuridos las postzigapófisis no superan posteriormente el cuerpo vertebral. La lámina epipofiseal prezigapofiseal crea una separación neta entre la parte dorsal del arco neural y la superficie dorsal del proceso transversal. Además, esta lámina es levemente convexa en la tercera vértebra cervical y recta en la cuarta, diferente de una lámina laterodorsalmente convexa observada en *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013) (Fig. 9.32C, H-J). En vista posterior (Fig. 9.32B, G), la lámina postzigodiapofiseal en ambas vértebras cervicales es muy reducida, como en *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de otros abelisáuridos que presentan una lámina marcada (e.g. *Majungasaurus*, *Carnotaurus*). Las fosa centrodiapofiseal postzigapofiseal son amplias ocupando casi toda la superficie posterior del proceso transversal.

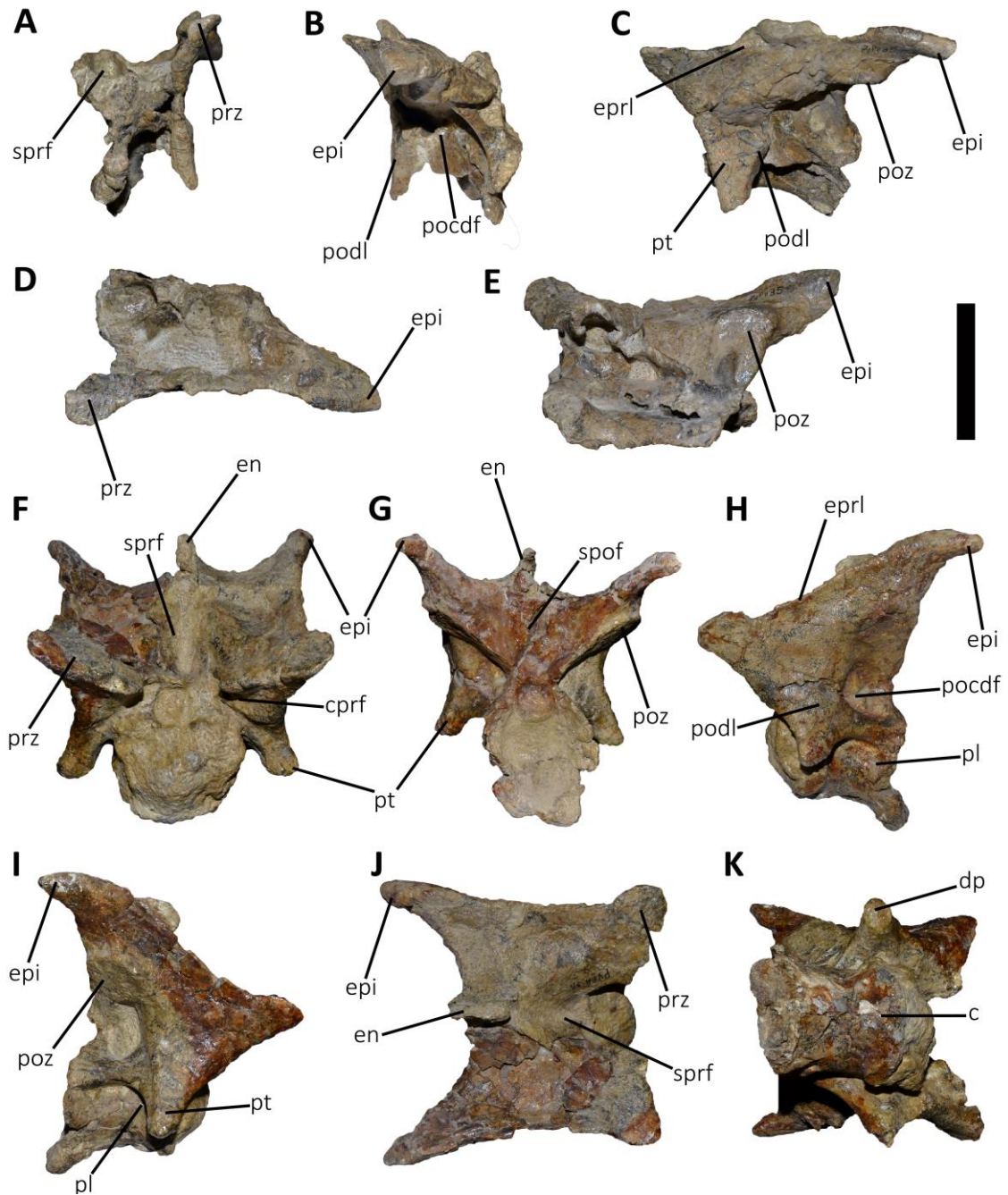


Figura 9.32. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35. Tercera (A-E) y cuarta (F-K) vértebra cervical en vista anterior (A, F), posterior (B, G), lateral izquierda (C, H), lateral derecha (I), dorsal (D, J), y ventral (E, K). Escala: 5 cm.

La única vértebra dorsal preservada corresponde a una dorsal posterior, y según la comparación con series vertebrales de abelisáuridos completas como las de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) podría ser una

décimo primera (Fig. 9.33A-F). Dicha vértebra dorsal no preservó la espina neural y el proceso transversal derecho. El cuerpo vertebral tiene forma de bobina, y ambas superficies articulares tienen contorno ovalado, siendo más anchas que altas (Fig. 9.33A, B). Esta morfología es parecida a la de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde las superficies articulares son más altas que anchas y de *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) donde son circulares. Lateralmente, el cuerpo vertebral presenta profundas depresiones sin la presencia de pleurocelos (Fig. 9.33D, E), como en *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002, 2011) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) que sí tiene. Ventralmente, el cuerpo no presenta cresta ni surco (Fig. 9.33F). En vista anterior (Fig. 9.33A), las prezigapófisis son altas dorsoventralmente, y las facetas articulares están orientadas dorsolateralmente, como otros abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Carnotaurus*) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36) donde están inclinadas dorsomedialmente. Las prezigapófisis bordean un hipantro amplio transversalmente, con contorno triangular y la base ubicada ventralmente. La parapófisis está proyectada muy lateralmente llegando a la misma distancia lateral que la diapófisis, como en las vértebras dorsales posteriores de los abelisauroideos (e.g. *Dahalokely*, *Huinculsaurus*, *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Tralkasaurus*, *Carnotaurus*). *Ilokelesia* tiene las parapófisis dirigida levemente ventralmente sin llegar al grado de inclinación ventral observada en *Tralkasaurus* (Cerroni et al., 2020a). Además, *Ilokelesia* carece de una lámina anterior centroparapofiseal de forma alar observada en *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36). La lámina paradiapofiseal es robusta y muy desarrollada mediolateralmente, como en otros abelisauroideos y diferente de *Tralkasaurus* (Cerroni et al., 2020a) donde es muy reducida.

En vista lateral (Fig. 9.33D, E), las prezigapófisis muestran un proceso ventral muy desarrollado. La lámina centroparapofiseal posterior es robusta y se dirige posteriormente para unirse con la lámina centrodiapofiseal posterior. La lámina centroparapofiseal posterior divide la fosa centrodiapofiseal en dos, en una fosa parapofiseal centrodiapofiseal y una fosa centroparapofiseal. *Ilokelesia* difiere de *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36) dado que carece de un foramen situado donde se unen estas dos últimas láminas. *Ilokelesia* también carece de la lámina accesoria que bordea dorsalmente dicho foramen, presente en *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36). En vista posterior (Fig. 9.33B), Las postzigapófisis tienen las facetas articulares dirigidas ventromedialmente. El hipósfeno es robusto y tiene forma triangular con la base posicionada ventralmente. La superficie posterior del hipósfeno tiene una depresión bordeada lateralmente por dos láminas. En vista dorsal (Fig. 9.33C), si bien el proceso transversal está parcialmente roto se puede observar un contorno con forma de “D” como en otros abelisáuridos. En esta vista, la parapófisis está proyectada más anteriormente que la diapófisis. Las prezigapófisis tienen la faceta articular de contorno cuadrangular, como en *Majungasaurus* (O’Connor, 2007), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente del contorno rectangular y alargada anteroposteriormente observada en *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-36).

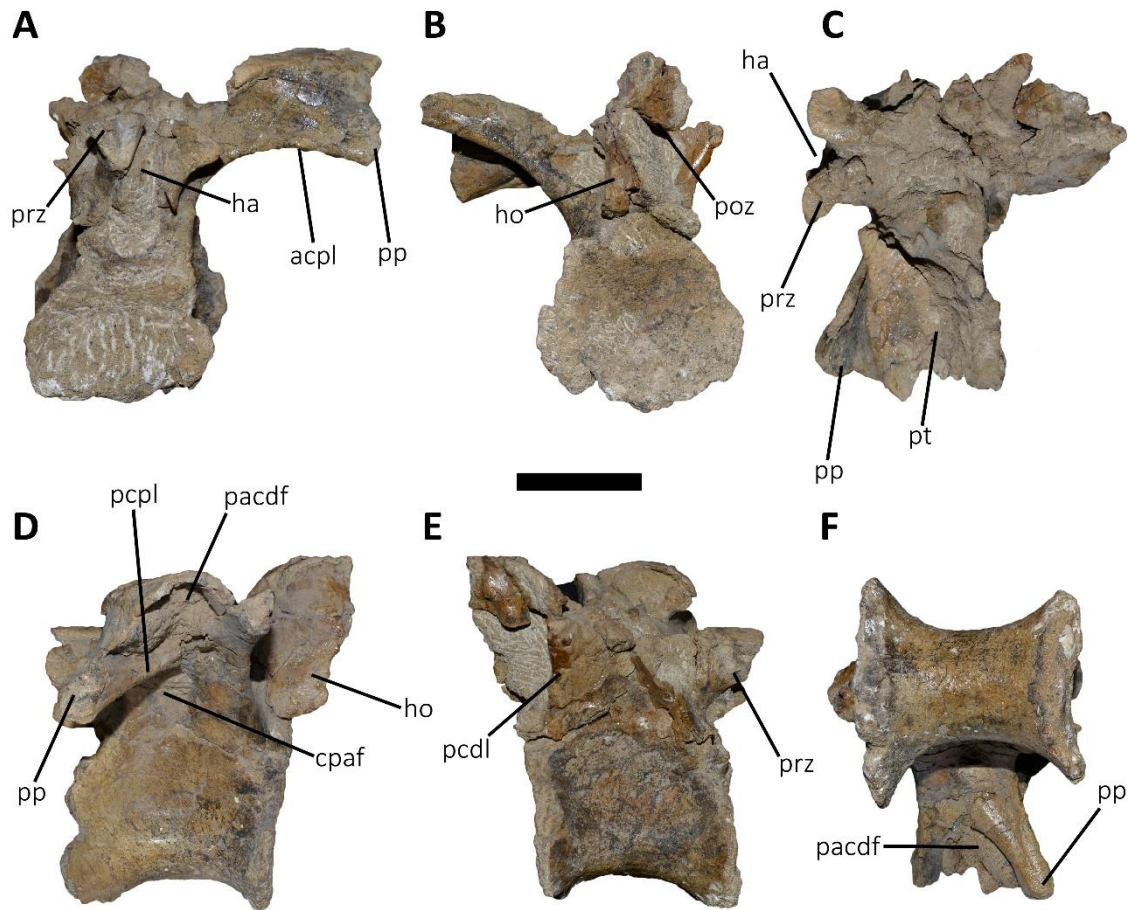


Figura 9.33. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35. Vértebra dorsal posterior en vista anterior (A), posterior (B), dorsal (C), lateral izquierda (D), lateral derecha (E), y ventral (F). Escala: 5 cm.

De la cola se preservaron cinco vértebras caudales medias en diferente estado de preservación (Fig. 9.34A-J). En ninguna se preservó la espina neural completa. De estas cinco vértebras, tres se encontraron articuladas entre sí. El cuerpo vertebral de las cinco vértebras también tiene un diferente grado de preservación. Sin embargo, las superficies articulares tienen un contorno circular y son levemente cóncavas, como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, pero diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) donde tienen contorno ovalado. La porción ventral de la superficie articular posterior donde contacta el arco hemal es más amplia que en la superficie

articular anterior. La superficie ventral del cuerpo vertebral tiene un surco profundo dirigido anteroposteriormente (Fig. 9.34H, J), como en otros abelisauroides (e.g. *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Viavenator*, *Aucasaurus*, *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69) pero diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) que no tienen dicho surco.

En vista anterior (Fig. 9.34A, B), los procesos transversos están dirigidos horizontalmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) pero diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) donde están inclinados dorsalmente. Las superficies articulares de las prezigapófisis están dirigidas medialmente, con una inclinación superior a 60°. La parte preservada de la espina neural es muy delgada transversalmente. En vista lateral (Fig. 9.34C, D). En vista lateral, no hay fosas o forámenes ventralmente a los procesos transversos. Estos últimos tienen un borde lateral liso, diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) donde hay una marcada rugosidad. Las prezigapófisis están dirigidas anterodorsalmente, superando el borde anterior del cuerpo vertebral. En la superficie lateral de las prezigapófisis de todas las vértebras caudales medias se observa una marcada cresta, diferente del tubérculo observado en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La espina neural está posicionada completamente en la mitad posterior del arco neural, y si bien parcialmente preservada está inclinada verticalmente, como en *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En vista posterior, las postzigapófisis tienen una faceta articular circular, y superan apenas el borde posterior del cuerpo vertebral. En vista dorsal, las facetas articulares de las prezigapófisis están ubicadas al final de las prezigapófisis misma, como en otros abelisáuridos pero diferente de *Majungasaurus* donde se ubican más

posteriormente. Los procesos transversos están lateralmente dirigidos. En el borde lateral de los procesos transversos hay un proceso anterior y otro posterior, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) pero diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde solamente hay el proceso anterior. La presencia de dos procesos observados en *Ilokelesia* también difiere de otros abelisáuridos como *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), que no tienen ni el proceso posterior ni el anterior. Anteriormente a la espina neural hay una lámina que se dirige hacia el extremo anterior del arco neural, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

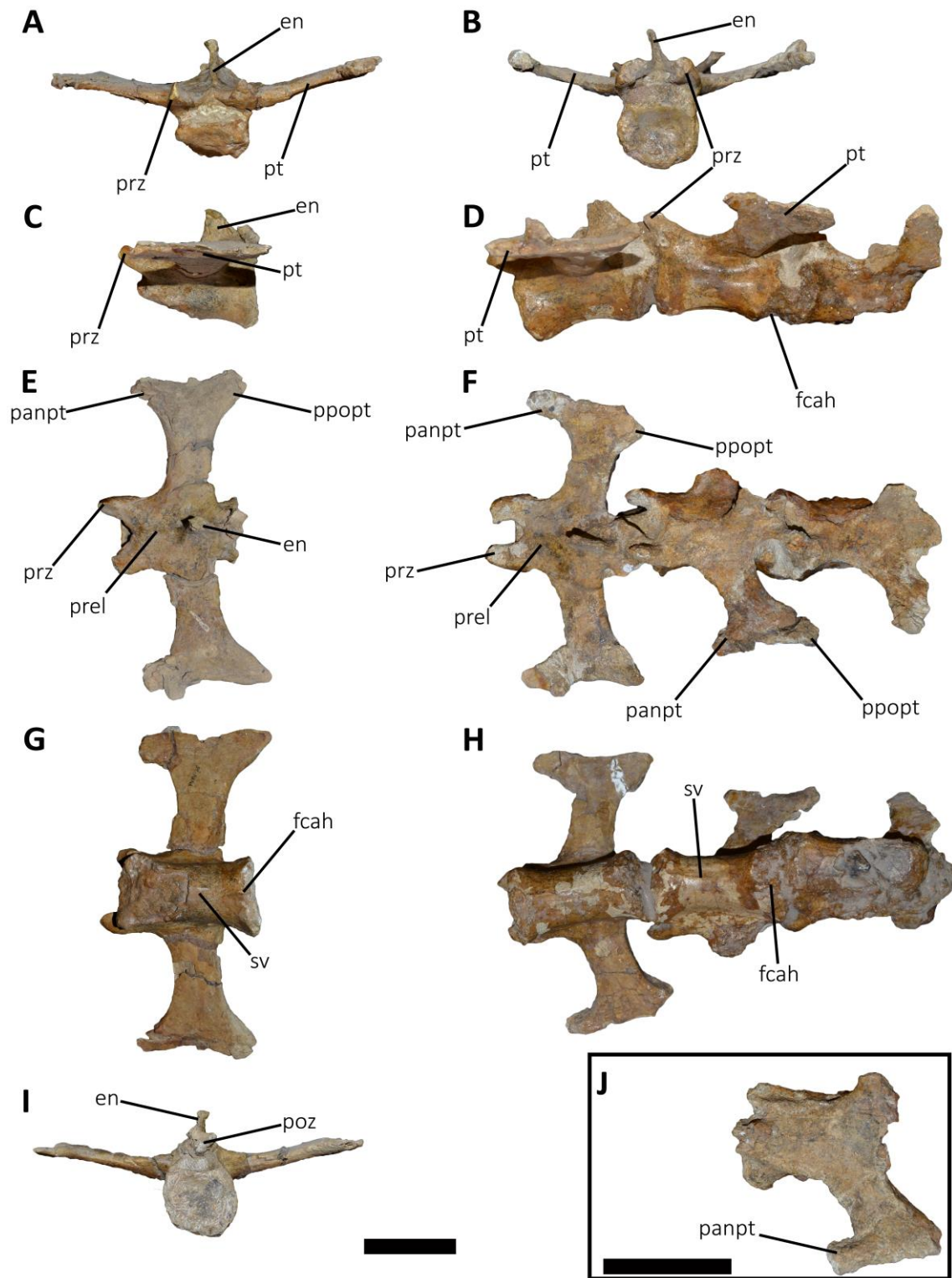


Figura 9.34. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35. Vértebra caudales medias en vista anterior (A, B), lateral izquierda (C, D), dorsal (E, F, J), ventral (G, H), y posterior (I). Escalas: 5 cm.

De los ocho arcos hemales, cinco preservaron la parte proximal (algunos no totalmente) y el vástago (algunos no totalmente), uno solamente la parte proximal, y dos son fragmentos de vástagos (Fig. 9.35A-F). Por la morfología de los vástagos, se puede considerar los arcos hemales como anteriores o medios. De hecho, en los terópodos los arcos hemales posteriores tienen la parte distal del vástago que curva posteriormente tomando una forma de “L”, y se desanchan anteroposteriormente (e.g. Madsen, 1976; O’Connor, 2007).

La superficie articular proximal está cerrada en la parte media (Fig. 9.35A-F), como *Majungasaurus* (O’Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) donde por lo menos en los anteriores está abierta. La superficie articular proximal está dividida en dos partes una anterior que contacta con la superficie articular posterior de una vértebra caudal, y una posterior que articula con la superficie articular anterior de la vértebra siguiente (Fig. 9.35A2, B2). La parte anterior de la superficie proximal del arco hemal es más amplia que la posterior. Anteriormente a la superficie articular anterior hay dos procesos que se dirigen dorsalmente y levemente anteriormente, como en *Allosaurus* (Madsen, 1976), *Majungasaurus* (O’Connor, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Desde estos surgen dos crestas dirigidas distalmente y terminan en el vástago. El canal hemal está parcialmente rellenado de sedimento, pero se puede apreciar un contorno triangular de la entrada y salida del mismo (Fig. 9.35A, B, D, F). En vista posterior, distalmente al canal hemal se forma un surco que continúa en el vástago (Fig. 9.35A1, C1, B1, D1, E1), como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El vástago tiene una sección transversal ovalada, siendo más largo anteroposteriormente que ancho transversalmente. En vista lateral, el vástago tiene una leve curvatura hacia la

parte posterior (Fig. 9.35A2, B2, C2, D2, E2), y que es más marcada en los arcos hemales más posteriores.

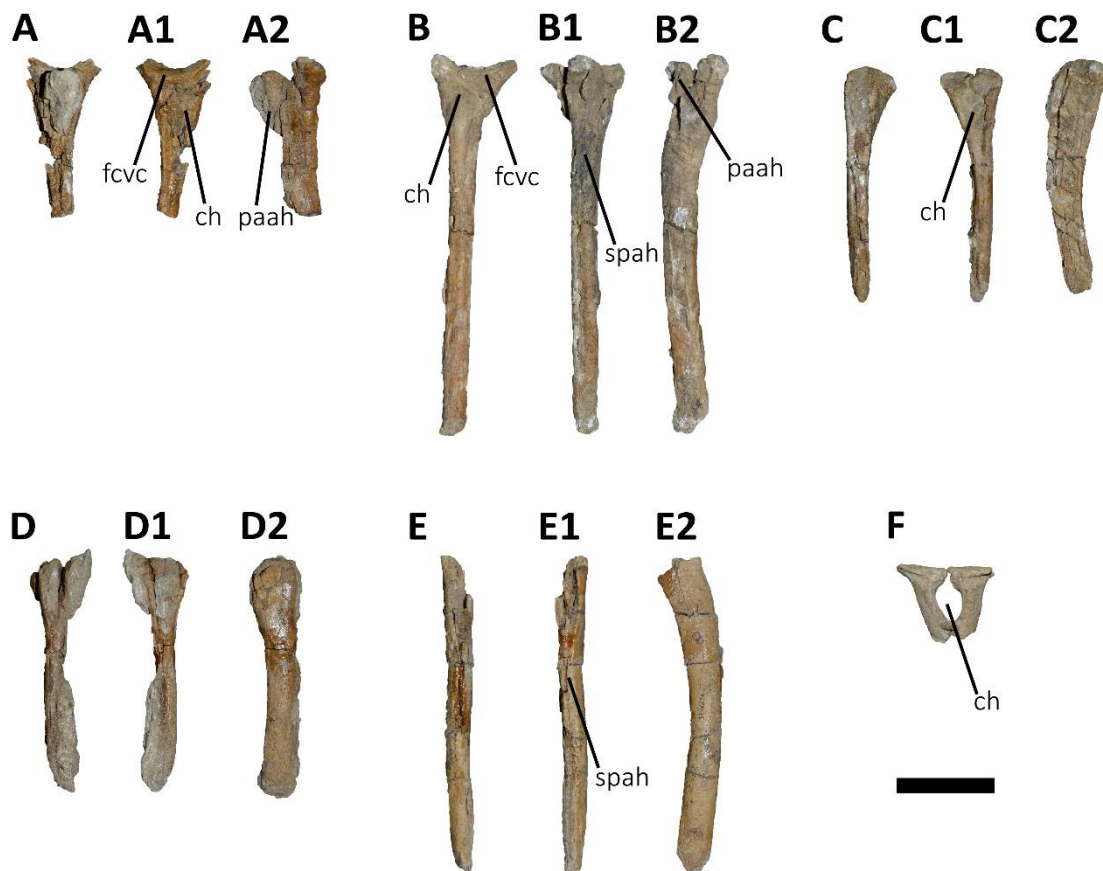


Figura 9.35. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35. Arcos hemales en vista anterior (A-F), posterior (A1-E1), lateral (A2-E2). Escala: 5 cm.

2.3. Esqueleto apendicular

De *Ilokelesia* se recuperaron 10 falanges de los autopodios posteriores, siendo hasta la fecha uno de los abelisáuridos con el mayor número de elementos preservados de ambos pies (Fig. 9.36A, B). Los pies de *Ilokelesia* incluyen la primera y segunda falange del segundo dedo izquierdo (Fig. 9.37A-L), primera y segunda falange del tercer dedo derecho e izquierdo, más la tercera falange del tercer dedo derecho (Fig.

9.38A-R), segunda y cuarta falange del cuarto dedo derecho, y una falange ungueal de un segundo o cuarto dedo derecho (Fig. 9.39A-Q).

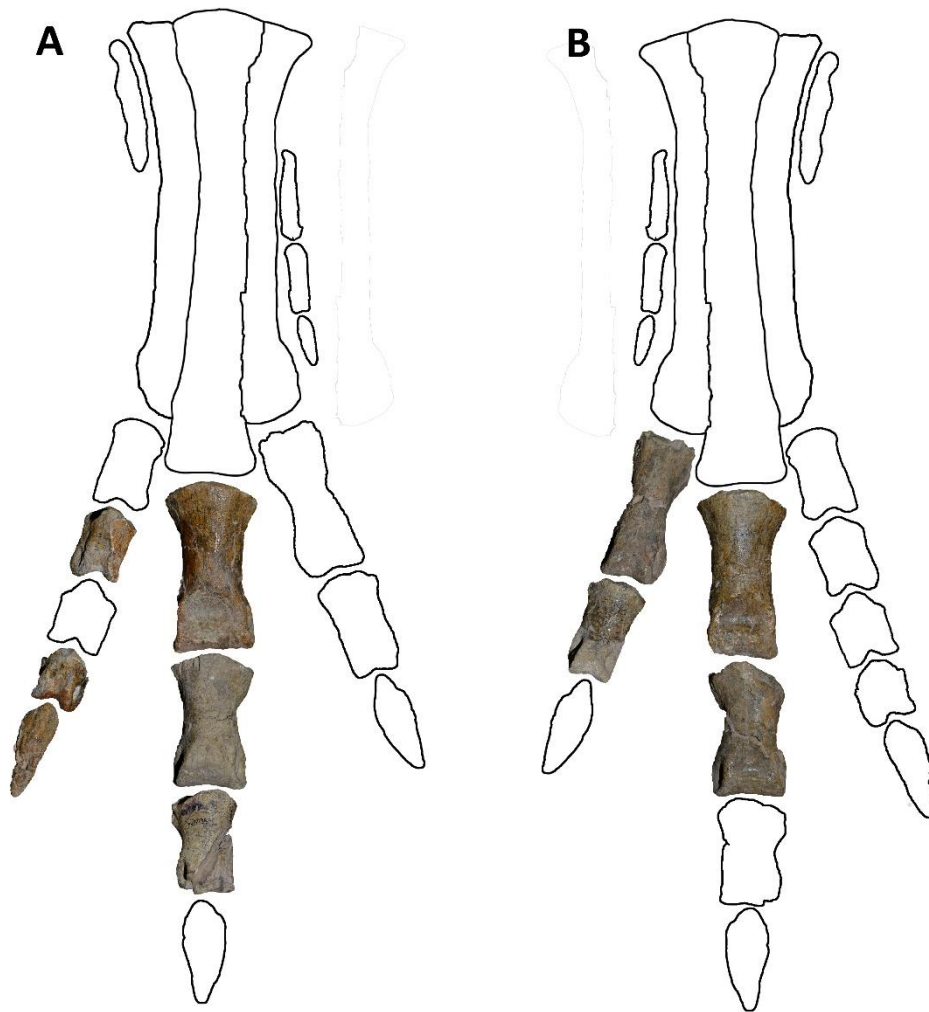


Figura 9.36. Reconstrucción de ambos pies de *Ilokelesia agudagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35.

La primera falange (Fig. 9.37A-F) del segundo dedo tiene una superficie proximal con contorno ovalado, siendo más alta dorsoventralmente que ancha transversalmente (Fig. 9.37A). Esta morfología difiere de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), donde hay un contorno de forma pentagonal. No se observa una verdadera cresta que separe la superficie en dos áreas. En la esquina ventral de la superficie proximal se observa una cresta. En vista dorsal (Fig. 9.37B), la superficie dorsal es más ancha transversalmente

en el extremo proximal y distal dando un contorno en forma de reloj de arena. En la parte distal, la superficie dorsal de los cóndilos es estrecha transversalmente dejando ver la parte ventral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La fosa hiperextensora es superficial. El surco intercondilar en esta vista es profundo, separando los dos cóndilos. El cóndilo medial está levemente más proyectado distalmente que el cóndilo lateral, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) donde es el lateral que se proyecta más distalmente. En vista ventral (Fig. 9.37C), en el extremo proximolateral se observa una cresta muy desarrollada que se dirige distalmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En esta vista el surco intercondilar es más superficial que en la parte dorsal. En vista medial y lateral (Fig. 9.37D, E) el extremo proximal es más alto dorsoventralmente que el resto de la falange. Una pequeña fosa con superficie rugosa se observa en la esquina proximoventral de la superficie lateral. El cóndilo lateral es más reducido dorsoventralmente que el medial, esto permite, en vista lateral, observar el cóndilo medial, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La fosa del ligamento colateral de los cóndilos distales tienen contorno en forma de gota, y la fosa lateral es más alta dorsoventralmente que la fosa medial. En vista distal (Fig. 9.37F), ambos cóndilos están separados por un profundo surco intercondilar, y el medial es más ancho transversalmente y alto dorsoventralmente que el cóndilo lateral, como en *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Ambos cóndilo convergen dorsalmente, dando un contorno de forma trapezoidal a la superficie distal.

La segunda falange (Fig. 9.37G-L) del segundo dedo tiene un contorno de forma pentagonal, con el borde ventral levemente cóncavo, y los bordes medial y lateral que presentan una mitad ventral que divergen dorsalmente y una mitad dorsal que convergen dorsalmente (Fig. 9.37G), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La superficie proximal está dividida en dos áreas por una cresta dirigida dorsoventralmente, El área medial es más ancha mediolateralmente que la lateral. En vista dorsal (Fig. 9.37H), el extremo proximal es más ancho que el resto de la falange. Como en la primera falange, la superficie dorsal de los cóndilos distales es estrecha mediolateralmente permitiendo ver el extremo ventral de ambos cóndilos. La fosa hiperextensora es muy superficial, mientras que el surco intercondilar es profundo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El cóndilo medial se proyecta más distalmente que el lateral. En vista ventral (Fig. 9.37I), la superficie del extremo proximal es rugoso y levemente cóncavo. En el borde lateral es ausente la cresta observada en la primera falange, a diferencia de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) que si tiene. El surco intercondilar es más superficial que en la superficie dorsal. En vista medial y lateral (Fig. 9.37J, K), en las esquinas proximoventrales hay una depresión con superficie rugosa. En estas vistas se puede apreciar una mayor proyección proximal del borde ventral respecto al dorsal. El cóndilo lateral es dorsoventralmente más reducido que el medial. Inversamente a la primera falange, la fosa del ligamento colateral medial es más amplia y más alta que la fosa lateral. Esta última está posicionada en la zona dorsal del cóndilo lateral, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En vista distal (Fig. 9.37L), los cóndilos tienen diferentes tamaños siendo el medial más alto y más ancho que el lateral, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Sin

embargo, los cóndilos distales convergen dorsalmente y están separados por un surco profundo.

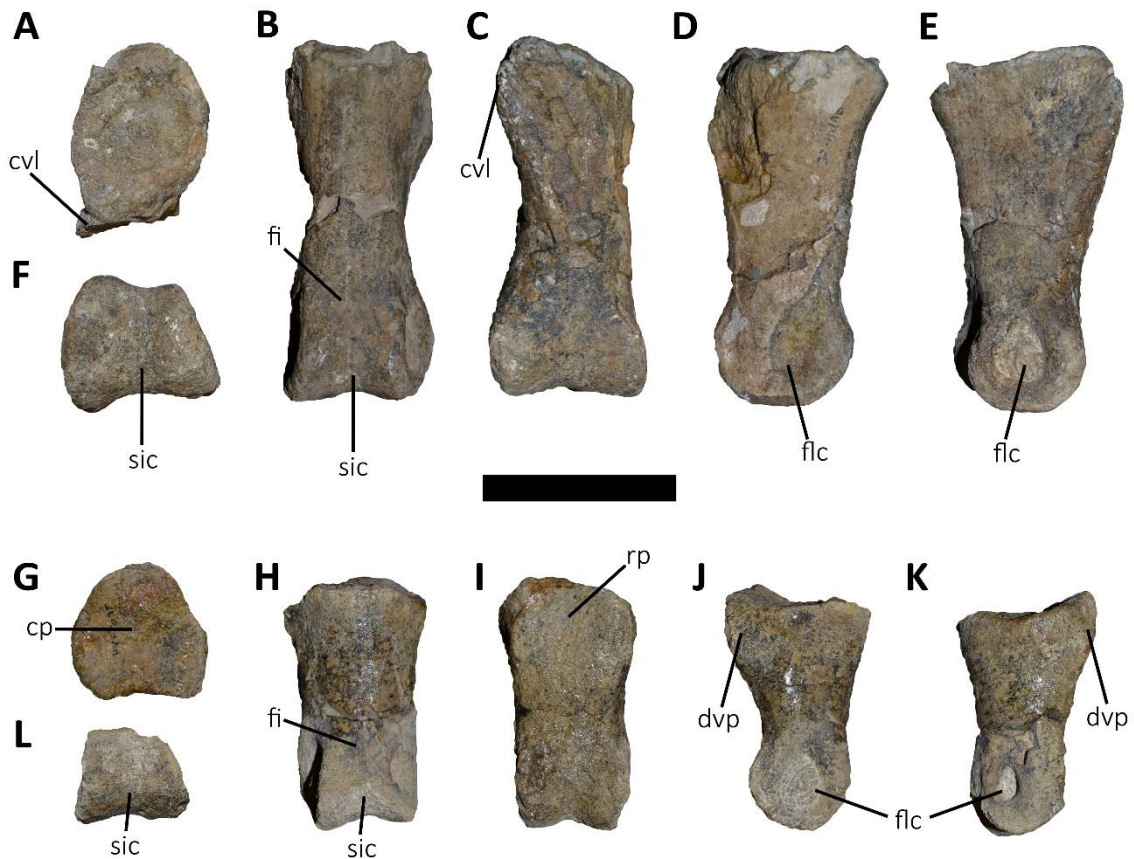


Figura 9.37. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35. Primera (A-F) y segunda (G-L) falange del segundo dedo del pie izquierdo en vista proximal (A, G), dorsal (B, H), ventral (C, I), medial (D, J), lateral (E, K), y distal (F, L). Escala: 5 cm.

La primera falange ((Fig. 9.38A-F) del tercer dedo tiene una superficie proximal con contorno en forma de “D” siendo el borde ventral levemente cóncavo (Fig. 9.38A), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MPCN PV 370), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). No tiene ninguna cresta que separa la superficie proximal en dos áreas. En vista dorsal (Fig. 9.38B), la diáfisis es más estrecha mediolateralmente que el extremo proximal y distal procurando que la falange tenga un contorno en forma de reloj de arena. La fosa hiperextensora es

profunda y con un contorno con forma de “D”, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). No hay un surco intercondilar que divida los cóndilos distales. En vista ventral (Fig. 9.38C), el extremo proximal tiene una depresión con contorno de forma triangular y con superficie altamente rugosa, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Tampoco ventralmente existe un surco intercondilar distal. En vista medial y lateral (Fig. 9.38D, E), también en estas vistas el extremo proximal es más alto dorsoventralmente que el resto de la falange. Una depresión con superficie rugosa se ubica en la esquina proximoventral, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El borde ventral es fuertemente cóncavo, mientras que el dorsal es recto, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) pero diferente a *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) donde es recto. En la parte distal del borde dorsal se observa un escalón, que estaría marcando la fosa hiperextensora. Las fosas de los ligamentos colaterales son ovaladas y profundas, y ambas se posicionan en la región dorsal de los cóndilos. En vista distal (Fig. 9.38F), no hay surco intercondilar dando a este extremo una forma de rodillo. El cóndilo lateral está más inclinado hacia la parte media de la falange que el cóndilo medial, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

La segunda falange (Fig. 9.38G-L) del tercer dedo es aproximadamente dos tercios la longitud de la primera falange. La superficie articular proximal tiene un contorno con forma de “D”, pero más comprimida dorsoventralmente respecto a la primera falange (Fig. 9.38G). La superficie articular proximal es cóncava y sin ninguna cresta, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) donde hay una cresta muy leve. En vista dorsal (Fig. 9.38H), el borde proximal tiene un proceso menos marcado que *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La fosa hiperextensora es profunda, y los cóndilos distales son más estrechos que la parte ventral, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Es visible un

surco intercondilar muy superficial. En vista ventral (Fig. 9.38I), el extremo proximal tiene una depresión con superficie rugosa. En esta vista no hay presencia del surco intercondilar. En vista medial y lateral (Fig. 9.38J, K), ambas superficies son especulares y similares a la falange 1. Sin embargo, en la falange la fosa del ligamento colateral medial está posicionada más dorsalmente que la fosa lateral. En vista distal (Fig. 9.38L), la superficie articular tiene contorno con forma de trapecio, dado que ambos cóndilos convergen dorsalmente. Un leve surco intercondilar es visible en esta vista.

La tercera falange (Fig. 9.38M-R) es aproximadamente la mitad de longitud de la primera falange. En vista proximal (Fig. 9.38M), la superficie articular es cóncava y con contorno con forma semicircular sin la presencia de alguna cresta, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) dado que tienen una leve cresta. En vista dorsal (Fig. 9.38N), la superficie tiene un contorno con forma de reloj de arena y el proceso proximal es más desarrollado que en las otras falanges, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Una fractura impide observar la morfología y tamaño de la fosa hiperextensora. Sin embargo, se aprecia la presencia de un surco intercondilar. En vista ventral (Fig. 9.38O), la depresión proximal tiene un contorno más rectangular respecto a las dos falanges previas, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El surco intercondilar es más profundo que las falanges previas. En vista medial y lateral (Fig. 9.38P-Q), las depresiones proximoventral son más reducidas. El borde dorsal es levemente cóncavo, mientras que el ventral es fuertemente cóncavo. Las fosas de los ligamentos colaterales tienen contorno ovalado y están posicionadas en el centro de cada cóndilo. En vista distal (Fig. 9.38R), la superficie articular tiene una morfología similar a la falange 2. Sin

embargo, en la falange 3 el surco intercondilar provoca una mayor concavidad del borde ventral.

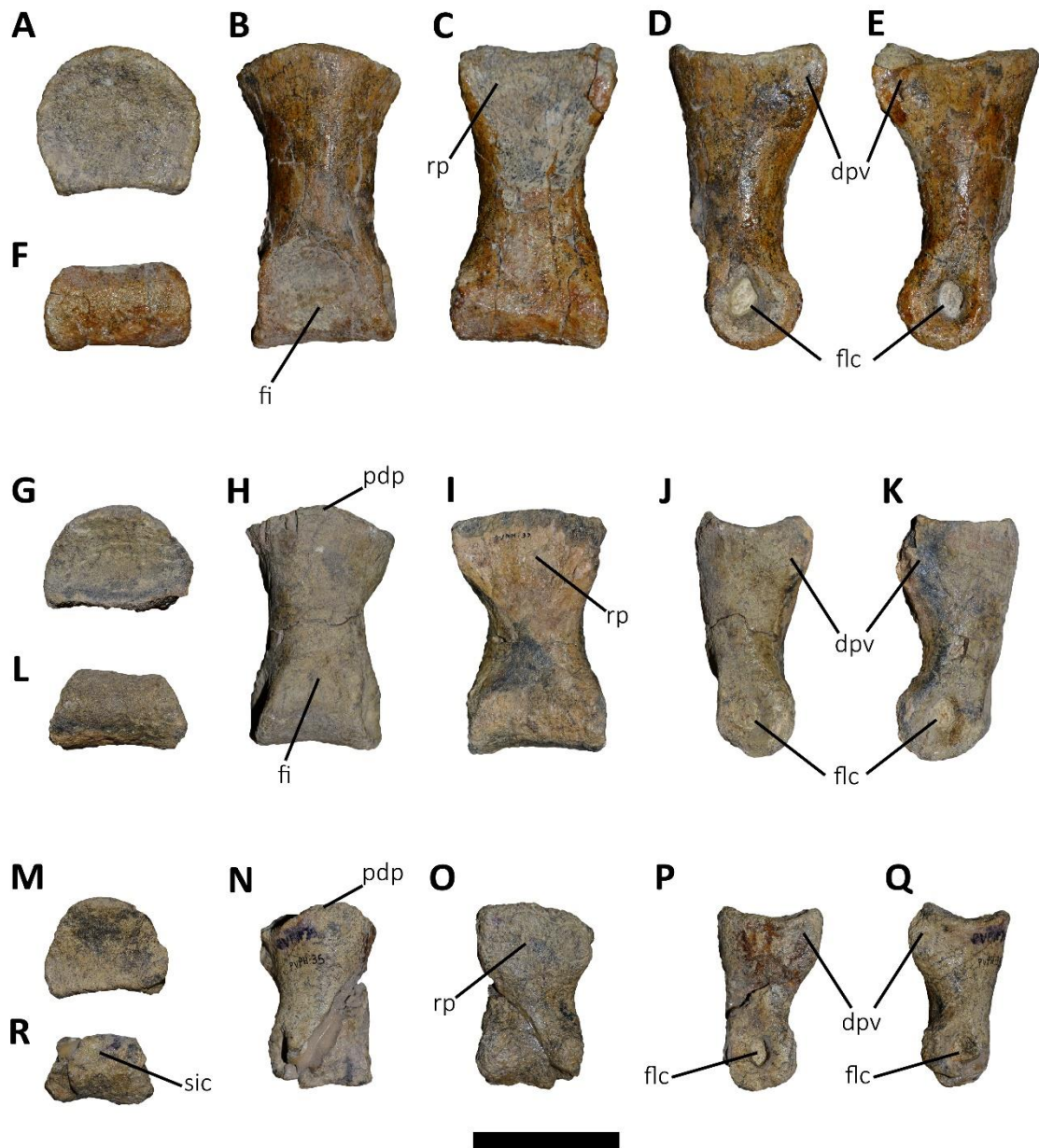


Figura 9.38. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35. Primera (A-F), segunda (G-L) y tercera (M-R) falange del tercer dedo del pie derecho en vista proximal (A, G, M), dorsal (B, H, N), ventral (C, I, O), medial (D, J, P), lateral (E, K, Q), y distal (F, L, R). Escala: 5 cm.

La segunda falange del cuarto dedo (Fig. 9.39A-F) presenta una superficie articular proximal de contorno ovalado siendo más alta que ancha (Fig. 9.39A),

diferente de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) donde es más ancha que alta. Una cresta vertical separa divide la superficie en dos áreas, siendo la lateral más ancha transversalmente y más baja dorsoventralmente de la medial. Si bien están parcialmente rotos, se pueden observar dos proyecciones una en el borde ventral y en el borde dorsal. En vista dorsal (Fig. 9.39B), la falange es asimétrica dado que la superficie lateral está más inclinada que la medial, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La fosa hiperextensora tiene contorno ovalado y está posicionada oblicuamente respecto el eje anteroposterior de la falange. Los cóndilos están separados por un profundo surco intercondilar y el cóndilo lateral se proyecta más distalmente que el medial, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En vista ventral (Fig. 9.39C), el extremo proximal tiene una leve depresión con superficie rugosa. Distalmente, los cóndilos están separados por un surco profundo. En vista medial y lateral (Fig. 9.39D, E), las fosas proximoventral son menos profunda y menos definidas. Las fosas de los ligamentos colaterales están posicionadas en el centro de los cóndilos distales, y tienen contorno en forma de gota. En vista distal (Fig. 9.39F), la superficie articular tiene contorno trapecoidal dado que los cóndilos convergen en la parte media de la falange. Ambos cóndilos se extienden a la misma altura ventralmente, mientras que el cóndilo medial se extiende más dorsalmente que el lateral.

La cuarta falange del dedo IV es más reducida que la tercera falange, y tiene forma de un cubo (Fig. 9.39G-L). La superficie articular proximal tiene la misma morfología que la falange previa, pero de tamaño más reducido (Fig. 9.39G). Las proyecciones dorsal y ventral están desarrolladas y apuntando proximalmente. En vista dorsal (Fig. 9.39H), la falange es más simétrica que la tercera falange debido a que las superficies medial y lateral tienen aproximadamente la misma inclinación. La fosa

hiperextensora es poco profunda, tiene un contorno ovalado y está dirigida anteroposteriormente, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Un profundo surco intercondilar separa los cóndilos distales. En vista ventral (Fig. 9.39I), proximalmente la depresión es más reducida en tamaño, aunque la superficie es rugosa. Se observa un proceso puntiagudo en la parte media del borde proximal. También ventralmente el surco intercondilar es profundo. En vista medial y lateral (Fig. 9.39J, K), desaparecen las fosas proximoventrales. Las fosas para los ligamentos colaterales son amplias, profundas y con un contorno ovalado. En vista distal (Fig. 9.39L), la superficie articular tiene un contorno casi rectangular, dado que los cóndilos distales son casi paralelos entre sí. Sin embargo, el cóndilo medial se extiende más dorsalmente y ventralmente que el cóndilo medial.

La falange ungueal se preservó completa (Fig. 9.39M-Q). La superficie articular tiene un contorno triangular y una cresta vertical separa la misma en dos áreas, siendo la lateral más baja dorsoventralmente (Fig. 9.39M). En el borde dorsal se aprecia una proyección dirigida proximalmente, parcialmente preservada. En vista dorsal (Fig. 9.39N), la falange ungueal es asimétrica dado que la superficie lateral es más inclinada respecto a la medial. Desde la proyección proximal se desarrolla una cresta que se dirige distalmente hacia la punta de la falange. En vista ventral (Fig. 9.39O), la superficie carece de un tubérculo flexor. Sin embargo, hay una fosa proximal que se va estrechando distalmente convirtiéndose en un surco, como en otros abelisauroideos (e.g. *Vespersaurus*, *Velocisaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69). En vista medial y lateral (Fig. 9.39P, Q), la superficie tiene el borde dorsal fuertemente convexo y el borde ventral fuertemente cóncavo. Son visibles dos surcos vasculares, uno dorsal y uno ventral, que se unen en un único surco en la parte

media de las superficies. Dicha morfología es típica de los abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Velocisaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*).

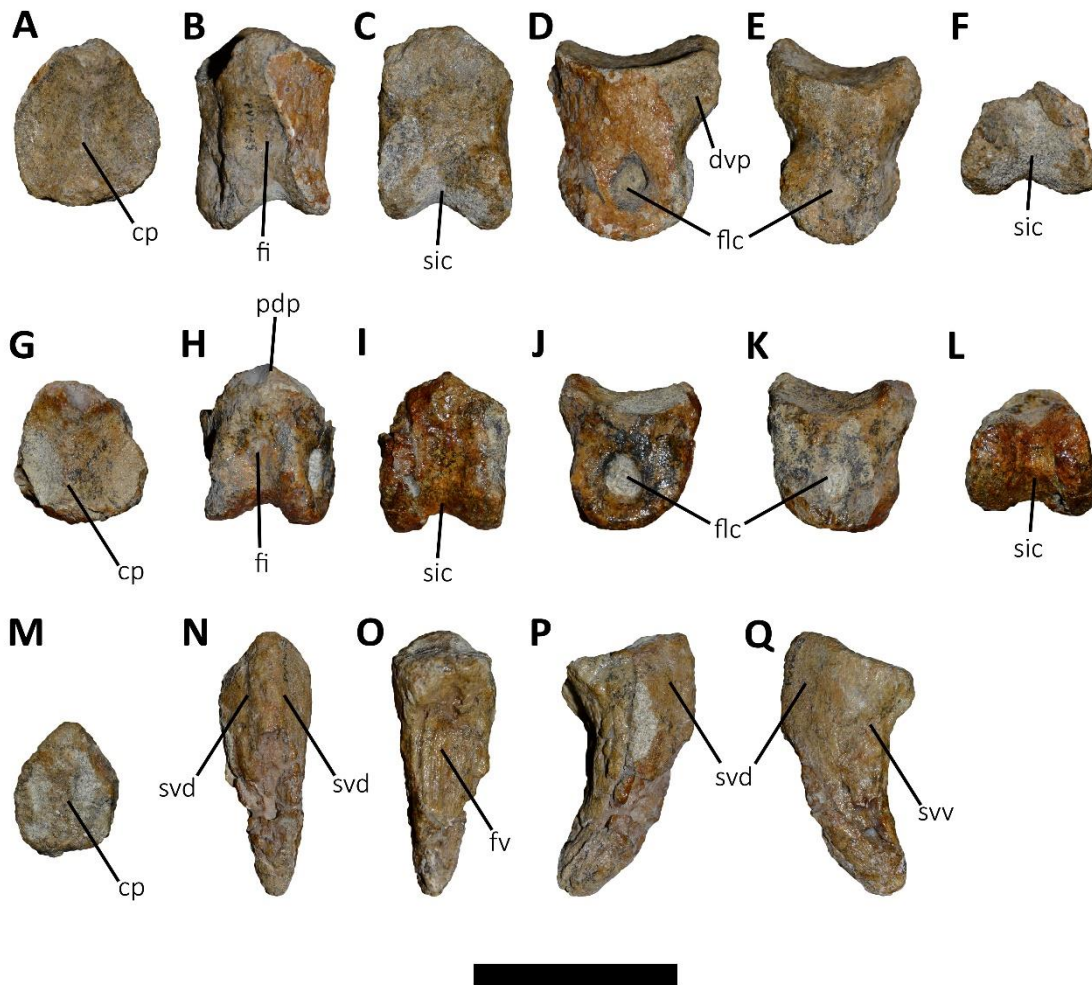


Figura 9.39. *Ilokelesia aguadagrandensis*, holotipo, MCF-PVPH-35. Segunda (A-F) y cuarta (G-L) falange del cuarto dedo del pie derecho, y falange ungual (M-Q) en vista proximal (A, G, M), dorsal (B, H, N), ventral (C, I, O), medial (D, J, P), lateral (E, K, Q), y distal (F, L). Escala: 5 cm.

3. Discusión

En esta Tesis Doctoral se hizo una revisión de la diagnosis original, eliminando de la misma diagnosis original caracteres que actualmente tienen una más amplia distribución dentro Abelisauroidea o Abelisauridae. De hecho, un cuadrado con el cóndilo lateral reducido respecto el medial se observa en otros abelisaúridos (e.g. *Aucasaurus*, *Carnotaurus*), conllevando que en vista posterior es solamente visible el

cóndilo medial. Con la descripción de *Skorpiovenator bustingorryi* Canale et al. (2009) detectan la presencia de una lámina postzigodiapofiseal poco desarrollada también en este taxón. Sin embargo, esta morfología está presente también en otros abelisauroideos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Aucasaurus*). Se eliminó de la diagnosis de *Ilokelesia* también la ausencia de pleurocelos en las vértebras dorsales posteriores, dado que la presencia/ausencia de los pleurocelos en los cuerpos vertebrales de la secuencia dorsal es muy aleatoria. De hecho, en *Carnotaurus* y *Viavenator* hay pleurocelos en los cuerpos vertebrales por lo menos hasta la vértebra dorsal 10, en *Majungasaurus* hasta la vértebra dorsal 4, en *Skorpiovenator* hasta por lo menos la vértebra dorsal 6. Finalmente, se eliminó de la diagnosis el carácter presencia de un proceso anterior y otro posterior en el borde lateral de los procesos transversos de las vértebras caudales. De hecho, esta morfología de los procesos transversos está presente también en *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator*.

Ilokelesia presenta marcadas diferencias morfológicas con los otros abelisauroideos que proceden de la misma unidad estratigráfica, como *Skorpiovenator*, *Tralkasaurus* y *Huinculsaurus*. De hecho, la morfología del postorbital de *Ilokelesia* es distinta de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), dado que en el primero tiene una forma a “T” mientras que en el segundo tiene más una forma a “L” invertida. La rama yugal del postorbital es mucho menos robusta en *Ilokelesia* que en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y el abultamiento dorsal en el primer abelisauroideo es menos desarrollada que en el segundo. Además, *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) carece del proceso puntiagudo presente en la superficie posterior del cuadrado de *Ilokelesia*.

Con respecto a *Tralkasaurus* (Cerroni et al., 2020a), *Ilokelesia* no presenta una parapófisis dirigida tan ventralmente y no tiene una morfología de varilla como en el

primer taxón. Además, en *Ilokelesia* la lámina paradiapofiseal está mucho más desarrollada lateralmente que *Tralkasaurus* (Cerroni et al., 2020a).

Finalmente, *Ilokelesia* se diferencia de *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-35) por varias características. El cuerpo vertebral de la vértebra dorsal de *Ilokelesia* es mucho más corto anteroposteriormente y alto dorsoventralmente que en *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-35). Las facetas articulares de las prezigapófisis en *Ilokelesia* están dirigida dorsolateralmente, mientras que en *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-35) están dirigidas dorsomedialmente. *Ilokelesia* no tiene el mismo desarrollo de la lámina centroparapofiseal anterior observada en *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-35). *Ilokelesia* carece de la lámina accesoria que divide en dos la fosa paradipofiseal centrodiapofiseal, presente en *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-35). Además, *Huinculsaurus* (MCF-PVPH-35) tiene una mayor neumaticidad general del arco neural respecto *Ilokelesia*, dado que presenta forámenes neumáticos en la fosa postzigapofiseal centrodiapofiseal.

Cuando fue descrito por Coria y Salgado (1998) *Ilokelesia* se recuperó como un Abelisauria no Abelisauroidea. En el mismo trabajo los autores mencionan varias características que dicho taxón comparte con *Carnotaurus*. Sin embargo, también evidencian algunas características simplesiomórficas respecto a los Abelisauroidea. Trabajos posteriores que incluyeron *Ilokelesia* en análisis filogenéticos lo recuperan como un abelisauroideo no Abelisauridae (Wilson et al., 2003), como un Abelisauridae temprano (Carrano et al., 2002; Calvo et al., 2004a; Sereno et al., 2004; Delcourt, 2018; Cerroni et al., 2020a), como un Brachyrostra temprano (Tortosa et al., 2013; Longrich et al., 2017), como taxón hermano de *Abelisaurus* (Farke y Sertich, 2013; Gianechini et al., 2015), como taxón hermano de *Carnotaurus* (Carrano y Sampson, 2008) o formando un grupo monofilético junto con *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator* (Pol y Rauhut, 2012; Canale et al., 2016; Filippi et al., 2016; Rauhut y Carrano, 2016;

Delcourt, 2017). En esta Tesis Doctoral *Ilokelesia* se recupera como un Abelisauridae junto con *Skorpiovenator*, *Ekrixinosaurus* y Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 o solamente junto con *Skorpiovenator* y *Ekrixinosaurus* (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA).

QUILMESAURUS CURRIEI

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Quilmesaurus Coria, 2001

Quilmesaurus curriei Coria, 2001

1.1. Holotipo

El holotipo MPCA PV 100 está constituido por un extremo distal de un fémur derecho y una tibia derecha completa.

1.2. Diagnósis original

Coria (2001) distingue *Quilmesaurus curriei* de otros terópodos por tener: un fémur con una cresta epicondilar medial muy desarrollada; una tibia con la cresta cnemial en forma de gancho; un maléolo lateral dos veces más grande que el medial; y el extremo distal de la tibia asimétrico.

1.3. Diagnósis revisada

Quilmesaurus es diferente de otros abelisáuridos por tener el siguiente conjunto de características: superficie articular proximal de la tibia 60% más larga anteroposteriormente (incluyendo la cresta cnemial) que ancha transversalmente (en el borde posterior de los cóndilos); un proceso ascendente del astrágalo más alto con respecto al alto de la tibia (más reducido en otros abelisáuridos); proceso ascendente de

forma triangular (rectangular en los abelisáuridos sudamericanos); ausencia de la cresta transversal proximalmente al proceso ascendente presente en todos los abelisáuridos argentinos (también ausente en *Majungasaurus* y *Pycnonemosaurus*).

1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica

Quilmesaurus curriei procede de la localidad Salitral Ojo de Agua, aproximadamente 40 kilómetros al sur de la ciudad de General Roca, Provincia de Río Negro (Fig. 9.40). Fue encontrado en depósitos datados como Campaniano-Maastrichtiano (Cretácico Superior) y pertenecientes a la Formación Allen (Grupo Malargüe).

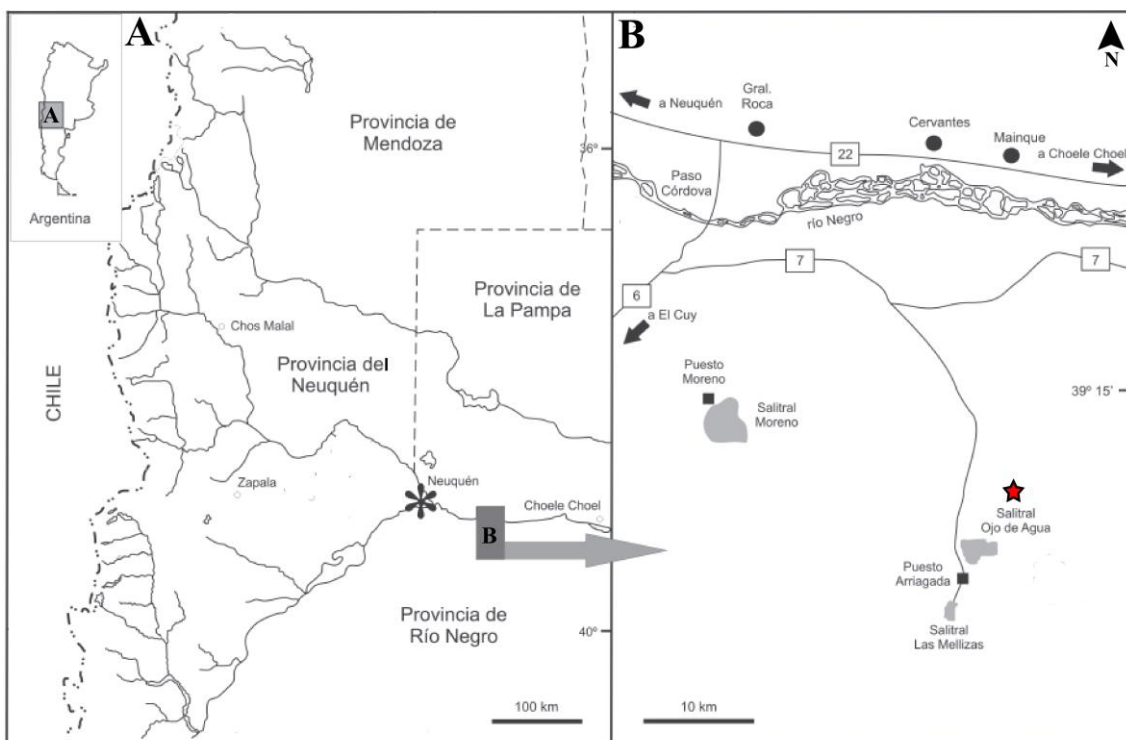


Figura 9.40. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Quilmesaurus curriei*, indicada con una estrella roja. Modificada de Salgado et al. (2009).

2. Comentarios

2.1. Esqueleto apendicular

El fragmento distal del fémur (Fig. 9.41A-F) de *Quilmesaurus* presenta una marcada curvatura hacia la parte posterior como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), pero diferente de la diáfisis recta de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Como fuera mencionado previamente, la cresta epicondilar medial muy desarrollada (Fig. 9.41A, C, E), tal como se observa en *Quilmesaurus*, es una condición típica de los ceratosaurios (aunque está presente también en algunos neoterópodos no averostranos, e.g. “*Syntarsus*” y *Segisaurus*). De hecho, junto con *Quilmesaurus* se puede apreciar el importante desarrollo de dicha cresta en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) entre otros. En *Quilmesaurus* no se observa la línea intermuscular observada en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184). *Quilmesaurus* presenta un escalón distal que atraviesa distalmente el surco intercondilar (Fig. 9.41B), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380. Proximalmente a dicho escalón hay una fosa con una marcada rugosidad (donde anclaban los tendones flexores de la rodilla), como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En vista distal (Fig. 9.41F), los cóndilos tienen ejes paralelos y dirigidos anteroposteriormente como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380, donde divergen posteriormente. Se

puede observar una mayor proyección posterior y anterior (debido a la cresta epicondilar medial) del cóndilo tibial respecto al cóndilo fibular.

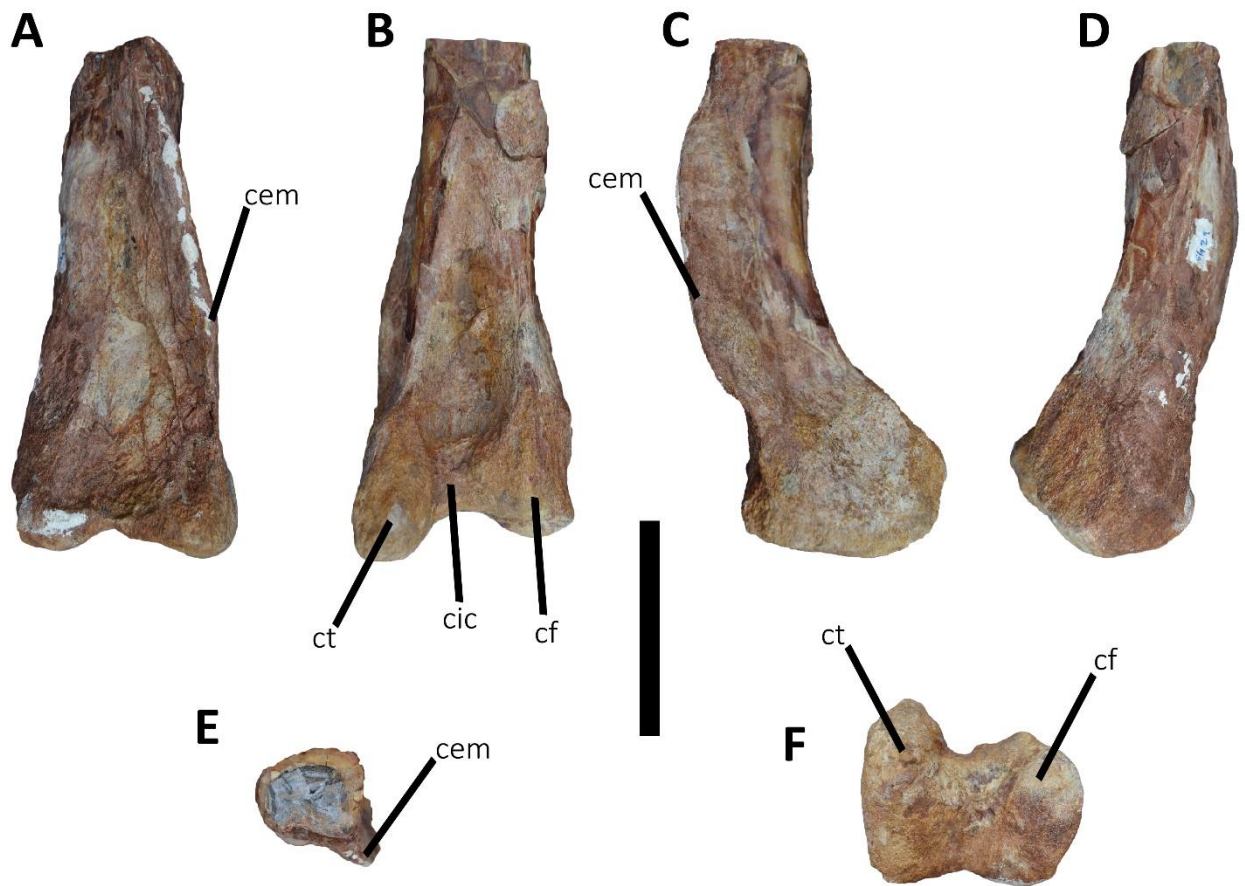


Figura 9.41. *Quilmesaurus curriei*, holotipo, MPCA PV 100. Distal de fémur en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), proximal (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

La tibia de *Quilmesaurus* (Fig. 9.42A-F) fue considerada, dentro de Abelisauridae, como perteneciente a un individuo con miembros posteriores robustos (Carrano, 2007; Juárez Valieri et al., 2007; Carrano and Sampson, 2008), una condición similar a *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), diferente de formas más delgadas como *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En este sentido, *Quilmesaurus* presenta una relación ancho de la tibia a mitad de la diáfisis/largo total de

la tibia de 12,3%, valor comparable con *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) (con respecto a ese carácter ver también en la descripción de la tibia de *Aucasaurus* y en la discusión de los caracteres de la matriz), mayor que *Aucasaurus*, pero inferior a los valores de *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294). La tibia presenta los cóndilos posteroproximales separados por un surco menos marcado (Fig. 9.42E) que *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El ancho del borde posterior (en vista proximal) es el 39% respecto al largo anteroposterior de la entera superficie proximal (Fig. 9.43A, B). Este valor es más bajo que otros abelisáuridos: *Pycnonemosaurus* 41,2% (Delcourt, 2017); *Majungasaurus* 42% (Carrano, 2007); *Ekrixinatosaurus* 47%; *Aucasaurus* 49,6 %; *Xenotarsosaurus* 51,3%; *Carnotaurus* 54% (parcialmente preservada); *Eoabelisaurus* 57 %. El cóndilo medial está proyectado más posteriormente y proximalmente, además de ser de menor tamaño que el lateral (Fig. 9.42B, E), como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). El cóndilo lateral no presenta el escalón anterior observado en los tetanuros (Fig. 9.42D, E), como en los ceratosaurios *Ceratosaurus* (USNM 4735), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Además, como estos taxones, la cresta cnemial en *Quilmesaurus* es más abierta que los tetanuros (Fig. 9.42E). Como otros terópodos (e.g. *Coelophysis*, *Ceratosaurus*, *Aucasaurus* y *Sinraptor*), la cresta cnemial está dirigida proximalmente (Fig. 9.42C, D), mucho más que en *Herrerasaurus* (Novas, 1993). *Quilmesaurus*

presenta una cresta cnemial desarrollada anteroposteriormente (Fig. 9.42C, D) tal como otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Majungasaurus* y *Aucasaurus*). Sin embargo, la típica forma ad hacha debida a la expansión proximodistal del borde anterior de la cresta cnemial solamente se observa en *Quilmesaurus*, *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Skorpiovenator* (MMCh-PV 255) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380.

En vista posterior (Fig. 9.42B), el surco intercondilar termina en una depresión más superficial que *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Posteriormente, los cóndilos tienen formas diferentes siendo triangular el medial y redondeado el lateral, como en *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh-PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La diáfisis es recta en vista anteroposterior, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989) y *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), diferente de las tibias curvadas lateralmente observadas en *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Allosaurus* (Madsen, 1976) y *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993).

Medialmente (Fig. 9.42C), la superficie proximal no presenta la cresta proximodistal observada en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el Abelisauridae indet. (MMCh PV 255). Cerca de la esquina posterproximal hay una depresión presente también en *Eoabelisaurus*, *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh-PV 255) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

En vista lateral (Fig. 9.42D), el cóndilo proximal termina distalmente en la diáfisis de manera leve, sin presentar el escalón observado en *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). La *crista fibularis* está rota aunque presenta todavía la base (Fig. 9.42D). Sin embargo, parece tener el mismo desarrollo que otros abelisauroideos posicionándose proximalmente y conectándose con el borde proximal. El extremo distal de la tibia tiene una peculiar orientación posterior (Fig. 9.42C, D). La superficie de contacto para la fíbula se desarrolla anterolateralmente, es plana y rugosa y termina en la superficie anterior de la parte distal de la tibia.

Anteriormente (Fig. 9.42A), la parte distal de la tibia carece de la cresta transversal presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) o inclinada (presente en varios tetanuros), que delimita proximalmente el proceso ascendente del astrágalo. La superficie articular para el proceso ascendente (Fig. 9.42A, F; Fig. 9.43C) es baja siendo alrededor del 12% del alto de la tibia. Dicho valor difiere de varios terópodos no tetanuros que presentan un valor más bajo (e.g. *Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Ceratosaurus*, *Aucasaurus*), y diferente del proceso ascendente mucho más alto de algunos tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*). La superficie articular para el proceso ascendente además de ser baja, tiene forma triangular, presuponiendo que este proceso tenga el mismo contorno. Si fuera así se asemejaría a la condición observada en *Rajasaurus* y *Majungasaurus* (Wilson et al., 2003; Carrano, 2007), difiriendo de la forma rectangular presente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236)

(Fig. 9.43C, D). La porción distal que incluye los maléolos tiene una extensión transversal parecida a *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Velocisaurus* (MUCPv 41), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Xenotarsosaurus* (UNPSJB PV 184) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), diferente de la mayor proyección tanto medial como lateral observada en *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294), *Pycnonemosaurus* y *Majungasaurus* (Carrano, 2007; Delcourt, 2017).

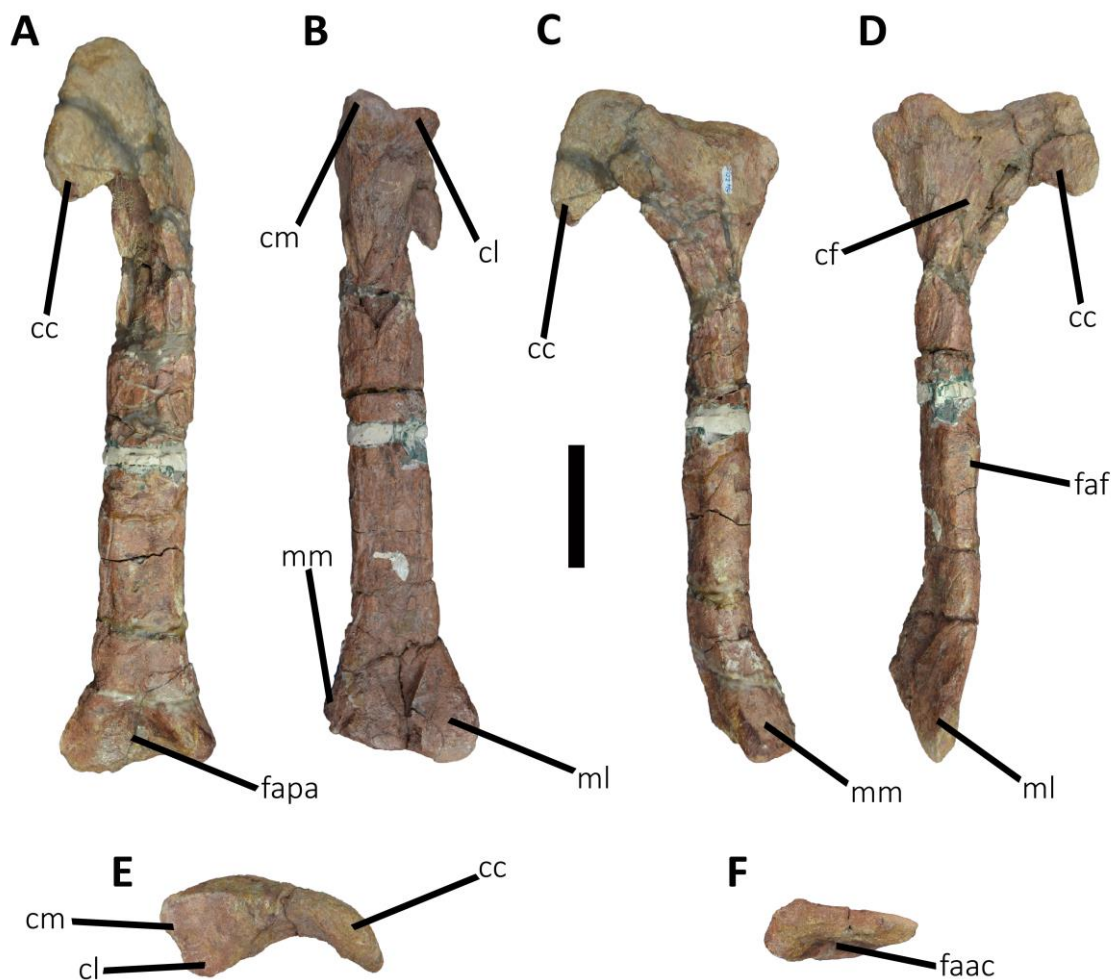


Figura 9.42. *Quilmesaurus curriei*, holotipo, MPCA PV 100. Tibia en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), proximal (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

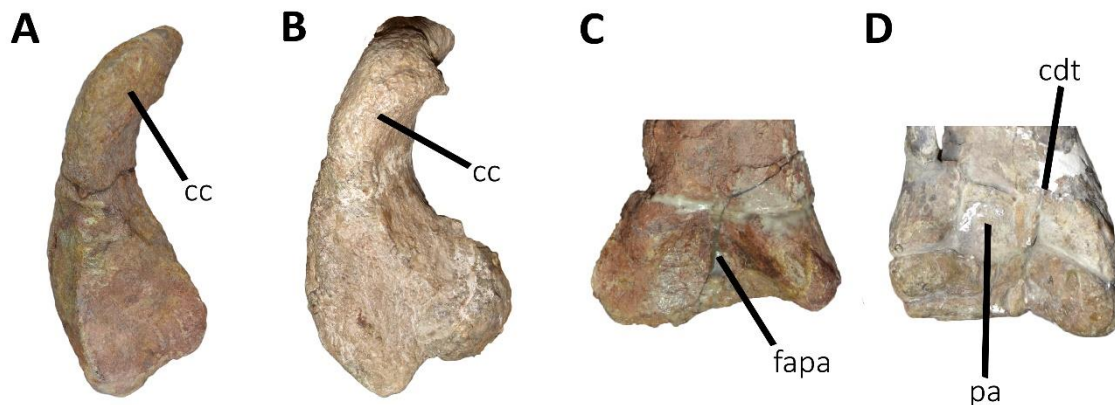


Figura 9.43. Comparación de algunos de los caracteres que diferencian *Quilmesaurus curriei* MPCA PV 100 de otros terópodos abelisáuridos. (A) vista proximal de la tibia de *Quilmesaurus curriei* MPCA PV 100 que resulta tener una proporción largo anteroposterior de la cresta cnemial/ancho transversal del borde posterior de la superficie proximal más largo que *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (B) y de cualquier otro abelisáurido. (C) vista cranedistal de la tibia de *Quilmesaurus curriei* que se diferencia de *Xenotarsosaurus bonapartei* UNPSJB PV 184 (D) y de todos los otros abelisáuridos sudamericanos, por tener un proceso ascendente del astrágalo-calcáneo triangular. También se diferencia de los abelisáuridos (por lo menos argentinos) por carecer de la cresta distal de la tibia que delimita proximalmente el proceso ascendente. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

3. Paleohistología de los huesos apendiculares de *Quilmesaurus curriei*

Se hizo un estudio preliminar de la microestructura de los huesos apendiculares de *Quilmesaurus*. El propósito de este estudio es el de determinar el estadio ontogenético del ejemplar tipo de *Quilmesaurus* a partir del estudio microestructural del fémur y de la tibia. Además, se comparó el tipo de crecimiento observado en *Quilmesaurus* con otros abelisáuridos como *Aucasaurus garridoi* (Coria et al., 2002) y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69 (Canale et al., 2016).

3.1. Materiales y métodos

Para evaluar las características histológicas de *Quilmesaurus* se consiguieron muestras de la parte media de la diáfisis del fémur y tibia (Fig. 9.44A). En el caso de la tibia, por tratarse esta de un elemento completo, lo que se hizo fue extraer una rodaja de hueso, hacer una réplica y reemplazar el fragmento extraído en el hueso original. De esta manera se logró preservar la anatomía y dimensiones del hueso (Lamm, 2013). Tal como fue mencionado en el estudio histológico de *Aucasaurus garridoi*, para la obtención y preparación de las secciones delgadas de cada elemento se emplearon las técnicas propuestas por Chinsamy y Raath (1992). Sucesivamente, cada sección delgada fue analizada mediante de un microscopio petrográfico. Para definir las estructuras histológicas se empleó la nomenclatura y las definiciones propuestas por Francillon-Vieillot et al. (1990) y de Chinsamy-Turan (2005).

3.2. Resultados

El hueso compacto de ambos elementos está compuesto mayoritariamente por hueso primario, formado por matriz entretejida (poca organización de las fibras intrínsecas). El tejido primario está caracterizado principalmente por canales vasculares circunferenciales, aunque se observan también canales longitudinales (Fig. 9.44B, C). Varias osteonas secundarias invaden el hueso primario, y un parche de tejido haversiano denso se observa en un área específica de la corteza (Fig. 9.44D, E). Las lagunas de osteocitos son numerosas y de forma irregular (Fig. 9.44D). En el fémur la vascularización disminuye hacia la corteza externa, aunque no muestra una verdadera capa circunferencial externa. Se pueden observar por lo menos seis líneas de crecimiento detenido en la tibia (Fig. 9.45A). Se destaca la presencia de una capa circunferencial interna en la región perimedular, formada por hueso lamelar depositado endostealmente (Fig. 9.44F; Fig. 9.45A). En la misma, se observan cavidades de

resorción (Fig. 9.44F). Finalmente, la tibia muestra un insólito y abrupto cambio de vascularización en la región más externa del hueso compacto (Fig. 9.45B).

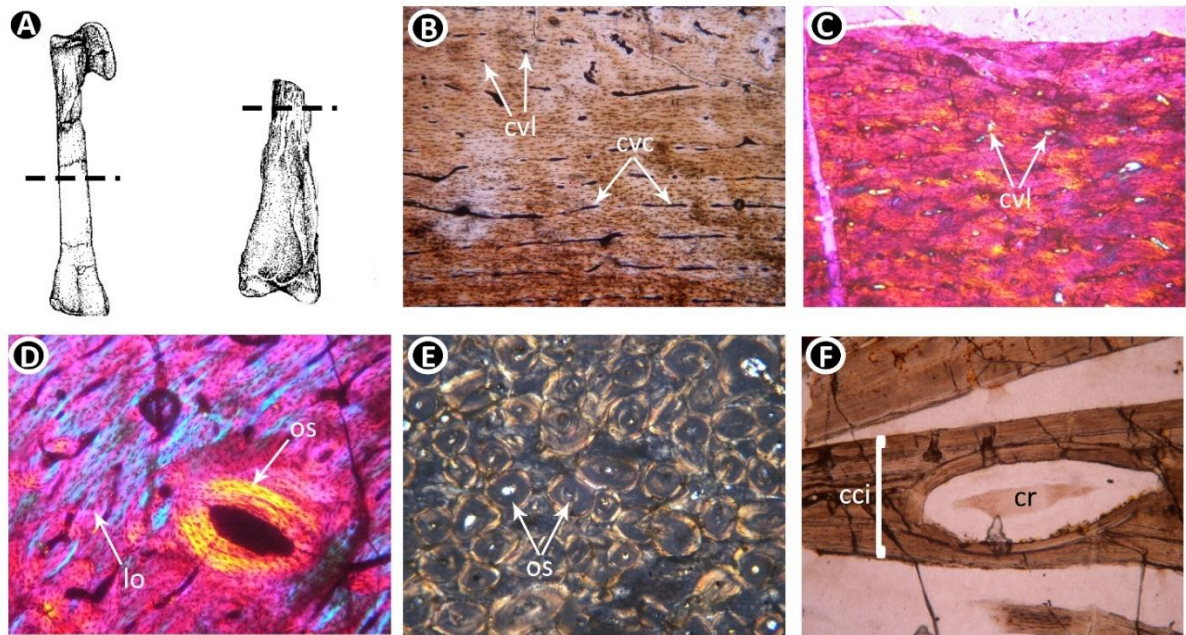


Figura 9.44. Histología de fémur (B, C) y tibia (D-F) de *Quilmesaurus curriei* MPCA PV 100. Todas las figuras están orientadas con la corteza más externa en la parte de arriba y la cavidad medular en la parte de abajo. (A), dibujo interpretativo del fémur (derecha) y de la tibia (izquierda) indicando el lugar de donde se obtuvieron las secciones delgadas (modificado de Coria, 2001). (B), detalle hueso primario con canales vasculares circunferenciales y longitudinales, 20x. (C), detalle hueso primario con canales vasculares longitudinales, 20x. (D), detalle de osteona secundaria, 40x. (E), detalle mostrando tejido haversiano denso, 20x. (F), detalle de la capa circunferencial interna incluyendo una cavidad de resorción, 40x. B, F, bajo luz normal; C, D, bajo luz polarizada con filtro lambda; E, bajo luz polarizada con nicoles cruzados. Abreviaciones: **cci**, capa circunferencial interna; **cr**, cavidad de resorción; **cvc**, canal vascular circunferencial; **cvl**, canal vascular longitudinal; **lo**, laguna de osteocito; **os**, osteona secundaria.

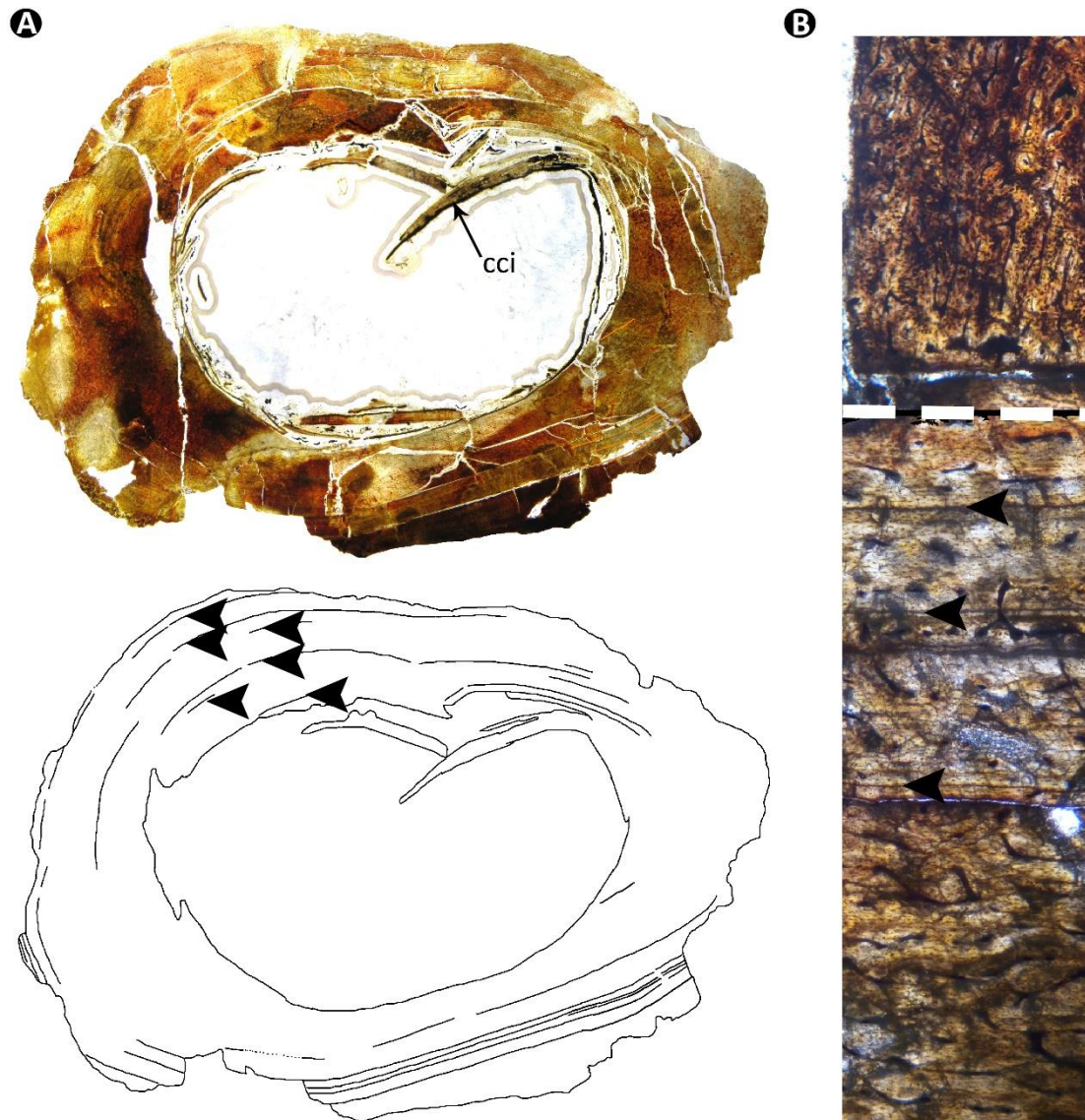


Figura 9.45. Histología de la tibia de *Quilmesaurus curriei* (MPCA PV 100). (A), vista en sección transversal de la tibia de *Quilmesaurus* y dibujo interpretativo (abajo) mostrando por lo menos seis líneas de crecimiento detenido (flechas negras), 10x. (B), detalle de la corteza en correspondencia del cambio abrupto de la vascularización, 40x. Las dos partes de la corteza (separadas por la línea discontinua blanca/negra) muestran una diferencia en la dirección de los canales, siendo en la parte más externa de tipo radiales, mientras en la parte interna de tipo circunferenciales. A, B, bajo luz normal. Abreviaciones: **cci**, capa circunferencial interna.

3.3. Inferencias paleobiológicas

La tasa de crecimiento en *Quilmesaurus* es comparable a la de *Aucasaurus*, pero más alta que en el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69. Esto es debido a que el hueso primario en *Quilmesaurus*, tanto en la tibia que en el fémur, presenta una organización de las fibras más desordenada con respecto al *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69. Dicha tasa de crecimiento más rápida, observada en taxones más grandes en tamaño (*Quilmesaurus* y *Aucasaurus*) respecto a especímenes más pequeños (*Abelisauridae* indet. MMCh PV 69), corresponde a lo que ocurre en los amniotas actuales (Case, 1978). Las seis líneas de crecimiento detenido hacen presuponer que el individuo tenía una edad mínima de por lo menos siete años. Además, la falta de una capa circunferencial externa tanto en el fémur como en la tibia implica que el organismo no había llegado a la madurez somática en el momento de la muerte. Finalmente, el extremo cambio de dirección de la vascularización en la tibia probablemente sea el resultado de algún tipo de patología.

La presencia de líneas de crecimiento detenido en *Quilmesaurus* implica una dinámica de crecimiento de tipo cíclica, tal como se ha observado en *Aucasaurus* y el *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69 (Canale et al., 2016). Este patrón es común a otros terópodos no avianos como en *Coelophysis*, *Masiakasaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Tyrannosaurus* y otros terópodos (Varricchio, 1993; Erickson et al., 2004, 2009; D’Emic et al., 2012; Lee y O’Connor, 2013).

4. Discusión

Si bien *Quilmesaurus* es un espécimen muy fragmentario, hay características que lo asemejan a los ceratosaurios. De hecho, una cresta epicondilar medial hipertrofiada, una cresta cnemial muy desarrollada anteroposteriormente, ausencia de un escalón entre el cóndilo proximal lateral y la cresta cnemial, son todas características típicas de

Ceratosauria. Además, *Quilmesaurus* presenta una cresta en forma de hacha (si bien parcialmente rota en la parte distal) y esta morfología se observa solamente en algunos abelisáuridos.

Grillo y Delcourt (2017), encuentran que *Quilmesaurus* es uno de los abelisáuridos de menor tamaño, aproximadamente 5.2 metros de longitud. No obstante, el tamaño de *Quilmesaurus* podría estar reflejando una etapa ontogenética juvenil. De hecho, como hemos mencionado en la sección histológica, los huesos apendiculares carecen de una capa circunferencial externa, por lo que el organismo no había llegado a la madurez somática cuando murió. Además, *Quilmesaurus* presenta la falta de fusión entre el complejo astrágalo-calcáneo y la tibia, que inversamente, en especímenes maduros como *Aucasaurus* están totalmente fusionados.

Quilmesaurus fue considerado por Coria (2001) un terópodo no vinculado a los Ceratosauria por la falta de fusión entre la tibia y el astrágalo-calcáneo. Además, consideró que el importante desarrollo de la cresta cnemial de la tibia, característica que compartía con *Ceratosaurus* y *Xenotarsosaurus*, podía ser un rasgo primitivo dentro de Theropoda. Finalmente, siempre Coria (2001) remarca las semejanzas que *Quilmesaurus* presenta en la tibia con algunos tetanuros. Al año siguiente, Kellner y Campos (2002) describen *Pycnonemosaurus nevesi*, basado en elementos axiales y apendiculares, entre ellos una tibia. Estos autores mencionan las similitudes en algunas características de la tibia con *Quilmesaurus* y afirman que éste último probablemente sea un componente de Abelisauria. En el 2003, Novas et al. comunican los restos de un nuevo terópodo de la Formación Allen, y al mencionar *Quilmesaurus* como componente de la fauna que procede de la misma unidad litoestratigráfica, lo relaciona con abelisáuridos o carcarodontosáuridos. Leanza et al. (2004), en la descripción de las faunas de tetrápodos del Cretácico de la Cuenca Neuquina mencionan *Quilmesaurus*

como un abelisauroideo. Juárez Valieri et al. (2007) publican una revisión de *Quilmesaurus* cuestionando primero la ubicación sistemática propuesta por Coria (2001), y que se debe colocarlo dentro de Abelisauridae. Además, ellos consideran *Quilmesaurus* como un *nomen vanum* dado que está basado sobre características que están presente en otros abelisauroideos, y no presentando ninguna autapomorfía. En el mismo año, Coria (2007) sostiene la pertenencia de *Quilmesaurus* a Tetanurae debido a la falta de fusión del tibiotarso y menciona otra vez la validez de ese taxón. Carrano y Sampson (2008) justifican la pertenencia a Abelisauroidea sobre rasgos compartidos con componentes de dicha superfamilia, y argumentan la posibilidad que *Quilmesaurus* sea un abelisáurido debido al gran tamaño. Sin embargo, no lo incluyen en el análisis filogenético que llevan a cabo. También Novas (2009) recalca las semejanzas del fémur y de la tibia de *Quilmesaurus* con los abelisáuridos.

Sucesivamente, el estado fragmentario de *Quilmesaurus* ha llevado a diferentes autores a excluirlo en los análisis filogenéticos (Pol y Rauhut, 2012; Farke y Sertich, 2013; Gianechini et al., 2015; Canale et al., 2016; Rauhut y Carrano, 2016; Dal Sasso et al., 2018; Langer et al., 2019). Inversamente otros autores han considerado *Quilmesaurus* por lo menos como unidad taxonómica para incluirlo en los análisis, con el resultado de confirmar sus afinidades con los abelisáuridos (Tortosa et al., 2014; Filippi et al., 2016; Delcourt, 2017; Longrich et al., 2017; Wang et al., 2017; Delcourt, 2018; Delcourt y Iori, 2018).

En esta Tesis Doctoral, *Quilmesaurus* se recupera como un taxón altamente conflictivo a causa de su fragmentariedad (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA). Por ese motivo su relación respecto a otros abelisáuridos todavía sigue controvertida y para una mejor ubicación de dicho taxón dentro de Ceratosauria se necesitará de material adicional.

VIAVENATOR EXXONI

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroida (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Abelisauridae Bonaparte y Novas, 1985 *sensu* Wilson et al. (2003)

Carnosaurinae Sereno, 1998 *sensu* Sereno (1998)

Brachyrostra Canale, Scanferla, Agnolin y Novas, 2009 *sensu* Canale et al. (2009)

Furileosauria Filippi, Méndez, Juárez-Valieri y Garrido, 2016 *sensu* Filippi et al. (2016)

Viavenator Filippi, Méndez, Juárez-Valieri y Garrido, 2016

Viavenator exxoni Filippi, Méndez, Juárez-Valieri y Garrido, 2016

1.1. Holotipo

El holotipo de *Viavenator exxoni* MAU-Pv-LI-530 es un esqueleto asociado compuesto por: un neurocráneo completo articulado con los postorbitales y los escamosos, el hueso hioideo, un diente incompleto, el atlas, la tercera, cuarta, quinta, séptima y décima vértebra cervical, la tercera, cuarta, quinta, de la séptima a la décima vértebra dorsal, cinco vértebras caudales anteriores, cinco vértebras caudales medias y una vértebras caudal posterior, una escápula y coracoides articulados derechos, un pie isquiático, costillas cervicales y dorsales, fragmentos de gastralias y un arco hemal.

1.2. Diagnosis original

Filippi et al. (2016) propusieron el siguiente conjunto de autapomorfías (*) y caracteres que identifican y diferencian *Viavenator exxoni* de otros terópodos: ausencia de prominencias en los frontales; borde dorsal del postorbital no expandido con el proceso yugal proyectado anteriormente, y siendo anteroposteriormente estrecho; *depresión parietal comprimida transversalmente, en ambos lados de la cresta supraoccipital; *procesos paraoccipitales reducidos con el borde ventral ubicado por encima del nivel del borde dorsal del cóndilo occipital; *basioccipital-opistótico, aproximadamente dos veces y medio el ancho del cóndilo occipital y casi dos veces el alto del cóndilo occipital en vista posterior; *cresta subcondilar alta y bien desarrollada, que diverge lateralmente hacia los tubérculos basales, definiendo el receso ventral subcondilar; *receso basiesfenoidal muy desarrollado y escavado en profundidad, con la abertura sub-circular y orientada ventralmente presenta borde bien definidos, y con el eje mayor orientado transversalmente; *procesos basipterigoideos, posicionando horizontalmente el techo craneano, ubicados a un nivel levemente más alto que los túberas basales; superficie anterior de las vértebras cervicales con el cóndilo articular poco desarrollado; proyección anterior de las epifósis de las vértebras cervicales, bien desarrollada entre la cuarta y séptima cervical; *vértebras cervicales medias y posteriores con la superficie lateral y ventral de los centros levemente convexos; *articulación hipófeno-hipantro presente desde la segunda vértebra dorsal; *articulación accesoria interespinosa desarrollada entre las vértebras dorsales medias y posteriores; *presencia de un par de forámenes neumáticos dentro de la fosa prespinal en la vértebras caudales anteriores; vértebras caudales anteriores y medias con el borde distal del proceso transversal convexo, y fuerte desarrollo del proceso anterior; *extremo distal de la hoja escapular recurvado posteriormente.

1.3. Diagnósis revisada

La diagnósis revisada de *Viavenator exxoni* contempla; ausencia de prominencias en los frontales; borde dorsal del postorbital no expandido con el proceso yugal proyectado anteriormente y anteroposteriormente estrecho; *depresión parietal comprimido transversalmente, en ambos lados de la cresta supraoccipital; *procesos paraoccipitales reducidos con el borde ventral ubicado por encima del nivel del borde dorsal del cóndilo occipital; presencia de una fosa profunda y desarrollada transversalmente en la superficie ventral del cóndilo occipital (**nuevo**); *basioccipital-opistótico, aproximadamente dos veces y medio el ancho del cóndilo occipital y casi dos veces el alto del cóndilo occipital en vista posterior; *cresta subcondilar alta y bien desarrollada, que diverge lateralmente hacia los tubérculos basales, definiendo el receso ventral subcondilar; borde ventral del basioccipital entre las túberas basales, siendo fuertemente cóncavo y con las túberas basales dirigiéndose ventrolateralmente, en vista posterior (**nuevo**); *receso basiesfenoidal muy desarrollado y escavado en profundidad, con la abertura sub-circular y orientada ventralmente presenta borde bien definidos, y con el eje mayor orientado transversalmente; *procesos basipterigoideos, posicionando horizontalmente el techo craneano, ubicados a un nivel levemente más alto que los túberas basales; superficie anterior de las vértebras cervicales con el cóndilo articular poco desarrollado; proyección anterior de las epifósis de las vértebras cervicales, bien desarrollada entre la cuarta y séptima cervical; *vértebras cervicales medias y posteriores con la superficie lateral y ventral de los centros levemente convexos; *presencia de un par de forámenes neumáticos dentro de la fosa prespinal en la vértebras caudales anteriores; *extremo distal de la hoja escapular recurvado posteriormente; mayor participación del coracoides en la cavidad glenoidea (**nuevo**).

1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica

Viavenator exxoni fue encontrado en el sitio llamado “La Invernada”, ubicado a 50 km al suroeste de la ciudad de Rincón de los Sauces (Fig. 9.46).

Los depósitos de donde procede *Viavenator exxoni* están datados como Santoniano (Cretácico Superior), por ende pertenecientes a la Formación Bajo de la Carpa (Grupo Neuquén), Provincia del Neuquén, Argentina (Filippi et al., 2016).

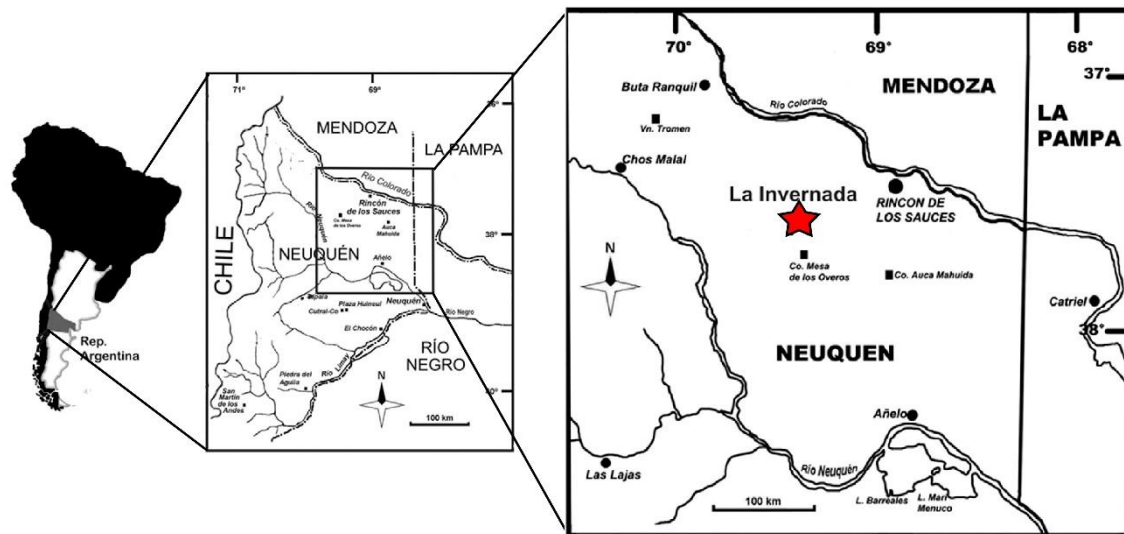


Figura 9.46. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Viavenator exxoni* indicada con una estrella roja. Modificado de Filippi et al. (2016).

2. Comentarios

Pese a la detallada descripción del esqueleto (Filippi et al., 2016; Filippi et al., 2017) y del neurocráneo (Paulina Carabajal y Filippi, 2018) de *Viavenator*, en esta tesis se aportan comparaciones adicionales y nuevas consideraciones tanto anatómicas como filogenéticas.

2.1. Cráneo

La fosa supratemporal es muy reducida respecto la fenestra supratemporal, como en *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Abelisaurus* (MPCA 11098), *Ekrixinosaurus*

(MUCPv 294), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero diferente de *Herrerasaurus* (Serenó y Novas, 1993), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Allosaurus* (Madsen, 1976), *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) y *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003). Aunque el canal neural dorsalmente al cuello del cóndilo occipital es más marcado de *Abelisaurus* (MPCA 11098), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) (Filippi et al., 2017), no resulta tener la misma extensión lateral que en *Arcovenator* y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007; Tortosa et al., 2013). En Filippi et al. (2017) se menciona que los exoccipitales no se pueden apreciar en la superficie articular del cóndilo occipital, tal como *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En realidad, en *Viavenator* y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) los exoccipitales se pueden apreciar solamente en la parte dorsal del cuello del cóndilo, lateralmente el canal neural. Probablemente en *Viavenator*, como en los otros dos abelisáuridos, el exoccipital no participaba en la superficie articular del cóndilo. Filippi et al. (2017) describieron la presencia de una fosa ventralmente al cóndilo occipital, diferente de los otros abelisáuridos donde se conoce esta parte. Sin embargo, los mismos autores la codifican como ausente en la matriz de datos usada para el análisis filogenético. Mediante una observación personal del material MAU PV LI 530, se pudo comprobar la presencia de dicha amplia depresión, y que corresponde a una condición distinta a todos los otros abelisáuridos (e.g. *Ilokelesia*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*) (Fig. 9.47A, B).

Viavenator presenta un borde ventral del cóndilo occipital cóncavo anteriormente, distinto de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) en los cuales es recto, o de *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) donde es convexo

anteriormente. Otra característica que se pudo identificar en *Viavenator* que lo diferencia de todos los otros abelisauroideos, es la forma del borde ventral del basioccipital. *Viavenator* se diferencia de *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), *Abelisaurus* (MPCA 11098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), por tener dicho borde fuertemente cóncavo, creando un contorno a “W” en vista posterior. Dicha característica observada en *Viavenator* es parecida a lo que se observa en los taxones jurásicos como *Allosaurus* (McClelland, 1990), *Ceratosaurus* (USNM 4735) y *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), aunque en *Viavenator* las túberas basales divergen entre sí (Fig. 9.48A-C).

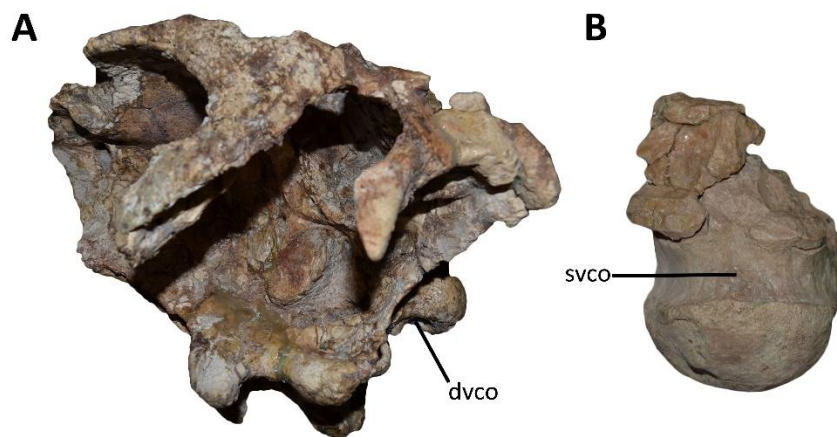


Figura 9.47. Comparación de la superficie ventral del condilo occipital entre (A) *Viavenator*, holotipo, MAU-Pv-LI-530 (vista lateroventral del neurocráneo) y (B) *Aucasaurus* MCF-PVPH-236; vista ventral del condilo occipital). Se puede distinguir una superficie ventral del condilo occipital con una evidente depresión en *Viavenator*, a diferencia de una superficie levemente cóncava en *Aucasaurus*. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

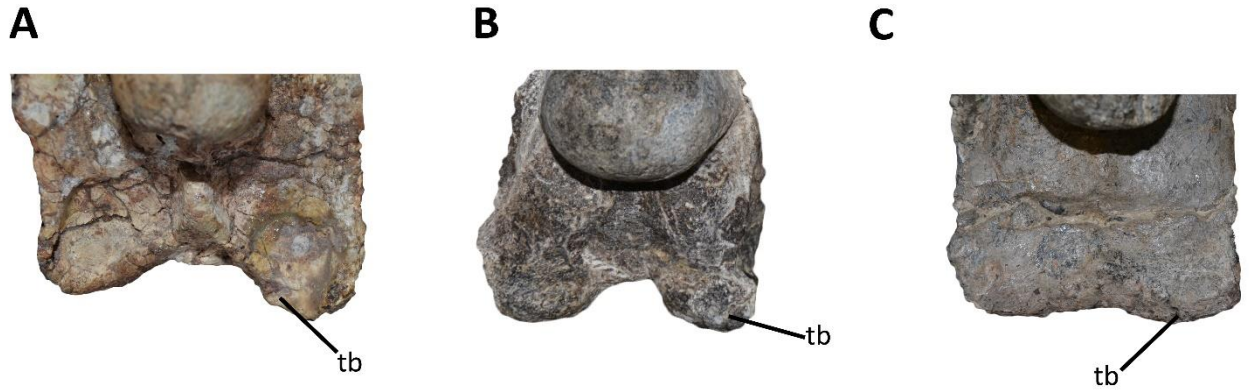


Figura 9.48. Comparación del basioccipital en vista posterior de (A) *Viavenator*, holotipo, MAU-Pv-LI-530, (B) *Eoabelisaurus* MPEF PV 3990 y (C) *Carnotaurus* MACN-PV-CH 894. Se destaca la diferente morfología del borde ventral del basioccipital, donde la condición de *Viavenator* es parecida a la de *Eoabelisaurus*. También se puede apreciar como en *Viavenator* las túberas basales están dirigidas ventrolateralmente, mientras que en *Eoabelisaurus* ventralmente. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

2.2. Esqueleto axial

Las vértebras cervicales posteriores, en vista dorsal, presentan una espina neural en una posición casi central, y más anterior que *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), pero no tanto como algunos noasáuridos (e.g. *Masiakasaurus*, *Noasaurus*) en los cuales está posicionada anteriormente. Las epípofisis son altas y robustas y desde la cuarta desarrollan también un evidente proceso anterior, como *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Las vértebras cervicales presentan ambas fosas espinales, la espinopre- y espinopostzigapofiseal, profundas. Sobre todo las fosas espinopostzigapofiseal tiene un contorno romboidal, como en otros abelisáuridos (e.g., *Majungasaurus*, *Carnotaurus*).

Si bien en los trabajos de Filippi et al. (2016, 2017) la primera vértebra en la serie dorsal conservada fue considerada como una Dorsal 2, en base a la comparación entre esta con las de *Skorpiovenator* (MMCh PV 49) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH

894), estaría indicando que sea una tercera dorsal. Dicha consideración se basa sobre las siguientes características: presenta parapófisis posicionadas muy altas por ser una segunda dorsal; los procesos transversos están muy inclinados dorsalmente; un hipósfeno muy desarrollado; presenta una fosa espinopostzigapofiseal de forma rectangular; las postzigapófisis están separadas de la superficie posterior de la fosa postzygapophyseal centrodiapophyseal. Todas estas características se observan en la tercera vértebra dorsal de *Carnotaurus*. En este caso, siendo una tercera vértebra dorsal en lugar de segunda, la presencia de una articulación hipósfeno/hipantro bien desarrollada en una tercera dorsal no se considera como una autapomorfía. Esto es debido a que la tercera vértebra dorsal de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), también presentan un hipósfeno muy desarrollado. La tercera vértebra dorsal de *Viavenator* presenta las prezigapófisis proyectadas anteriormente en vista lateral, conllevando una lámina centroprezigapofiseal también inclinada anteriormente. Si comparamos esa condición con otros abelisáuridos, podemos observar que esta inclinación es entre 70° y 90° (e.g. *Dahalokely*, *Carnotaurus*; Farke y Sertich, 2013; MACN-PV-CH 894) mientras que es inferior a 50° en *Viavenator* y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007). Además, siempre en la tercera vértebra dorsal de *Viavenator* se puede observar que la lámina prezigodiapofiseal crea una ensenada lateralmente a la prezigapófisis. Este margen discontinuo se observa también en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), pero diferente de *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MPM 99. *Viavenator* muestra una característica en común con *Aucasaurus*, es decir una parapófisis colgante desde la D4, diferente de otros abelisáuridos como *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), donde la parapófisis empieza a ser colgante desde

la D5. Se destaca que una de las características peculiares de *Viavenator* era la presencia de procesos interespinosos entre la parte dorsal de las espinas neurales de las vértebras dorsales medias y posteriores. La presencia de un borde dorsal expandido de las espinas neurales en las vértebras dorsales se puede observar en varios terópodos como *Elaphrosaurus*, *Dahalokely* y algunos compsognátidos (Chen et al., 1998; Farke y Sertich, 2013; Rauhut y Carano, 2016). Sin embargo, una verdadera conexión ósea entre espinas neurales creando una única estructura rígida se observa en *Viavenator*, pero también en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

Las vértebras caudales anteriores presentan un leve surco ventral, que aunque se mencione solamente de forma escueta en el trabajo extenso de la osteología de *Viavenator* (Filippi et al., 2017) parece ser un rasgo presente en diferentes Neotheropoda tempranos (e.g. *Coelophysis*, *Dilophosaurus*), pero también en varios abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Pycnonemosaurus*, *Aucasaurus*). Mientras que la ausencia de dicho surco se pudo observar en otros abelisauroideos como *Ekrixinatosaurus* (MUCPv 294) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La inclinación de la prezigapófisis en vista anterior en las vértebras caudales anteriores de *Viavenator* es parecida a la de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Majungasaurus* (O'Connor, 2007). En vista lateral, las vértebras caudales anteriores en *Viavenator* presentan la misma extensión dorsoventral del complejo prezigapófisis/hipantro, de *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En todos estos taxones dicha extensión llega a ser por lo menos el 50% del alto de la superficie articular anterior, por lo menos hasta la octava vértebra caudal. *Viavenator* presenta vértebras caudales anteriores y medias con los procesos transversos muy modificados, dado que presenta un proceso anterior

en el borde lateral muy desarrollado, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Además, como estos últimos dos taxones el borde lateral de los mismos procesos transversos son fuertemente convexos si observados en vista dorsal (Fig. 9.49A-C), diferente de *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), donde el borde es recto. Además, las vértebras caudales anteriores y medias presentan un proceso transverso con el borde distal que solamente se expande levemente posteriormente, sin crear un verdadero proceso. Dicho carácter se observa también en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y probablemente *Abelisauridae* indet. MACN-Pv-RN 1012, pero diferente de *Ekrixinosaurus* (MUCPv 294), *Ilokelesia* (MCF-PVPH-35) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) que presentan un verdadero proceso dirigido posteriormente.

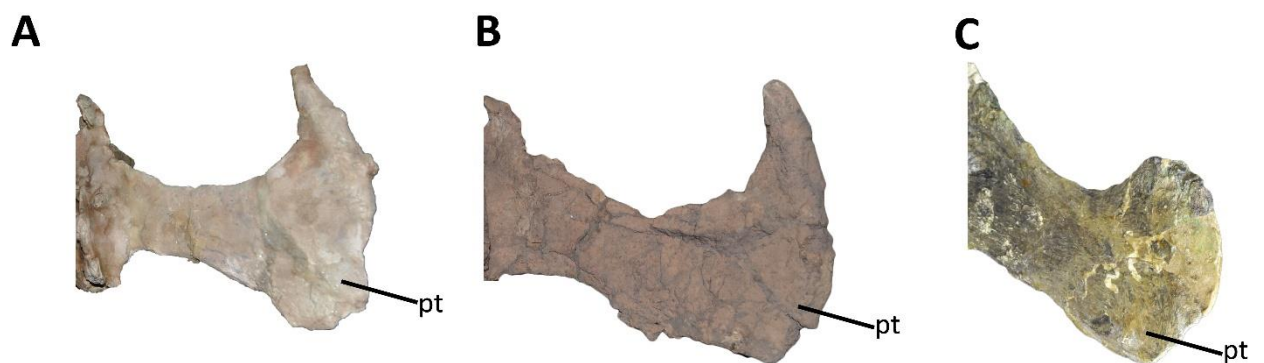


Figura 9.49. Comparación entre los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y medias de (A) *Aucasaurus* MCF-PVPH-236, (B) *Viavenator*, holotipo, MAU-Pv-LI-530 y (C) *Carnotaurus* MACN-PV-CH 894, en vista dorsal. Se puede apreciar el borde lateral del proceso transverso en los tres taxones, de forma convexa. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

2.3. Esqueleto apendicular

En vista medial o lateral, dado que la sutura entre la escápula y el coracoides es visible en ambas, se puede estimar una mayor participación de este último en la cavidad glenoidea. Esta condición difiere de *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (Burch y Carrano, 2012), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y varios tetanuros (e.g. Madsen, 1976; Brochu, 2003) donde muestran una condición inversa, es decir con mayor participación de la escapula en la cavidad glenoidea (Fig. 9.50A, B).

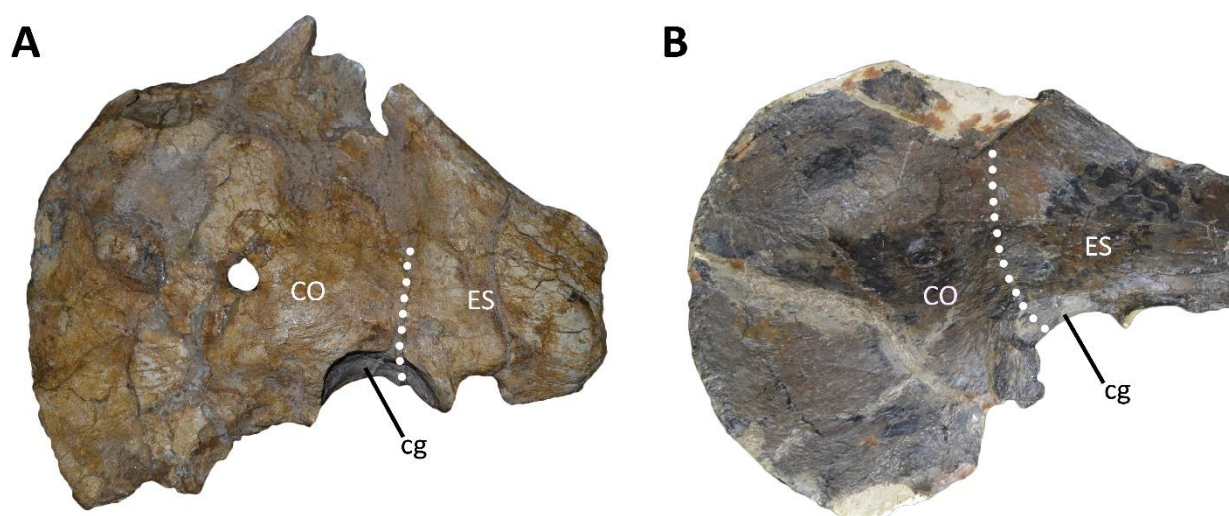


Figura 9.50. Comparación entre el complejo escápula-coracoides en (A) *Viavenator*, holotipo, MAU-Pv-LI-530 y (B) *Carnotaurus* MACN-PV-CH 894 en vista lateral. Se puede apreciar como en base a la sutura entre la escápula y el coracoides, este último, en *Viavenator*, tiene una mayor participación en la cavidad glenoidea. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

En el ilion, si bien el pie isquiático fue considerado como triangular por Filippi y colaboradores (2017), en vista distal tiene más bien un contorno pentagonal. Esta morfología se observa solamente en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), que difiere de una más triangular observada en *Masiakasaurus* y *Elaphrosaurus* (Carrano et al., 2011; Rauhut y Carrano, 2016). Además, en *Viavenator* y los otros dos abelisáuridos el borde posterior del pie isquiático es recto, mientras que

en los noasáuridos es convexo o en forma de “W” (Fig. 9.51A-D). También la condición de fusión del pie isquiático mostrada en *Viavenator* es similar a la de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Masiakasaurus* y *Elaphrosaurus* (Carrano et al., 2011; Rauhut y Carrano, 2016), donde solamente están parcialmente fusionados.

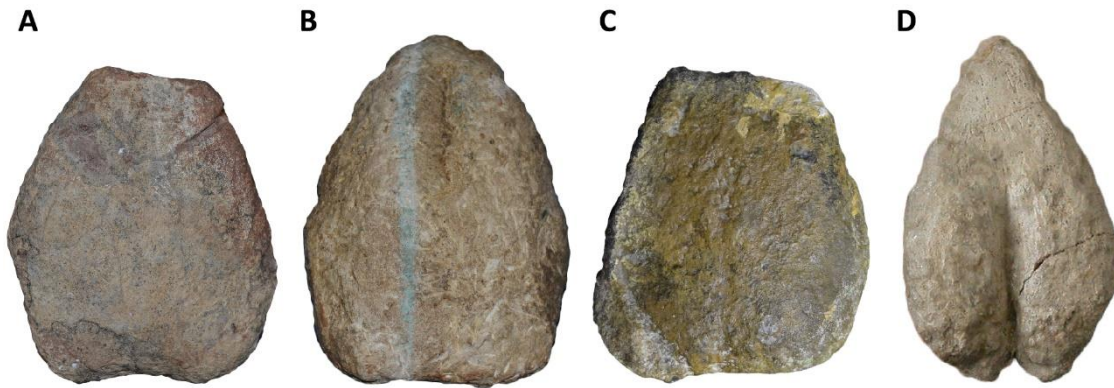


Figura 9.51. Comparaciones entre el pie isquiático en vista distal de *Viavenator*, holotipo, MAU PV LI 530 (A) y otros abelisáuridos como *Aucasaurus* MCF-PVPH-236 (B) y *Carnotaurus* MACN-PV-CH 894 (C), con respecto a otros abelisauroideos como *Elaphrosaurus* MB R 4960 (C) (imagen concedida por J. Canale). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Un fragmento proximal de una fíbula derecha fue asignada a *Viavenator* solamente posteriormente a su descripción original (Filippi et al., 2017). En la descripción, los autores consideran un tubérculo en la superficie proximal, posicionado anteroposteriormente como una posible autapomorfía o una estructura debida a alguna patología. Sin embargo, dicho tubérculo es observado en otros ceratosaurios como *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Eoabelisaurus* MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380.

3. Discusión

En la diagnosis original de Filippi et al. (2016), *Viavenator* fue considerado un terópodo distinto de otros mediante un conjunto autapomórfico de características presente solamente en este ejemplar. Si bien este taxón presenta caracteres peculiares y distintivos, varios que fueron incluidos tienen una mayor distribución entre los abelisáuridos. Por ese motivo se removieron de la diagnosis los siguientes caracteres: articulación hipósfeno-hipantro presente desde la segunda vértebra dorsal; la articulación accesoria interespinosa desarrollada entre las vértebras dorsales medias y posteriores; y la morfología lateral de los procesos transversos en las vértebras caudales. En esta tesis, la que fue considerada una segunda dorsal se considera una tercera, dado que una comparación exhaustiva entre dicha vértebra y la tercera vértebra dorsal de *Carnotaurus* destaca una alta semejanza entre las dos. Por ende, considerando que es una tercera y no una segunda dorsal la autapomorfía de la presencia de una articulación hipósfeno-hipantro a partir de una segunda dorsal ya no tiene validez. Además, las prezigapófisis de la misma vértebra en *Viavenator* carecen de un hipantro, implicando la ausencia de un hipósfeno en una hipotética dorsal 2, y sustentando más la ausencia de este carácter en las vértebras dorsales más anteriores. Otro carácter considerado autapomórfico para *Viavenator* fue una articulación accesoria entre las vértebras dorsales medias y posteriores. Esta articulación se forma mediante dos procesos en la parte anterodorsal y dos en la posterodorsal de la espina neural. Si bien no se conoce el grado de movimiento entre estas estructuras, es evidente que daban una mayor rigidez a la columna vertebral. Sin embargo, estas estructuras no son únicas de *Viavenator*, dado que se han encontrado espinas neurales de vertebras dorsales de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) con los mismos procesos y con el mismo desarrollo. Además en este último junto con los abelisáuridos MCF-PVPH-820 y MAU PV LI 547, estos procesos parecen

existir también en las vértebras sacras, y que no se puede comprobar en las sacras de *Viavenator* por no haberse preservados. Finalmente, *Viavenator* muestra los procesos transversos con un fuerte desarrollo del proceso anterior del borde lateral, y este último siendo fuertemente convexo. Sin embargo, esta morfología de la parte lateral del proceso transversal también se puede observar en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Varias vértebras caudales anteriores de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) muestran un borde lateral de los procesos transversos muy convexo como los sobre mencionados dos taxones. La única vértebra caudal en *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) donde se puede observar un proceso anterior completo es la sexta, y cuando lo comparamos con *Viavenator*, presenta el mismo importante desarrollo anterior.

Pese a ser un espécimen fragmentario y no tener el mismo grado de preservación, tanto a nivel cualitativo como cuantitativo, respecto de otros abelisáuridos (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*), *Viavenator exxoni* (Filippi et al., 2016), tiene rasgos peculiares para distinguirlo de cualquier otro terópodo (Filippi et al., 2016). Además, presenta varias características en el cráneo, vértebras cervicales, dorsales y caudales que lo asignan indudablemente a la familia Abelisauridae (Filippi et al., 2016, 2017). Sin embargo, en esta Tesis Doctoral se pudieron detectar varias características que consideradas en un primer momento como autapomórficas para *Viavenator*, tienen una más amplia distribución dentro Abelisauridae. También se han podido detectar rasgos nuevos presentes en *Viavenator* y ausentes en otros abelisauroideos.

Con la revisión de primera mano del ejemplar holotipo se pudieron detectar caracteres peculiares que no se observan en otros abelisauroideos. La superficie ventral del cóndilo occipital en los abelisáuridos como *Majungasaurus*, *Abelisaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, presentan una cresta que puede ser más o menos

desarrollada, y orientada anteroposteriormente. *Viavenator*, diferentemente de la condición observada en Abelisauridae, presenta una fosa que también tiene su eje mayor dirigido en sentido anteroposterior. El basioccipital de *Viavenator* también es muy diferente de lo que se puede ver en varios abelisáuridos, de hecho Filippi et al. (2016) detectan esta diferencia considerando autapomórfico la morfología de posterior del mismo. En esta tesis se incluye un carácter adicional, considerado autapomórfico de *Viavenator*. Si se observa el basioccipital en vista posterior, se puede ver como el borde ventral presenta la parte entre las túberas basales fuertemente cóncava, y las mismas túberas basales están dirigidas lateralmente. Esta condición difiere mucho de los abelisáuridos, donde el borde ventral es casi recto. Si bien *Eoabelisaurus* muestra una condición similar del borde ventral, las túberas basales no se dirigen lateralmente. Por último, se agregó a la diagnosis la participación del coracoides en la cavidad glenoidea. De hecho, tanto en los abelisáuridos (e.g. *Aucasaurus*, *Carnotaurus*) que en los tetanuros (e.g. *Allosaurus*), la participación en la cavidad glenoidea es principalmente de la escapula. En *Viavenator*, la cavidad glenoidea está formada por lo menos por un 60% por el coracoides.

La asignación de *Viavenator* a Abelisauridae es indudable, características en el cráneo, en las vértebras cervicales, dorsales y caudales, confirman la pertenencia de ese taxón a dicha familia. Sin embargo, siendo un taxón recientemente descubierto, su posición filogenética fue testeada muy pocas veces respecto a otros abelisáuridos que han pasado por varios análisis cambiando en algunos casos totalmente su posición dentro de Abelisauridae. Se considera *Viavenator* de suma importancia, sobre todo su posición filogenética dentro de Abelisauridae dado que va llenando un gap en el registro estratigráfico que va por lo menos desde una parte del Turoniano hasta el Santoniano. Si bien desde la misma formación procede una vértebra caudal aislada (Ezcurra y Méndez,

2009), *Viavenator* se presenta mucho más completo para poderlo comparar sobre todo con los abelisáuridos más tardíos como *Majungasaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*. En este sentido, *Viavenator* también es muy importante para entender la evolución de estructuras que llevaron al esqueleto axial de los abelisáuridos braquirostros a ser muy rígidos. De hecho, las articulaciones interespinosas observadas en *Viavenator* (y *Aucasaurus*) junto con epipófisis altas y robustas con proyecciones anteriores y posteriores (presente también en *Aucasaurus* y *Carnotaurus*), y al contacto entre los procesos transversos de las vértebras caudales mediante la modificación de los mismos (presente en todos los Brachyrostra), confirman la adquisición de mayor rigidez con respecto a cualquier otro terópodo.

En el trabajo original, los autores utilizando la matriz de Tortosa et al. (2013) recuperaron a *Viavenator* como un abelisáurido Brachyrostra, dentro de una politomía junto con *Pycnonemosaurus*, *Quilmesaurus*, *Abelisaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*. Todos los trabajos posteriores que han incluido *Viavenator* en análisis filogenéticos también han recuperado la misma topología dentro del grupo Brachyrostra (Longrich et al., 2017; Delcourt, 2017, 2018; Delcourt y Iori, 2018; Cerroni et al., 2020a).

XENOTARSOSAURUS BONAPARTEI

1. Paleontología sistemática

Theropoda Marsh, 1881 *sensu* Naish et al. (2020)

Ceratosauria Marsh, 1884 *sensu* Rowe (1989)

Abelisauroidea (Bonaparte y Novas, 1985) *sensu* Wilson et al. (2003)

Xenotarsosaurus Martínez, Giménez, Rodríguez y Bochaty, 1986

Xenotarsosaurus bonapartei Martínez, Giménez, Rodríguez y Bochaty, 1986

1.1. Holotipo

El holotipo UNPSJB PV 184, comunicado por Martínez et al., (1986), está formado por: la segunda y tercera vértebra dorsal, fémur derecho, tibia derecha, fibula derecha y astrágalo-calcáneo derecho.

1.2. Diagnósis original

En el trabajo original, Martínez et al. (1986) diferencian *Xenotarsosaurus bonapartei* de otros terópodos por las siguientes características: vértebras dorsales anteriores con el cuerpo más ancho que alto, con la superficie articular anterior cóncava en lugar de plana como observado en *Carnotaurus sastrei*; el arco neural más elevado y las fosas centroprezigapofiseal más profundas que *Carnotaurus*; fémur muy similar al de *Carnotaurus*: tibia con la región proximal más esbelta que en *Carnotaurus*, con forámenes en la base de la cresta cnemial; fibula y tibia estrechamente unidas con indicios de anclaje de ligamentos; astrágalo-calcáneo fusionados, si poder diferenciarse;

contacto entre la tibia y el astrágalo-calcáneo no visible in vista posterior; fíbula con la diáfisis muy comprimida mediolateralmente; relación fémur-tibia de 1/0,94.

1.3. Diagnósis revisada

Xenotarsosaurus es un terópodo abelisáurido caracterizado por el siguiente conjunto de autapomorfías: fosa centroprezigapofiseal en las primeras vértebras dorsales muy amplia tanto dorsoventralmente que mediolateralmente; parapófisis en las vértebras dorsales anteriores muy desarrollada dorsoventralmente siendo más del 75% del alto de la superficie anterior en vista lateral; cóndilo fibular del fémur en vista distal de forma triangular; repisa trocantérica muy desarrollada (presente también en *Eoabelisaurus*), diferente de la leve marca observada en varios ceratosaurios y los tetanuros; presencia de una cresta rugosa en la parte posteromedial de la diáfisis de la tibia, a mitad de su altura.

1.4. Procedencia geográfica y estratigráfica

El material holotipo de *Xenotarsosaurus bonapartei* (UNPSJB PV 184), se encontró a seis kilómetros al norte de la Estancia “Ocho Hermanos”, Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut, Argentina (Fig. 9.52).

Xenotarsosaurus bonapartei fue encontrado en niveles de la Formación Bajo Barreal, que originariamente fue datada Senoniano (Bonaparte y Gasparini, 1979) y que actualmente se considera de edad Cenomaniano temprano-Turoniano tardío (Suarez et al., 2014; Casal et al., 2016).

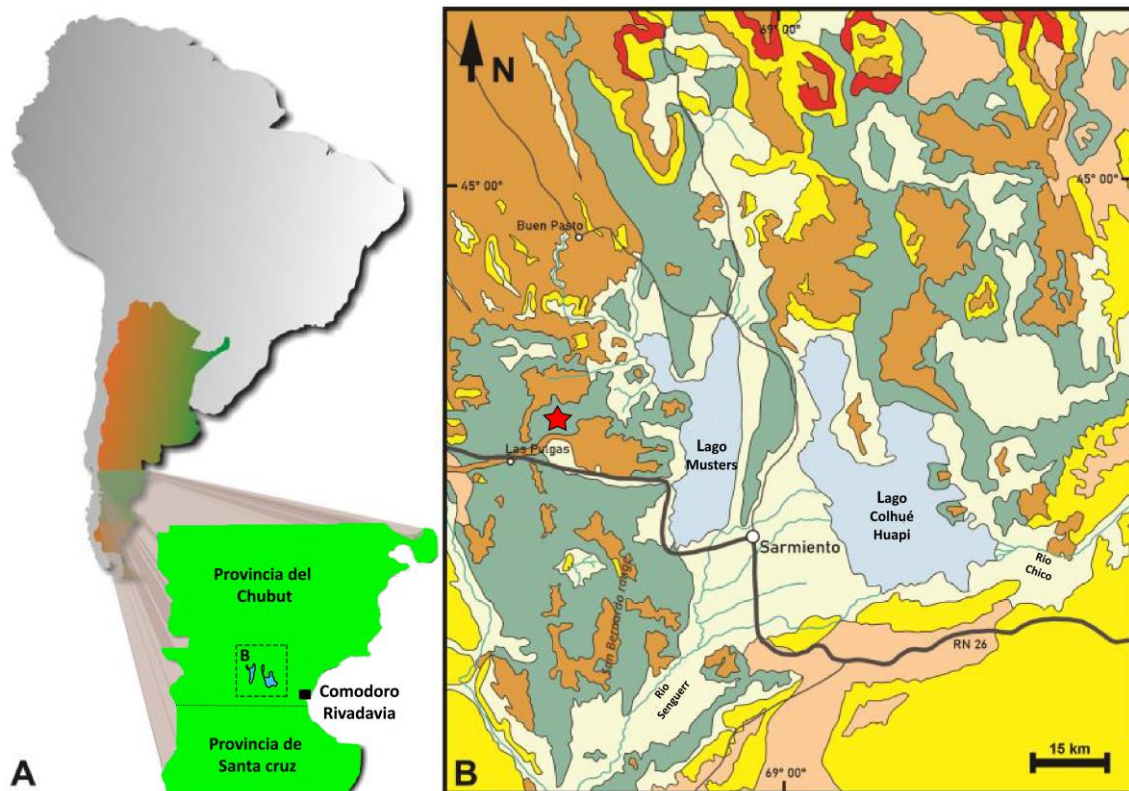


Figura 9.52. Ubicación geográfica de la localidad tipo de *Xenotarsosaurus bonapartei* indicada con una estrella roja. Modificado de Ibiricu et al. (en revisión).

2. Comentarios

Xenotarsosaurus fue originariamente descrito muy escuetamente, además de ser comparado solamente con *Ceratosaurus*, *Carnotaurus* y *Tyrannosaurus* (causa también la poca cantidad de abelisauroideos conocido en aquel entonces). Asimismo, actualmente el conjunto de caracteres considerados diagnósticos por Martínez et al. (1986) para *Xenotarsosaurus* resultan presente en varios otros abelisáuridos. A continuación se desarrollará una descripción y comparación ampliada de *Xenotarsosaurus*.

2.1. Esqueleto axial

Las vértebras (Fig. 9.53A-J) consisten en una segunda y tercera vértebra dorsal comparadas con abelisáuridos que presentan elementos solapables (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*). Las superficies articulares anteriores de ambas vértebras de *Xenotarsosaurus* están parcialmente rotas, sin embargo se puede deducir un contorno ovalado con un ancho mayor que el alto (Fig. 9.53A, F), tal como se observa en *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Viavenator* (MAU PV LI 530) y el *Abelisauridae* indet. MPM 99, y diferente de *Herrerasaurus* (Novas, 1993), *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Allosaurus* (Madsen, 1976) donde se observa un contorno circular o más alta que ancha. La superficie articular anterior del cuerpo de la segunda dorsal es cóncava como en *Dahalokely*, *Skorpiovenator*, *Viavenator* y *Aucasaurus*, mientras que es levemente cóncava en *Herrerasaurus*; plana en *Dilophosaurus*, *Carnotaurus* y tal vez *Majungasaurus*; y convexa en *Allosaurus* y *Sinraptor*. Asimismo, la superficie articular anterior de la tercera vértebra dorsal tal como se observa en otros abelisáuridos donde se conoce la tercera vértebra dorsal (e.g. *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*). Se destaca un desarrollo dorsoventral en la parapófisis, sobre todo en la vértebra dorsal 3 (Fig. 9.53F, H, I), que resulta atípico para cualquier otro abelisauroideo, dado que ocupa aproximadamente el 75% de la altura del cuerpo en vista lateral (Fig. 9.54A-E). Por dicha morfología, se considera como una carácter autapomórfico para *Xenotarsosaurus bonapartei*.

Otro carácter que se destaca en el cuerpo de las vértebras dorsales de *Xenotarsosaurus* es la presencia de una cresta dirigida anteroposteriormente en la superficie ventral (Fig. 9.53E, J). Dicha cresta está presente también en *Dilophosaurus*

(Welles, 1984), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) y *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), diferente de *Viavenator* (MAU PV LI 530) que tiene un surco, y de *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) que no presentan nada.

También cabe destacar un importante desarrollo tanto de la lámina centroprezigapofiseal (**cprl**) como de la fosa centroprezigapofiseal (**cprf**) (Fig. 9.53F). En general, las láminas centroprezigapofiseal que delimitan lateralmente una fosa centroprezigapofiseal (**cprf**) en las vértebras dorsales anteriores es una condición que ocurre también en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013), *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Viavenator* (MAU PV LI 530), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MPM 99. Sin embargo, en *Xenotarsosaurus* la fosa centroprezigapofiseal es mucho más amplia y profunda. Además, en *Xenotarsosaurus* se observa, por lo menos en la D3 un mayor ancho entre las prezigapófisis (Fig. 9.53F), con respecto a otros abelisauroideos. En *Xenotarsosaurus* la lámina centroprezigapofiseal es muy empinada, conllevando que la prezigapófisis se encuentra dorsalmente al borde anterior del cuerpo, como *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

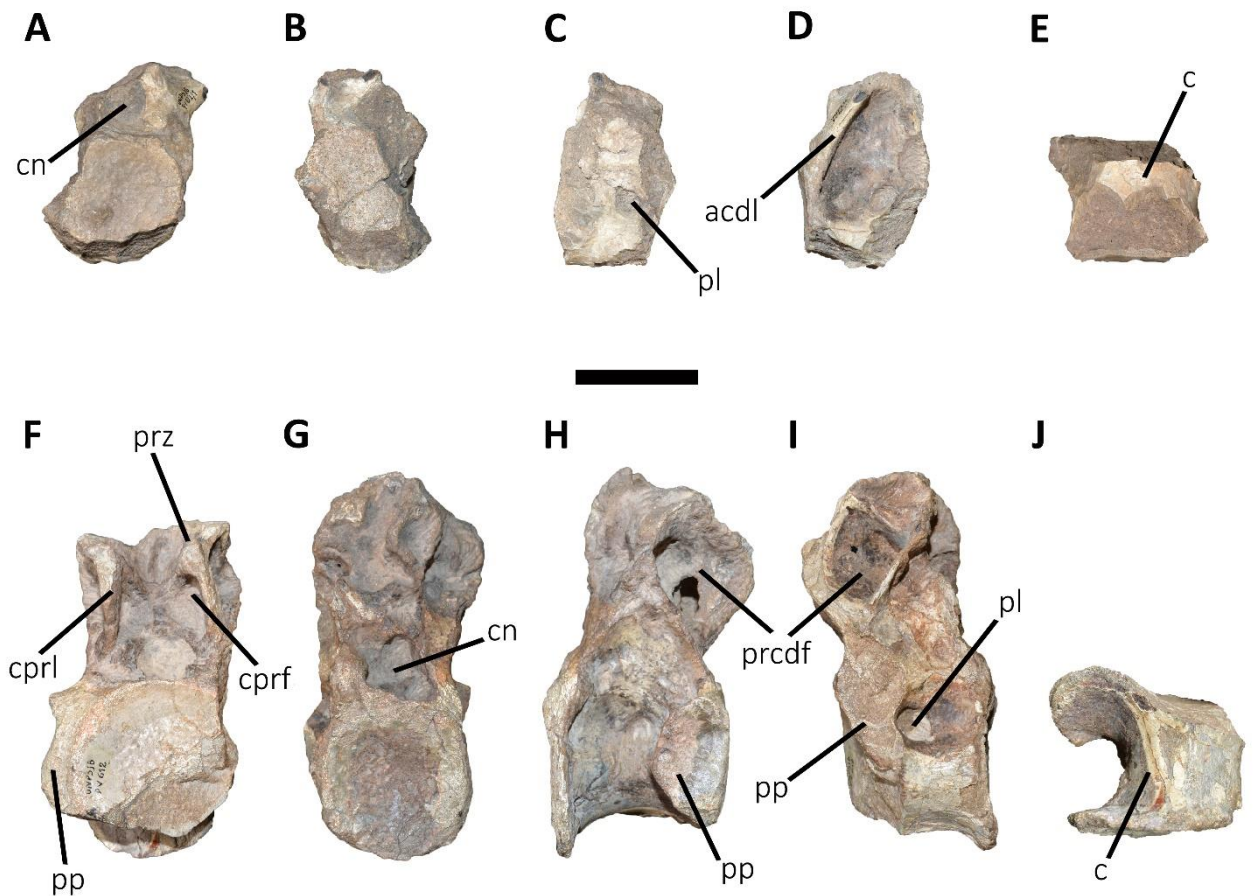


Figura 9.53. *Xenotarsosaurus bonapartei*, holotipo, UNPSJB PV 184. Segunda (A-E) y tercera (F-J) vértebra dorsal en vista anterior (A, F), posterior (B, G), lateral derecha (C, H), lateral izquierda (D, I), y ventral (E, J). Escala: 5 cm.

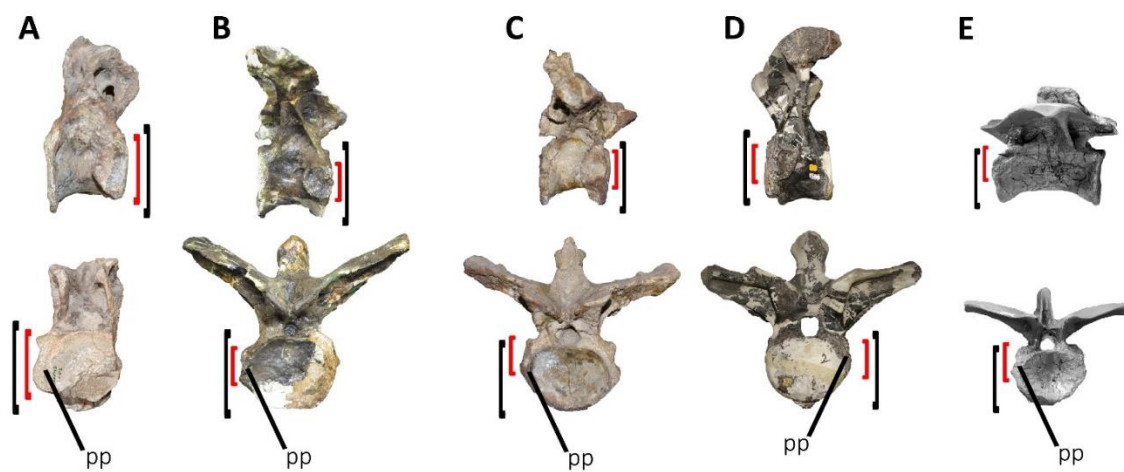


Figura 9.54. Comparación entre vértebras dorsales anteriores de varios terópodos en vista lateral (arriba) y anterior (abajo). Se aprecia el mayor alto dorsoventral de la parapófisis (corchete rojo) respecto al alto de la superficie articular anterior (corchete negro) en *Xenotarsosaurus*, holotipo, UNPSJB PV 184 (A) que en *Carnotaurus* MACN-PV-CH 894 (B), *Viavenator* MAU PV LI 530 (C), *Allosaurus* UMNH 8334 (D) y *Elaphrosaurus* (E; modificada de Rauhut y Carrano, 2016). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

2.2. Esqueleto apendicular

En vista proximal (Fig. 9.55E), la cabeza femoral de *Xenotarsosaurus* presenta la protuberancia posicionada en el borde anterior como en *Coelophysis* (Rowe, 1989a; Spielmann, 2007), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) donde el borde anterior es recto. Como otros terópodos no tetanuros, la cabeza femoral está dirigida anteromedialmente e inclinada levemente distalmente. La cabeza femoral presenta una inflexión posterolateral como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El trocánter mayor no supera proximalmente la cabeza femoral (Fig. 9.55B). La superficie presenta un leve surco, que podría ser el que se observa en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002) y *Ligabueino* (MACN-PV-N 42) (en los noasáuridos de forma más marcadas). El surco del ligamento oblicuo es profundo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En *Xenotarsosaurus*, el sitio de anclaje para el *M. ischiotrocantericus* (Carrano y Hutchinson, 2002) es un área con alta rugosidad. Esta rugosidad se extiende posteromedialmente hasta llegar al trocánter anterior.

En vista anterior (Fig. 9.55A), la cresta epicondilar medial presenta un importante desarrollo, tanto proximodistal que anterior, tal como se observa en otros abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*). Lateralmente y proximalmente a la cresta epicondilar medial presenta una cresta transversal muy marcada, tal como *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380). La diáfisis presenta una “línea intermuscular anterior” (Carrano and Hutchinson 2002) muy marcada, como en *Velocisaurus* (MPCN-PV-370), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48). El trocánter anterior está proyectado levemente más proximalmente que el borde distal de la cabeza femoral, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y diferente de un trocánter anterior más reducido en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El trocánter anterior se dirige anteriormente tal como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Cabe destacar la presencia de un trocánter accesorio en la superficie lateral del trocánter anterior, presente también en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

Posteriormente (Fig. 9.55B), se observa una repisa trocantérica muy desarrollada como en *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus*, *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Allosaurus*, y diferente de los abelisauroideos como *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) (Madsen, 1976; Novas, 1993; Welles, 1984; Carrano et al., 2002; Carrano, 2007) (Fig. 9.56A, B). El

cuarto trocánter está dirigido posteromedialmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y contrario a lo que se observa en *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). El cuarto trocánter en *Xenotarsosaurus* tiene un importante desarrollo como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), y que difiere de *Elaphrosaurus*, *Ligabueino* (MACN-PV-N 42), *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) (Carrano et al., 2002; Carrano, 2007; Rauhut y Carrano, 2016), donde se eleva apenas de la diáfisis. En la parte proximal del surco intercondilar distal, es visible lo que sería la línea intermuscular (Carrano y Hutchinson, 2002), como en *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). *Xenotarsosaurus* comparte con *Coelophysis* (Rowe, 1989a; Tykoski, 1998), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380) la presencia de una cresta accesoria que une mediolateralmente la cresta tibiofibular y el cóndilo tibial. La cresta tibiofibular en *Xenotarsosaurus* está proyectada posteriormente al mismo nivel que el cóndilo tibial, diferente de una cresta mucho más desarrollada en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), la cresta tibiofibular en *Xenotarsosaurus* presenta una cresta secundaria dirigida medialmente. En *Xenotarsosaurus*, distalmente al escalón del surco intercondilar se destaca la presencia de una posible marca de mordisco, dado que se observa una serie de agujeros de forma cónicas separados por tabiques.

En vista medial (Fig. 9.55C), la cabeza femoral tiene un contorno rectangular, como en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). En *Xenotarsosaurus*, la cabeza femoral presenta un

escalón dirigido transversalmente como en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) y *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294), y ausente en *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Un escalón con superficie rugosa ocupa casi toda la superficie de la cresta epicondilar medial, y extendiéndose distalmente llegando al borde distal del cóndilo medial, como en *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380). La diáfisis presenta la típica curvatura hacia la parte caudal que le da una forma sinusoidal al fémur, como en *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Genusaurus* (Accarie et al., 2015), *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294) y *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), y ausente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista lateral (Fig. 9.55D), el cóndilo fibular de *Xenotarsosaurus* está parcialmente roto, sin embargo se evidencia la presencia de una cresta dirigida proximoposteriormente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y diferente de *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894).

En vista distal (Fig. 9.55F), la morfología de los cóndilos distales del fémur de *Xenotarsosaurus* difiere entre sí, donde hay un cóndilo tibial rectangular igual que otros abelisáuridos como *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380), y el fibular triangular apuntando posteriormente diferente de la forma bulbosa de otros abelisáuridos observada en *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894) y el *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-

380. Ambos cóndilos son casi paralelos, como en *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Ekrixinosaurus* (MUC PV 294), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894), y diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 donde los cóndilos divergen posteriormente. La superficie articular distal posee una concavidad, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, y ausente en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236).

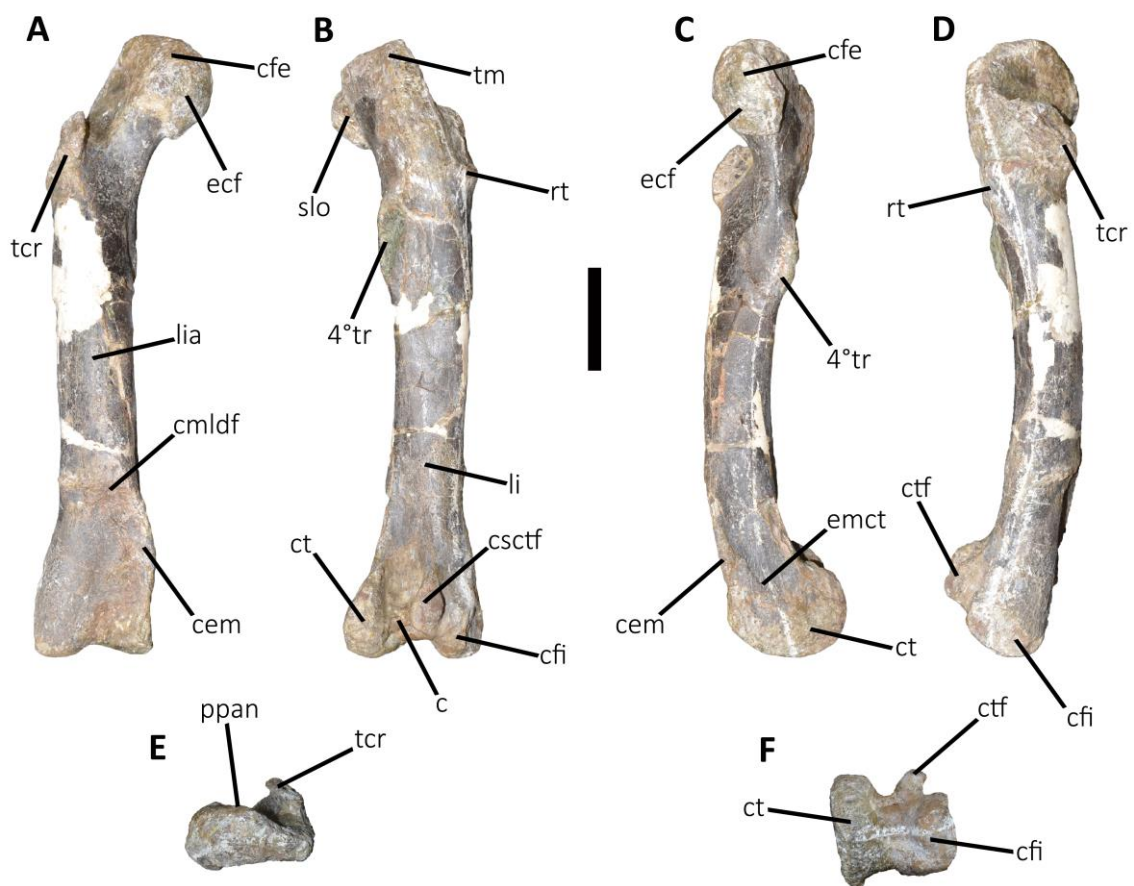


Figura 9.55. *Xenotarsosaurus bonapartei*, holotipo, UNPSJB PV 184. Fémur derecho en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), proximal (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

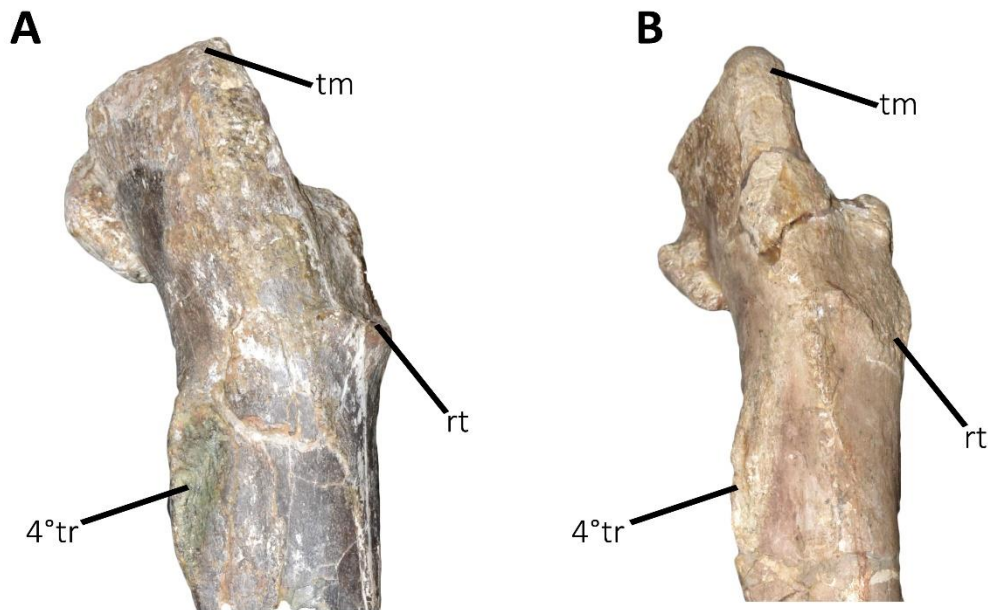


Figura 9.56. Detalle de la parte proximal del fémur para resaltar la diferencia en el desarrollo de la repisa trocantérica observada en *Xenotarsosaurus* (A) respecto a otros terópodos como *Aucasaurus* (B).

La tibia está articulada con la fíbula y fusionado con el astrágalo-calcáneo (Fig. 9.57A-F). Proximalmente, los cóndilos posteriores están separados por un surco bien marcado (Fig. 9.57B, E). Los cóndilos presentan un contorno diferente, siendo el medial rectangular y el lateral circular, como en *Arcovenator* (Tortosa et al., 2014), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). Como otros neoterópodos no tetanuros, el cóndilo lateral de *Xenotarsosaurus* confluye en la cresta cnemial de manera suave. La cresta cnemial tiene un importante desarrollo anteroposterior (Fig. 9.57C, D), como en otros ceratosaurios (e. g. *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator* y *Aucasaurus*) aunque el borde anterior está roto distalmente y por ende no se puede apreciar si tenía la forma ad hacha como otros abelisáuridos.

En vista medial (Fig. 9.57C), *Xenotarsosaurus* presenta un escalón delimitado sobre todo por una cresta rugosa dirigida anteroposteriormente y a aproximadamente 4 cm. desde borde proximal, como en *Skorpiovenator* (MMCh-PV 255), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Además, *Xenotarsosaurus* presenta una característica peculiar observada solamente en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), es decir una protuberancia rugosa en la parte anterodistal de la cresta cnemial. Lateralmente (Fig. 9.57C), la protuberancia para el anclaje de los músculos *M. femorotibialis*, *M. iliotibialis* y *M. ambiens* es levemente desarrollado, a diferencia de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). En *Xenotarsosaurus* el borde anterior de la cresta cnemial se acuña distalmente, como en *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294) y diferente de *Aucasaurus* MCF-PVPH-236). La *crista fibularis* es poco desarrollada (Fig. 9.57B), se ubica proximalmente y se conectaba con el borde proximal, tal como otros ceratosaurios (e. g. *Ceratosaurus*, *Velocisaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*) y diferente de los tetanuros.

Los cóndilos proximales tienen diferente morfología en vista posterior (Fig. 9.57B), siendo el medial triangular y el lateral redondo, como en *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Carnotaurus* (MACN-PV-CH 894). La sección transversal de la diáfisis en *Xenotarsosaurus* es en forma de “D” en el primer tercio, luego se convierte en ovalada. La diáfisis de la tibia en *Xenotarsosaurus* presenta una inclinación medial y anterior. En *Xenotarsosaurus*, la superficie de contacto con la fíbula empieza a 4 cm. de donde termina distalmente la *crista fibularis*, y es muy rugosa sobre todo en la parte más proximal.

La diáfisis es recta en vista anteroposterior, mientras que presenta una leve curvatura anterior en vista mediolateral. Se destaca la presencia de una cresta rugosa

que se desarrolla proximodistalmente en la parte media de la diáfisis, visible en vista posterior. Dicho carácter parece ser autapomórfico para *Xenotarsosaurus*.

Distalmente (Fig. 9.57A, B-D), la tibia está fusionada con el astrágalo-calcanéo, tal como se observa en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Anteriormente, es visible la cresta transversal que delimita proximalmente el proceso ascendente del astrágalo, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), y diferente de *Velocisaurus* (MUC PV 41), *Rajasaurus* (Wilson et al., 2003), *Elaphrosaurus* (Rauhut y Carrano, 2016), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2007) y *Quilmesaurus* (MPCA PV 100).

La fíbula de *Xenotarsosaurus* presenta un tubérculo proximal muy desarrollado, como otros ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Genusaurus*, *Rajasaurus*, *Skorpiovenator* y *Aucasaurus*). Los bordes medial y lateral de la superficie proximal se encuentran al mismo nivel, diferente de *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380). En *Xenotarsosaurus* están presente las concavidades anteroproximal y posteroproximal que también ocurren en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380). Además, posee una fosa medial de la fíbula dirigida posteromedialmente, como en *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Genusaurus* (Accarie et al., 1995), *Skorpiovenator* (MMCh PV 48) y *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380), y diferente de *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) que está dirigida medialmente. El tubérculo iliofibular es muy desarrollado como en otros ceratosaurios (e. g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Genusaurus*, *Rajasaurus*, *Skorpiovenator* y *Aucasaurus*). La fíbula de *Xenotarsosaurus* no presenta la cresta posterodistal presente en *Aucasaurus*.

El astrágalo-calcáneo de *Xenotarsosaurus*, también presenta rasgos primitivos y derivados que lo diferencia de otros abelisáuridos. Anteriormente se observa un surco horizontal profundo (Fig. 9.57A, F), tal como *Velocisaurus* (MUC PV 41), *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Ekrixinatosaurus* (MUC PV 294), *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Abelisauridae* indet. (MCF-PVPH-380). En *Xenotarsosaurus*, no se observan las protuberancias anteriores del astrágalo (Fig. 9.57F), observadas en *Aucasaurus*. Presenta un proceso ascendente rectangular (Fig. 9.57A), más alto que ancho como *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002), *Eoabelisaurus* (MPEF PV 3990), *Pycnonemosaurus* (Delcourt, 2017), *Ekrixinatosaurus* y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236), diferente de la morfología más triangular observada en terópodos no ceratosaurios como *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus* y *Coelophysis kayentakatae*, en algunos ceratosaurios como *Ceratosaurus*, *Quilmesaurus* (MPCA PV 100), *Rajasaurus* y *Majungasaurus*, y en algunos tetanuros (e.g. *Sinraptor*) (Welles, 1984; Rowe, 1989a; Novas, 1993; Madsen y Welles, 2000; Wilson et al., 2003; Carrano, 2007).

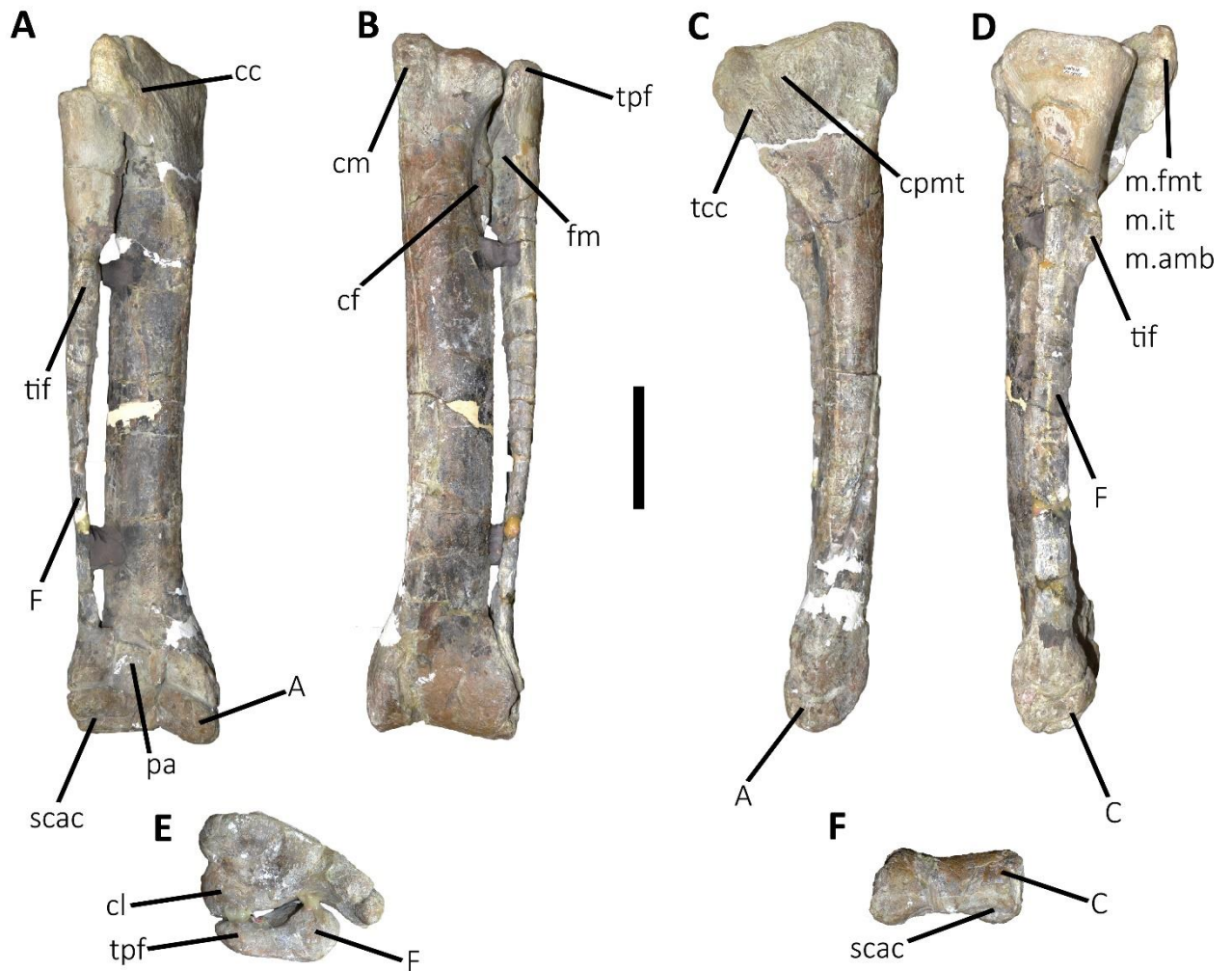


Figura 9.57. *Xenotarsosaurus bonapartei*, holotipo, UNPSJB PV 184. Tibia, fíbula y astrágalo-calcáneo derecho en vista anterior (A), posterior (B), medial (C), lateral (D), proximal (E), y distal (F). Escala: 10 cm.

3. Discusión

Martínez y colaboradores (1986) consideraron *Xenotarsosaurus* como un terópodo abelisáurido cercano a *Carnotaurus* por sus características morfológicas. Dicha asignación sistemática fue avalada por Novas (1989) aunque cambiando la diagnosis original, dado que reconoce como única autapomorfía: vértebras dorsales anteriores con la superficie articular anterior cóncava. Además, Novas (1989) propone una posible sinapomorfía que compartirían *Xenotarsosaurus* y *Carnotaurus*: la

presencia de una fosa pre- y postspinal profunda. En el mismo año Rowe (1989b) lo incluye en un análisis resultando ser un ceratosaurio en politomía con *Ceratosaurus* y los celofísidos. Siempre Novas (1992b) incluye *Xenotarsosaurus* dentro de Abelisauridae junto con *Abelisaurus* y *Carnotaurus*. Sucesivamente, la asignación de *Xenotarsosaurus* a Abelisauridae es cuestionada por Coria y Rodríguez (1993), que lo consideran como un Neoceratosaurio *incertae sedis*, por no tener sinapomorfías de Abelisauridae. Bonaparte (1996), hace una breve comparación entre *Xenotarsosaurus* y *Carnotaurus*, y resaltando las semejanzas entre los miembros posteriores de ambos taxones. En la descripción del cráneo de *Majungasaurus*, Sampson et al. (1998) lo recuperan como un ceratosaurio no abelisauroideo. Con la descripción de *Ilokelesia*, Coria y Salgado (2000) nuevamente ponen en duda la posible inclusión de *Xenotarsosaurus* dentro de Neoceratosauria (aunque proponen una filogenia donde los abelisauroideos forman una politomía con el mismo *Xenotarsosaurus* y con *Ceratosaurus*). Carrano et al. (2002) publican una osteología ampliada de *Masiakasaurus knopfleri*, en el mismo trabajo hacen un análisis filogenético incluyendo *Xenotarsosaurus*. Este último resulta ser un abelisáurido junto con *Abelisaurus*, *Majungasaurus* y *Carnotaurus*. En el 2007, Coria menciona *Xenotarsosaurus* como un terópodo Carnosauria *incertae sedis*. Con el trabajo sobre Ceratosauria, Carrano y Sampson (2008) hacen un amplio estudio filogenético sobre dicho taxón. Ellos incluyen *Xenotarsosaurus* entre los ceratosaurios fragmentarios, pero no lo incluyen en el análisis filogenético. Desde el trabajo de Carrano y Sampson (2008) los trabajos que incorporan *Xenotarsosaurus* en análisis filogenéticos se cuentan en una mano (Tortosa et al., 2013; Filippi et al., 2016; Delcourt, 2017; Wang et al., 2017; Delcourt y Iori, 2018), a diferencia de varios que no consideran ese taxón a la hora de analizar las relaciones dentro de Ceratosauria (Canale et al., 2009; Ezcurra et al., 2010;

Pol y Rauhut, 2012; Farke y Sertich, 2013; Gianechini et al., 2015; Brisson Egli et al., 2016; Canale et al., 2016; Longrich et al., 2017; Dal Sasso et al., 2018; Delcourt, 2018; Langer et al., 2019).

Cabe destacar, que Lamanna et al. (2002) dan a conocer un maxilar (UNPSJB PV 247) que se encontró en los mismos niveles de *Xenotarsosaurus*, a 150 metros de distancia de donde se encontró el mismo. Sin embargo, los autores no asignan este maxilar a *Xenotarsosaurus* dado que en proporción podría pertenecer a un individuo más grande (entre 8 y 10 metros) que el primero (alrededor de 5 metros). Dicha hipótesis podría ser desmentida dado que la diferencia de tamaño entre estos dos ejemplares parece ser mucho más reducida. De hecho, Grillo y Delcourt (2017) proponen una longitud para *Xenotarsosaurus* de 5,43 (± 0.32) metros y de 6.30 (± 0.24) metros para *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247.

CAPÍTULO 10-FILOGENIA

1. Antecedentes

Los Abelisauridae son un clado de dinosaurios terópodos caracterizados por, entre otras distinciones anatómicas, la presencia de una notable variedad de ornamentaciones craneanas y una inusual reducción de los miembros anteriores. En la literatura científica existen varios ejemplos de trabajos que se dedicaron a establecer las relaciones filogenéticas de dicha familia, tanto internas como con otros clados de terópodos.

Sin embargo, desde la publicación de *Abelisaurus* (Bonaparte y Novas, 1985), que dio motivos para la erección de la familia Abelisauridae, todos los trabajos sobre la filogenia de este grupo se han enfocado sobre un taxón en particular (e.g. Coria et al., 2002; Pol y Rauhut, 2012; Filippi et al., 2016), sobre grupos más inclusivos (e.g. los Ceratosauria o los Theropoda: Sereno, 1997, 1999; Holtz, 1994b, 2000; Rauhut, 2003; Tykoski y Rowe, 2004; Carrano y Sampson, 2008; Carrano et al., 2012; Wang et al., 2017; Delcourt, 2018) o los Noasauridae (e.g. Sampson et al., 2001; Langer et al., 2019), o enfocados en grupos lejanos filogenéticamente entonces usado como grupo externo.

A continuación se mencionan los principales trabajos que han tomado en consideración la relaciones filogenéticas internas a los Abelisauridae y que han servido como base de antecedentes para la elaboración de la presente Tesis Doctoral:

Bonaparte y Novas (1985)-Si bien estos autores no proponen una filogenia de tipo cuantitativo sino más comparativa entre distintos taxones, fueron los que acuñaron la familia Abelisauridae (sin darle una definición filogenética).

Novas (1992b)-Probablemente es el primer trabajo donde se muestra un análisis filogenético teniendo en cuenta algún abelisáurido. No obstante, el marco de dicho trabajo fue un repaso general sobre los mayores grupos dentro de Theropoda sin entrar en detalle en Abelisauridae, y no lleva a cabo un análisis filogenético cuantitativo. Sin embargo, en este trabajo se muestra un cladograma que incluye *Abelisaurus* y *Carnotaurus* (Fig. 10.1A).

Sampson et al. (1998)-Solamente después de seis años con la publicación de un cráneo completo de *Majungasaurus crenatissimus* (en ese momento *Majungatholus atopus*), los autores muestran un cladograma que incluye más taxones (e.g. *Elaphrosaurus*, *Noasaurus*) tanto sudamericanos (*Xenotarsosaurus*, *Carnotaurus* y *Abelisaurus*) como de otros lugares gondwánicos (*Majungasaurus* y *Indosaurus*). Si bien este cladograma es una quimera entre varios trabajos, los autores no utilizan como grupos externos ningún terópodo temprano, más bien todos tetanuros (Fig. 10.1B).

Forster (1999)-Este trabajo se publicó el año siguiente que el de Sampson y colaboradores (1998), Forster publica un trabajo enfocado sobre los dinosaurios gondwánicos y sobre la evolución paleobiogeográfica de Gondwana teniendo en cuenta su registro fósil. Es remarcable como el resultado de dicho análisis filogenético recupera varios abelisáuridos y *Ceratosaurus* dentro de Tetanurae (Fig. 10.1C).

Coria y Salgado (2000)- Con la descripción de *Ilokelesia aguadagrandensis* se realiza la primera filogenia orientada específicamente a Abelisauridae. En este trabajo se incluyeron todos los abelisáuridos conocidos hasta la fecha (excepto *Indosaurus* y *Majungasaurus*), los noasáuridos *Noasaurus* y *Ligabueino* y se utilizaron como grupos externos *Herrerasaurus* y Tetanurae. Los autores usaron una matriz de 45 caracteres, y los principales resultados fueron: *Xenotarsosaurus* como un ceratosaurio no Abelisauroida e *Ilokelesia* fue recuperado afuera de Abelisauridae (Fig. 10.1D).

Carrano et al. (2002)- Junto con la osteología detallada de *Masiakasaurus knopfleri*, el análisis filogenético que realizan estos autores para dicho trabajo es el primero que incluye todos los abelisáuridos (incluyendo por primera vez como OTU a *Genusaurus*), utilizando una base de datos de 158 caracteres, resultando en la base de datos más grande en ese momento enfocada en los Ceratosauria e incluyendo a los abelisáuridos. Los autores utilizan como grupos externos a *Eoraptor* y *Herrerasaurus*, e incluyen a los celofísidos y varios tetanuros. El resultado más destacable y a la vez diferente de Coria y Salgado (2000), es la recuperación de *Ilokelesia* como el abelisáurido más temprano y *Xenotarsosaurus* bien dentro de Abelisauridae (Fig. 10.1E).

Coria et al. (2002)-En el mismo año de publicación de la osteología de *Masiakasaurus*, Coria, Chiappe y Dingus dan a conocer la especie *Aucasaurus garridoi*, presentando una filogenia que apunta más a mostrar la ubicación sistemática de este nuevo taxón dentro de Abelisauridae (de hecho se utilizaron solamente 7 OTUs), que hacer una filogenia extendida a toda la familia. Los autores incluyeron un grupo externo (Tetanurae), *Ceratosaurus* y todos los abelisáuridos conocidos hasta la fecha (excepto *Indosaurus* y *Xenotarsosaurus*; este último considerado en este momento un Neoceratosauria *incertae sedis*, ver CAPÍTULO 9-REVISIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS ARGENTINOS) y utilizan una base de datos de 29 caracteres. Los resultados más destacables son la recuperación de *Ilokelesia* como un Abelisauridae y *Aucasaurus* (en lugar de *Majungasaurus*) como grupo hermano de *Carnotaurus* (Fig. 10.1F).

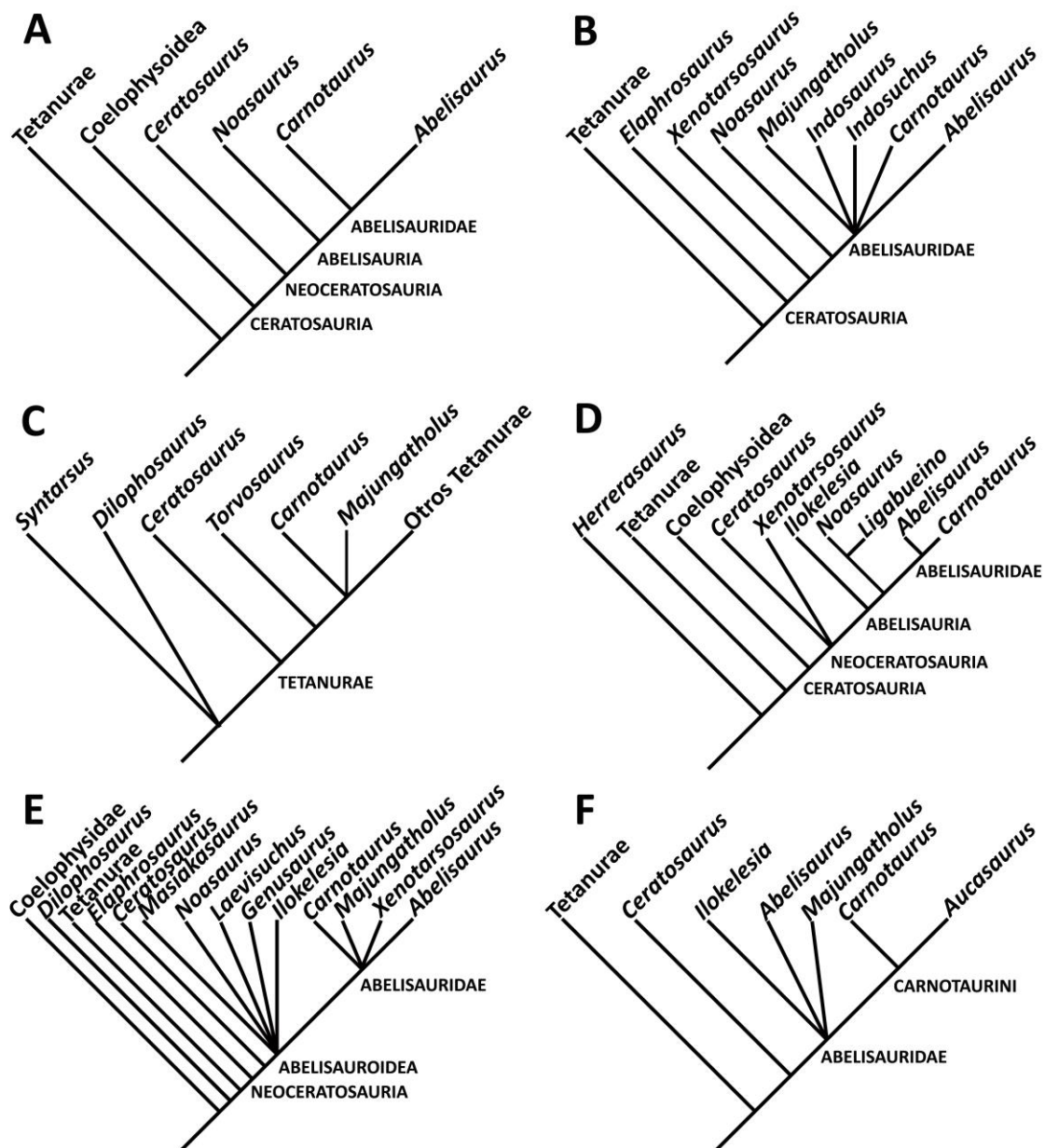


Figura 10.1. Hipótesis filogenéticas obtenidas por Novas (1992b) (A), Sampson et al. (1998) (B), Forster (1999) (C), Coria y Salgado (2000) (D), Carrano et al. (2002) (E), y Coria et al. (2002) (F).

Wilson et al. (2003)-Con la descripción de *Rajasaurus narmadensis*, estos autores amplían la base de datos de caracteres de Carrano et al. (2002) alcanzando un total de 169 caracteres. El análisis incluye dos grupos externos de terópodos triásicos (*Eoraptor* y Herrerasauridae) y 21 OTUs constituidos mayoritariamente por celofisoideos y ceratosauros. Sin embargo, entre los abelisáuridos excluyen a *Indosaurus*,

Pycnonemosaurus, *Xenotarsosaurus*, *Quilmesaurus* y *Aucasaurus*. Los principales resultados muestran a *Majungasaurus* como grupo hermano de *Carnotaurus*, y taxones como *Genusaurus* e *Ilokelesia* como taxones inestables dentro de Abelisauroidea (Fig. 10.2A).

Sereno et al. (2004)-Estos autores dan a conocer el primer abelisáurido de África continental, *Rugops primus*, que junto a *Ilokelesia*, resultaban ser los miembros de la familia más antiguos registrados hasta la fecha (en ese momento *Genusaurus* todavía tenía una posición incierta dentro de Abelisauroidea; Wilson et al., 2003). Para este trabajo, los autores utilizaron la misma matriz de caracteres de Wilson et al. (2003) y la misma cantidad de taxones involucrados (si bien Sereno et al. 2004 agregan también a *Spinostropheus gautieri*). Sereno y colaboradores no tienen en cuenta otros abelisauroides descritos previamente, como *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Quilmesaurus* y *Aucasaurus*. Si bien los resultados obtenidos por Sereno y colaboradores son muy parecidos a los de Wilson et al. (2003), se diferencia de estos últimos por la definitiva inclusión de *Ilokelesia* dentro de Abelisauridae (Fig. 10.2B).

Calvo et al. (2004)-En el mismo año de la publicación de *Rugops*, se publica la descripción de la especie *Ekrixinatosaurus novasi*. Los autores llevan a cabo un análisis reducido en el muestreo de taxones (solamente se utilizaron 8 OTU, de los cuales 5 eran abelisáuridos conocidos hasta ese entonces) y en el número de caracteres (utilizaron 13 caracteres). Utilizando a Tetanurae como grupo externo, recuperaron a *Aucasaurus* como grupo hermano de *Carnotaurus*, en lugar de *Majungasaurus* (Fig. 10.2C).

Sereno y Brusatte (2008)-Dan a conocer lo que será considerado en muchas instancias como una posible quimera, *Kryptops palaios*. Para el análisis filogenético usan la misma matriz de Sereno et al. (2004), incluyendo además *Rugops*, *Rajasaurus*,

Majungasaurus, *Carnotaurus* y el nuevo *Kryptops*. Sin embargo, estos autores no tienen en cuenta varios taxones como *Genusaurus*, *Ilokelesia*, *Xenotarsosaurus* y *Abelisaurus*. El resultado de mayor relevancia en ese artículo consiste en que las formas africanas siguen siendo taxones hermanos sucesivos de otros taxones gondwánicos (Fig. 10.2D).

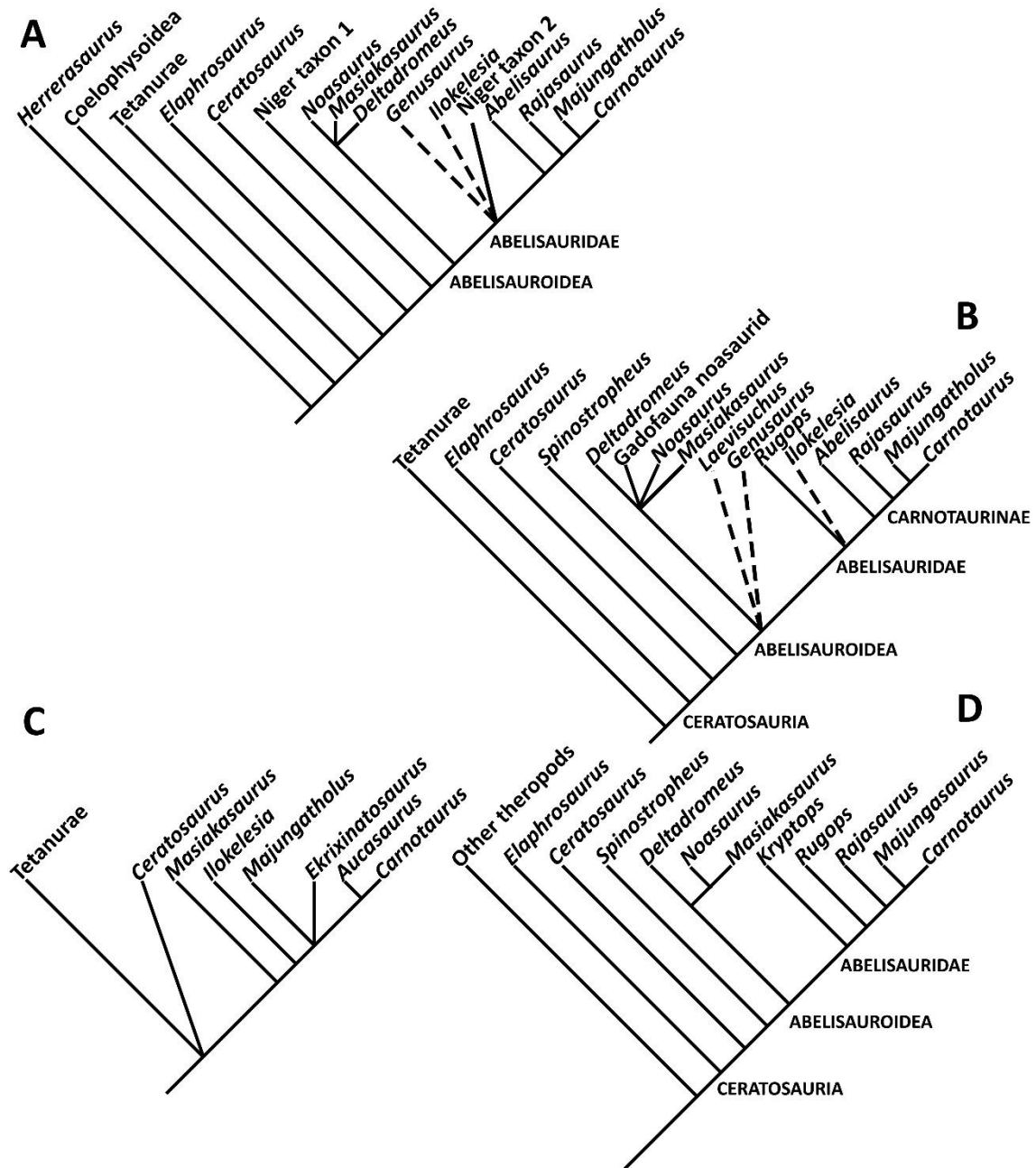


Figura 10.2. Hipótesis filogenéticas obtenidas por Wilson et al. (2003) (A), Sereno et al. (2004) (B), Calvo et al. (2004) (C), y Sereno y Brusatte (2008) (D).

Carrano y Sampson (2008)- Si bien este trabajo está enfocado en los ceratosaurios en general, es la primera y, hasta la actualidad, la única revisión en detalle de los Ceratosauria y, por ende, de los Abelisauridae. Para el análisis filogenético los autores codificaron 10 taxones de abelisáuridos (sobre un total de 21) para una matriz compuesta por 151 caracteres anatómicos. Sin embargo, los autores no incluyeron en el análisis a *Pycnonemosaurus*, *Kryptops*, *Xenotarsosaurus* y *Quilmesaurus* pese a mencionarlos como posibles miembros de Abelisauridae. Cabe destacar que en el análisis filogenético que presentan, *Abelisaurus* y *Aucasaurus* resultan ser taxones inestables. Como consecuencia de esto son podados *a posteriori* para obtener una topología más resuelta. Así, *Ilokelesia* es recuperado como el taxón hermano de *Carnotaurus*, y todos los taxones gondwánicos, excepto los argentinos y *Rugops*, forman un grupo monofilético dentro de los Abelisauridae. Finalmente, *Genusaurus* en este análisis resulta ser un noasáurido (Fig. 10.3A).

Canale et al. (2009)-Estos autores describen uno de los abelisáuridos más completos registrados hasta la fecha, *Skorpiovenator bustingorryi*. La filogenia que presentan en ese trabajo utiliza como grupos externos a los Coelophysoidea y varios grupos de tetanuros, excluyendo a su vez a varios taxones abelisáuridos como *Genusaurus*, *Kryptops*, *Pycnonemosaurus*, *Xenotarsosaurus* y *Quilmesaurus*. Con una base de datos de 113 caracteres anatómicos, analizan principalmente las relaciones filogenéticas de *Skorpiovenator* con otros abelisáuridos. Los principales resultados incluyen a *Aucasaurus* y *Carnotaurus* como taxones hermanos, y por primera vez, un grupo monofilético dentro de los Abelisauridae que reúne a *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator* (Fig. 10.3B). Estos autores nominan el clado formado por estos abelisáuridos sudamericanos, los Brachyrostra.

Pol y Rauhut (2012)-Describen el abelisáurido más antiguo conocido hasta la fecha, *Eoabelisaurus mefi*, proveniente de rocas del Jurásico Medio de Chubut. Recurren a una matriz de 206 caracteres anatómicos y 11 taxones de abelisáuridos (sobre un total de 26 taxones de terópodos) y seleccionando como grupos externos a terópodos tempranos y *Allosaurus*. Sin embargo, en este trabajo no se incluyeron *Rahiolisaurus* (descrito dos años antes por Novas et al., 2010), *Xenotarsosaurus* y *Quilmesaurus*. Los resultados más destacables obtenidos del análisis filogenético realizado por Pol y Rauhut (2012) son la identificación de *Eoabelisaurus* como el taxón hermano de todas las restantes especies de Abelisauridae, *Abelisaurus* como menos profundamente anidado que el resto de los abelisáuridos argentinos, y tres grupos de abelisáuridos profundamente anidados; uno formado por *Indosaurus*, *Majungasaurus* y *Rajasaurus*, otro por *Aucasaurus* y *Carnotaurus* y el último por *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator* (Fig. 10.3C).

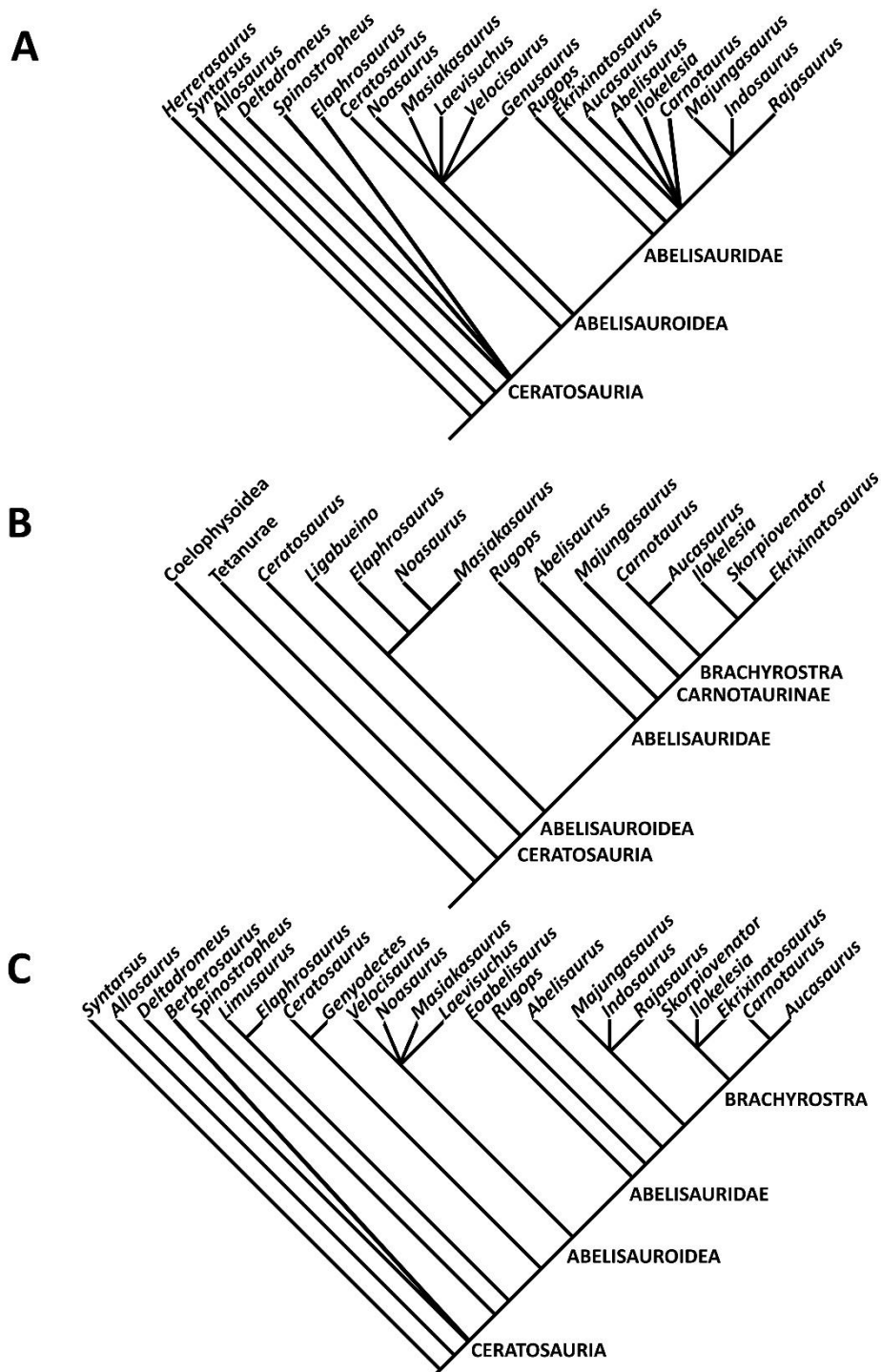


Figura 10.3. Hipótesis filogenéticas obtenidas por Carrano y Sampson (2008) (A), Canale et al. (2009) (B), y Pol y Rauhut (2012) (C).

Farke y Sertich (2013)-Describen varias vértebras y elementos axiales de Madagascar, acuñando una especie nueva, *Dahalokely tokana*. Los autores llevan a cabo un análisis con una base de datos basada en los trabajos de Carrano y Sampson (2008), Canale et

al. (2009), y Pol y Rauhut (2012). La matriz que utilizan está constituida por 192 caracteres y codifican 30 taxones, y al igual que Pol y Rauhut (2012), enraízan el análisis en *Herrerasaurus*, y utilizan a *Syntarsus* (actualmente *Megapnosaurus rhodesiensis*) y *Allosaurus* como grupos externos. A diferencia de estos últimos, Farke y Sertich (2013) incluyen a *Rahiolisaurus* como OTU excluyendo nuevamente a *Xenotarsosaurus* y *Quilmesaurus*. Pese a recuperar a *Genusaurus* y el mismo *Dahalokely* dentro de Noosauridae, la topología de las relaciones dentro de los Abelisauridae es similar a la de Pol y Rauhut (2012). La única diferencia es que el clado formado por *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator* incluye también a *Abelisaurus*. También en este análisis se recuperan *Aucasaurus* y *Carnotaurus* como taxones hermanos (Fig. 10.4A).

Tortosa et al. (2013)-Estos autores describieron el ejemplar de abelisáurido mejor preservado de Laurasia, *Arcovenator escotae*. Asimismo, realizaron un análisis filogenético que en ese momento abarcó el mayor muestreo taxonómico y el mayor número de caracteres incluidos en un análisis filogenético para el grupo. Emplean 335 caracteres codificados entre 40 taxones, los cuales incluyeron a todos los abelisáuridos conocidos (incluso formas indeterminadas como MCF-PVPH-237). El análisis principalmente se orientó a entender las relaciones filogenéticas de *Arcovenator* y de los otros abelisauroideos franceses (e.g. *Tarascosaurus*). Los resultados más destacables incluyen a *Dahalokely* como un noasáurido, mientras que *Genusaurus* es recuperado como un Abelisauridae temprano. Dentro de los Abelisauridae, *Arcovenator* se encuentra más cercanamente relacionado con los majungasaurinos que con los Brachyrostra. Por último, *Quilmesaurus* se encuentra dentro de Brachyrostra, aunque en una politómica con los restantes Carnotaurini (Fig. 10.4B).

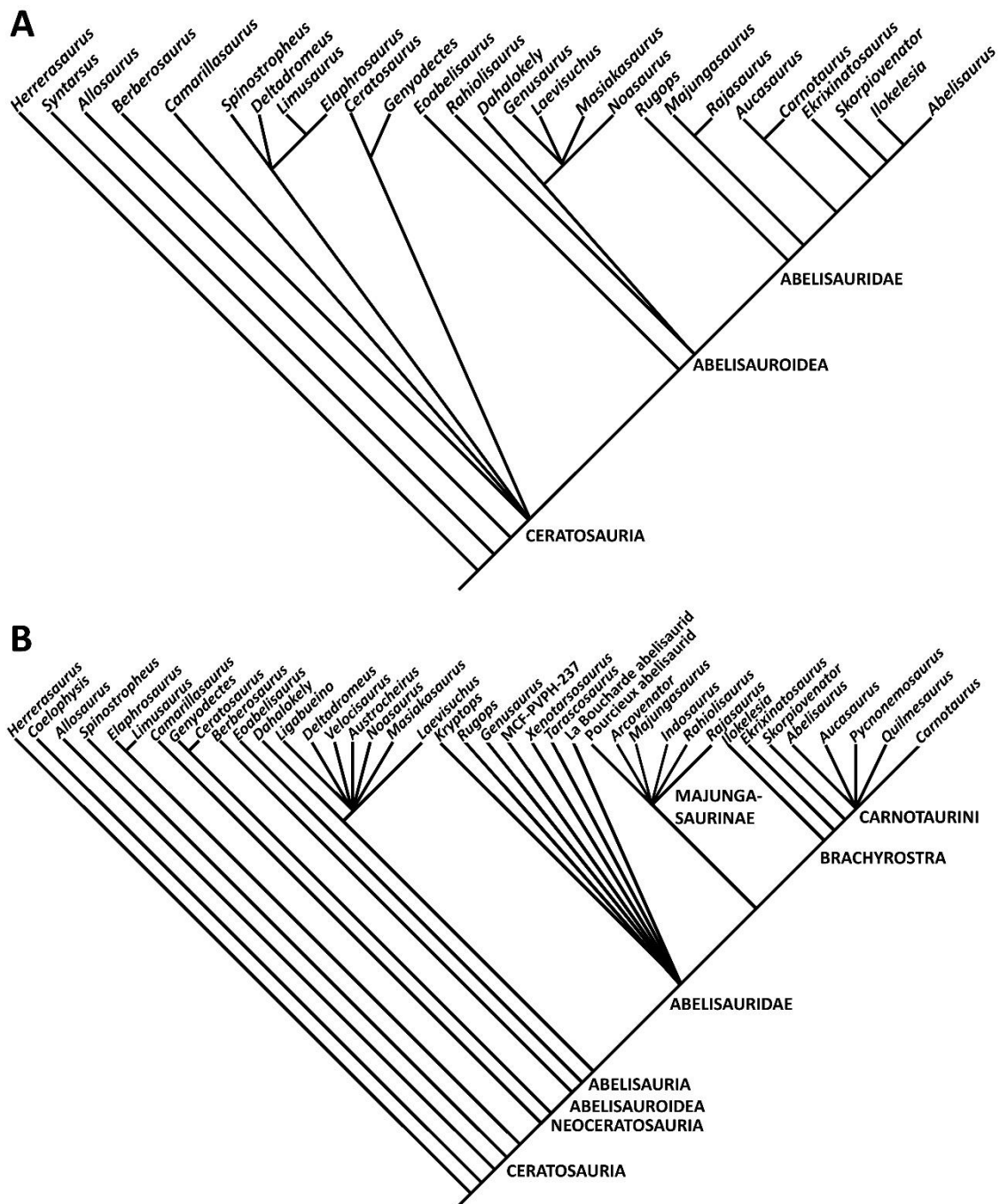


Figura 10.4. Hipótesis filogenéticas obtenidas por Farke y Sertich (2013) (A), y Tortosa et al. (2013) (B).

Gianechini et al. (2015)-Presentan un material fragmentario de abelisáurido de la misma unidad estratigráfica de *Aucasaurus* y *Abelisaurus* (Formación Anacleto, Campaniano, Cretácico Superior). Los autores utilizan la misma base de datos de Farke y Sertich (2013), obteniendo los mismos resultados (Fig. 10.5A). El espécimen

presentado por estos autores se recupera dentro de Abelisauridae en una politomía con otros Brachyrostra.

Canale et al. (2016)-Comunican restos de un abelisáurido (MMCh PV 69) contemporáneo (Formación Candeleros, Cretácico Superior) a *Ekrixinatosaurus*, y además llevan a cabo un análisis filogenético con la misma matriz y muestreo taxonómico que Farke y Sertich (2013). Canale y colaboradores (2016) obtienen como resultado la misma topología que la obtenida por Farke y Sertich (2013) (Fig. 10.5B).



Figura 10.5. Hipótesis filogenéticas obtenidas por Gianechini et al. (2015) (A), y Canale et al. (2016) (B).

Filippi et al. (2016)-Describen *Viavenator exxoni* del Santoniano de Neuquén. Estos autores utilizan la matriz de Tortosa et al. (2013), expandiendo la misma a 412 caracteres y 42 OTUs. El análisis presentado en este trabajo difiere en algunos aspectos respecto a los trabajos anteriores (e.g. Pol y Rauhut, 2012; Tortosa et al., 2013). *Eoabelisaurus* es recuperado como un abelisauroideo afuera de Abelisauridae; *Genusaurus* y *Dahalokely*, que anteriormente eran considerados Noosauridae y Abelisauridae respectivamente (Tortosa et al., 2013), fueron recuperados en esta última familia, el primero dentro de los Majungosaurinae, y el segundo dentro de los Brachyrostra; *Viavenator* se encuentra dentro de los brachyrostrós más profundamente anidados, y junto con otros abelisaúridos forman el clado Furileosauria. Por último, *Aucasaurus* y *Abelisaurus* se recuperan como taxones hermanos, y *Carnotaurus* como taxón hermano de estos más (Fig. 10.6A).

Rauhut y Carrano (2016)- En dicho trabajo, los autores llevan a cabo un análisis filogenético utilizando la matriz de Pol y Rauhut (2012), con el agregado de varios caracteres tomados de trabajos anteriores, y agregando caracteres y taxones nuevos. Finalmente la matriz creada consta de 218 caracteres y 31 OTUs. Sin embargo, en dicho análisis, los autores no tuvieron en cuenta varios abelisaúridos como *Arcovenator*, *Xenotarsosaurus*, *Pycnonemosaurus* y *Quilmesaurus*. Después de haber eliminado los taxones inestables, el análisis identifica, dentro de Ceratosauria, la familia Ceratosauridae (*Ceratosaurus*+*Genyodectes*) y la superfamilia Abelisauroidea. Dentro de esta última los noasáuridos se dividen en Noosaurinae y Elaphrosaurinae. A su vez, dentro de los Abelisauridae, *Eoabelisaurus* resulta el abelisaúrido más temprano y *Abelisaurus* queda ubicado por fuera de los Carnotaurinae. Por último, *Aucasaurus* y

Carnotaurus se recuperan nuevamente como taxones hermanos, así como la monofilía del grupo formado por *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator* (Fig. 10.6B).

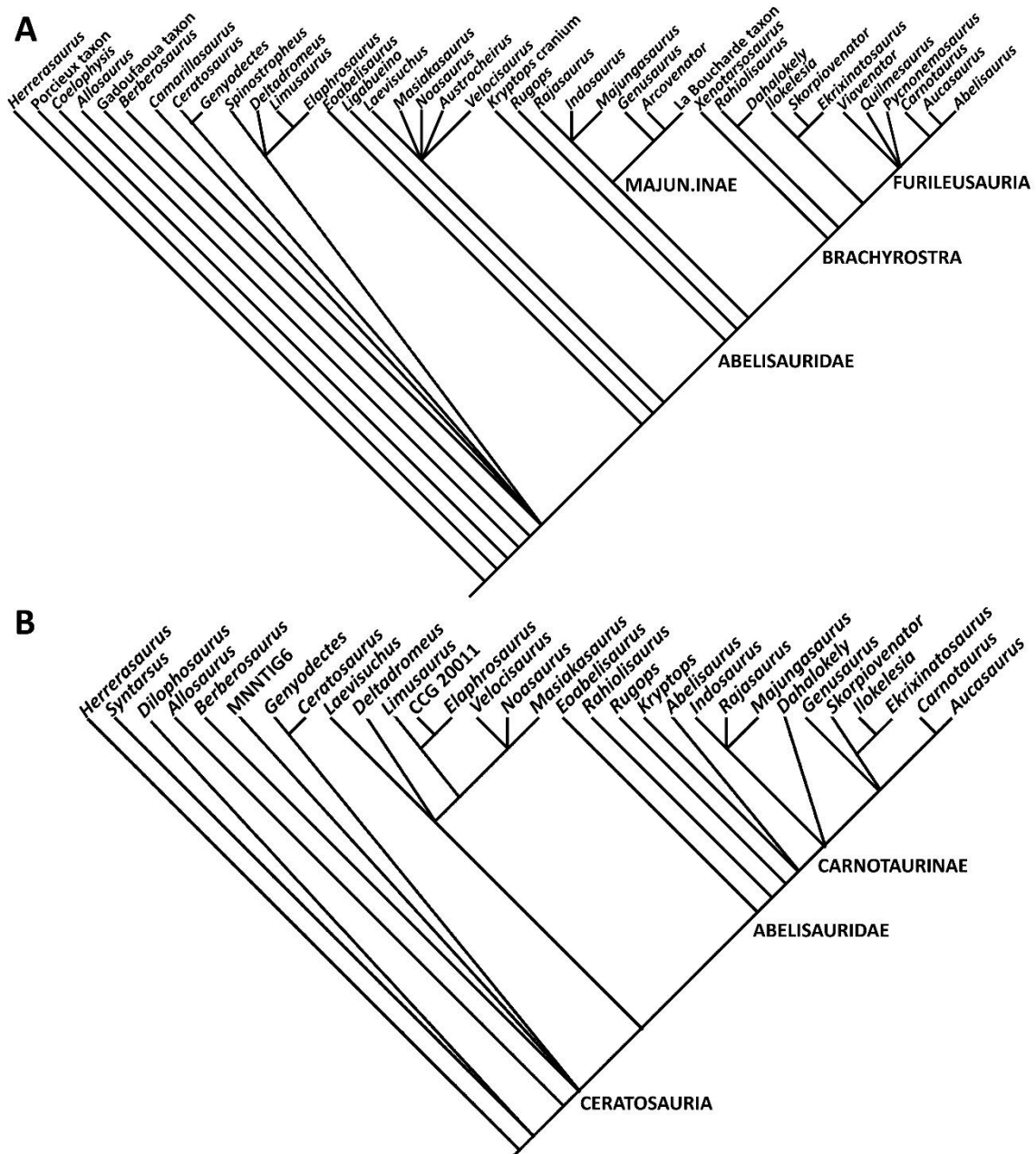


Figura 10.6. Hipótesis filogenéticas obtenidas por Filippi et al. (2016) (A), y Rauhut y Carrano (2016) (B).

Wang et al. (2017)-Estos autores comunican una serie ontogenética de *Limusaurus inextricabilis* (Xu et al., 2009) y los cambios relativos que observan a lo largo del desarrollo de dicho taxón. Además, llevan a cabo una extensa filogenia de los

Theropoda con la inclusión de 744 caracteres y 198 especies (211 terminales si se cuentan todos los ejemplares asignados a la especie *Limusaurus inextricabilis*). El propósito de dicho trabajo es averiguar las posibles posiciones de los distintos estadios ontogenéticos de *Limusaurus* dentro de Ceratosauria. Al margen de eso, Wang y colaboradores (2017) excluyen del clado Abelisauridae a varios taxones, tales como *Kryptops*, *Xenotarsosaurus* y *Viavenator*. Los resultados que obtienen son novedosos ya que recuperan una nueva topología dentro de Abelisauridae. Los abelisáuridos más tempranos resultan ser *Eoabelisaurus* y los que hasta la fecha eran considerados ceratosaurios no abelisauroideos, *Ceratosaurus* y *Genyodectes*. En posiciones más profundamente anidadas se recuperan *Rugops*, *Abelisaurus* e *Ilokelesia*. Finalmente, los Carnosaurinae resultan divididos en Brachyrostra y Majungasaurinae, ambos grupos sin tener resueltas las relaciones filogenéticas internas (Fig. 10.7A).

Longrich et al. (2017)-Estos autores describen un fragmento de dentario y dientes aislados los que les permite el reconocimiento de una nueva especie, *Chenanisaurus barbaricus* y de edad maastrichtiana (Cretácico Superior). Para determinar las relaciones filogenéticas de este nuevo taxón, los autores utilizaron la matriz de Filippi et al. (2016), aunque eliminando algunos caracteres y recodificando otros. Además agregan 13 caracteres nuevos entre los cuales uno es biogeográfico. Sin embargo, no incluyen un taxón clave como *Eoabelisaurus*, ni *Xenotarsosaurus*. Los resultados obtenidos muestran varias novedades en la topología interna de Abelisauridae. *Genyodectes* resulta ser el taxón hermano de los otros abelisáuridos, mientras que *Chenanisaurus* se recupera como un abelisáurido por fuera de los dos grandes grupos Majungasaurinae y Brachyrostra. *Abelisaurus* se recupera más cercano a *Majungasaurus* que a *Carnotaurus*. Dentro de los Brachyrostra, *Ilokelesia* se encuentra menos profundamente anidado que *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator*, mientras que

Aucasaurus y *Carnotaurus* nuevamente se encuentran como taxones hermanos (Fig. 10.7B).

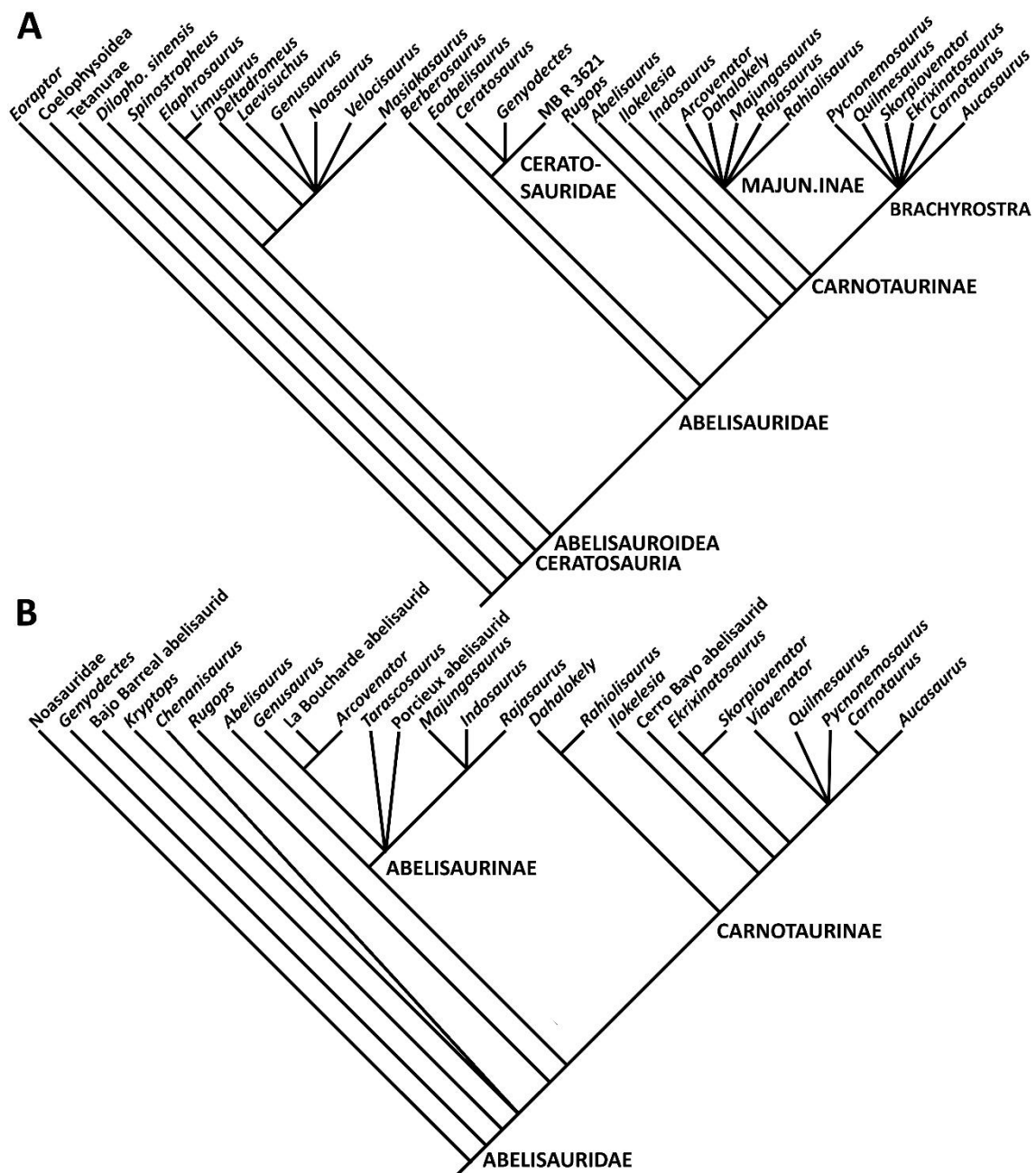


Figura 10.7. Hipótesis filogenéticas obtenidas por Wang et al. (2017) (A), y Longrich et al. (2017) (B).

Delcourt (2017)-Este autor hace una redescipción en detalle de *Pycnonemosaurus nevesi* (Kellner y Campos, 2002), y a la vez llevan a cabo un análisis filogenético

utilizando la matriz de Filippi et al. (2016). Delcourt (2017) inactiva 5 caracteres y agrega uno nuevo, además agrega al Abelisauridae indet. MCT 1783-R (Machado et al., 2013) como OTU. Los resultados arrojan nuevas topologías dentro de Noosauridae y Abelisauridae; *Limusaurus* y *Elaphrosaurus* se encuentran como ceratosaurios no abelisauroideos, mientras que en la base de Abelisauroidea se posicionan *Eoabelisaurus* y *Ligabueino*. Dentro de Abelisauridae, los taxones más tempranos son *Kryptops* y *Rugops*, mientras que los miembros de Majungosaurinae y Brachyrostra reiteran las posiciones propuestas por Filippi et al. (2016) (Fig. 10.8A).

Delcourt (2018)-Este autor hace una revisión de algunos aspectos paleobiológicos y evolutivos de los Ceratosauria. Además, presenta una filogenia que es el conjunto de los resultados de análisis filogenéticos obtenidos en los trabajos de Filippi et al. (2016), Wang et al. (2017) y Longrich et al. (2017). En base a estos resultados, Delcourt revoluciona la taxonomía de Abelisauroidea y en consecuencia de Abelisauridae. El cladograma mostrado por este autor es parecido a lo obtenido por Wang et al. (2017), Sin embargo, Delcourt (2018) reemplaza Abelisauroidea por Ceratosauroida (aunque teniendo la misma definición filogenética). Además, cambia las definiciones filogenéticas a las familias Ceratosauridae y Abelisauridae. Finalmente acuña un nuevo clado “Etrigansauria”, que incluye las dos familias Ceratosauridae y Abelisauridae (Fig. 10.8B).



Figura 10.8. Hipótesis filogenéticas obtenidas por Delcourt (2017) (A), y Delcourt (2018) (B).

Delcourt e Iori (2018)–Estos autores comunican un nuevo abelisáurido de Brasil, *Thanos simonattoi*. Pese a ser un espécimen representado solamente por un axis, los autores realizan un análisis filogenético para comprender la relaciones entre dicho ejemplar y otros Abelisauridae. Utilizan la matriz de Delcourt (2017) agregando los caracteres nuevos propuestos por Longrich et al. (2017), y además excluyen *a priori* varios taxones del análisis. La matriz final está constituida por 426 caracteres y 45

OTUs. Los resultados obtenidos son similares a lo de Delcourt (2017), donde *Limusaurus* y *Elaphrosaurus* se encuentran como ceratosaurios no abelisauroideos; *Eoabelisaurus* y *Ligabueino* como abelisauroideos tempranos; *Chenanisaurus*, *Kryptops* y *Rugops* como abelisáuridos tempranos; y más profundamente anidados los Majungosaurinae y Brachyrostra. *Thanos* se recupera dentro de este último grupo, en una amplia politomía que incluye los restantes abelisáuridos sudamericanos y un grupo formado por *Rahiolisaurus* y *Dahalokely* (Fig. 10.9A).

Cerroni et al. (2020a)-Comunican un nuevo abelisáurido basado en material fragmentario de la Formación Huincul (Cenomaniano-Turoniano, Cretácico Superior), *Tralkasaurus cuyi*. Estos autores utilizan la base de datos de Filippi et al. (2016), con un total de 416 caracteres y 42 taxa. Estos autores excluyen del análisis *a priori* varios taxones, como *Genusaurus* y *Kryptops*. Además, no tienen en consideración algunos abelisáuridos comunicados recientemente, como *Chenanisaurus* y *Thanos*. La topología que obtienen del análisis es sustancialmente similar a la de Filippi et al. (2016), con algunas diferencias menores. El abelisáurido más temprano resulta ser *Rugops* (en Filippi et al., 2016 es *Kryptops*, el cual fue removido de esta análisis), *Ilokelesia* más temprano que *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator*, Majungosaurinae formado solamente por *Rajasaurus*, *Indosaurus* y *Majungasaurus* (en Filippi et al., 2016 estaban incluidos también *Arcovenator* y *Genusaurus*), y finalmente los Brachyrostra que no incluyen a *Dahalokely* y *Rahiolisaurus* (contra Filippi et al., 2016). El nuevo taxón *Tralkasaurus* se encuentra como un abelisáurido externo a Majungosaurinae y Brachyrostra (Fig. 10.9B).

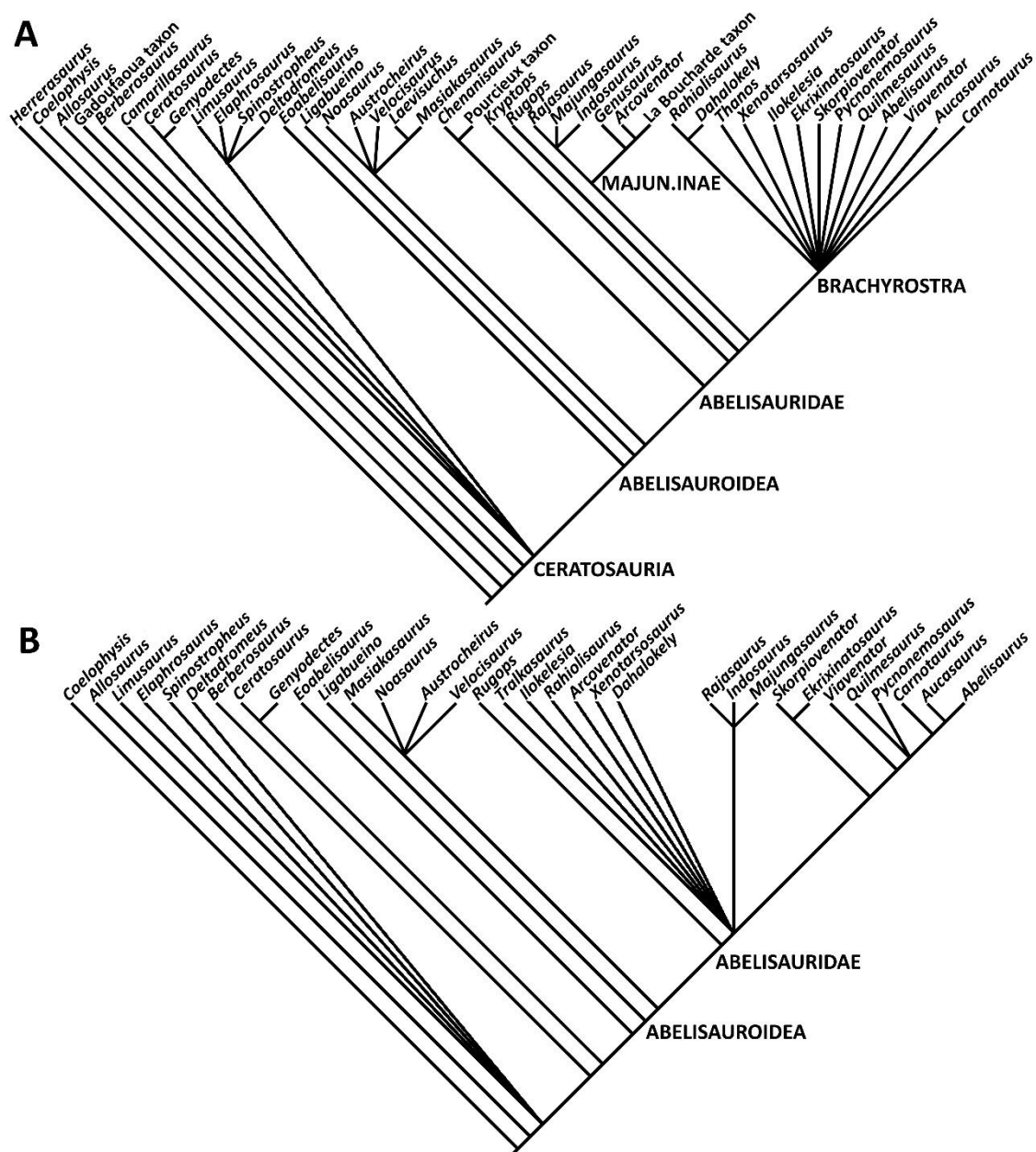


Figura 10.9. Hipótesis filogenéticas obtenidas por Delcourt y Iori (2018) (A), y Cerroni et al. (2020a) (B).

2. Materiales y métodos

Para comprobar la posición de *Aucasaurus* dentro de Abelisauridae, entender las relaciones filogenéticas que ocurren entre los abelisáuridos, y en general entre Abelisauridae y los otros grupos dentro de Ceratosauria, se utilizó la matriz más específica que en la actualidad se cuenta para este propósito. Dicha matriz fue publicada

por Langer y colaboradores en 2019, con la descripción del noasáurido *Vespersaurus paranaensis*. Cabe mencionar que dicha matriz tiene su origen en varias matrices y/o trabajos que se han publicado a lo largo de los últimos cuarenta años. La matriz de Langer et al. (2019) incluye una totalidad de 220 caracteres que proceden de Bonaparte y Novas (1985), Gauthier (1986), Rauhut (2003, 2004a, b), Rauhut et al. (2003), Novas et al. (2006), Carrano y Sampson (2008), Canale et al. (2009), Pol y Rauhut (2012), Farke y Sertich (2013), Rauhut y Carrano (2016). En la Tabla 10.1 se puede apreciar la procedencia de los 220 caracteres (primera columna) y la cantidad de caracteres por cada trabajo (segunda columna; el número entre paréntesis son los caracteres modificados por Rauhut y Carrano, 2016). Para la revisión de la matriz original, más el agregado de nuevos caracteres y la codificación de nuevos taxones se utilizó el programa MESQUITE V.2.74 (Madison y Madison, 2011). Dicho programa permite con facilidad la visualización de toda la matriz, tanto taxones como caracteres.

Bonaparte y Novas (1985)	1	Carrano et al. (2012)	1
Gauthier (1986)	2	Farke y Sertich (2013)	5 (1)
Coria et al. (2002)	1	Hendrickx et al. (2014)	1
Rauhut (2003)	11 (7)	Canale et al. (2015)	1
Rauhut et al. (2003)	2	Gianechini et al. (2015)	1
Rauhut (2004a)	1	Rauhut y Carrano (2016)	7
Rauhut (2004b)	1	Filippi et al. (2016)	11
Novas et al. (2006)	1	Hendrickx et al. (2016)	1
Carrano y Sampson (2008)	151 (16)	Wang et al. (2017)	1
Canale et al. (2009)	34 (18)	Langer et al. (2019)	2
Pol y Rauhut (2012)	10 (2)	Esta tesis	31

		Total	277
--	--	--------------	------------

Tabla 10.1. Listado de las referencias de donde se obtuvieron los caracteres de la matriz de Langer et al (2019) más los que se agregaron de otras matrices, y los nuevo propuestos en esta Tesis Doctoral.

2.1. Lista de caracteres de Langer et al. (2019)

A continuación se detallará la lista de caracteres tomados de la base de datos de Langer et al. (2019). Los caracteres en **negrita** (28, 29, 87, 120, 124, 141, 152, 163, 168, 169, 170, 180, 191, 196, 202, y 212) son los que se modificaron en su estructura. Se realizó esta reestructuración de algunos caracteres teniendo en cuenta otras bases de datos (e.g. Filippi et al., 2016) en algunos casos, o cuando hubo inexactitud entre la estructura del carácter mismo y la codificación de los estados (ver apartado 2.2.):

- 1- Superficie externa del maxilar y nasal: lisa (0); esculpida (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 2- Superficie externa de postorbital, lacrimal, y yugal: lisa (0); esculpida (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 3-Proceso maxilar del premaxilar: bien desarrollado (0); reducido a un triángulo o ausente (1) (modified from Carrano y Sampson, 2008).
- 4- Foramen subnarial: cerrado (0); reducido/abierto dorsalmente (1). (Carrano y Sampson, 2008).
- 5- Proporción alto/longitud del premaxilar ventralmente a la narina externa: 0.5-2.0 (0); >2.0 (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 6- Proporción/presencia de la rama anterior del maxilar: ausente (0); alargada anteroposteriormente (1); o alta y roma (2) (Carrano y Sampson, 2008).

- 7-** Proceso ascendente del maxilar: posterodorsalmente dirigido, con margen anterior fuertemente convexo y posterior cóncavo (0); o subvertical, con margen posterior y anterior casi rectos (1) (modificado de Bonaparte y Novas 1985).
- 8-** Extensión del proceso ascendente del maxilar: alargado, superando posteriormente la mitad de la longitud del maxilar (0); reducido, el extremo posterodorsal termina bien antes de la mitad de la longitud del maxilar (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 9-** Faceta para la articulación nasal en el maxilar: superficial, anterolateral (0); a encaje, lateral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 10-** Proceso palatal del maxilar: alargado y con crestas (0); reducido, pequeño y despuntado (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 11-** Margen anteroventral de la fenestra antorbital: escalonado (0); demarcado por una cresta elevada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 12-** Fosa antorbital: se extiende al margen anterior del proceso ascendente, al menos en su parte dorsal (0); separado del margen anterior del proceso ascendente (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 13-** Porción ventral de la fosa antorbital: presente en el maxilar (0); fuertemente reducida o ausente (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 14-** Longitud anteroposterior del contacto maxilar-yugal, relativo a la longitud total del maxilar: menos que el 40% (0); más que el 40% (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 15-** Inclinación del contacto maxilar-yugal: bajo, menos que 45° de la horizontal (0); empinado, más que 45° de la horizontal (1) (Canale et al., 2009).
- 16-** Sutura internasal en adultos: separada (0); parcialmente o completamente fusionada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 17-** Hilera de forámenes en la superficie dorsal del nasal: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

18- Margen narial posterior: fosa (0); una capucha extendida lateralmente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

19- Posición del contacto nasal-frontal relativo al punto más alto de la órbita: anterior (0); justo encima (1) (Carrano y Sampson, 2008).

20- Condición del prefrontal en los adultos: separado (0); parcialmente o completamente fusionado (1) (Carrano y Sampson, 2008).

21- Frontales, sutura interfrontal: no fusionados (0); o fusionados (1) (Canale et al., 2009).

22- Sutura frontal-parietal en los adultos: huesos separados (0); fusionados por lo menos en la superficie dorsal (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

23- Espesor dorsoventral de techo craneano: delgado, relativamente plano (0); engrosado (1) (Carrano y Sampson, 2008).

24- Ornamentación del techo craneano: ninguna (0); en la línea media (1); en los extremos laterales (2) (Carrano y Sampson, 2008).

25- Disposición de los huesos a lo largo del margen dorsal de la órbita: postorbital y lacrimal separados por el frontal, el cual es parte del borde lateral de la órbita (0); contacto entre postorbital y lacrimal que excluye el frontal del borde orbital (1) (Carrano y Sampson, 2008).

26- Pequeña fenestra en el techo craneano posicionada entre el prefrontal, frontal, postorbital, y lacrimal: ausente (0); o presente (1) (Serenio et al., 2004; Canale et al., 2009).

27- Proyección dorsal tipo protuberancia de los parietales y supraoccipital: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

28- Desarrollo de la tabla craneana parietal media: plana, amplia y homogénea a lo largo de toda su longitud sin una cresta sagital estrecha (0); amplia

anteriormente de forma triangular, sin una cresta sagital estrecha (1); o amplia anteriormente, de forma triangular, y con una cresta sagital estrecha (2) (Carrano y Sampson, 2008; Filippi et al., 2016).

29- Tamaño y elevación de la cresta nugal y las alas del parietal: moderado (0); alto y levemente expandido dorsalmente a la tabla frontoparietal (1); o alto y considerablemente expandido dorsalmente a la tabla frontoparietal (2) (Carrano y Sampson, 2008; Filippi et al., 2016).

30- Tamaño de la fenestra infratemporal: sub-igual al tamaño de la órbita o más reducida (0); considerablemente alargada, más larga que la órbita y especialmente expandida ventralmente (1) (modificado de Rauhut, 2003).

31- Proyección intraorbital del postorbital: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

32- Longitud anteroposterior del postorbital relativo al alto: marcadamente menos largo que alto (0); igual o más largo que alto (1) (Carrano y Sampson, 2008).

33- Longitud del proceso posterior del postorbital: menos que la mitad de la longitud del proceso anterior (0); más que la mitad, pero menos que la longitud del proceso anterior (1); más largo que el proceso anterior (2) (modificado de Canale et al., 2009) (ordenado).

34- Orientación del margen posterior del postorbital: vertical (0); fuertemente inclinado anteroventralmente con un ángulo de 25° o más respecto al eje dorsoventral (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

35- Proceso yugal del postorbital: con un claro pliegue en el margen posterior donde empieza la faceta yugal (0); faceta yugal continua con el margen posterior de la parte dorsal del postorbital (1) (Pol y Rauhut, 2012).

- 36-** Margen anterior del proceso ventral del postorbital: recto o levemente cóncavo (0); fuertemente cóncavo (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 37-** Margen posterior del proceso ventral (yugal) del postorbital: convexo por lo menos su parte dorsal (0); recto o levemente cóncavo en toda su longitud (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 38-** Margen dorsal del postorbital fuertemente inflado y abultado: ausente (0); o presente (1) (Canale et al., 2009).
- 39-** Depresión lateral en la parte posterodorsal de la unión de los procesos orbitales: presente (0); ausente (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 40-** Morfología de la porción anteroventral del proceso ventral del postorbital: confluyente con el resto del proceso (0); escalón y fosa presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 41-** Morfología del contacto postorbital-escamoso: liso (0); protuberancia (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 42-** Ángulo entre el margen dorsal del arco temporal superior (formado por el proceso posterior del postorbital y el proceso anterior del escamoso) y el techo craneano dorsal: menos que 45° (0); o más que 45° (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 43-** Aspecto del contacto postorbital-escamoso en vista lateral: bordes de contacto visibles (0); bordes tapados por expansiones dérmicas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 44-** Proceso anterior del lacrimal: incluye antorbital fosa y borde (0); solamente la fosa antorbital (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 45-** Fosa lacrimal: expuesta lateralmente (0); tapada por osificaciones dérmicas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 46-** Proceso suborbital del lacrimal: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 47-** Morfología del lacrimal a lo largo del borde orbital dorsal: plano (0); frente levantada o repisa (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 48-** Constricción de la rama ventral del lacrimal: presente (0); ausente (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 49-** Expansión posterior de la parte ventral del lacrimal: presente, parte ventral del margen posterior del lacrimal cóncavo (0); fuertemente reducido o ausente, parte ventral del margen posterior recto o levemente convexo (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 50-** Morfología del contacto yugal-maxilar: ranura o surco (0); repisa lateral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 51-** Morfología de la articulación yugal-lacrimal: articulación simple entre los extremos de ambos huesos (0); superpuestos con el yugal que articula en una hendidura del lacrimal (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 52-** Alto mínimo del yugal por debajo de la órbita: un tercio o menos del alto de la órbita (0); mitad o más del alto de la órbita (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 53-** Margen ventral de la mitad posterior del yugal: recto o solo levemente convexo (0); fuertemente convexo (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 54-** Longitudes relativas de las puntas posteriores del yugal: punta superior mucho más corta que la inferior (0); ambas puntas sub-iguales en longitud (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 55-** Contribución del escamoso en la cresta nugal: ausente o mínima (0); presente y amplia (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 56-** Ala cuadrática del escamoso: envuelve la cabeza del cuadrado (0); termina posterior a la cabeza del cuadrado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 57-** Proporciones dorsoventrales de la puntas del cuadradoyugal para el yugal: angosto (0); profundo (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 58- Solapamiento del cuadradoyugal sobre el cuadrado posteriormente: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 59- Foramen del cuadrado: presente (0); ausente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 60- Osificación de la región interorbital: débil o ausente (0); extensa (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 61- Morfología del foramen del nervio Trigémino: simple (0); parcialmente o totalmente dividido (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 62- Abertura del canal vago: a través del otoccipital (0); sobre el occipucio (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 63- Profundidad del receso basiesfenoidal: superficial (0); profundo (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 64- Forma de la abertura para el receso basiesfenoidal: ovalado (0); con forma de gota (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 65- Profundidad de la marca entre los tubérculos basales y los procesos basiesfenoidales: muesca profunda (0); depresión somera (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 66- Fosa medial ubicada ventralmente al cóndilo occipital: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 67- Tamaño del surco dorsal en el cóndilo occipital: estrecho transversalmente (0); amplio transversalmente (1) (Carrano y Sampson, 2008).**
- 68- Orientación de la sutura basioccipital-parabasiésfenoides respecto al eje horizontal: oblicua (0); horizontal (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 69- Profundidad de la cresta mediana en el supraoccipital: menos profunda que el ancho transversal (0); más profunda que el ancho transversal (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 70-** Morfología del proceso yugal del palatino: proceso ahusado, paladar trirradiado (0); proceso expandido, paladar tetrairradiado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 71-** Bolsillo en el borde ectopterigoideo del pterigoides: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 72-** Morfología de la articulación del pterigoides con el proceso del basipterigoides: plano (0); puntiagudo (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 73-** Disposición de los procesos yugal y pterigoideo del ectopterigoides: oblicuo (0); paralelo (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 74-** Proporciones del ectopterigoides: grácil (0); robusto (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 75-** Forma de la excavación ventral en el ectopterigoides: ausente (0); fosa (1); surco (2) (Carrano y Sampson, 2008).
- 76-** Tamaño de la fenestra mandibular externa: pequeña a moderada (0); grande (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 77-** Posición del extremo anterior de la fenestra mandibular externa con respecto al último diente del dentario: posterior (0); ventral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 78-** Cresta horizontal en la superficie lateral del surangular por debajo de la articulación mandibular: débil o moderado (0); pronunciada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 79-** Contorno del borde posterior del esplenial: recto (0); curvado o con una muesca (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 80-** Puntas en el extremo anterior del esplenial: una (0); dos (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 81-** Morfología de la articulación dentario-surangular justo arriba de la fenestra mandibular externa: muesca pequeña (0); cavidad grande (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 82-** Forma de las ramas de los dentarios articuladas en vista dorsal: en forma de V (0); con forma de U (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 83-** Margen ventral del dentario: recto o levemente convexo (0); fuertemente convexo (1) (Canale et al., 2009).
- 84-** Posición del surco lateral del dentario: en el punto medio de la profundidad dorsoventral o dorsalmente a éste (0); ventralmente al punto medio de la profundidad dorsoventral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 85-** Posición del extremo posterior del proceso posteroventral del dentario relativo al extremo posterior del proceso posterodorsal: termina más posteriormente (0); ambos procesos terminan a la misma distancia (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 86-** Disposición de las carenas del diente premaxilar: casi simétricas, en lados opuestos (0); más asimétricas, ambas en el lado lingual (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 87- Numero de dientes maxilares: más de 11 (0); 11 o menos (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).**
- 88-** Curvatura del diente: perfiles mesial y distal sustancialmente curvados, con el ápice posicionado distalmente al perfil distal (0); o ápice posicionado centralmente con el perfil mesial mostrando una fuerte curvatura y perfil distal recto o levemente convexo (1) (modificado de Smith et al., 2007; Canale et al., 2009).
- 89-** Textura de la superficie de las placas parodontales: lisa (0); verticalmente estriadas o con crestas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 90-** Visibilidad de las placas parodontales en vista medial: ampliamente expuestas (0); ocultas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 91-** Surco medial en las placas parodontales exponiendo los dientes de remplazo: presente (0); ausente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 92-** Pronunciada diferencia de tamaño entre los dientes premaxilares y maxilares: ausente (0); presente (1) (Rauhut, 2004b).
- 93-** Delgadez transversal de los dientes maxilares laterales: moderada (0); extrema (1) (Rauhut, 2004a, b).
- 94-** Tamaño del diente maxilar más grande: más pequeño (0) o más grande que el octavo del dentario (Rauhut, 2004a, b).
- 95-** Neumaticidad del arco neural: moderada (0); extrema (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 96-** Estructura interna de las vértebras pre-sacras: sólida (0); camerada (1); camelada (2) (Carrano y Sampson, 2008).
- 97-** Epipófisis del atlas: corta y triangular en su contorno lateral (0); fuertemente alargada y en forma de vara (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 98-** Longitud de las epipófisis del axis: moderada (0); largas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 99-** Morfología de la lámina espinopostzigapofiseal axial: débilmente cóncava (0); profundamente invaginada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 100-** Desarrollo de las diapófisis axiales: débil, como un nódulo (0); prominente, colgante (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 101-** Pleurocelos axiales: ausentes (0); presentes (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 102-** Lámina postzigadiapofiseal en el axis: ausente (0); presente (1) (Canale et al., 2009).
- 103-** Pleurocelo anterior en las vértebras cervicales post-axiales: ausente (0); fosa (1); foramen (2) (modificado de Gauthier, 1986).
- 104-** Pleurocelo posterior en las vértebras pre-sacras post-axiales: ausente (0); solamente fosa (1); fosa con foramen neumático (2) (Carrano y Sampson, 2008).

105- Superficie articular anterior de las vértebras cervicales post-axis: cóncava (0); plana (1); convexa (2) (modificado de Rauhut, 2003).

106- Forma de las zigapófisis cervicales post-axiales: alargadas anteroposteriormente u ovaladas (0); alargadas mediolateralmente con la mitad lateral muy expandida anteroposteriormente (1) (Farke and Sertich, 2013).

107- Demarcación de la superficie dorsal del arco neural desde la superficie diapofiseal en las vértebras cervicales anteriores: ligeramente inclinada, no hay una separación evidente (0); cresta, el arco neural está separado de la superficie dorsal diapofiseal (1) (Carrano y Sampson, 2008).

108- Proporción entre el ancho anterior y la altura de los cuerpos cervicales medios y posteriores: menos que 1.3 (0); más que 1.3 (1) (modificado de Rauhut, 2003).

109- Posición anteroposterior de las espinas neurales cervicales: en la mitad posterior del cuerpo (0); en la mitad anterior del cuerpo (1) (Carrano y Sampson, 2008).

110- Quilla ventral en las vértebras cervicales anteriores: presente (0); leve o ausente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

111- Proyecciones anteriores en las epipófisis cervicales post-axiales: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

112- Desarrollo de las fosas pre- y post-espinales en las vértebras cervicales post-axiales: estrechas (0); amplias (1) (Carrano y Sampson, 2008).

113- Postzigapófisis en las vértebras cervicales medias: posicionadas por lo menos parcialmente arriba del extremo posterior del pedúnculo del arco neural y no sobrepasan el cuerpo posteriormente (0); posterior al pedúnculo del arco neural y sobrepasan el cuerpo posteriormente (1) (modificado de Carrano et al., 2002; Canale et al., 2009).

114- Posición de las zigapófisis cervicales: cerca de la línea media (0); posicionadas lejos de la línea media y lateralmente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

115- Morfología de las epipófisis de las vértebras cervicales anteriores: bajas, romas (0); alargadas, finas (1); alargadas, robustas (2) (Carrano y Sampson, 2008).

116- Altura de las epipófisis cervicales medias: baja, menos que un tercio de la altura del arco neural (medida desde el margen dorsal del cuerpo al borde lateral de la postzigapófisis) (0); alta, más que mitad de la altura del arco neural (1) (Rauhut y Carrano, 2016).

117- Proporción longitud/altura de los cuerpos de las vértebras cervicales medias: menos de 2 (0); 2-3 (1); más de 3 (2) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

118- Altura de las espinas neurales cervicales post-axiales: moderadas o altas (0); cortas (1) (Carrano y Sampson, 2008).

119- Lámina postzigodiapofiseal en las vértebras cervicales medias: bien desarrollada (0); reducida, indicada por una cresta poco desarrollada (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 57).

120- Cuadrado, cóndilos mandibulares, margen posterior en vista ventral: fuertemente biconvexo (0); poco biconvexo, más siendo un único borde convexo (1) (Hendrickx et al., 2016).

121- Constricción del cuerpo de las vértebras cervicales posteriores: moderada, siendo el ancho transversal del cuerpo a la mitad de la longitud anteroposterior aproximadamente la mitad del ancho transversal del extremo anterior, o más ancha (0); extrema, siendo el ancho transversal a la mitad del cuerpo un tercio o menos del ancho transversal del extremo anterior (1) (Rauhut y Carrano, 2016).

122- Cavidad neumática posicionada en la parte anterior del cuerpo de las vértebras dorsales anteriores: ausente (0); presente (1) (modificado de Rauhut, 2003).

123- Forma de la superficie articular anterior del cuerpo en la vértebras D1 y D2: sub-circular (0); comprimida dorsoventralmente, proporción ancho/alto 1.15 o más (1) (modificado de Farke y Sertich, 2013).

124- Forma de los procesos transversos de las vértebras dorsales medias y posteriores en vista dorsal: rectangular (0); triangular (1) (Carrano y Sampson, 2008).

125- Extensión de las parapófisis de las vértebras dorsales: levemente elevadas del cuerpo (0); proyectadas lejos lateralmente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

126- Lámina paradiapofiseal: ausente, débil (0); bien desarrollada (1) (Carrano y Sampson, 2008).

127- Longitud del cuerpo vertebral dorsal en relación a su altura: más de 1.5 (0); menos de 1.5 (1) (modificado de Rauhut, 2003).

128- Fosa infradiapofiseal de las vértebras dorsales medias y posteriores: única fosa (0), dividida en dos por la lámina paradiapofiseal (1) (Farke y Sertich, 2013).

129- Orientación de las prezigapófisis en la mitad posterior de la serie vertebral dorsal en vista anterior: dorsal o dorsomedial (0); dorsolateral (1) (Farke y Sertich, 2013).

130- Número de vértebras sacras: cinco o menos (0); seis o más (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

131- Dimensiones transversales de los cuerpos vertebrales de la región media del sacro relativos a los cuerpos más anteriores y más posteriores: mismas dimensiones (0); más constreñidos (1) (Carrano y Sampson, 2008).

132- Margen ventral de los cuerpos medios del sacro: horizontal (0); arqueado (1) (Carrano y Sampson, 2008).

133- Borde dorsal de las espinas neurales del sacro: mismo grosor que el resto de la espina (0); más grueso (1) (Carrano y Sampson, 2008).

134- Espinas neurales del sacro en adultos: separadas (0); fusionadas (1) (Carrano y Sampson, 2008).

135- Neumaticidad de las espinas neurales del sacro: poco neumáticas o sin neumaticidad (0); neumaticidad muy desarrollada (1) (Carrano y Sampson, 2008).

136- Espinas neurales de las vértebras caudales anteriores en comparación a las últimas vértebras dorsales: aproximadamente de la misma longitud anteroposterior (0); dos tercios o menos la longitud de las últimas espinas dorsales (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

137- Surco ventral longitudinal en las vértebras caudales anteriores: presente (0); ausente (1) (modificado de Rauhut, 2003).

138- Lámina centrodiapofiseal en las vértebras caudales anteriores medias: ausente (0); sólo presente la lámina centrodiapofiseal anterior (1); lámina centrodiapofiseal anterior y posterior presente, pero bajo la forma de leves crestas (2) (modificado de Rauhut et al., 2003).

139- Proporciones de la base del arco neural caudal anterior relativa a las proporciones de la mitad del cuerpo: más pequeño (0); igual o más grande (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

140- Articulación hipófeno-hipantro en las vértebras caudales anteriores y medias: ausente (0); presente (1) (Canale et al., 2009).

141- Morfología distal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y caudales medias: ahusado (0); levemente expandido posteriormente (1); muy expandido posteriormente presentando un verdadero proceso como el anterior (2) (modificado de Rauhut y Carrano, 2016).

- 142-** Proceso anterior al extremo distal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y medias: ausente (0); presente (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 143-** Espina neural de las vértebras caudales medias: inclinada posteriormente (0); baja y rectangular (1); corta antero-posteriormente y vertical (2) (modificado de Rauhut, 2003).
- 144-** Longitud proximo-distal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores: menos que 1.4 veces de la longitud de los cuerpos vertebrales caudales (0); más que 1.4 veces la longitud de los cuerpos vertebrales caudales (1) (Rauhut et al., 2003).
- 145-** Contacto entre las vértebras cervicales y costillas cervicales en adultos: no fusionados (0); fusionados (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 146-** Proceso en forma de ala en la base del vástago de las costillas cervicales anteriores: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 147-** Vástago bifurcado de las costillas cervicales: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 148-** Extensa depresión vertical en la superficie lateral de la escápula arriba de la cavidad glenoidea: ausente (0); presente (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 149-** Expansión distal de la escápula: presente (0); ausente (1) (Gauthier, 1986).
- 150-** Ancho relativo de la hoja escapular: amplia, más del doble de la profundidad glenoidea (0); estrecho, menos del doble de la profundidad glenoidea (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 151-** Desarrollo del proceso póstero-ventral en el coracoides: moderado (0); pronunciado (1) (Carrano y Sampson, 2008).

152- Espacio entre el labio glenoideo y el proceso pósteroventral del coracoides: amplio, más ancho que la mitad de la longitud de la cavidad glenoidea (0); cerrado, menos ancho que la mitad de la longitud de la cavidad glenoidea (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

153- Proporción entre la altura del coracoides (medido dorsalmente a la cavidad glenoidea) y la longitud del coracoides: menos de 1.8 (0); más de 1.8 (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

154- Forma de la cabeza humeral en vista proximal: alargada transversalmente, más de dos veces más amplia que la longitud anteroposterior (0); robusta, menos de dos veces más amplia que larga (1); globular (2) (modificado de Carrano y Sampson, 2008) (ordenado).

155- Forma de los cóndilos distales del húmero: redondeados (0); aplanados (1) (Carrano y Sampson, 2008).

156- Posición del tubérculo mayor humeral: proximal, usualmente confluyente con la superficie articular proximal (0); desplazado distalmente, separado de la superficie articular más allá que la tuberosidad medial (1) (Novas et al., 2006; modificado de Carrano y Sampson, 2008).

157- Tubérculo posterolateral en la parte proximal del húmero: ausente o poco desarrollado como una baja prominencia (0); bien desarrollado, tubérculo fuertemente definido (1) (Novas et al., 2006).

158- Húmero: sigmoideo en vista lateral (0); recto (1) (Rauhut, 2003).

159- Húmero en vista anterior: con margen lateral cóncavo o recto y el margen medial ligeramente cóncavo (0); con margen lateral convexo y margen medial fuertemente cóncavo (1) (Rauhut and Carrano, 2016).

160- Torsión longitudinal del vástago del húmero: ausente (0); presente (0) (Carrano y Sampson, 2008).

161- Tamaño de la cresta deltopectoral: borde prominente (0); reducido (1) (Carrano y Sampson, 2008).

162- Longitud del húmero respecto a la longitud del fémur: más de un tercio (0); menos de un tercio (1) (Carrano y Sampson, 2008).

163- Longitud del radio: más de la mitad de la longitud del húmero (0); entre la mitad y un tercio de la longitud del húmero (1); o menos de un tercio de la longitud del húmero (2) (Rauhut, 2003) (ordenado).

164- Superficie articular distal del radio: plana o levemente cóncava (0); fuertemente convexa (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 90).

165- Relación entre la longitud máxima del metacarpo y la longitud del húmero: más del 23% (0); entre el 15 y 23% (1); menos del 15% (2) (modificado de Pol y Rauhut 2012) (ordenado).

166- Extremo distal del metacarpiano I: fuertemente asimétrico, cóndilo lateral considerablemente más alto dorsoventralmente y más expandido distalmente que el cóndilo medial (0); asimetría reducida, cóndilos medial y lateral de tamaño subigual o indistintos (1) (Rauhut y Carrano, 2016).

167- Expansión ventromedial del cóndilo distal medial del metacarpiano II: presente (0); ausente (1) (Pol y Rauhut, 2012).

168- Margen pronunciado en el borde proximal de la fosa hiperextensora en el metacarpiano II y III: presente (0); ausente (1) (modificado de Rauhut y Carrano, 2016).

169- Extremo articular distal del metacarpiano II en vista dorsal: amplio, con dos cóndilos que son más o menos simétricos (0); amplio, cóndilo lateral se extiende

más distalmente que el cóndilo medial (1); reducido en ancho, única superficie articular convexa (2) (Rauhut y Carrano, 2016).

170- Metacarpiano IV: esbelto, ancho a la mitad del vástago menos que la mitad del ancho a la mitad del vástago del metacarpiano II (0); robusto, ancho más que la mitad que el del metacarpiano II (1) (Pol y Rauhut, 2012).

171- Longitud relativa de la falange manual II-1: más de dos veces el ancho (0); menos de dos veces el ancho (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

172- Cuello constreñido entre el extremo articular de las falanges manuales en el dígito II y III: presente (0); ausente, falanges muy robustas y anchas (1) (modificado de Pol y Rauhut, 2012).

173- Superficie articular distal gínglimoidea de las falanges manuales proximales: bien desarrollada, cóndilos separados por un surco profundo (0); reducido, surco superficial o ausente (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 93).

174- Contacto entre los elementos pélvicos en los adultos: separado (0); parcialmente fusionado (1) (Carrano y Sampson, 2008).

175- Relación entre la longitud del fémur y la longitud del ilion: más de 1.3 (0); menos de 1.1 (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 82).

176- Ancho de la región más posterior de la fosa *brevis* iliaca: sub-igual al ancho de la región más anterior (0); el doble (1) (Carrano y Sampson, 2008).

177- Repisa *brevis* lateral en el ilion: dirigida mayoritariamente ventralmente, hoja postacetabular del ilion proyectada mayoritariamente lateralmente (0); ensancha lateralmente, hoja postacetabular del ilion dirigida dorsolateralmente (1) (Rauhut y Carrano, 2016).

178- Morfología de la superficie lateral del ilion entre la cresta supracetabular y la repisa *brevis*: interrupción (0); continua (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 179-** Margen anterior del ilion: proyectada anteriormente o anterodorsalmente (0); proyectada anteroventralmente (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 180- Forma del margen posterior del proceso postacetabular ilíaco: convexo (0); recto o levemente ondulado (1); o fuertemente ondulado (2) (Filippi et al., 2016).**
- 181-** Forma del margen dorsal de la hoja ilíaca central: convexo (0); recto (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 182-** Tamaño relativo de las articulaciones ilíaca-púbica e ilíaca-isquiática: sub-igual (0); articulación ilíaca-púbica anteroposteriormente más larga (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 183-** Longitud proximodistal relativa de los pedúnculos púbico e isquiático: pedúnculo púbico considerablemente más largo que el pedúnculo isquiático (0); pedúnculos de longitud subigual, o pedúnculo isquiático más largo (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 184-** Orientación del pedúnculo isquiático del ilion: inclinado posteroventralmente (0); vertical (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 185-** Forma del margen anterior del proceso preacetabular ilíaco: redondeado (0); ondulado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 186-** Lóbulo anteroventral del proceso preacetabular ilíaco; ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 187-** Contacto entre los ápices púbicos: separado (0); en contacto (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 188-** Morfología del contacto entre pubis e ilion: plano (0) “*peg and socket*” (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 189-** Morfología de la superficie dorsal del pie púbico en la línea media: convexo (0); cóncavo (1) (Carrano y Sampson, 2008).

190- Muesca ventral al proceso obturador en el isquion: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

191- Morfología de la pie isquiático en vista distal: redondeada, pie no fusionado (0); expandida, con pie triangular y parcialmente fusionado (1); expandida con pie pentagonal y totalmente fusionado (2) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

192- Morfología del contacto entre isquion e ilion: plano (0); “*peg and socket*” (1) (Carrano y Sampson, 2008).

193- Proporciones de los huesos de los miembros posteriores: moderado o grácil (0); robusto (1) (Carrano y Sampson, 2008).

194- Dimorfismo en la morfología de los miembros posteriores: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

195- Cuarto trocánter del fémur: desarrollado como un ensanchamiento alto o cresta (0); reducido a una leve cresta (1) (Bonaparte, 1991a, b; Canale et al., 2009: character 96).

196- Morfología del anclaje muscular anterolateral en la parte proximal del fémur: repisa trocantérica continua, trocánter anterior ausente (0); presencia de un trocánter anterior apenas sobre elevado conectado con la repisa trocantérica (1); presencia de un trocánter anterior bien desarrollado proximalmente y repisa trocantérica todavía bien desarrollada (2); trocánter anterior bien desarrollado proximalmente separado de una repisa trocantérica reducida a una cicatriz (3). (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

197- Desarrollo del epicóndilo medial del fémur: redondeado (0); cresta (1); reborde largo (2) (Carrano y Sampson, 2008).

198- Morfología y orientación de la cresta tibiofibular del fémur: angosta, longitudinal (0); amplia, oblicua (1) (Carrano y Sampson, 2008).

199- Cresta cnemial: extremo anterior subigual o más reducido en el largo proximodistal respecto el resto de la cresta cnemial (0); extremo anterior expandido proximodistalmente, sin tener un proceso distal (1); extremo anterior expandido proximodistalmente, formando un proceso dirigido distalmente (2) (modificado de Rauhut y Carrano, 2016).

200- Expansión de la cresta cnemial (medido a nivel del vástago de la tibia): relación longitud de la tibia/cresta cnemial >6.5 (0); relación longitud de la tibia/cresta cnemial <6.5 (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 99).

201- Forma de la parte distal de la tibia en vista distal: redondeada (0); mediolateralmente alargado (1) (Carrano y Sampson, 2008).

202- Superficie anterior del extremo distal de la tibia: con un marcado escalón, dirigido oblicuamente con un ángulo de 30° o más (0); origen más proximal del escalón y dirigido casi transversalmente (1); plano sin ninguna cresta (2) (modificado de Rauhut y Carrano, 2016).

203- Desarrollo de la fosa fibular en el lado medial de la parte proximal de la fíbula: surco posterior (0); fosa abierta posteriormente (1); fosa abierta medialmente (2) (Carrano y Sampson, 2008).

204- Tamaño del tubérculo iliofibular en la fíbula: moderado (0); alargado (1) (Carrano y Sampson, 2008).

205- Contacto entre fíbula y proceso ascendente del astrágalo en los adultos; separado (0); fusionado (1) (Carrano y Sampson, 2008).

206- Morfología del proceso ascendente del astrágalo: macizo (0); laminar (1) (Carrano y Sampson, 2008).

207- Orientación del cóndilo distal del astrágalo: ventral (0); anteroventral (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

- 208-** Surco horizontal a través la superficie anterior de los cóndilos del astrágalo: ausente o débil (0); pronunciado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 209-** Contacto entre astrágalo y calcáneo en los adultos: separado (0); fusionado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 210-** Desarrollo de la superficie articular del astrágalo para el extremo distal de la fíbula: alargado, dorsal (0); reducido, lateral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 211-** Alto del proceso ascendente del astrágalo relativo a la profundidad del cuerpo del astrágalo: menos o igual (0); más grande (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 212- Ancho del vástago del metatarsiano II relativo al ancho del metatarsiano III y al ancho del metatarsiano IV: subigual (0); reducido (1); fuertemente reducido (2) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).**
- 213-** Superficie articular proximal del metatarsiano II: subigual al ancho del metatarsiano III y IV (0); dos tercios o menos al ancho de los metatarsianos III y IV (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008: carácter 148).
- 214-**Extremo distal del metatarsiano IV: fuertemente asimétrico, cóndilo medial mucho más amplio y más expandido distalmente que el cóndilo lateral (0); más simétrico, cóndilos subiguales (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 112).
- 215-** Morfología del surco medial y lateral en los ungueales del pie: simple (0); doble (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 216-** Simetría mediolateral del ungueal del dígito II del pie: simétrico (0); asimétrico (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 217-** Superficie ventral de los ungueales del pie: con un bien desarrollado tubérculo flexor, y usualmente plana (0); o sin tubérculo flexor y con una depresión ventral en su extremo proximal (1) (Novas et al., 2005; Canale et al., 2009: carácter 113).

218- Longitud de las falanges de los dígitos del pie I-1+I-2 relativo al III-1: más grande (0); menos o igual (1) (Carrano y Sampson, 2008).

219- Isquion, extremo proximal: faceta articular púbica dorsoventralmente más profunda que la del ilion (0); faceta articular ilíaca dorsoventralmente más profunda que la del pubis (1) (Langer et al., 2019).

220- Metatarsiano IV, diáfisis: no comprimida (0); lateralmente comprimida respecto la diáfisis del metatarsiano III (1) (Langer et al., 2019).

2.2. Caracteres modificados de la matriz de Langer et al. (2019)

Algunos caracteres de la matriz original (Langer et al., 2019) fueron modificados. Por cada carácter que se modificó se explica a qué fue debido el cambio. Además, se agregan figuras mostrando las modificaciones.

Carácter 28- “Desarrollo de la tabla craneana parietal mediana: lisa, ancha (0); estrecha, con cresta sagital (1)”. Se cambió a: “Desarrollo de la tabla craneana parietal media: plana, amplia y homogénea a lo largo de toda su longitud sin una cresta sagital estrecha (0); amplia anteriormente de forma triangular, sin una cresta sagital (1); o amplia anteriormente de forma triangular, y con una cresta sagital estrecha (2)”. Ese carácter se modificó parcialmente teniendo en cuenta el carácter “97” de Filippi et al. (2016), dado que refleja mejor las diferencias entre los abelisáuridos y algunos ceratosaurios no Abelisauridae y los tetanuros (Fig. 10.10).

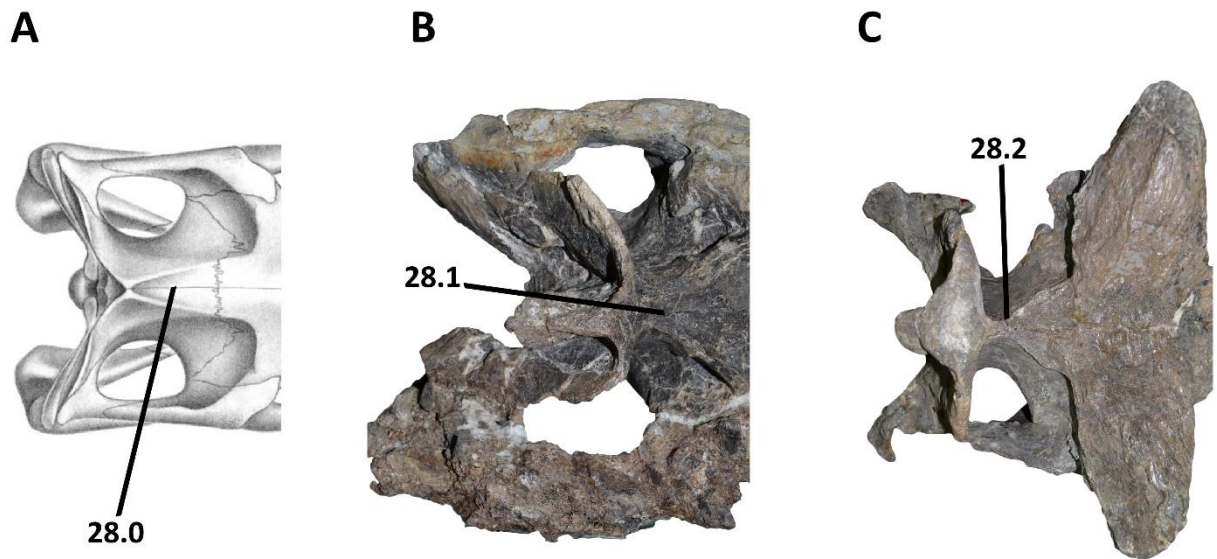


Figura 10.10. Representación de los tres diferentes estados para el carácter 28. (A) *Herrerasaurus ischigualastensis* (modificado de Sereno y Novas, 1993), (B) *Eoabelisaurus mefi* MPEF PV 3990, (C) *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 29- “Tamaño y elevación de la cresta nugal y las alas del parietal: moderado (0); alto y expandido (1)”. Se cambió a: “Tamaño y elevación de la cresta nugal y las alas del parietal: moderado (0); alto y levemente expandido dorsalmente a la tabla frontoparietal (1); o alto y considerablemente expandido dorsalmente la tabla frontoparietal (2)”. Ese carácter se modificó según Filippi et al. (2016), dado que en Abelisauridae se puede observar una elevación más o menos desarrollada dependiendo del taxón (Fig. 10.11).

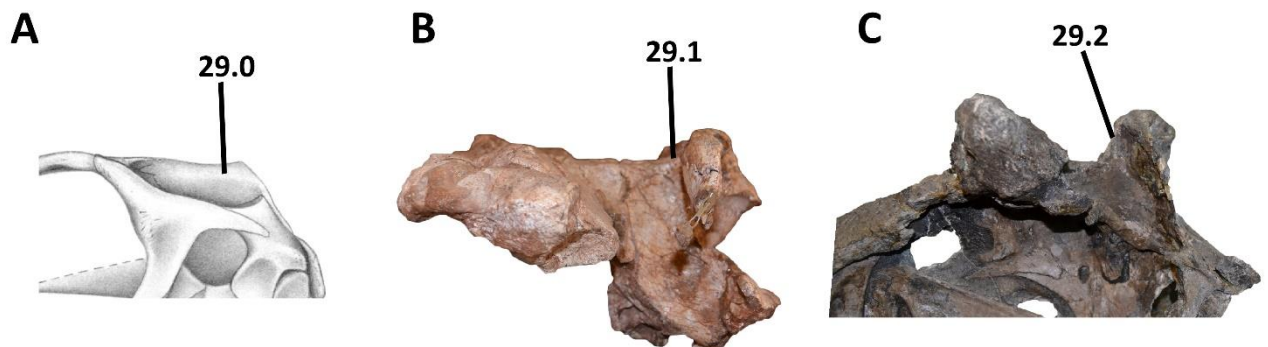


Figura 10.11. Representación de los tres diferentes estados para el carácter 29. (A) *Herrerasaurus ischigualastensis* (modificado de Sereno y Novas, 1993), (B) *Ekrixinatosaurus novasi* MUCPv 294 (imagen invertida), (C) *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 67- “Tamaño del surco dorsal en el cóndilo occipital: amplio (0); estrecho (1)”. Se cambió a “Tamaño del surco dorsal en el cóndilo occipital: estrecho (0); amplio (1)”. Se invirtieron los estados debido a que Rauhut y Carrano (2016) habían codificado al revés respecto a los dos estados del carácter.

Carácter 87- “Numero de dientes maxilares: más de 12 (0); 12 o menos (1)”. Se cambió a: “Número de dientes maxilares: más de 11 (0); 11 o menos (1)”. Ese carácter se modificó debido a que *Carnotaurus* presenta doce dientes maxilares, para diferenciarlo de algunos noasáuridos que presentan menos de 10 dientes (Fig. 10.12).

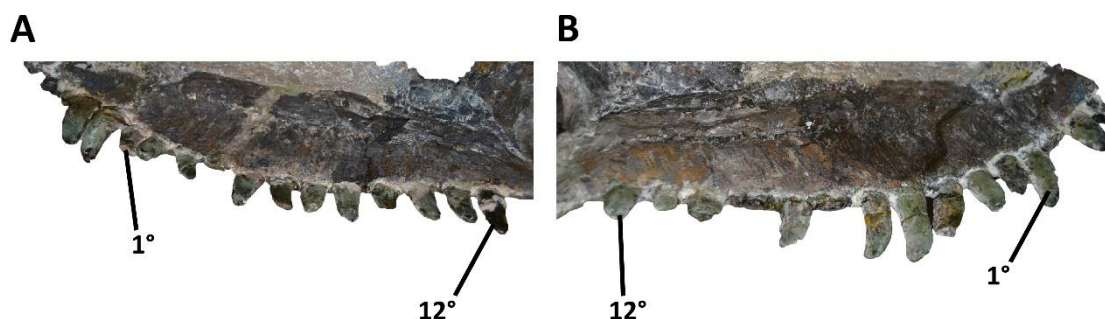


Figura 10.12. Vista ventromedial de los maxilares de *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894, mostrando los doce diente por cada hueso. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 124- “Forma de los procesos transversos de las vértebras dorsales en vista dorsal: rectangular (0); triangular (1)”. Se cambió a: “Forma de los procesos transversos de las vértebras dorsales medias y posteriores en vista dorsal: rectangular (0); triangular (1)”. Este carácter se modificó debido que en los abelisauroideos las vértebras anteriores

tienen el proceso transverso de forma rectangular, y empieza a ser más triangular desde la sexta vértebra dorsal aproximadamente (Fig. 10.13).

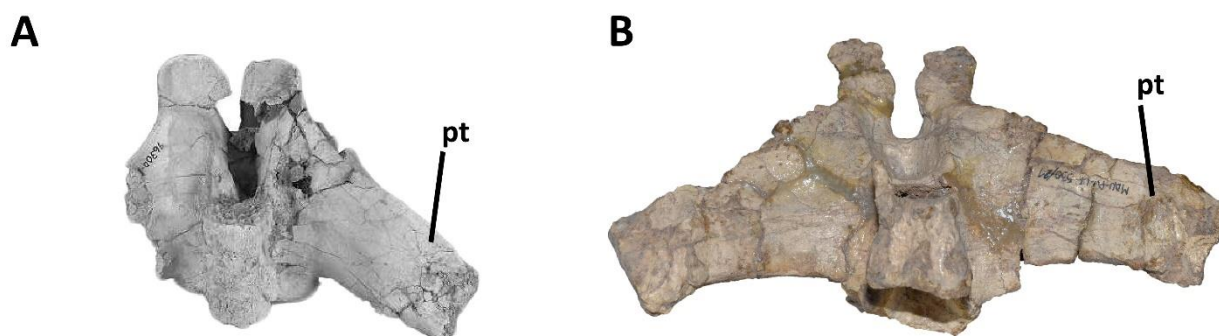


Figura 10.13. Vistas dorsales de la cuarta vértebra dorsal en (A) *Majungasaurus crenatissimus* (modificado de O'Connor, 2007), y (B) *Viavenator exxoni* MAU PV Li 530. Se puede apreciar un proceso transverso todavía rectangular. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 141- “Morfología distal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores a las vértebras caudales medias: ahusado (0); expandido posteriormente (1)”. Se cambió a: “Morfología distal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores a las vértebras caudales medias: ahusado (0); expandido posteriormente sin tener un verdadero proceso (1); expandido posteriormente presentando un proceso como el anterior (2)”. Este carácter se modificó debido a la diferencia que se observa dentro de los Brachyrostra. En *Viavenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, hay un desanchamiento de la parte posterolateral del proceso transverso, sin tener un verdadero proceso de forma como el anterior. Mientras que *Ekrixinatosaurus*, *Ilokelesia* y *Skorpiovenator* presentan un verdadero proceso posterior (Fig. 10.14).

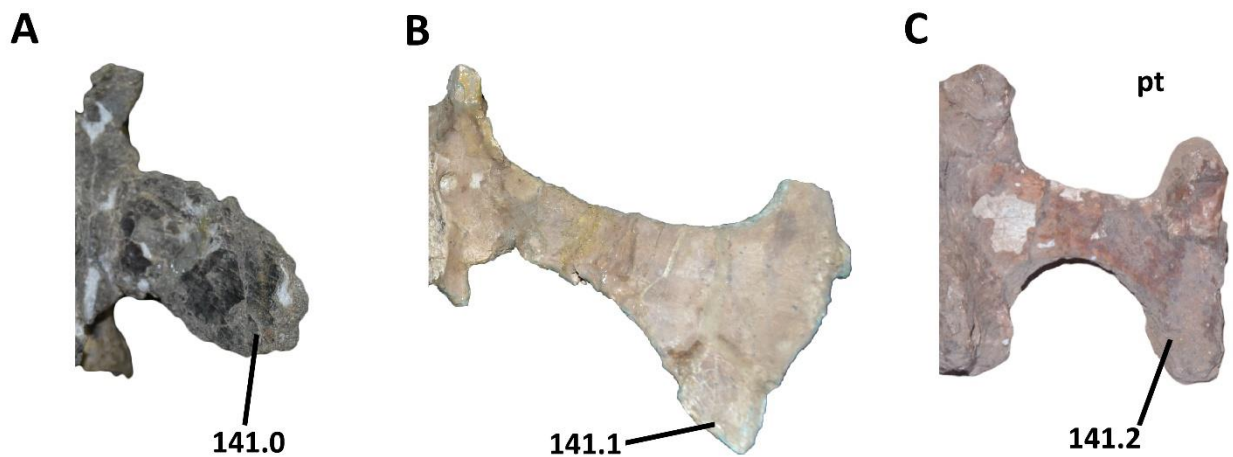


Figura 10.14. Representación de las tres diferentes morfologías que puede tener la parte posterior del proceso transverso en las vértebras caudales, carácter 141. Vistas dorsales de la novena vértebra caudal (A) de *Eoabelisaurus mefi* MPEF PV 3990, décimo primera vértebra caudal (B) de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236, y vértebra caudal posterior (C) de *Ekrixinatosaurus novasi* MUCPv 294. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 152- “Espacio entre el labio glenoideo y el proceso posteroventral del coracoides: cerrado, menos que mitad de la longitud de la cavidad glenoidea (0); amplio, más que mitad de la longitud de la cavidad glenoidea (1)”. Se cambió a: “Espacio entre el labio glenoideo y el proceso posteroventral del coracoides: amplio, más que mitad de la longitud de la cavidad glenoidea (0); cerrado, menos que mitad de la longitud de la cavidad glenoidea (1)”. Se invirtieron los estados debido a que Rauhut y Carrano (2016), habían codificado de manera opuesta respecto a los dos estados del carácter.

Carácter 163- “Longitud del radio: más que la mitad de la longitud del húmero (0); igual a o menos de la mitad de la longitud del húmero (1). Se cambió a: “Longitud del radio: más de la mitad de la longitud del húmero (0); entre la mitad y un tercio de la longitud del húmero (1); o menos de un tercio de la longitud del húmero (2)”. Este

carácter se modificó para resaltar la condición de disminución del tamaño del radio (y ulna) con respecto a otros ceratosaurios. De hecho, la reducción del miembro anterior en los ceratosaurios afecta tanto el estilopodio como el zeugopodio y autopodio. *Eoabelisaurus* y *Limusaurus* presentan una reducción del radio que se aproxima a ser la mitad de la longitud del húmero. En *Majungasaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* el radio es menos que un tercio de la longitud del húmero (Fig. 10.15).

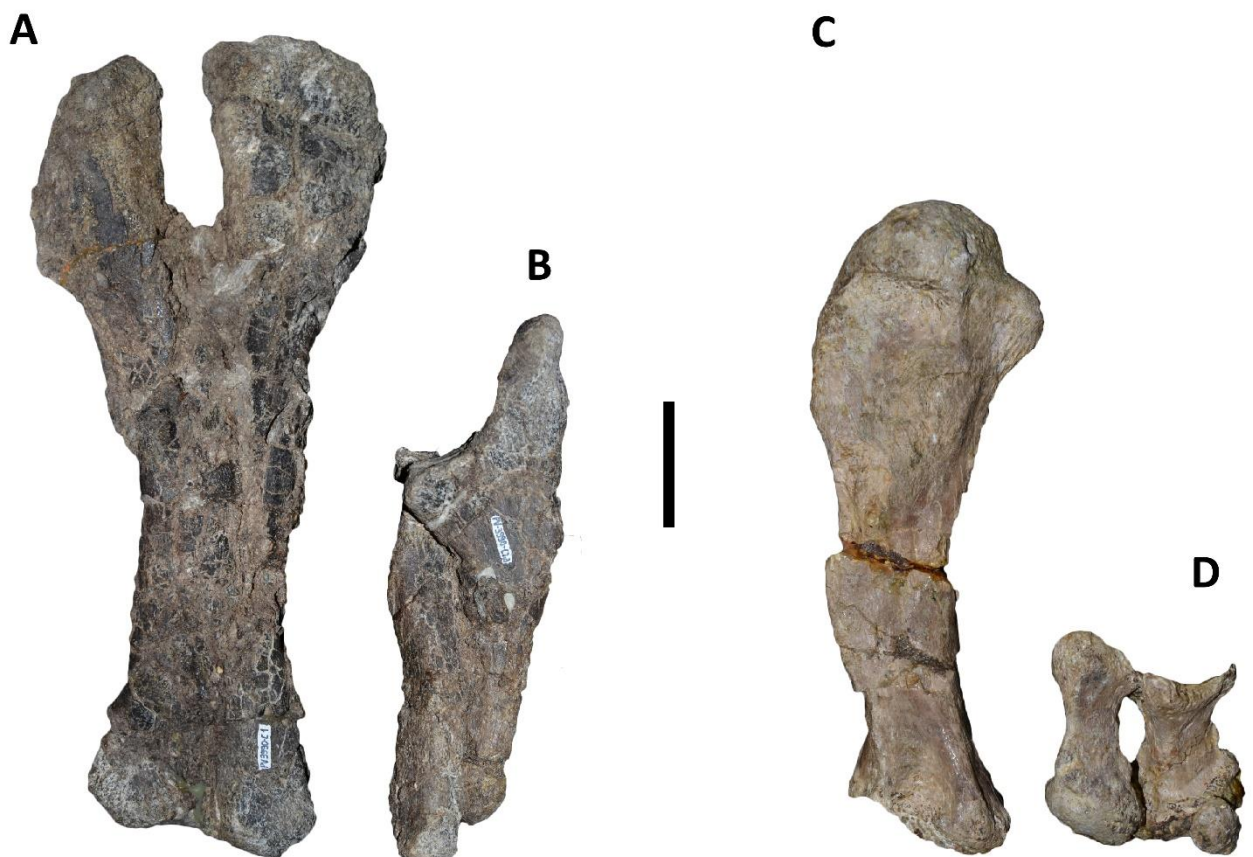


Figura 10.15. Diferencia entre la relación húmero/radio-ulna, carácter 163. Húmero y radio y ulna derecha de *Eoabelisaurus mefi* MPEF PV 3990 mostrando el estado 1 (A, B), y húmero, radio y ulna derecha de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 mostrando el estado 2 (C, D). Escala: 5 cm.

Carácter 168- “Margen pronunciado en el borde proximal de la fosa hiperextensora en el metacarpiano II y metacarpiano III: ausente (0); presente (1)”. Se cambió a: “Margen pronunciado en el borde proximal de la fosa hiperextensora en el metacarpiano II y

metacarpiano III: presente (0); ausente (1)”. Se invirtieron los estados dado que estaban codificados como presente en taxones como *Aucasaurus*, *Majungasaurus* y *Carnotaurus*, que no presentan este margen (Fig. 10.16).

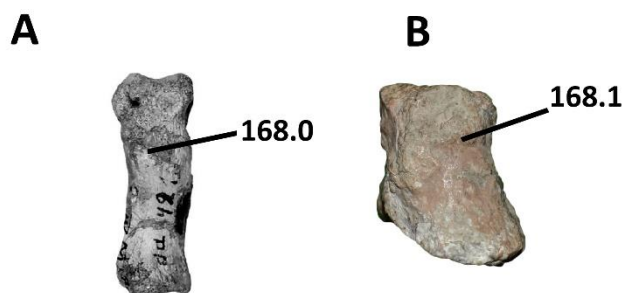


Figura 10.16. Diferentes morfologías del borde proximal de la fosa hiperextensora, carácter 168. Vista dorsal del metacarpiano II en (A) *Elaphrosaurus bambergi* (modificado de Rauhut y Carrano, 2016), y (B) *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 169- “Extremidad articular distal del metacarpiano III en vista dorsal: amplia, con dos cóndilos que son más o menos simétricos (0); amplia, cóndilo lateral se extiende más distalmente que el cóndilo medial (1); reducida en ancho, única superficie articular convexa (2)”. Se cambió a: “Extremidad articular distal del metacarpiano II en vista dorsal: amplia, con dos cóndilos que son más o menos simétricos (0); amplia, cóndilo lateral se extiende más distalmente que el cóndilo medial (1). Para este carácter no estaba codificado en ningún taxón con el estado “2”, motivo por el cual eliminó del análisis. También se cambió en la descripción del carácter de metacarpiano III a metacarpiano II. Este cambio es debido a que probablemente Rauhut y Carrano (2016) querían describir la condición que se observa en el metacarpiano II de algunos neoterópodos (e.g. *Dilophosaurus*, *Berberosaurus*, *Elaphrosaurus* y *Eoabelisaurus*).

Carácter 180- “Forma del margen posterior del proceso postacetabular ilíaco: convexo (0); ondulado (1)”. Se cambió a: “Forma del margen posterior del proceso postacetabular ilíaco: convexo (0); recto o levemente ondulado (1); o fuertemente ondulado (2)”. Este carácter se modificó tomando en consideración el carácter “345” de Filippi et al. (2016), dado que refleja mejor las diferencias que hay dentro de Abelisauridae (Fig. 10.17).

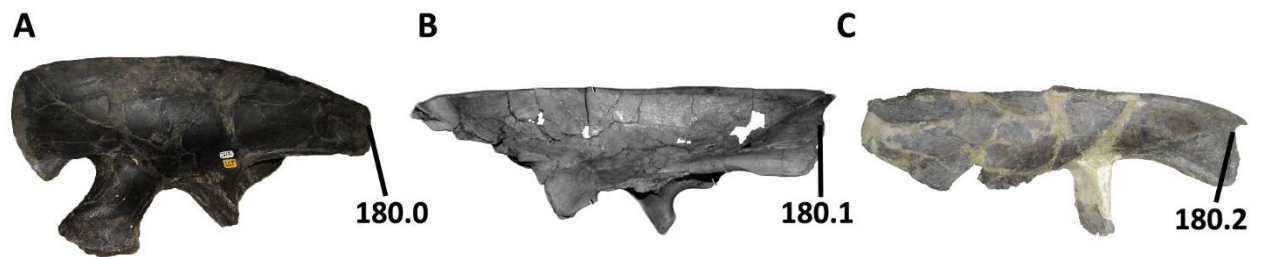


Figura 10.17. Representación de las tres distintas morfologías del borde posterior del ilion, carácter 180. Vista lateral de iliones de (A) *Allosaurus fragilis* UMNH PV 5410 (imagen concedida por cortesía de J. Canale), (B) *Masiakasaurus knopfleri* (modificada de Carano et al., 2011), y *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 191- “Morfología de la parte distal del isquion: redondeada, separada (0); expandida, con pie triangular (1)”. Se cambió a: “Morfología de la parte distal del isquion: redondeada, pie no fusionado (0); pie expandido de forma aproximadamente triangular y parcialmente fusionado (1); pie expandido y totalmente fusionado, de contorno pentagonal con borde posterior recto (2)”. Ese carácter fue modificado dado que en los abelisáuridos donde se conoce el pie isquiático (e.g. *Viavenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*), tiene un contorno de forma pentagonal (Fig. 10.18).

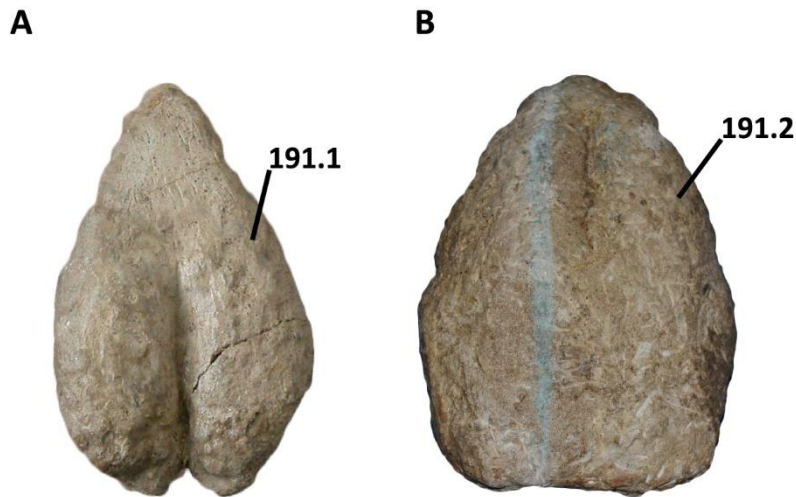


Figura 10.18. Representación de dos distintas morfologías de la superficie distal del pie isquiático, carácter 191. Vista distal de los pies isquiáticos de (A) *Elaphrosaurus bambergi* MB R 4960 (imagen concedida por cortesía de J. Canale), y (B) *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 196- “Morfología del anclaje muscular anterolateral en la parte proximal del fémur: repisa trocantérica continua (0); presencia de un trocánter anterior y de un tubérculo de anclaje (1)”. Se cambió a: “Morfología del anclaje muscular anterolateral en la parte proximal del fémur: repisa trocantérica continua, trocánter anterior ausente (0); presencia de un trocánter anterior apenas sobre elevado conectado con la repisa trocantérica (1); presencia de un trocánter anterior bien desarrollado proximalmente y repisa trocantérica todavía bien desarrollada (2); trocánter anterior bien desarrollado proximalmente separado de una repisa trocantérica reducida a una cicatriz (3). Esa modificación tiene en cuenta dos procesos, el desarrollo del trocánter anterior y a la vez la reducción de la repisa trocantérica. El desarrollo de un trocánter anterior bien proyectado proximalmente se observa en los ceratosaurios y tetanuros, llegando en estos últimos a alcanzar el borde proximal del fémur. Con ese desarrollo la repisa trocantérica se reduce a una leve marca. En los terópodos tempranos como *Herrerasaurus* (Novas,

1993) la repisa trocantérica es un evidente escalón, con el trocánter anterior casi inexistente. En los celofisoideos (e.g. *Coelophysis*) el trocánter anterior empieza a proyectarse proximalmente tipo cúspide. En los ceratosaurios tempranos (e.g. *Berberosaurus*, *Ceratosaurus*) el trocánter anterior es levemente más robusto y conectado con una repisa trocantérica todavía evidente. Se considera ese carácter como **ordenado** (Fig. 10.19).

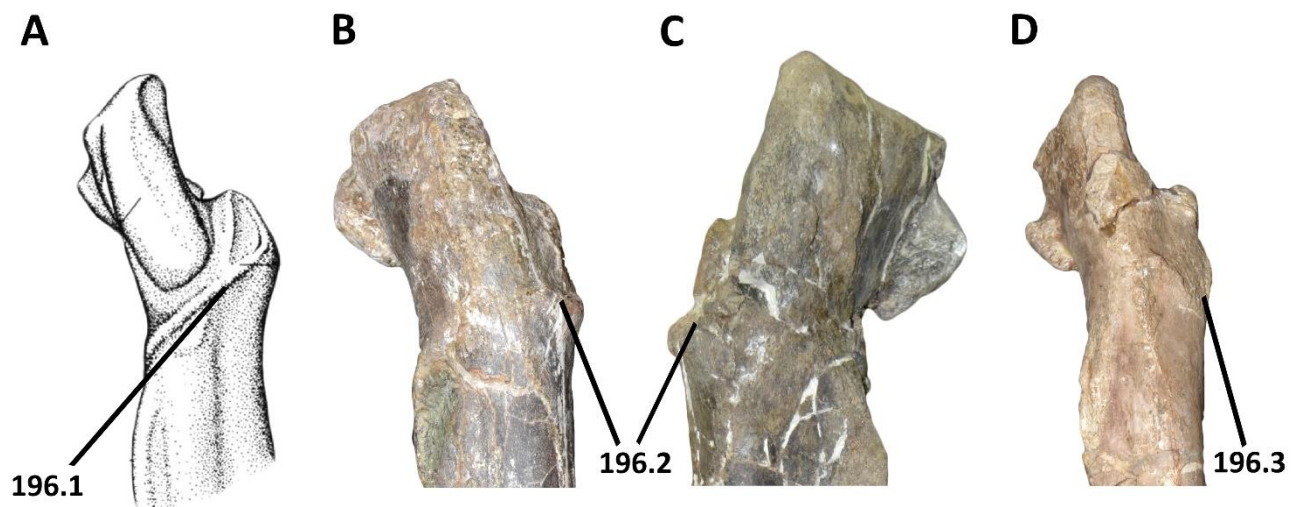


Figura 10.19. Diferente desarrollo del trocánter anterior, carácter 196. (A) “*Syntarsus*” *kayentakatae* (modificado de Rowe, 1989), (B) *Xenotarsosaurus bonapartei* UNPSJB PV 184, (C) *Eoabelisaurus mefi* MPEF PV 3990, y (D) *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 199- “Cresta cnemial: extremo distal subigual o más reducido en el ancho proximodistal respecto el resto de la cresta cnemial (0); extremo distal expandido proximodistalmente (1)”. Se cambió a: “Cresta cnemial: extremo distal subigual o más reducido en el ancho proximodistal respecto el resto de la cresta cnemial (0); extremo distal expandido proximodistalmente (1); extremo distal expandido proximodistalmente, formando un proceso dirigido distalmente (2)”. Se agregó el estado “2” para reflejar la morfología de algunos abelisáuridos (e.g. *Genusaurus*, *Aucasaurus*) en los cuales

además de tener una cresta cnemial que se mantiene rectangular anteriormente, presentan también un proceso en la esquina distal (Fig. 10.20).

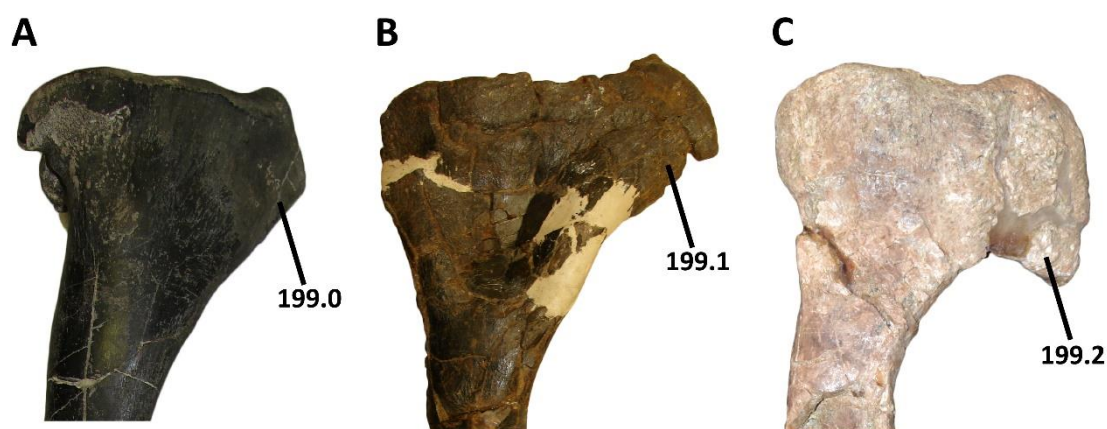


Figura 10.20. Diferentes morfologías del extremo anterior de la cresta cnemial de la tibia en vista medial, carácter 199. (A) *Allosaurus fragilis* UMNH PV 7928 (imagen concedida por cortesía de J. Canale), (B) *Ceratosaurus nasicornis* USNM 4735 (imagen concedida por cortesía de J. Canale), y (C) *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 202- “Superficie anterior del extremo distal de la tibia: con un marcado escalón, demarcando el borde el proceso ascendente del astrágalo (0); plano (1)”. Se cambió a: “Superficie anterior del extremo distal de la tibia: con un marcado escalón, dirigido oblicuamente con un ángulo de 30° o más (0); origen más proximal del escalón y dirigido casi transversalmente (1); plano sin ninguna cresta (2)”. Después de una revisión de varios abelisauroideos argentinos se ha considerado modificar ulteriormente este carácter. De hecho, se pueden observar por lo menos tres diferentes morfologías de la parte anterior del extremo distal de la tibia. La primera se observa en algunos terópodos no ceratosaurios (e.g. *Coelophysis*) y tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Torvosaurus*, *Tyrannosaurus*), donde una cresta está orientada oblicuamente, delimitando medialmente el proceso ascendente. En algunos abelisáuridos (e.g. *Xenotarsosaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*) el proceso ascendente está delimitado proximalmente por

una cresta casi horizontal. Varios abelisauroideos (e.g. *Velocisaurus*, *Elaphrosaurus*) no presentan ningún tipo de cresta (Fig. 10.21).

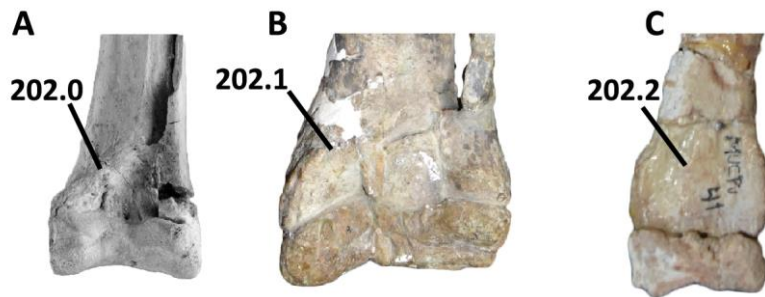


Figura 10.21. Diferentes morfologías del extremo distal de la tibia en vista anterior, carácter 202. (A) *Masiakasaurus knopfleri* (modificado de Carrano et al., 2002), (B) *Xenotarsosaurus bonapartei* UNPSJB PV 184 (imagen invertida), y (C) *Velocisaurus unicus* MUCPv 41. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

Carácter 212- “Ancho del vástago del metatarsiano II relativo al ancho del metatarsiano III y al ancho del metatarsiano IV: sub-igual (0); reducido (1)”. Se cambió a: “Ancho del vástago del metatarsiano II relativo al ancho del metatarsiano III y al ancho del metatarsiano IV: subigual (0); reducido (1); fuertemente reducido (2)”. Se agregó un estado adicional porque los abelisaúridos presentan una reducción respecto de otros terópodos. Esta reducción del metatarsiano II se vuelve extrema en los noasáuridos (Fig. 10.22).

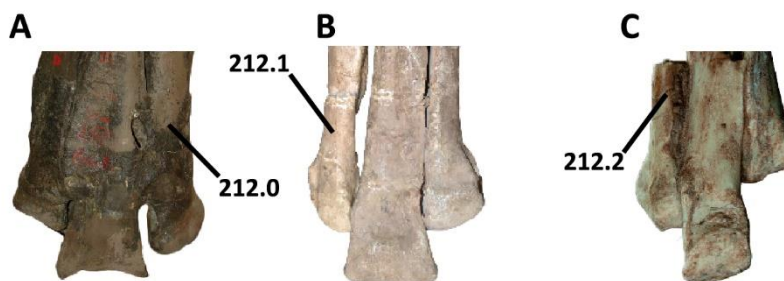


Figura 10.22. Distinta morfologías del metatarsiano IV, carácter 212. Vista anterior de (A) *Ceratosaurus nasicornis* UMNH 5278 (imagen concedida por cortesía de Juan Canale), (B) *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236, y (C) *Vespersaurus paranaensis* (modificado de Langer et al., 2019). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

2.3. Caracteres eliminados de la matriz de Langer et al. (2019)

Carácter 120 “Fosa accesoria en la superficie dorsal de los procesos transversos cervicales postaxiales: presente (0); ausente (1)”. Dicho carácter presenta un primer problema que se arrastra desde la matriz de Rauhut y Carano (2016), es decir la codificación invertida con respecto a las condiciones indicadas en el carácter. Además, la condición “1” solamente está presente en *Elaphrosaurus* y *Deltadromeus*. Al desactivar del análisis a *Deltadromeus*, el carácter pasaría a ser no informativo debido que constituiría como autapomorfía de *Elaphrosaurus*. El carácter-120 de la matriz original se reemplaza con el carácter-22 de Hendrickx et al. (2016) (ver abajo **Caracteres tomados de otros trabajos**).

2.4. Caracteres tomados de trabajos previos

Después de la revisión de varios trabajos publicados sobre distintos abelisauroideos, se han tomado en consideración para esta tesis distintos caracteres que se propusieron en distintos trabajos filogenéticos. A continuación se mencionan veintisiete (27) caracteres con una breve explicación de las bases para su elección. En algunos casos, se modificó la estructura original del carácter. Cada carácter, lleva adelante el número de cómo aparece en la lista de caracteres para el análisis filogenético de esta Tesis:

120-Cuadrado, cóndilos mandibulares, margen posterior en vista ventral: fuertemente biconvexo (0); poco biconvexo, más siendo una único borde convexo (1) (Hendrickx et

al., 2016). En algunos abelisauroides (e.g. *Masiakasaurus*, *Ilokelesia*, *Aucasaurus*) el borde posterior de los cóndilos mandibulares se presenta convexo, diferente de otras formas como *Ceratosaurus* o *Allosaurus* que presenta un borde en forma de “W”.

223-Maxilar, fenestra promaxilar: ausente (0); presente pero como una fosa sin traspasar la lámina medial de la fosa antorbital (1); presente visible lateralmente (2); presente pero ocultada lateralmente por una lámina de hueso (3) (Filippi et al., 2016). La neumaticidad anterior va aumentando a lo largo de la filogenia de Theropoda, y eso se observa también en el maxilar, donde formas tempranas como *Coelophysis* no presentan fenestras en la fosa antorbital. Una fosa promaxilar que no atraviesa la pared medial es visible en *Dilophosaurus*, *Masiakasaurus*, *Noasaurus* y *Ceratosaurus*. Los abelisáuridos presentan una fenestra promaxilar que en algunos casos no es visible lateralmente como en *Majungasaurus* y el *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247.

224-Maxilar, cuerpo principal del maxilar: decrece en profundidad posteriormente con un ángulo igual o mayor a 20° (0); decrece levemente con un ángulo entre 10° y 20° (1); inferior al 10°, la profundidad queda constante, el borde ventral y dorsal quedan paralelo entre sí hasta la zona de contacto con el yugal (2) (Filippi et al., 2016). En todos los terópodos el cuerpo del maxilar se va estrechando rápidamente posteriormente, teniendo una forma triangular en vista lateromedial. En algunos abelisáuridos como *Rugops*, *Majungasaurus* y *Aucasaurus*, esta disminución posterior es menos evidente, en el resto de los abelisáuridos donde se conoce el maxilar tiene una forma rectangular.

226-Cuadrado, proceso puntiagudo en la superficie posterior del cuerpo del cuadrado: ausente (0); presente (1) (Hendrickx et al., 2014). En varios terópodos el cuerpo del cuadrado presenta un foramen (Hendrickx et al., 2015) en vista posterior, sin embargo los ceratosaurios no presentan esa abertura. *Ilokelesia* y *Aucasaurus*, se distinguen por la presencia de un proceso puntiagudo posicionado en esa zona.

231-Lacrimal, longitud rama anterior: presente y bien desarrollada, larga como o más larga que la mitad de la rama ventral (0); reducida, más corta que la mitad de la rama ventral (1); o ausente (2) (Filippi et al., 2016). En Ceratosauria se observa una reducción de la rama anterior del lacrimal. Dicha reducción es extrema en *Carnotaurus* y *Aucasaurus* donde desaparece completamente.

232-Lacrimal, rama posterior: anteroposteriormente reducida o ausente (0); anteroposteriormente alargada, más larga que la rama anterior (1) (Filippi et al., 2016). En Abelisauridae se observa una reducción de la rama anterior del lacrimal, sin embargo, se observa un aumento rostoposterior de la rama posterior invirtiendo la morfología que se observa en algunos tetanuros como *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Torvosaurus* o *Tyrannosaurus*.

233-Postorbital, contacto de la rama ventral con el yugal: extenso, igual o más del 30 % del alto del orbita (0); reducido, menos del 30 % del alto de la órbita (1) (modificado de Filippi et al., 2016). Este carácter se modificó respecto al de Filippi et al. (2016) para resaltar la condición observada en algunos abelisáuridos, donde el contacto entre postorbital y yugal es muy reducido. Probablemente, la misma condición observada en

Abelisauridae esté presente también en los carcarodontosáuridos (Coria y Salgado, 1995; Fig. 1).

234-Frontal, ornamentación de la superficie: ausente (0); o presente, con la presencia de pequeñas ornamentaciones y protuberancias de diferente tamaño separadas por una red de pequeños surcos (1) (Paulina Carabajal, 2011; Canale, et al., 2015). Si bien la particular ornamentación de los huesos del rostro es una característica de Abelisauridae, dentro de ese grupo varios taxones (e.g. *Abelisaurus*, *Viavenator*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*) muestra una ornamentación extrema también de los frontales.

235-Fenestra supratemporal, forma: alargada anteroposteriormente (0); o anteroposteriormente reducida (1) (Canale et al., 2009). Los terópodos tempranos como *Coelophysis* y *Herrerasaurus*, presentan una fenestra supratemporal mucho más larga anteroposteriormente que ancha transversalmente, esa condición se observa también en algunos ceratosaurios como *Ceratosaurus* y *Eoabelisaurus*. Los abelisáuridos presentan una reducción anteroposterior de la fenestra supratemporal, probablemente debido también a la reducción en el mismo sentido del cráneo.

236-Parietal, cresta nugal, orientación de las alas parietales: cóncava posteriormente con las alas dirigidas posterolateralmente (0); recta con las alas dirigidas lateralmente (1) (modificado de Filippi et al., 2016). Los terópodos tempranos como *Herrerasaurus* y *Coelophysis* presentan las alas de la cresta nugal dirigidas posteriormente, así como algunos tetanuros (e.g. *Cryolophosaurus*, *Allosaurus*, *Sinraptor*) o algunos celurosaurios (e.g. *Daspletosaurus*, *Gorgosaurus*; Dalman y Lucas, 2018; Fig. 6). Algunas veces, las mismas alas presentan una fuerte concavidad posterior, como en

Eoabelisaurus. Los abelisáuridos presentan las alas rectas y dirigidas lateralmente. No se conoce la condición en los noasáuridos.

245-Vértebras dorsales medias y posteriores, altura de la espina neural respecto al cuerpo vertebral: reducida, alto igual o inferior al alto del cuerpo (0); igual al doble o más del alto del cuerpo vertebral (1) (modificado de Filippi et al., 2016). En Abelisauroidea se observa una reducción de la espina neural en las vértebras dorsales sobre todo medias y posteriores. *Eoabelisaurus*, contrariamente, muestra un hiper desarrollo dorsoventral de la espina neural en la parte media y posterior de la secuencia dorsal. Por ende, se modificó dicho carácter sacando el estado “2” (más de dos veces el alto del cuerpo vertebral) de la estructura original por dos motivos: 1) porque en Ceratosauria solamente se observan estas dos condiciones; 2) en el trabajo de Filippi et al. (2016) ningún taxón se codificó con el estado “2”.

247-Vértebras caudales anteriores, orientación de los procesos transversos: inclinados ventralmente o lateralmente (0); o levemente dorsolateralmente (0 a ~20°) (1); bien dorsalmente (~30°) (2); o fuertemente dorsalmente (~40° o más) (3) (Canale et al., 2009). Todos los terópodos no ceratosaurios presentan un proceso transversal de las vértebras caudales anteriores dirigido lateralmente. En Ceratosauria hay una gradual inclinación dorsal de los procesos transversos en las vértebras caudales anteriores, que llega a tener en *Aucasaurus* y *Carnotaurus* un ángulo de más de 45°.

249-Vértebras caudales anteriores, cresta ventrodorsal en el extremo lateral de los procesos transversos: ausente (0); presente (1) (Filippi et al., 2016). Además de la morfología peculiar de los procesos transversos observada en los Brachyrostra, los

abelisáuridos perteneciente a este grupo también desarrollan una cresta anteroposteriormente dirigida, en la parte ventral del proceso transversal y lateralmente a la lámina centrodiapofiseal anterior.

251-Vértebra caudales anteriores y medias, borde lateral del proceso transversal: cóncavo o recto (0); fuertemente convexo (1) (Canale et al., 2009). Los terópodos en general presentan el borde lateral del proceso transversal recto o levemente cóncavo (e.g. *Ilokelesia*), algunos abelisáuridos (e.g. *Viavenator*, *Carnotaurus*, *Aucasaurus*, *Abelisauridae* indet. MACN-Pv-RN 1012) presentan un borde fuertemente convexo, que con el importante desarrollo del proceso anterior determina un contorno lateral sinusoide.

252-Escápula, concavidad debida al marcado desarrollo de tubérculo para el anclaje del *M. triceps brachii caput scapulare*: ausente (0); presente (1) (modificado de Filippi et al., 2016). Pese a una extrema reducción de los miembros anteriores en los abelisáuridos más profundamente anidados, algunos músculos siguen teniendo probablemente un fuerte desarrollo. De hecho eso se refleja en un tubérculo hipertrofiado para el *M. triceps brachii caput scapulare*, que crea una evidente concavidad entre dicho tubérculo y la cavidad glenoidea.

253-Húmero, cabeza humeral: tuberosidad interna separada de la cabeza humeral por un profundo surco (0); superficie articular proximal continua con la tuberosidad interna (1); discontinuo, presencia de un ángulo entre la cabeza femoral y la tuberosidad interna (2) (Gianechini et al., 2015). Pese a la morfología de la tuberosidad interna, esta última en Theropoda es continua con la cabeza humeral. En *Herrerasaurus*, *Ceratosaurus*,

algunos abelisáuridos y en los espinosáuridos (de forma más leve; Charig y Milner, 1997) entre la cabeza humeral y la tuberosidad interna hay un escalón. Sin embargo, en *Herrerasaurus* se observa una condición autapomórfica con un profundo surco que separa la cabeza humeral de una tuberosidad interna proyectada proximalmente.

254-Radio, proceso óseo anterolateral en la diáfisis: ausente (0); presente (1) (Canale et al., 2009; Tortosa et al., 2013; Filippi et al., 2016). Coria et al. (2002) destacan la presencia de una marcada rugosidad en la superficie anterolateral de la diáfisis del radio de *Aucasaurus*, probablemente debido al anclaje de alguna estructura blanda. Dicho proceso también se puede observar en *Eoabelisaurus* y *Carnotaurus*.

255-Ulna, desarrollo del proceso olecraneano: bien desarrollado que se eleva proximalmente (0); ausente o poco desarrollado (1) (modificado de Wang et al., 2017). El proceso olecraneano a lo largo de Theropoda parece presentar una reducción por lo menos en Ceratosauria y Pennaraptora. Ese carácter se modificó para poder reflejar las dos morfologías presentes en Ceratosauria.

259-Ilion, orientación del borde ventral de la repisa *brevis* lateral: orientado fuertemente posteroventralmente (0); o horizontal o levemente dirigida posteroventralmente (1); o dirigido anteroventralmente (2) (Canale et al., 2009; modificado de Filippi et al., 2016). La hoja postacetabular en los terópodos tempranos y los tetanuros tiene una forma trapezoidal con la base menor posicionada en correspondencia del borde posterior. En los ceratosaurios la hoja postacetabular pasa a ser más rectangular, y en los abelisauroideos pasa a ser trapezoidal pero esta vez con el borde posterior siendo la base mayor.

260-Pubis, desarrollo anteroposterior del pie púbico: ausente o muy poco desarrollado (0); desarrollado con un largo anteroposterior entre un tercio y la mitad de la longitud del vástago del pubis medido distalmente al proceso isquiático (1); extremadamente desarrollado con una longitud anteroposterior superior a la mitad de la longitud proximodistal del vástago del pubis (2) (Rauhut, 2003; modificado de Filippi et al., 2016). El desarrollo del pie púbico dentro de Theropoda tiene un escenario complejo. *Herrerasaurus* (aunque con algunas diferencias) y *Limusaurus* presentan una condición observada en los tetanuros no celurosaurios y en los tyrannosauroides, es decir un pie púbico extremadamente desarrollado. Otros terópodos no tetanuros como *Coelophysis* y *Eoabelisaurus* y las aves más profundamente anidadas, no presentan un verdadero pie púbico. Los abelisauroides y los maniraptoriformes presentan un discreto desarrollo del pie púbico, los primeros con una proyección anterior y posterior, mientras que los segundos solamente posterior. Se cambiaron algunas codificaciones de Filippi et al. (2016).

262-Fémur, cresta infrapopliteal que conecta el cóndilo tibial con la cresta tibiofibular: ausente (0); presente (1) (Tykosky y Rowe, 2004; Allain et al., 2007; Tortosa et al., 2013; modificado de Filippi et al., 2016). Diferentes neoterópodos presentan una cresta que une transversalmente el cóndilo tibial con la cresta tibiofibularis. Esta estructura parece no estar presente en ningún noasáurido o tetanuro (Wang et al., 2017).

265-Astrágalo-calcáneo, morfología proceso ascendente: triangular (0); rectangular, con los bordes lateral y medial paralelos (1); o trapezoidal con el borde medial inclinado (2) (Canale et al., 2009; modificado de Filippi et al., 2016). A pesar del tamaño, el

proceso ascendente en Theropoda se muestra bajo una forma triangular (e.g. *Coelophysis*, *Ceratosaurus*, *Sinraptor*), rectangular (algunos abelisauroideos) o una forma más trapezoidal (algunos abelisauroideo como *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*, Brougham et al., 2020; o celurosaurios, Samathi et al., 2019).

267-Metatarsiano III, sección transversal en la mitad de la diáfisis: circular o rectangular (0); o de forma trapezoidal siendo la superficie posterior menos ancha mediolateralmente que la anterior (1) (Carrano et al., 2012). La presencia de un metatarsiano III que se acuña posteriormente, fue considerado por Carrano et al. (2012) como un carácter de Avetheropoda. Sin embargo, la misma morfología se pudo observar en varios abelisauroideos.

269-Metatarsiano III, forma del extremo proximal: no se expande posteriormente por detrás de los metatarsiano II y IV (0); se expande transversalmente posteriormente, creando un contorno a “T” (1); o se expande transversalmente tanto anteriormente como posteriormente, creando un contorno en forma de reloj de arena (2) (Farke y Sertich, 2013; modificado de Filippi et al., 2016). La expansión de la superficie proximal del metatarsiano III respecto los metatarsianos II y IV fue mencionada como la condición “antarctometatarsiana” por Holtz (ver Carrano et al., 2002; Carrano y Sampson, 2008). Dicha característica reflejaría una condición opuesta a la arctometatarsiana de los celurosaurios (Holtz, 1994a). Sin embargo, se observa una morfología a “T” en algunos neoterópodos no Abelisauridae, y una morfología a reloj de arena en algunos abelisáuridos.

272-Metatarsiano IV, extremo distal: subparalelo o divergente en su extremidad distal al eje mayor del metatarsiano III (0); o divergente desde casi la mitad de la diáfisis (1) (Canale et al., 2009). El eje mayor del metatarsiano IV parece tener dos diferentes orientaciones en Theropoda: subrecto, siguiendo casi paralelamente el metatarsiano III y estando en contacto con ese último en casi toda su longitud; o desviando lateralmente en su tercio distal. La primera condición se puede observar en los terópodos tempranos, algunos abelisáuridos y Coelurosauria. A diferencia, la segunda condición se observa en *Dilophosaurus*, algunos abelisáuridos, y en los tetanuros no Coelurosauria (ver también Holtz, 1994a).

273-Metatarsiano IV, ancho de la superficie articular distal: aproximadamente igual (0); o menos que el 50% del ancho distal de los metatarsianos II y III (1) (Filippi et al., 2016). En los noasáuridos, en los taxones donde se conoce el metatarsiano IV, se observa una extrema reducción transversal de la superficie articular distal.

277-Supraoccipital, dos forámenes para la vena cerebral media que se sitúan cerca de la línea mediana, lateralmente a cada lado de la cresta supraoccipital: ausente (0); presente (1) (Filippi et al., 2016). Si bien este carácter fue propuesto solamente para *Majungasaurus* y *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), se observa también en *Aucasaurus*.

2.5. Caracteres nuevos propuestos para esta Tesis Doctoral

Durante la revisión de distintos abelisauroideos de Argentina se han podido detectar distintos rasgos morfológicos que presentan cierta variabilidad dentro del grupo. Para

identificar estas diferencias se han creado 31 caracteres nuevos. Cada carácter está precedido por el número con la cual se encuentra en la lista de caracteres para del análisis filogenético. Además, se provee una explicación debajo de cada carácter que justifica su creación:

221- Vértebras dorsales, longitud anteroposterior de la superficie articular de las prezigapófisis en las vértebras dorsales posteriores: anteroposteriormente más larga que ancha (0); longitud anteroposterior igual que el ancho mediolateral o inferior (1). La faceta articular de las prezigapófisis dentro de Theropoda presenta un contorno rectangular o cuadrangular. Sin embargo, en *Herrerasaurus* y algunos abelisauroideos la faceta articular es mucho más larga anteroposteriormente que ancha transversalmente (modificado de Baiano et al., 2020a) (Fig. 10.23).

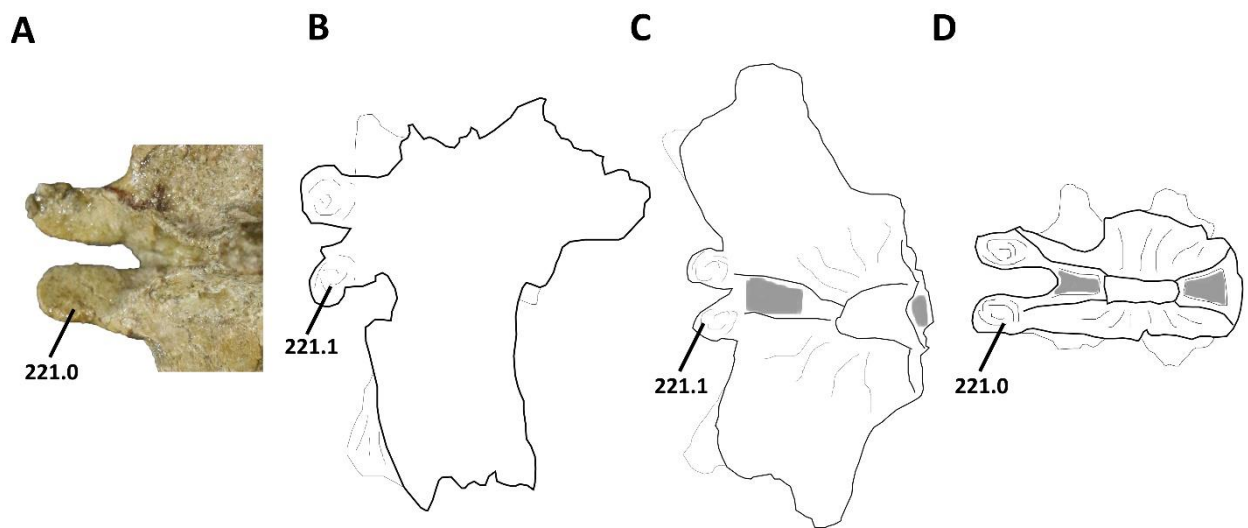


Figura 10.23. Carácter 221. Estado “0” para *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-36 (A) y *Masiakasaurus knopfleri* (modificada de Carrano et al., 2002) (D). Mientras que el estado “1” está representado por *Ilokelesia aguadagrandensis* MCF-PVPH-35 (B) y *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (C). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

222-Vértebrales dorsales medias y posteriores, proceso ventral a las prezigapófisis: ausente (0); presente, con mayor extensión dorsoventral del hipantro (1). Algunos abelisauroideos (e.g. *Masiaksaurus*, *Huinculsaurus*, *Ilokelesia*) presentan un desarrollado proceso ventral a la faceta articular de la prezigapófisis, dando un contorno rectangular o cuadradrangular en vista lateral y aumentando la extensión dorsoventral del hipantro (modificado de Baiano et al., 2020a) (Fig. 10.24).

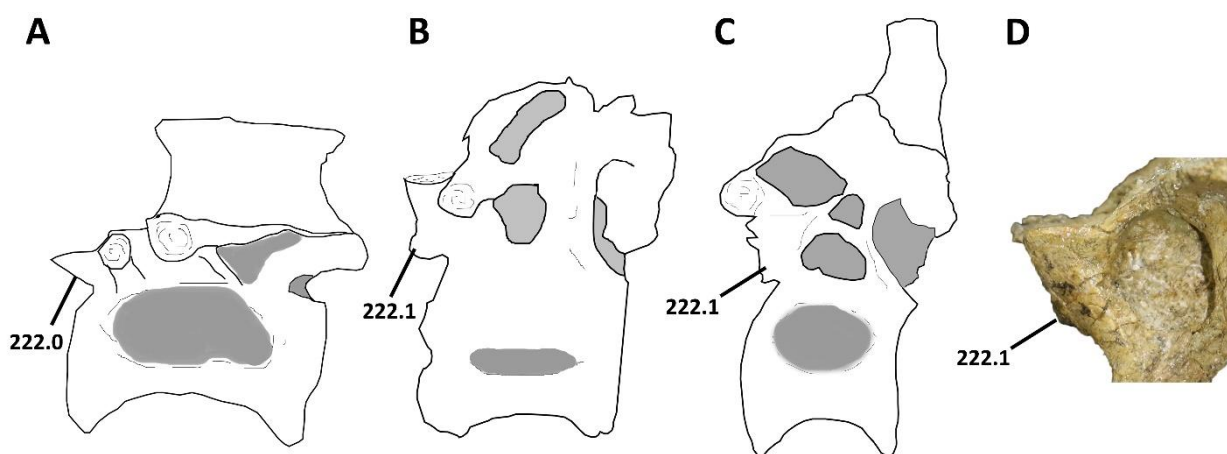


Figura 10.24. Carácter 222. La condición “0” se puede observar en *Elaphrosaurus bambergi* (A) (modificado de Rauhut y Carrano, 2016); mientras que la condición “1” se observa en *Ilokelesia aguadagrandensis* MCF-PVPH-35 (B), *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (C) y *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-36 (D). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

225-Cuadrado, rama para el cuadradoyugal: ausente, el borde lateral está posicionado medialmente al cóndilo lateral o casi en línea con este último (0); se proyecta más lateralmente que el cóndilo lateral (1). La superficie lateral que contacta el cuadradoyugal en la mayoría de los terópodos es cóncava o levemente cóncava y ubicada medialmente respecto el extremo lateral del cóndilo lateral del cuadrado. En algunos abelisaúridos como *Aucasaurus*, *Ilokelesia*, *Skorpiovenator*, *Majungasaurus* y

Carnotaurus se forma un ala que se proyecta lateralmente al mismo cóndilo lateral (Sampson y Witmer, 2007; Hendrickx et al., 2015) (Fig. 10.25).

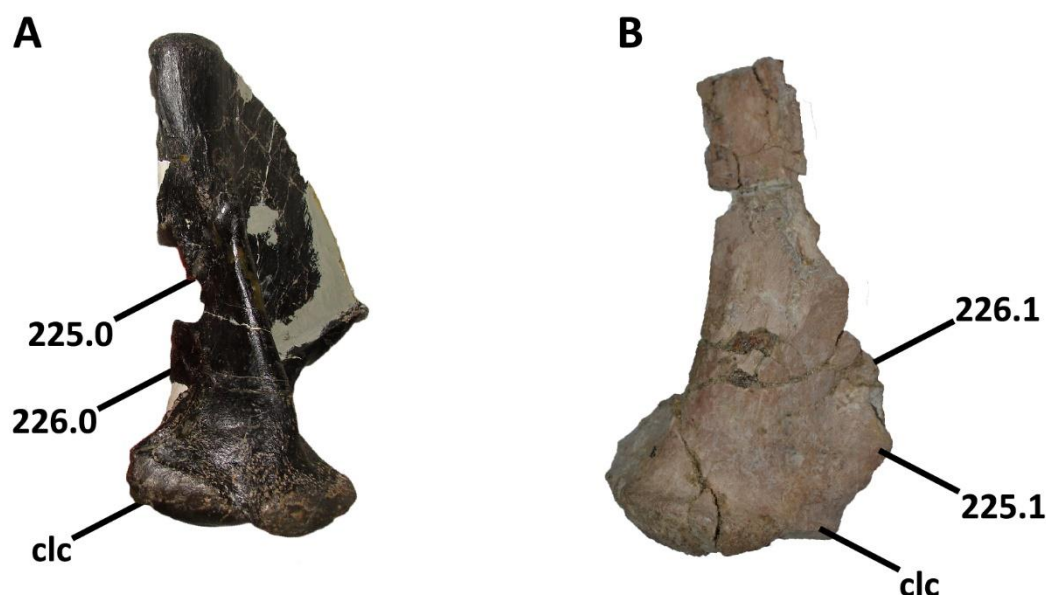


Figura 10.25. Caracteres 225 y 226. El diferente desarrollo del ala para el cuadradoyugal está representada por un cuadrado izquierdo de *Allosaurus fragilis* UMNH PV 9569 (A) en vista posterior (imagen concedida por cortesía de J. Canale) que muestra el estado “0”; mientras que el estado “1” se observa en el cuadrado de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (B) en vista posterior. En los mismos se puede observar la ausencia “0”/presencia “1” de un proceso puntiagudo en el borde lateral de cuadrado (carácter 226). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

227-Cuadrado, superficie articular: desarrollada principalmente ventralmente (0); se extiende posteriormente y sobre todo se extiende ampliamente anteriormente (1). El desarrollo de la superficie articular del cuadrado con la mandíbula en los terópodos es variado dentro de Theropoda (Hendrickx et al. 2015). Sin embargo, parece que en los abelisáuridos, por lo menos en los cuales se preservó el cuadrado, la superficie articular se extiende ampliamente tanto anteriormente como posteriormente (Sampson y Witmer, 2007). Probablemente, eso determinaba un mayor ángulo de rotación de la articulación

craneomandibular, y por lo tanto una mayor abertura de la boca (Fig. 10.26). Cabe destacar que Hendrickx et al. (2014) crean dos caracteres (28 y 31) tomando en cuenta el desarrollo de la superficie articular del cóndilo medial y del lateral en vista posterior. Aquí, se tiene en cuenta tanto en la parte anterior como posterior de ambos cóndilos.

228-Cuadrado, superficie articular, cóndilo medial en vista anterior: levemente convexo con escaso desarrollo dorsal (0); superficie articular termina dorsalmente con un proceso (1). Como ya fuera mencionado en el carácter anterior, los abelisáuridos muestran un mayor desarrollo de la superficie articular ventral del cuadrado. Además, algunos abelisáuridos como *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, *Ilokelesia*, *Carnotaurus* y *Majungasaurus*, el cóndilo medial termina dorsalmente con un marcado proceso (Fig. 10.26). *Allosaurus* también presenta una leve proyección, pero no tan marcada como en los abelisáuridos.

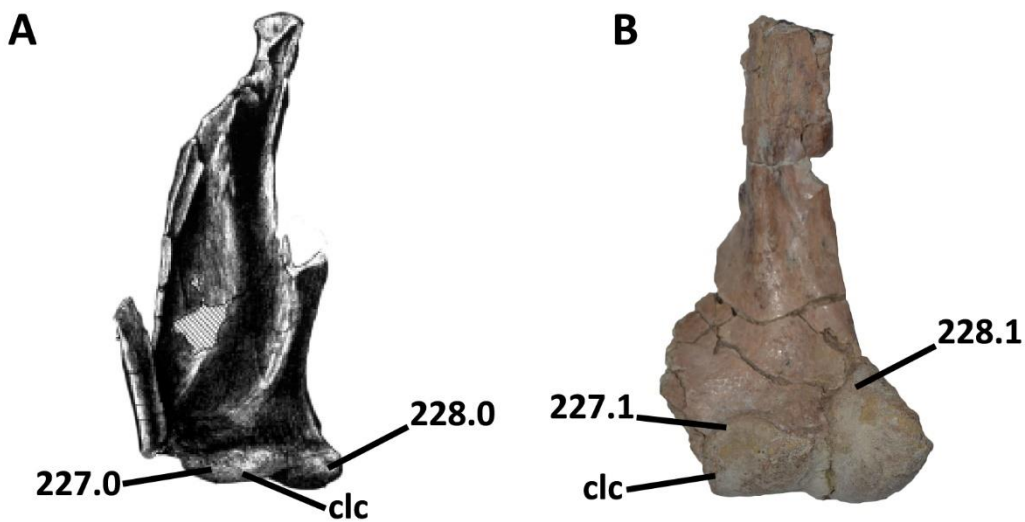


Figura 10.26. Caracteres 227 y 228. Se pueden observar las dos condiciones sobre el desarrollo de la superficie articular mandibular del cuadrado (carácter 227) y del desarrollo dorsal del cóndilo mandibular medial del cuadrado (carácter 228). (A) *Ceratosaurus dentisulcatus*, cuadrado derecho en vista anterior (modificado de Madsen y Welles, 2000); (B) *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236, cuadrado derecho en vista anterior. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

229-Cuadrado, superficie articular en vista posterior: el cóndilo lateral forma por lo menos el 40% de la superficie total (0); cóndilo lateral muy reducido, forma menos del 30% de la superficie total (1). En los terópodos el cóndilo lateral en vista posterior tiene una proporción de participación en la superficie articular igual o levemente menor que el medial (Hendrickx et al., 2015, 2016). En algunos casos tiene más participación que el cóndilo medial (Hendrickx et al., 2016). En *Ilokelesia*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* el cóndilo lateral tiene una participación muy escasa resultando casi completamente compuesta por el cóndilo medial (Fig. 10.27). Este carácter es diferente del carácter-23 de Hendrickx et al. (2014), que toman esta proporción entre los dos cóndilos en vista ventral. En dicho trabajo, la menor participación del cóndilo lateral está codificada también en los noasáuridos. Con el carácter presentado aquí los noasáuridos están excluidos de la condición del estado 1, dado que la participación en la superficie articular es casi igual en ambos dos cóndilos.

230-Cuadrado, inclinación de cóndilo medial respecto al plano horizontal: más de 45° (0); menos de 45° (1). En Theropoda, ambos cóndilos mandibulares están inclinados medialmente. Sin embargo, la inclinación sobre todo del cóndilo medial en algunos abelisáuridos crea un ángulo más agudo respecto al eje horizontal (Fig. 10.27). Una variante de ese carácter fue incluida en el trabajo de Hendrickx et al. (2014; carácter 34), que toman en cuenta la inclinación del surco intercondilar. Aquí se toma de

referencia el cóndilo medial, primero porque el surco tiene un andamio curvo en algunos casos, dificultando estimar una correcta inclinación; segundo se pueden observar en Hendrickx et al. (2016; Fig. 12 y 13) la mayor inclinación de algunos abelisáuridos respecto tanto a otros ceratosaurios como a otro tetanuros (aunque la condición derivada parece tener una mayor distribución dentro de Tetanurae, sobre todo en algunos allosauroideos).

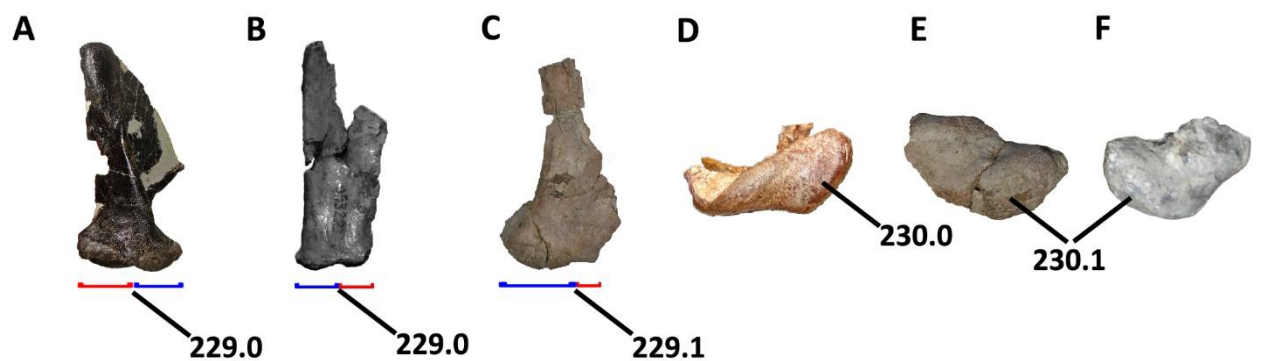


Figura 10.27. Caracteres 229 y 230. Representación de las diferentes condiciones del carácter 229 (A-C) y 230 (D-F). Vista posterior del cuadrado izquierdo de *Allosaurus fragilis* UMNH PV 9569 (A) (imagen concedida por cortesía de J. Canale), y del cuadrado derecho de *Masiakasaurus knopfleri* (B) (modificada de Carrano et al., 2011) y de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (C). La línea roja indica en ancho del cóndilo Vista ventral de los cuadratos de *Dilophosaurus wetherilli* (D) (modificada de Hendrickx et al., 2016), *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (E), y de *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (F). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

237-Cóndilo occipital, participación del exoccipital en la superficie articular: presente (0); ausente (1). En los terópodos (e.g. *Herrerasaurus*, *Eoabelisaurus*, *Masiakasaurus*, *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Tyrannosaurus*) el exoccipital se extiende dorsalmente y en parte lateralmente para participar en la superficie articular del cóndilo occipital. En algunos abelisáuridos, como *Abelisaurus*, *Ilokelesia*, *Majungasaurus*, *Viavenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* (excepto *Rajasaurus*), el exoccipital se limita a la parte dorsal y lateral del

cóndilo occipital, mientras que este último está formado únicamente por el basioccipital (ver también Sampson y Witmer, 2007; pag. 70) (Fig. 10.28).

238-Parabasiesfenoides, borde ventral del parabasiesfenoides en vista posterior: fuertemente sigmoideo, con los tubérculos basales muy separados (0); levemente sigmoideo (1). Tanto en terópodos tempranos (e.g. *Herrerasaurus*, *Zupaysaurus* o *Coelophysis*) como algunos tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Eustreptospondylus*, *Despletosaurus*, *Tyrannosaurus*) los tubérculos basales estas separados por un borde fuertemente cóncavo. En contraste, algunos abelisáuridos (excepto *Viavenator*) presentan un borde levemente cóncavo (Fig. 10.28). En ningún noasáurido se conoce esta región del cráneo.

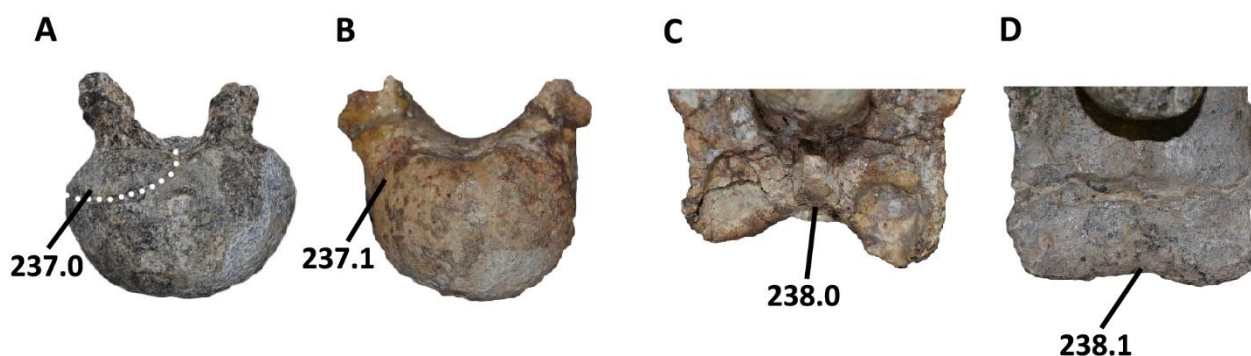


Figura 10.28. Caracteres 237 y 238. Representación de las diferentes condiciones del carácter 237 (A, B) y 238 (C-D). Vista posterior del cóndilo occipital de *Eoabelisaurus mefi* (MPEF PV 3990) (A), y de *Viavenator exxonii* MAU-PV-LI-530 (B). Vista posterior del basicráneo de *Viavenator exxonii* MAU-PV-LI-530 (C), y de *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (D). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

239-Surangular, morfología del proceso angular: poco desarrollado anteroposteriormente pero robusto, delimitando la mayoría de la veces una reducida fenestra mandibular externa (0); muy desarrollado, esbelto y puntiagudo, reduciendo la

participación del angular en una amplia fenestra mandibular externa (1). El proceso angular del surangular es reducido y robusto en *Coelophysis*, *Herrerasaurus*, *Allosaurus*, *Sinraptor* y *Tyrannosaurus*, mientras que un proceso angular muy desarrollado sobre la superficie dorsal del angular es visible en algunos abelisáuridos (Fig. 10.29). Dicha condición fue considerada por Sampson y Witmer (2007) como una autapomorfía de *Majungasaurus*. En *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011), el angular presenta una superficie de contacto reducida para el proceso angular del surangular, por ende se codificó como “0”.

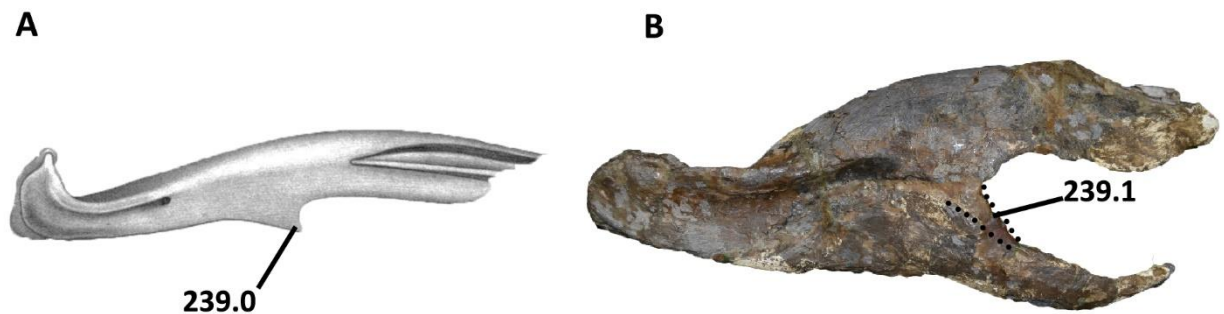


Figura 10.29. Carácter 239. Los diferentes estados del proceso angular del surangular. Surangular izquierdo en vista lateral (A) de *Herrerasaurus ischigualastensis* (modificado de Sereno y Novas, 1993; imagen invertida), y surangular derecho (B) de *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894. La línea discontinua en la figura B está a indicar el proceso angular. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

240-Surangular, pared anterior a la fosa glenoidea: la pared forma un ángulo obtuso respecto de la horizontal (0); pared alta, vertical o formando un ángulo agudo respecto la horizontal (1). En *Majungasaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* se observa un fuerte desarrollo de la pared anterior de la fosa glenoidea, además está dirigida posterodorsalmente (Fig. 10.30).

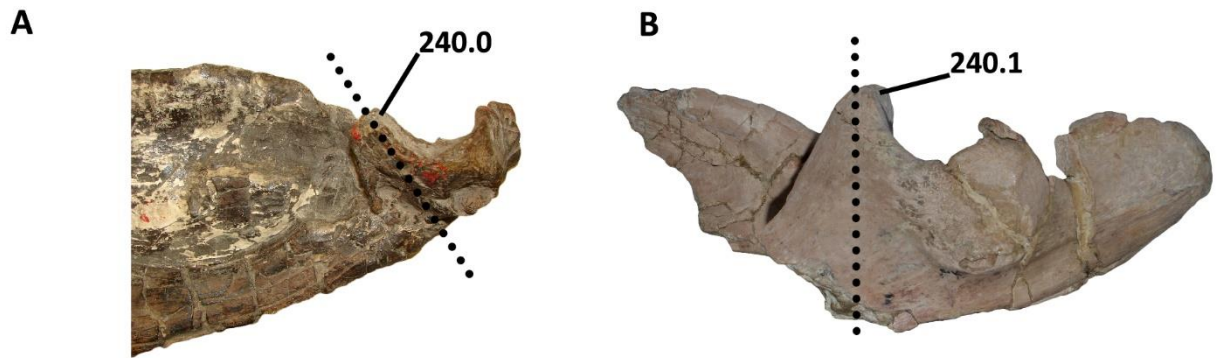


Figura 10.30. Carácter 240. Los diferentes estado de la inclinación de la pared anterior de la fosa glenoidea. Parte posterior de la mandíbula izquierda en (A) *Ceratosaurus nasicornis* USNM 4735 (imagen concedida por cortesía de J. Canale; imagen invertida), y (B) *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. Las líneas discontinuas marcan la inclinación de la pared anterior. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

241-Atlas, proyección anterior del proceso odontoides en vista lateral: reducido, alcanza apenas el borde ventral del intercentro axial o lo supera levemente (0); desarrollado, lo supera ampliamente (1). El axis es un hueso de particular importancia sobre todo para distinguir los Averostras de los terópodos no averostros (Carrano y Sampson, 2008). El caso que se propone en esta instancia es un proceso odontoides que se proyecta anteriormente desde el axis, y que alcanza apenas o supera levemente el borde ventral del intercentro como en *Herrerasaurus*, *Ceratosaurus* y algunos abelisáuridos, o lo supera ampliamente en otros abelisáuridos (e.g. *Carnotaurus*) (Fig. 10.31).

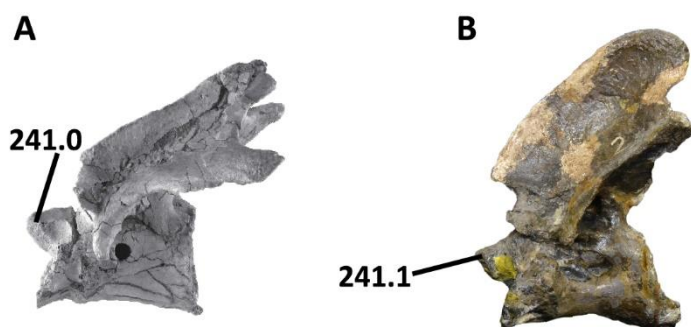


Figura 10.31. Carácter 241. Representación del diferente desarrollo del proceso odontoides dentro de Abelisauridae. (A) *Majungasaurus crenatissimus* (modificado de O'Connor, 2007) que muestra la condición "0", y (B) *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894, mostrando la condición "1". Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

242-Vértebras dorsales, orientación de la lámina centroprezigapofiseal en las vértebras dorsales D1-D3 en vista lateral: poco inclinada, las prezigapófisis se ubican levemente anteriormente o en correspondencia del borde anterior del cuerpo vertebral (0); fuertemente inclinadas anteriormente con las prezigapófisis que superan considerablemente el cuerpo vertebral (1). Una lámina centroprezigapofiseal recta con las prezigapófisis planas con el borde anterior del cuerpo fue considerada por Farke y Sertich (2013) una autapomorfía de *Dahalokely*. Sin embargo, en varios terópodos se observa que dicha lámina tiene una inclinación anterior reducida (aunque no presentando una orientación completamente vertical observada en MPM 99 y *Dahalokely*). Inversamente, *Majungasaurus* y *Viavenator* en la mismas vértebras la lámina está extremadamente inclinada anteriormente, conllevando que las prezigapófisis superan mucho el cuerpo vertebral (Fig. 10.32).

243-Vértebras dorsales, D1-D3 en vista dorsal: margen anterior de las prezigapófisis continua con las láminas prezigodiapofiseal (0); discontinua, con una importante proyección anterior de las prezigapófisis (1). En vista anterior las primeras dorsales muestran un poco acentuada proyección anterior de la faceta articular de las prezigapófisis en varios terópodos, incluso algunos abelisáuridos. *Majungasaurus* y *Viavenator*, muestran una neta separación entre las láminas prezigodiapofiseal y el borde anterior de las prezigapófisis (Fig. 10.32).

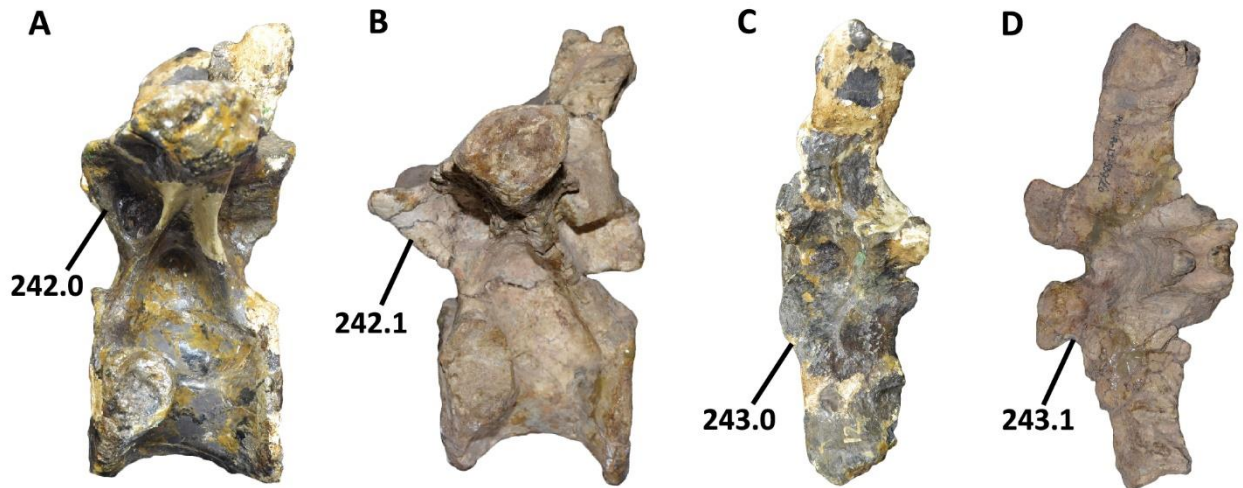


Figura 10.32. Caracteres 242 y 243. Representación de las distintas condiciones observadas en los caracteres 242 (A, B) y 243 (C, D). Vista lateral y dorsal de la D2 en *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (A, C), y de *Viavenator exxoni* MAU PV LI 530 (B, D). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

244-Vértebras dorsales medias y posteriores, borde dorsal de la espina neural en vista lateral: rectangular (0); borde dorsal expandido anteroposteriormente y/o con un leve proceso interespinoso anterior y/o posterior (1); presencia de procesos interespinosos anterodorsal y posterodorsal que articulan entre vértebras (2). Este carácter es una modificación de carácter “110” de Rauhut (2003), donde encuentra varios terópodos como *Elaphrosaurus*, *Compsognathus* y *Sinosauroptryx* con las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores, dorsalmente expandidas. En *Dahalokely* se observa una expansión parecida, con la presencia de un proceso interespinoso. En *Aucasaurus* y *Viavenator* la espina neural queda rectangular pero el borde dorsal muestra dos procesos anteriores y posteriores que articulan entre vértebras. Este característica fue considerada autapomórfica para *Viavenator* (Filippi et al., 2016). Se considera este carácter como **ordenado** (Fig. 10.33).

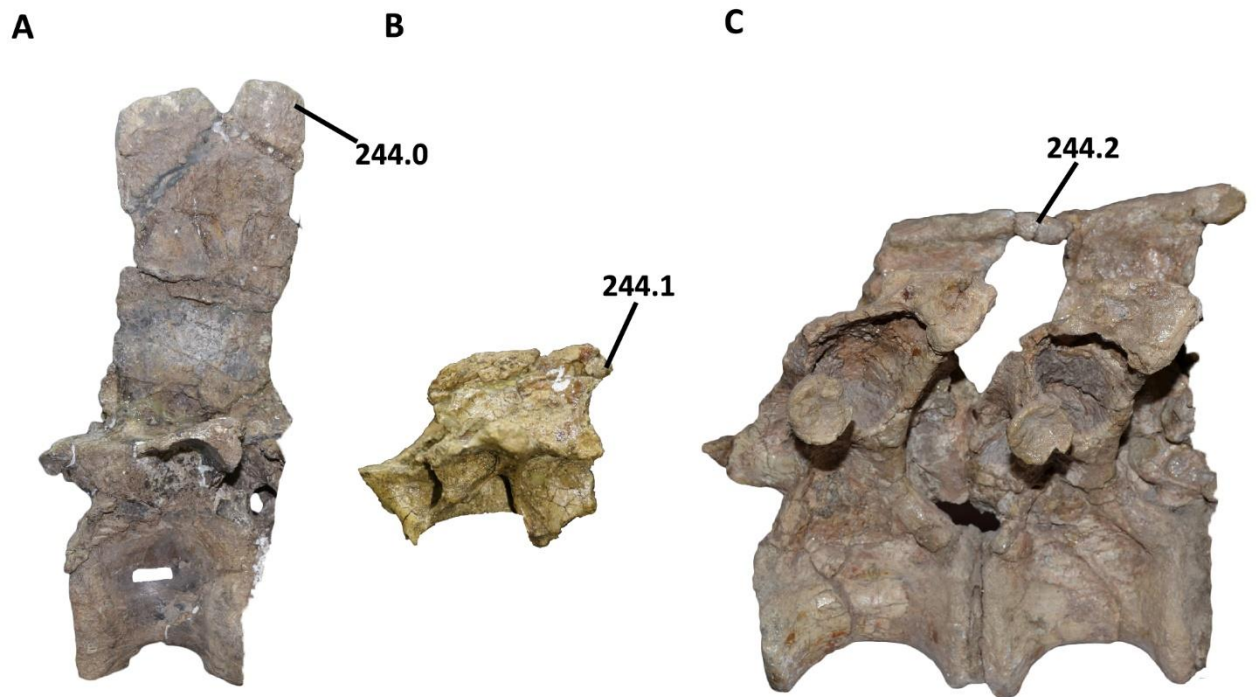


Figura 10.33. Carácter 244. Diferente desarrollo del extremo dorsal de la espina neural en las vértebras dorsales medias y posteriores en Ceratosauria. Vista lateral (A) de la D10 En *Eoabelisaurus mefi* MPEF PV 3990, (B) D12 de *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-36, y (C) D7 y D9 de *Viavenator exxoni* MAU PV LI 530. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

246-Vértebras caudales anteriores, orientación de las prezigapófisis en las primeras nueve vértebras caudales respecto al plano vertical en vista anterior: inclinación inferior a los 50° (0); inclinación superior a los 50° (1). En todos los terópodos, pese a que las primeras dos vértebras caudales puedan tener una fuerte inclinación medial de la prezigapófisis, desde la tercer vértebra caudal las facetas articulares de las prezigapófisis empiezan a estar orientadas más dorsalmente. En algunos abelisáuridos como *Pycnonemosaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, una fuerte inclinación medial se mantiene por lo menos hasta la octava/novena vértebra caudal (Fig. 10.34).

248-Vértebra caudales anteriores, desarrollo dorsoventral del complejo prezigapófisis-hipantro con respecto a la superficie articular anterior, en vista lateral: reducida, alto dorsoventral menos del 50% después de la tercera o cuarta vértebra caudal (0); alto dorsoventral del 50% o más hasta por lo menos la séptima/octava vértebra caudal (1). El desarrollo de una articulación hipantro-hipófeno en las vértebras caudales de algunos ceratosaurios conlleva a que en vista lateral se forme una pared formada por la prezigapófisis y el hipantro. Sin embargo, en algunos abelisáuridos donde se conoce una secuencia continua, esta pared se mantiene alta por lo menos hasta la séptima u octava vértebra caudal (Fig. 10.34).

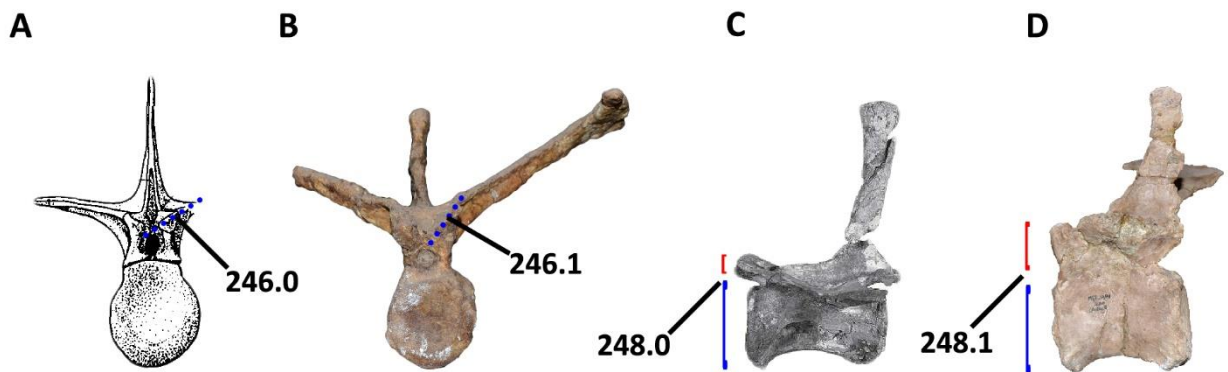


Figura 10.34. Caracteres 246 y 248. Diferentes condiciones de los caracteres 246 (A, B) y 248 (C, D) dentro de Neotheropoda. Vistas anteriores de una vértebra caudal 3 (A) de *Dilophosaurus wetherilli* (modificado de Welles, 1984), y una vértebra caudal 9 (B) de *Viavenator exxoni* MAU Pv LI 530. Vistas laterales de una vértebra caudal 8 (C) de *Majungasaurus crenatissimus* (modificado de O'Connor, 2007), y vértebra caudal 8 (D) de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH- 236. Las líneas discontinuas reflejan la inclinación de las prezigapófisis respecto la horizontal. La líneas rojas y azules reflejan el alto del complejo prezigapófisis/hipantro respecto al alto de la superficie articular anterior, respectivamente. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

250-Vértebra caudales anteriores y medias, rugosidad en la parte posterodorsal de los procesos transversos, que en algunos casos tienen forma de “V”: ausente (0);

presente (1). Una de las características peculiares de algunos abelisáuridos argentinos más profundamente anidados (Brachyrostra) es la modificación del proceso transversal de las vértebras caudales anteriores y medias (Méndez, 2014b). En algunos brachyrostras también se observa una marca rugosa (que en algunos casos tiene forma de “V”) en la parte lateroposterodorsal de los procesos transversos (Fig. 10.35), probablemente para el anclaje de algún tejido blando.

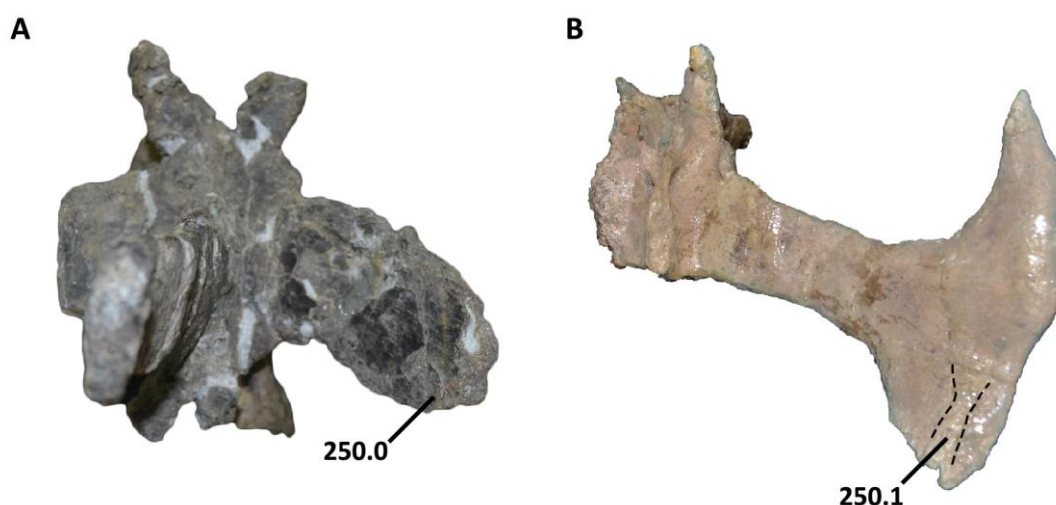


Figura 10.35. Carácter 250. Representación de los dos estados del carácter 250. Vistas dorsales de la vértebra caudal 10 (A) de *Eoabelisaurus mefi* MPEF PV 3990, y de la vértebra caudal 10 (B) de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. La línea discontinua marca los límites medial y lateral de la rugosidad. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

256-Ilion, relación entre el alto desde el borde de la cresta supraacetabular y el largo anteroposterior de la hoja ilíaca: más de 0,33 (0); entre 0,29 y 0,31 (1); menos de 0,26 (2). El ilion en los celofisoideos y abelisauroideos presentan un aumento anteroposterior y también una reducción dorsoventral de la hoja ilíaca, respecto a los terópodos más tempranos (e.g. *Herrerasaurus*) o a los tetanuros (e.g. *Torvosaurus*, *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*) (Fig. 10.36).

257-Ilion, hoja iliaca en vista lateral, reborde paralelo al borde dorsal, posterior y ventral (en este último caso de la hoja postacetabular): ausente (0); presente (1). El borde dorsal del ilion de los terópodos en vista lateral presenta estrías paralelas y dorsoventralmente orientadas debido al anclaje del *M. iliotibialis* (Carrano y Hutchinson, 2002). En algunos abelisáuridos, en la superficie lateral de la hoja iliaca se puede observar un reborde paralelo al contorno del ilion (Fig. 10.36).

258-Ilion, dirección de la cresta supracetabular: fuertemente posteroventral (0); levemente posteroventral o ventral (1). En los abelisáuridos, en los que se conoce el ilion, la cresta supracetabular se extiende más en la superficie posterior del pedúnculo púbico. En consecuencia, se observa una cresta supracetabular dirigida más posteroventralmente. Sin embargo, esa condición no es particular de Abelisauridae, dado que se observa en *Herrerasaurus*, *Ceratosaurus* y varios tetanuros (e.g. *Torvosaurus*, *Sinraptor*, *Aerosteon*). Una cresta supracetabular dirigida ventralmente se encuentra en todos los noasáuridos donde se conoce el ilion (Fig. 10.36).

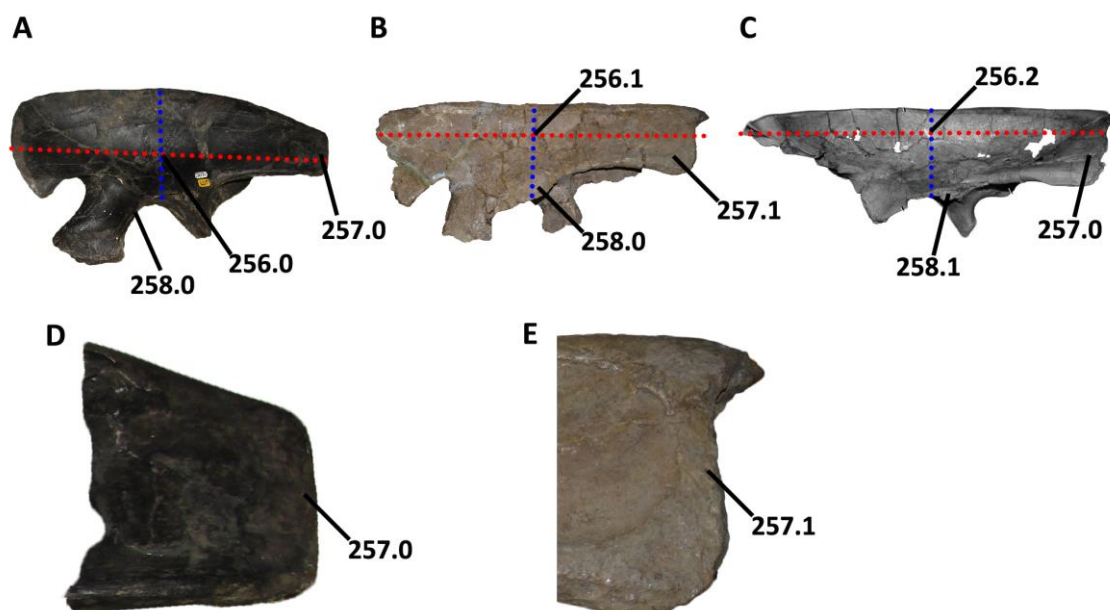


Figura 10.36. Caracteres 256, 257 y 258. Representación de las diferentes condiciones para los caracteres 256 (A-C), 257 (A-E) y 258 (A-C). Vistas laterales de ilion izquierdo (A, D) de *Allosaurus fragilis* UMNH PV 5410 (imágenes concedidas por cortesía de J. Canale); ilion derecho (B, E) de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (imágenes invertidas); e ilion izquierdo (C) de *Masiakasaurus knopfleri* (modificada de Carrano et al., 2011). Las líneas discontinuas señalan la proporción entre el alto de la hoja ilíaca a nivel de la cresta supracetabular y el largo de la misma. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

261-Pubis, superficie lateral del pie púbico: plana o levemente cóncava (0); presencia de una cresta anterior dirigida lateralmente que crea una fosa en la superficie lateral (1). En algunos abelisauroides (e.g. *Masiakasaurus*, *Aucasaurus*) la presencia de una cresta en la parte anterolateral del pie púbico determina que la superficie lateral sea fuertemente cóncava (Fig. 10.37).



Figura 10.37. Carácter 261. Distintas morfologías del pie púbico, carácter 261. Vistas laterales del pie púbico (A) de *Tyrannosaurus rex* (modificada de Brochu, 2003), y (B) de Abelisauridae indet. MPCN PV 69 (imagen invertida). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

263-Fémur, orientación del 4to trocánter: dirigido posteriormente (0); dirigido posteromedialmente (1). En general, el 4to trocánter dentro de Theropoda está dirigido

posteriormente. Sin embargo, en algunos abelisauroideos (e.g. *Elaphrosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Velocisaurus*, *Xenotarsosaurus*; Rauhut y Carrano, 2016; MPCN PV 370; MPEF PV 3990; UNPSJB PV 184) el 4to trocánter está orientado posteromedialmente (Fig. 10.38).

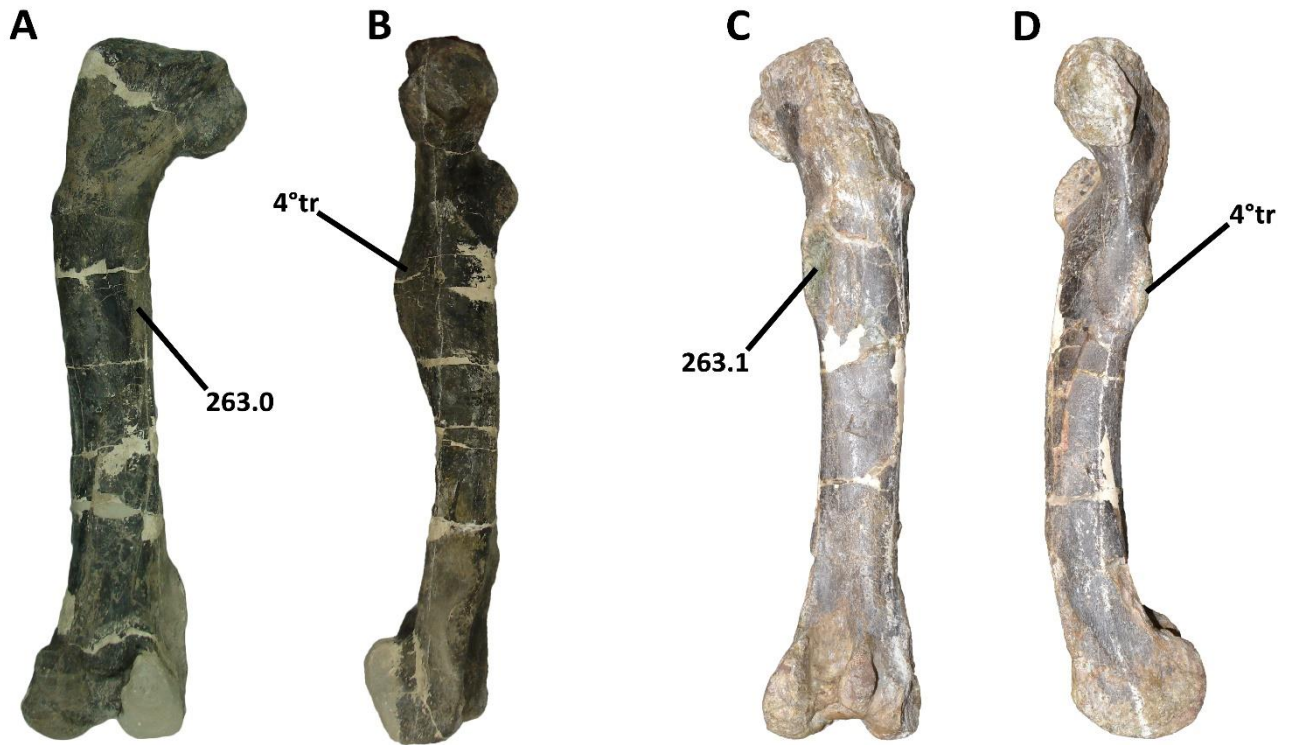


Figura 10.38. Carácter 263. Distintas orientaciones del 4to trocánter. Vistas posteriores y mediales (A, B) de *Ceratosaurus dentisulcatus* UMNH 5278 (imagen concedida por cortesía de J. Canale), y (C, D) de *Xenotarsosaurus bonapartei* UNPSJB PV 184. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

264-Tibia, cresta proximodistalmente dirigida en la superficie medial de la cresta cnemial: ausente (0); presente (1). La cresta cnemial en los ceratosaurios se desarrolla tanto anteroposteriormente que proximodistalmente. En algunos abelisaúridos más profundamente anidados además, se muestra con una forma tipo hacha. Entre estos abelisaúridos se pudo detectar una cresta rugosa dorsoventralmente dirigida, que crea un escalón en la superficie medial de la cresta cnemial (Fig. 10.39).

266-Tarsales distales III y IV, fusión con los metatarsianos en adultos: ausente (0); presente (1). La fusión de elementos esqueléticos y obliteración de suturas se han considerados como características morfológicas debida a etapas ontogenéticas (e.g. Brochu, 1996; Hone et al., 2016). Sin embargo, en la etapa de madurez somática algunos linajes pueden mostrar o no la fusión de algunos huesos, conllevando una implicancia filogenética. Casi todos los ceratosaurios, en la etapa adulta tienen los huesos de la cadera fusionados. La fusión de las costillas cervicales con los correspondientes cuerpos vertebrales parece observarse solamente en Abelisauroidea y en algunos neoterópodos no averostranos. Mientras que la fusión de varios elementos anteriores y posteriores en edad adulta como los nasales, prefrontales, frontales, fíbula/calcáneo es característico de Abelisauridae. En este sentido, la fusión de los tarsales distales-III y IV (a veces solamente uno de los dos) también parece ocurrir en algunos neoterópodos, y distintamente en otros linajes (Rowe, 1989; Tykoski y Rowe, 2004; Norell y Makovicky, 1997) (Fig. 10.39). Algunos taxones como *Herrerasaurus*, fueron encontrados con los tarsales distales articulados pero no fusionados.



Figura 10.39. Caracteres 264 y 266. Distintas condiciones presentes en la tibia en vista medial, carácter 264. (A) *Elaphrosaurus bambergi* MB R 4960 (imagen concedida por cortesía de J. Canale), y (B) *Ekrixinatosaurus novasi* MUCPv 294. Distintas condiciones observada en el complejo tarsal en vista posterior, carácter 266. (C) *Elaphrosaurus bambergi* MB R 4960 (imagen concedida por cortesía de J. Canale), y (D) *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

268-Metatarsiano III, escalón distal en la diáfisis en vista posterior: ausente o poco desarrollado (0); muy desarrollado formando una plataforma con superficie rugosa (1). La superficie posterior de los metatarsianos presenta una superficie rugosa debido al anclaje del *M. gastrocnemius*. En algunos abelisáuridos y tetanuros (e.g. *Gualicho*) presentan un escalón posterodistal formando una plataforma en la superficie posterior del metatarsiano III (Fig. 10.40).

270-Metatarsiano III, forma de la superficie articular distal en vista distal: rectangular, levemente más ancha que alta (0); rectangular, mucho más ancha que alta (1). La superficie articular distal del metatarsiano III en los ceratosaurios aumenta transversalmente si lo comparamos a algunos neoterópodos y tetanuros (Fig. 10.40).

271-Metatarsiano IV, morfología articular distal en vista distal distal: rectangular (0), triangular, con el margen anterior con un ancho del 80% o menos del ancho posterior (aunque es posible que los noasáuridos presenten una condición más derivada con un ancho anterior más reducido aún) (1). La superficie articular distal de los metatarsianos se mantiene a lo largo de Theropoda. Sin embargo, la superficie articular anterodistal del metatarsiano IV en los abelisauroideos se reduce transversalmente (probablemente esta condición es presente también en *Ceratosaurus*) (Fig. 10.40).

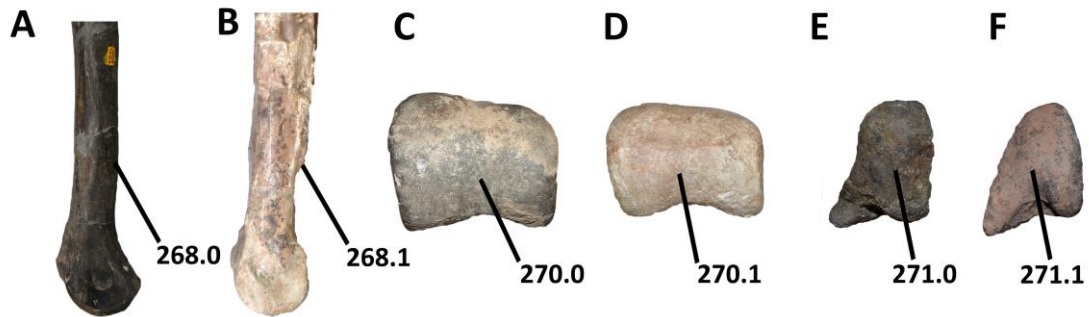


Figura 10.40. Caracteres 268, 270 y 271. Representación de diferentes morfologías de la parte distal de la diáfisis del metatarsiano III (carácter 268), de la forma de la superficie distal del metatarsiano III (carácter 270), y de la superficie distal del metatarsiano IV (carácter 271). Vista lateral y distal del mt-III izquierdo (A, C) de *Allosaurus fragilis* UMNH PV 16038 (imagen concedida por cortesía de J. Canale), y vista lateral del mt-IV izquierdo (B) y distal del mt-III derecho (D; imagen invertida) de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. Vista distal del mt-IV derecho (E) de *Eoabelisaurus mefi* MPEF PV 3990, y del mt-IV izquierdo (F; imagen invertida) de *Abelisaurida* indet. MCF-PVPH-380. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

274-Falange pedal IV-1, morfología: de forma rectangular en vista proximal siendo tanto ancha como alta, con la superficie dorsal igual de ancha que la ventral (0); falange más alta que ancha, superficie dorsal reducida transversalmente e inclinada medialmente (1); falange más alta que ancha, superficie dorsal asimétrica con dos crestas que rodean la fosa hiperextensora (2). Brisson Egli et al. (2016) proponen este conjunto de características como peculiares para *Velocisaurus unicus*, y diferente de varios tetanuros como *Sinraptor*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Buitreraptor*, y *Deinonychus*. Sin embargo, los mismo autores mencionan la posibilidad que este conjunto de características sean similares a una falange pedal de la India (Novas et al., 2004). Esta morfología de la falange IV-1 está presente también en diferentes abelisauroideos (Fig. 10.41), aunque los abelisaúridos presentan dos crestas dorsales asimétricas que rodean la fosa hiperextensora.

275-Falange pedal IV-1 y IV-2, posición y morfología de la fosa hiperextensora: posicionada centralmente, con el eje mayor dirigido mediolateralmente (0); u ovalada, con el eje mayor dirigido anteroposteriormente (1); o posicionada lateralmente, y con el eje mayor dirigido oblicuamente (2). En varios tetanuros como en *Sinraptor* o *Tyrannosaurus* se puede observar una fosa hiperextensora desarrollada transversalmente. Los noasáuridos a diferencia presentan una fosa hiperextensora ubicada centralmente, de forma ovalada con el eje dirigido anteroposteriormente. Algunos abelisáuridos muestran una fosa hiperextensora oblicua y posicionada lateralmente (Fig. 10.41).

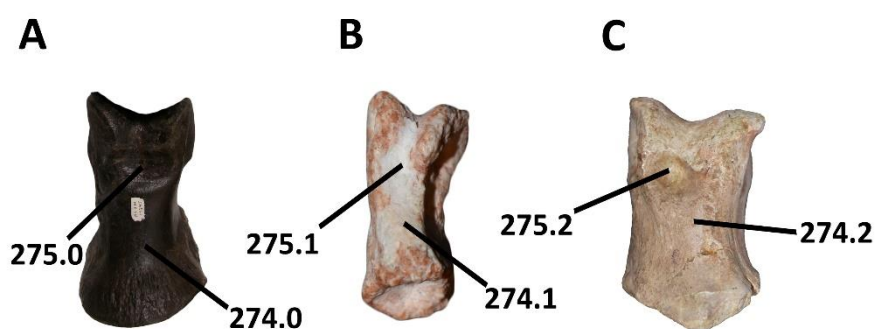


Figura 10.41. Caracteres 274 y 275. Diferentes morfologías de la superficie dorsal (carácter 274) y de la fosa hiperextensora (carácter 275) en la falange pedal IV-1, en vista dorsal. (A) *Acrocanthosaurus atokensis* NCSM 14345 (imagen concedida por cortesía de J. Canale), (B) *Velocisaurus unicus* MPCN PV 370, y (C) *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236. Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

276-Retroarticular, desarrollo y morfología: poco desarrollado anteroposteriormente (0); muy desarrollado, una única superficie dorsal sin separaciones (1); muy desarrollado, una cresta orientada transversalmente separa en dos la superficie dorsal (2). Un proceso retroarticular muy desarrollado es visible también en los tetanuros (e.g. *Sinraptor*), sin embargo entre los terópodos no Tetanurae solamente *Majungasaurus*,

Skorpiovenator, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* presentan un proceso retroarticular robusto. Entre estos cuatro taxones, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* presentan una superficie dorsal del proceso dividida por una cresta (Fig. 10.42).

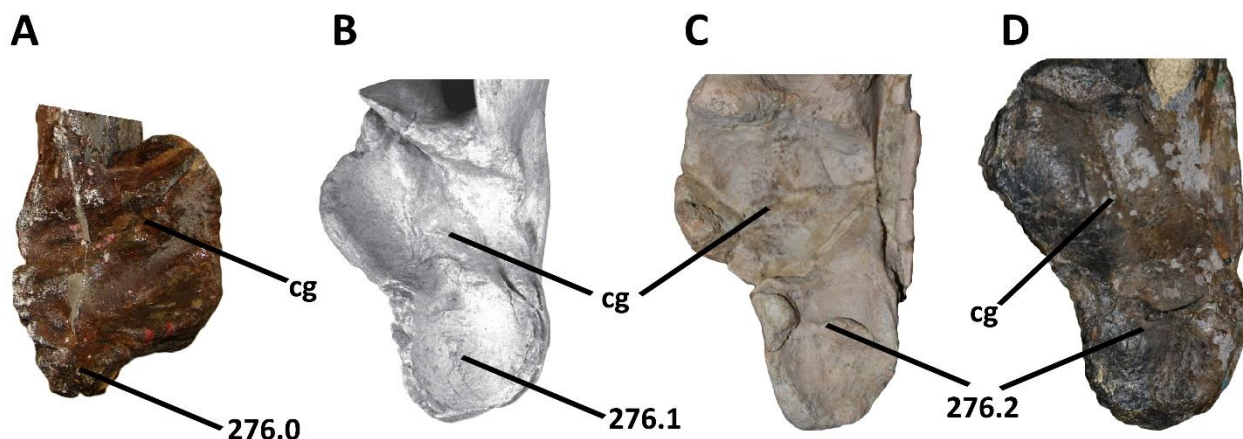


Figura 10.42. Carácter 276. Diferentes morfologías del extremo posterior de la mandíbula. Vista dorsal del articular en *Ceratosaurus nasicornis* USNM 4735 (imagen concedida por cortesía de J.Canale) (A), *Majungasaurus crenatissimus* (modificado de Sampson y Witmer, 2007) (B), *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236 (C), y *Carnotaurus sastrei* MACN-PV-CH 894 (D). Las imágenes no se encuentran a la misma escala.

2.6. Codificaciones nuevas

En base a la observación directa de diferentes taxones (e.g. *Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Velocisaurus*), se pudieron codificar caracteres que estaban codificados como entradas faltantes. A continuación el listado de dichos caracteres:

Abelisaurus-para este taxón se codificó **1** solo carácter=28(2).

Aucasaurus-para este taxón se codificaron **72** caracteres=3(1), 7(1), 15(1), 16(0), 17(0), 19(0), 20(1), 21(0), 23(1), 25(1), 27(1), 28(2), 29(1), 32(1), 33(2), 36(0), 38(0&1), 39(0), 41(1), 47(1), 56(1), 57(1), 59(1), 67(0), 69(1), 78(1), 86(1), 88(1), 89(0), 90(0), 92(0), 93(0), 95(1), 96(2), 106(1), 111(1), 115(2), 119(1), 122(1), 124(1), 125(1),

126(1), 127(1), 131(1), 132(1), 133(1), 134(1), 137(0), 138(2), 139(1), 140(1), 142(1), 143(2), 144(1), 148(1), 149(1), 172(1), 174(1), 179(1), 182(1), 183(1), 184(0), 188(1), 189(1), 192(1), 195(1), 197(1), 203(2), 205(1), 210(1), 211(0), 213(0).

Carnotaurus-para este taxón se codificaron **6** caracteres=28(2), 29(2), 63(1), 75(0), 88(1), 97(1).

Ceratosaurus-para este taxón se codificó **1** solo carácter=133(0).

Ekrixinatosaurus-para este taxón se codificaron **27** caracteres 9(1), 10(0), 28(2), 29(1), 32(1), 36(1), 37(0), 39(0), 40(1), 56(1), 69(1), 89(0), 91(1), 93(0), 96(2), 109(0), 121(0), 122(1), 123(1), 137(1), 138(2), 139(1), 198(0), 207(1), 208(1), 210(1).

Eoabelisaurus-para este taxón se codificaron **4** caracteres=106(0), 126(1), 156(0), 157(1).

Ilokelesia-para este taxón se codificaron **3** caracteres=67(0), 96(2), 129(1).

Indosaurus-para este taxón se codificó **1** solo carácter=28(2).

Majungasaurus-para este taxón se codificaron **2** caracteres=28(2), 29(2).

Rajasaurus-para este taxón se codificó **1** solo carácter=28(2).

Rugops-para este taxón se codificaron **3** caracteres=10(0), 28(2), 29(1).

Skorpiovenator-para este taxón se codificaron **63** caracteres=16(0), 17(1), 19(0), 21(1), 22(0), 23(1), 26(1), 27(1), 28(2), 29(1), 54(1), 55(0), 56(1), 59(1), 60(1), 62(1), 63(1), 64(1), 65(1), 66(0), 67(0), 78(1), 79(1), 82(1), 95(1), 97(1), 98(1), 99(1), 100(1), 101(1), 102(1), 103(2), 104(2), 108(1), 109(0), 110(1), 114(1), 117(0), 121(0), 122(1), 123(1), 125(1), 126(1), 127(1), 128(1), 129(1), 131(1), 132(1), 133(1), 134(1), 136(1), 139(1), 143(2), 145(1), 174(1), 176(1), 192(1), 193(1), 195(0), 201(1), 203(1), 204(1), 215(1).

Velocisaurus-para este taxón se codificaron **4** caracteres=195(1), 204(1), 215(1), 217(1).

2.7. Codificaciones modificadas

En base a la observación directa de diferentes taxones (e.g. *Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Velocisaurus*) se modificaron algunas codificaciones. A continuación el listado de dichos cambios:

- Carácter 6-Rauhut y Carrano (2016) codifican a *Aucasaurus* para ese carácter como “2”, sin embargo, la condición observada en el mismo es claramente la ausencia de una rama anterior (tal como se observa en *Ekrixinatosaurus*), por lo tanto se codificó como “0”.
- Carácter 10-se cambió de “1” a “0” para *Majungasaurus*, y de “1” a “?” para *Kryptops* (codificaciones de Carrano y Sampson, 2008) dado que esta estructura está incompleta.
- Carácter 12-aunque esté codificado como “1” en *Carnotaurus* por Rauhut y Carrano (2016), la parte dorsal del proceso ascendente del maxilar se convierte en solamente fenestra antorbital. Por ende, se cambió de “1” a “0” para ese taxón.
- Carácter 26-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “0” a “1” para *Majungasaurus* debido a la presencia de dicha fenestra.
- Carácter 35-si bien *Carnotaurus* fue codificado como “1” por Pol y Rauhut (2012), parece tener una hendidura justo donde empieza el contacto con el yugal.
- Carácter 36-se cambió la codificación de “0” a “1” (codificado por Canale et al., 2009) para *Majungasaurus*.
- Carácter 44-respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “0” a “1” para *Skorpiovenator*, dado que comparte la misma condición que *Majungasaurus*.

- Carácter 46-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016) se cambió de “0” a “?” para *Aucasaurus*, dado que no se preservó la rama yugal y por ende se desconoce la presencia de un proceso suborbital.
- Carácter 55-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “1” a “0” para *Ekrixinatosaurus*, porque no se observa una importante participación del escamoso en la cresta nugal como en *Majungasaurus* y *Carnotaurus*.
- Carácter 66-respecto a la codificación de Filippi et al. (2016), se cambió de “0” a “1” para *Viavenator*.
- Carácter 67-en Rauhut 2016 hay codificaciones invertidas con respecto a los estados, así que se cambió la estructura del carácter.
- Carácter 87-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “1” a “0” para *Dilophosaurus*, dado que según lo mencionan Carrano y Sampson (2008), tiene más de 12 pero menos de 15 dientes maxilares.
- Carácter 91-Rauhut y Carrano (2016) codifican “0” sólo los terópodos más tempranos y *Kryptops*. “0” es la presencia de forámenes a lo largo de la parte dorsal de las placas interdentes. Sin embargo, *Majungasaurus* está codificado como “1” y parece que tiene la misma condición que *Kryptops*.
- Carácter 105-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “1” a “0” para *Eoabelisaurus*, dado que la faceta articular anterior es claramente cóncava, y se cambió de “2” a “1” para *Ekrixinatosaurus*, dado que ambas cervicales preservadas presentan una superficie articular anterior solamente levemente convexas, sin tener el grado de desarrollo observado en *Allosaurus*.

- Carácter 111-respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “0” a “?” para *Ekrixinatosaurus*, dado que en ambas cervicales o no se preservaron las epipófisis en una y en la otra es una cervical 10, por ende no presenta la proyección anterior en ningún abelisáurido.
- Carácter 115-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se modificó de “2” a “0” para *Allosaurus* volviendo a la codificación de Carrano y Sampson (2008), ya que ese taxón presenta epipófisis anteriores bajas y redondeadas.
- Carácter 116-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “1” a “?” para *Eoabelisaurus*, dado que no están preservadas epipófisis de cervicales medias, y se cambió de “1” a “0” para *Allosaurus*, debido a que en ese taxón no se observa el extremo desarrollo dorsoventral observado en los abelisauroideos.
- Carácter 123-respecto a la codificación de Farke y Sertich (2013), se cambió de “1” a “0” para *Carnotaurus*, porque tanto el primero como el segundo cuerpo dorsal tiene un contorno casi circular.
- Carácter 130-respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “0y1” a “1” para *Aucasaurus*, porque el sacro está formado por seis vértebras.
- Carácter 132- respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “1” a “0” en *Eoabelisaurus* porque los centros están casi en una posición horizontal.
- Carácter 133-respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “1” a “0” para *Eoabelisaurus*, dado que no presenta la repisa como *Aucasaurus* o *Carnotaurus*.
- Carácter 141- respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió la codificación para *Eoabelisaurus* de “1” a “0”, dado que no muestra la

expansión distal posterior del proceso transverso. También se cambió de “0” a “1” para *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, y de “1” a “2” para *Ekrixinatosaurus*, *Ilokelesia* y *Skorpiovenator*.

- Carácter 152-para este carácter hay que precisar que la codificación de Rauhut y Carrano (2016) está invertida con respecto a los estados del carácter.
- Carácter 159-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “1” a “0” para *Masiakasaurus*, por tener una condición parecida a *Vespersaurus* (con borde lateral recto) y diferente de *Elpahrosaurus* y los abelisáuridos (con borde lateral convexo), y se cambió de “0” a “1” para *Carnotaurus*, que muestra un borde lateral fuertemente convexo y el borde medial fuertemente cóncavo.
- Carácter 161-respecto a la codificación de Pol y Rauhut (2012), se cambió de “0y1” a “0” para *Eoabelisaurus*, porque aunque estando parcialmente preservada, sobre todo en el húmero izquierdo de dicho taxón, presenta un desarrollo mucho mayor que lo observado en los noasáuridos y abelisáuridos.
- Carácter 163-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “1” a “2” para *Majungasaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, dado que muestra una reducción mayor de la ulna y el radio.
- Carácter 166-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “1” a “0” para *Eoabelisaurus*, dado que la parte distal visible del metacarpiano I presenta un cóndilo lateral más grande y más proyectado distalmente.
- Carácter 168-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “1” a “0” en *Eoabelisaurus*, dado que por lo menos en el metacarpiano II se observa una borde proximal de la fosa hiperextensora sobreelevado, y se cambió

de “?” a “0” en *Berberosaurus* dado que se puede observar un borde proximal desarrollado.

- Carácter 169-respecto a la codificación de Langer et al. (2019), se cambió de “0” a “?” para *Vespersaurus*, dado que en este último no se preservó el metacarpiano II.
- Carácter 170-para este carácter se recodificaron varios taxones respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016) y de Langer et al. (2019), dado que en estos últimos trabajos presentan varios errores de codificaciones. Se cambió de “?y1” a “0” para *Coelophysis*, *Ceratosaurus* y *Elaphrosaurus*, que presentan un metacarpiano IV esbelto y largo; se cambió de “0” a “1” para *Majungasaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, que presentan un metacarpiano IV reducido y robusto; se cambió de “1” a “?” para *Berberosaurus* y *Vespersaurus*, dado que en estos taxones no se conoce el metacarpiano IV.
- Carácter 175-respecto a la codificación de Canale et al. (2009), se cambió de “1” a “?” para *Carnotaurus*, debido a que en ese taxón solamente se preservaron parcialmente las epífisis proximales y distales de ambos fémures. Se cambió de “?” a “1” en *Aucasaurus* dado que la proporción fémur/ilion da un valor de 1.1085.
- Carácter 176-respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “1” a “0” para *Carnotaurus*, dado que la fosa *brevis* tiene el mismo ancho posteriormente y anteriormente.
- Carácter 180- respecto a la codificación de Filippi et al. (2016), se cambió de “0” a “1” para *Skorpiovenator*, dado que la parte dorsal del borde posterior está levemente rota, mientras que la parte más ventral está completa. Eso implica una

forma a “S” del borde mismo, y se cambió de “1” a “2” para *Rahiolisaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*.

- Carácter 182- respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “0y1” a “1” para *Eoabelisaurus*, porque en ese taxón, como otros abelisáuridos el pedúnculo púbico es más largo anteroposteriormente que el pedúnculo isquiático.
- Carácter 191- respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió de “1” a “2” para *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, por el diferente contorno del pie isquiático que presentan estos taxones respecto a una forma más triangular.
- Carácter 193- respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), Se cambió de “0” a “1” para *Ekrixinatosaurus*, porque también presenta una relación comparable a la de *Lametasaurus*. Pese a que a su consideración en esta Tesis Doctoral, dicho carácter parece ser controvertido, y probablemente no se debería tener en consideración. En general, los abelisáuridos parecen tener la misma proporción ancho de la diáfisis de la tibia/largo de la misma (alrededor de 12%). Solamente *Aucasaurus*, tiene una relación levemente inferior (9.8%), y *Ekrixinatosaurus* y *Pycnonemosaurus* superior (13,1% y 14,7%). Para Grillo y Delcourt (2017) no hay distinción entre abelisáuridos robustos y delgados. Además, Delcourt (2017) lo elimina de su matriz por ese motivo.
- Carácter 196-respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “0” a “1” para *Coelophysis* y *Dilophosaurus*; de “0y1” a “2” para *Berberosaurus*, *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus* y *Genusaurus*; de “1” a “3” para *Allosaurus*, *Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, *Limusaurus*, *Velocisaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Rajasaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus* y

Carnotaurus. Estos cambios de codificaciones se debe a la modificación en la estructura de dicho carácter.

- Carácter 197- respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “0y1” a “1” para *Eoabelisaurus*. En ambos taxones se observa la condición de otros ceratosaurios no Noosauridae.
- Carácter 199-Se dejó la codificación “?” para *Velocisaurus*, tal como observado por Rauhut and Carrano (2016), en lugar de “1” codificado por Langer et al. (2019), dado que en ninguno de los dos ejemplares se preservó la parte distoanterior de la cresta cnemial.
- Carácter 202-el carácter se modificó, así que se cambió la codificación al estado “1” para *Eoabelisaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Skorpiovenator* y *Aucasaurus*; y “2” para *Elaphrosaurus*, *Velocisaurus* y *Rahiolisaurus*.
- Carácter 205-respecto a la codificación de Rauhut y Carrano (2016), se cambió la codificación de *Syntarsus* y *Majungasaurus*, volviendo a la codificación originaria de Carrano y Sampson (2008).
- Carácter 209- respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “1” a “0” para *Velocisaurus*, dada la ausencia de calcáneo hace presumir que no estaba fusionado con el astrágalo, hecho mencionado también por Bonaparte (1991). Sin embargo, no se puede descartar la posibilidad que esta condición es debida a su estadio ontogenético.
- Carácter 212- respecto a la codificación de Carrano y Sampson (2008), se cambió de “0” a “1” para *Aucasaurus*, *Skorpiovenator* y *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 por tener una evidente reducción de la diáfisis de metatarsiano II respecto el metatarsiano III por lo menos; y de “1” a “2” para *Elaphrosaurus*, *Limusaurus*, *Masiakasaurus*, *Velocisaurus* y *Vespersaurus*, por tener una diáfisis

de metatarsiano II extremadamente reducida respecto a los metatarsianos III y IV.

- Carácter 214-se dejó la codificación “?” para *Velocisaurus*, tal como es observado por Rauhut and Carrano (2016), en lugar de “1” codificado por Langer et al. (2019), dado que en el holotipo no se puede observar con claridad la correcta condición. Sin embargo se puede modificar en dos caracteres. Cabe destacar que probablemente en todos los terópodos se observa la condición consistente en la presencia de un cóndilo mesial dirigido más distalmente que el lateral.
- Carácter 217- respecto a la codificación de Langer et al. (2019), se cambió de “0” a “1” en *Masiakasaurus*, dado que ambos taxones no presentan un tubérculo flexor, y se cambió de “1” a “?” para *Ekrixinatosaurus*, dado que no se conocen falanges ungueales para ese taxón.

2.8. Taxones incluidos en la base de datos

Uno de los objetivos de esta Tesis Doctoral es analizar las relaciones filogenéticas de *Aucasaurus garridoi* y de los abelisáuridos de Argentina. Por ende, el análisis filogenético llevado a cabo se enfocó en los miembros de Abelisauridae procedentes de Argentina. Para tal propósito se utilizó la matriz de Langer et al. (2019) que en un principio incluía 34 OTUs (Unidades Taxonómicas Operativas). En conformidad con el análisis de Langer y colaboradores, *Herrerasaurus* se utilizó como grupo externo debido a su posición, como el taxón menos profundamente anidado dentro de Theropoda (e.g Sues et al., 2011) y por tener un alto porcentaje de huesos recuperados (conllevando un alto número de caracteres codificados) (Novas, 1993; Sereno, 1993; Sereno y Novas, 1993). Además, se cambió el taxón “*Syntarsus*” a

Coelophysis debido a la posible sinonimia entre estos taxones (e.g. Bristowe y Raath, 2005; Yates, 2006; pero ver Ezcurra, 2017 para una diferente interpretación). Finalmente, *Allosaurus* se utilizó como taxón de referencia para Tetanurae.

En esta Tesis Doctoral se agregaron **16 OTUs** a la base de datos de Langer et al. (2019), de los cuales trece (13) fueron revisados en primera persona, y los restantes tres (3) codificados de la bibliografía. A continuación se presenta el listado de taxones incluidos en la matriz (los que están en negrita son los que se agregaron en esta Tesis Doctoral, y lo que están subrayados son los que fueron codificados a través de la bibliografía):

Herrerasaurus ischigualastensis Reig, 1963; *Coelophysis* Cope, 1889; *Dilophosaurus wetherilli* Welles, 1970; *Allosaurus fragilis* Marsh, 1877; *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas, 1985; *Aucasaurus garridoi* Coria et al., 2002; *Berberosaurus liassicus* Allain et al., 2007; *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985; Noasauridae indet. CCG20011 (He, 1984); *Ceratosaurus nasicornis* Marsh, 1884; *Dahalokely tokana* Farke y Sertich, 2013; *Deltadromeus agilis* Sereno et al., 1996; *Ekrixinatosaurus novasi* Calvo et al., 2004a; *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920; *Eoabelisaurus mefi* Pol y Rauhut, 2012; *Genusaurus sisteronis* Accarie et al., 1995; *Genyodectes serus* Woodward, 1901; *Ilokelesia aguadagrandensis* Coria y Salgado, 2000; *Indosaurus matleyi* von Huene y Matley, 1933; *Kryptops palaios* Sereno y Brusatte, 2008; *Laevisuchus indicus* von Huene y Matley, 1933; *Limusaurus inextricabilis* Xu et al., 2009; *Majungasaurus crenatissimus* Lavocat, 1955 (Depéret, 1896); *Masiakasaurus knopfleri* Sampson et al., 2001; Ceratosauria indet. MNN TIG6 (Sereno et al., 2004); *Noasaurus leali* Bonaparte y Powell, 1980; *Rahiolisaurus gujaratensis* Novas et al., 2010; *Rajasaurus narmadensis* Wilson et al., 2003; *Rugops primus* Sereno et al., 2004; *Skorpiovenator bustingorryi* Canale et al., 2009; *Spinostropheus*-type (Sereno et al.,

2004); *Abelisauroides* indet. USNM 8415 (Galton, 1982); *Velocisaurus unicus* Bonaparte, 1991; *Vespersaurus paranaensis* Langer et al., 2019; *Arcovenator escotae* Tortosa et al., 2013; *Huinculsaurus montesi* Baiano et al., 2020a; *Ligabueino andesi* Bonaparte, 1996; *Pycnonemosaurus nevesi* Kellner y Campos, 2002; *Quilmesaurus curriei* Coria, 2007; *Thanos simonattoi* Delcourt y Iori, 2018; *Viavenator exxoni* Filippi et al., 2016; *Xenotarsosaurus bonapartei* Martínez et al., 1986; MCF-PVPH-53 (Novas et al., 2006); MCF-PVPH-237; MCF-PVPH-380; MCF-PVPH-820; MMCh PV 69 (Canale et al., 2016); MPCN PV 69 (Gianechini et al., 2015); MPM 99 (Martínez et al., 2004); UNPSJB PV 247 (Lamanna et al., 2002).

2.9. Análisis cladístico

Para el análisis cladístico y entender las relaciones entre los varios taxones involucrados se llevaron a cabo dos análisis (Análisis-1 y Análisis-2) utilizando el programa TNT (Goloboff et al., 2008) en la versión 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016). Dicho programa permite encontrar los árboles más parsimoniosos (MPTs), y que representan las posibles combinaciones de las relaciones entre los OTUs. Estas combinaciones serán graficadas bajo dos árboles, el árbol de consenso estricto y el árbol de consenso reducido. Antes de la búsqueda heurística se aumentó la memoria para los árboles más parsimoniosos hasta un número de 300000. Con respecto a los taxones, se desactivaron *a priori* los OTUs *Deltadromeus*, *Spinostropheus*-type y USNM 8415, tal como Rauhut y Carrano (2016) y Langer et al. (2019), dado que los tres taxones carecen por lo menos de sinapomorfías de *Abelisauroides* (USNM 8415) y de *Ceratosauria* (*Spinostropheus*-type). En el caso en concreto de *Deltadromeus* podría ser un tetanuro relacionado con *Gualicho* (Apesteguija et al., 2016).

La búsqueda heurística para encontrar los árboles más parsimoniosos se llevó a cabo a partir de 10000 réplicas de árboles de Wagner obtenidos a través del método RAS (*Random Addition Sequences*). Sucesivamente se aplicó la metodología de intercambio de ramas del tipo “TBR” (*Tree Bisection and Reconnection*) y guardando hasta diez árboles por réplica. Para dicho análisis todos los caracteres fueron considerados con el mismo peso.

Un segundo análisis fue llevado a cabo incluyendo a la base de datos de Langer et al. (2019) solamente *Arcovenator* y *Viavenator*, y se desactivaron *a priori* los taxones *Deltadromeus*, *Spinostropheus*-type, USNM 8415 y todos los taxones incluidos en esta Tesis Doctoral, dado que estos taxones, agregados en el Análisis-1, son muy fragmentarios y crean una cierta incertidumbre en la resolución final. El propósito de este segundo análisis es intentar obtener una mejor resolución de las relaciones dentro de *Abelisauridae*, particularmente en el grupo formado por *Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus* y *Viavenator*. Para este análisis se implementó el mismo protocolo de búsqueda del Análisis-1 para el programa TNT versión 1.5.

3. Resultados

Análisis-1

3.1. Descripción árbol de consenso estricto, consenso reducido y taxones inestables

El análisis recupera más de 300000 árboles más parsimoniosos (MPTs) con una longitud de 639 pasos, con un índice de consistencia (CI) de 0.493 y un índice de retención (RI) de 0.713. Se llegó al resultado más parsimonioso 385 veces sobre 10000

(3,85%). El árbol de consenso estricto muestra un politomía dentro de Abelisauroidea, excepto por un grupo resuelto formado por *Xenotarsosaurus* y *Eoabelisaurus* (Fig. 10.43A).

Para detectar cuales serían los taxones inestables que provocan esta baja resolución dentro de Abelisauroidea se usó el método **iterPCR** (Pol y Escapa, 2009). Dicha metodología reveló que los taxones inestables son *Dahalokely*, *Genusaurus*, *Quilmesaurus*, *Thanos*, el Abelisauroidea indet. MCF-PVPH-53 y el Abelisauridae indet. MPM 99. Además, con el comando **nelsen //** (+ el número de cada taxón) se puede averiguar las distintas posiciones que pueden ocupar los seis taxones inestables (Fig. 1 del MATERIAL SUPLEMENTARIO). Estos taxones presentan un número de datos codificables muy bajo, y probablemente es el motivo de tal incertidumbre dentro de Abelisauroidea, o alternativamente los caracteres codificados para ellos no son filogenéticamente informativos o tienen una señal filogenética conflictiva. Por tal motivo, estos taxones se desactivaron *a posteriori* de manera secuencial. El primer OTU a ser podado *a posteriori* resulta ser *Thanos*, con un porcentaje de datos desconocidos del 98,2% (3). El siguiente OTU en ser podado fue el Abelisauroidea indet. MCF-PVPH-53, con un porcentaje de datos desconocidos del 97,5% (7). Este espécimen fue considerado en un primer momento como un Abelisauroidea indet. (Novas et al., 2006), mientras que sucesivamente en un reestudio llevado a cabo por Baiano et al. (2018) lo incluyeron dentro de los Noosauridae. Sin estos dos taxones hay una muy exigua mejoría, dado que solamente se resuelve el grupo de los elaphrosaurinos formado por *Limusaurus*, *Elaphrosaurus* y Noosauridae indet. CCG20011. Sucesivamente se podó *Quilmesaurus*, que con el 96,4% (10) de datos desconocidos resulta ser entre los que tiene más entradas faltantes. Podando dicho taxón se empieza a delinear lo que resultan ser los abelisauroides más tempranos, es decir *Xenotarsosaurus* y *Eoabelisaurus* juntos

en un grupo, y levemente más profundamente anidados un grupo formado por *Ligabueino* y *Huinculsaurus* y hermano del resto de los abelisauroideos. El siguiente a ser podado *a posteriori* es *Genusaurus* que cuenta con un 90,3% (27) de datos desconocidos. Cuando se eliminó este taxón, hubo una mejor resolución dentro de Abelisauroidea, debido a que se pudieron separar los Noasauridae de los abelisáuridos. Dentro de Abelisauridae hay una gran politomía más profundamente anidada que *Rahiolisaurus*, en este análisis recuperado como el abelisáurido más temprano. El Abelisauridae indet. MPM 99 fue el siguiente taxón a ser eliminado del consenso estricto, dado que tiene un 89,6% (29) de datos desconocidos. El único cambio observado dentro de Abelisauridae es la formación de un grupo formado por el Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ekrixinatosaurus*, *Ilokelesia* y *Skorpiovenator*. Cuando se eliminó *Dahalokely*, que presenta el 88,1% (33) de datos desconocidos, las relaciones dentro de Abelisauridae resultan mucho más resueltas aunque se observan politomías en distintos puntos. Finalmente, con el podado *a posteriori* de estos taxones se puede observar un consenso reducido donde el abelisáurido más temprano es *Rahiolisaurus*, y una politomía entre *Rugops*, los abelisáuridos MCF-PVPH-237, MCF-PVPH-820, MMCh PV 69 y el grupo formado por los Majungasaurinae + Brachyrostra (Fig. 10.43B).

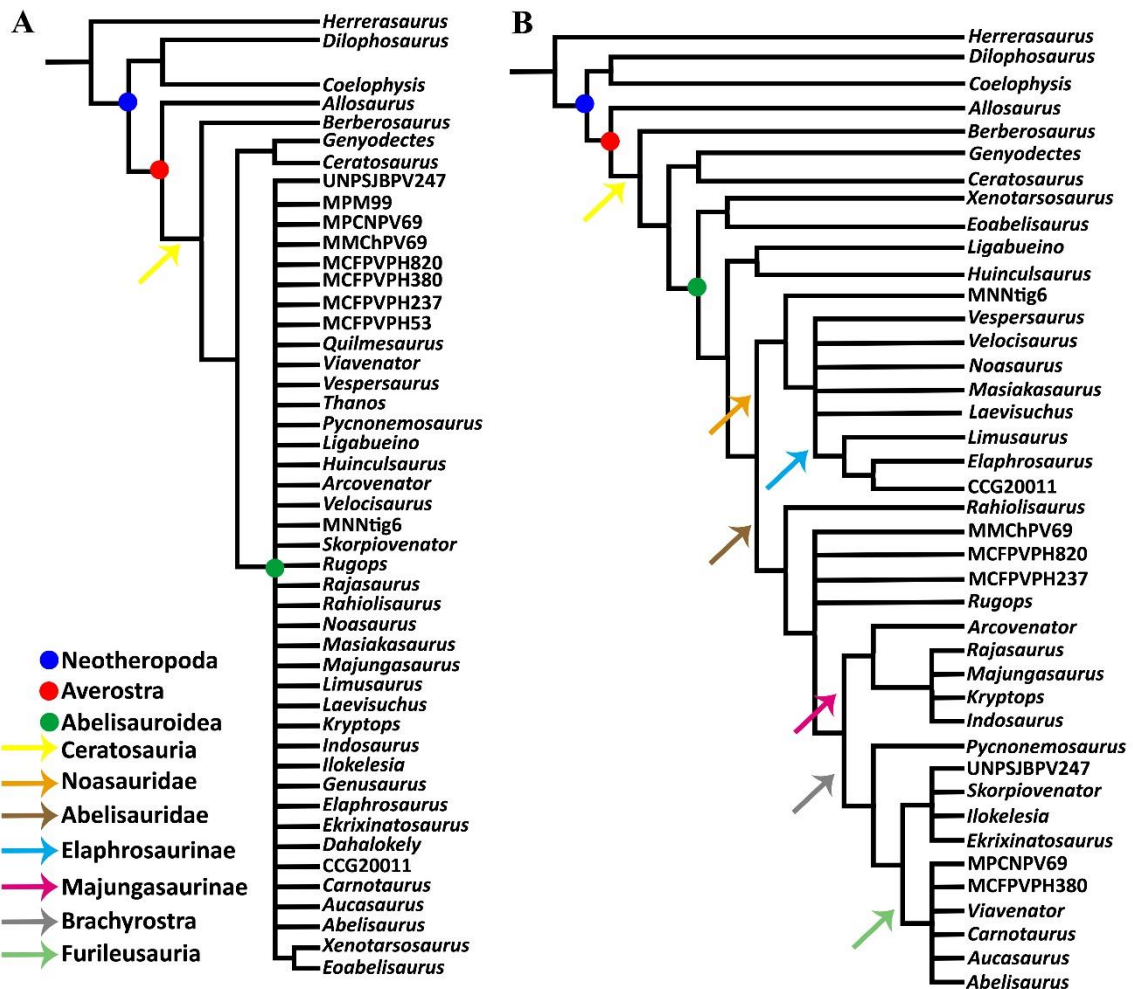


Figura 10.43. Análisis-1. Árbol del consenso estricto (incluyendo todos los taxones) (A), y árbol de consenso reducido (B) luego de la poda *a posteriori* de los taxones inestables *Dahalokely*, *Genusaurus*, *Quilmesaurus*, *Thanos*, el Abelisauroida indet. MCF-PVPH-53 y Abelisauridae indet. MPM 99. Los círculos coloreados indican los grupos basados en el nodo, mientras que las flechas indican los grupos basados en el tallo.

3.2. Sinapomorfías obtenidas en los nodos del árbol de consenso

En esta sección se mencionaran las sinapomorfías recuperadas en el Análisis-1 llevado a cabo anteriormente. Los grupos (o nodos) se mencionarán desde los más inclusivos a los menos inclusivos. En el caso que un nodo no tenga nombre solamente se mencionará el número del mismo y los taxones incluidos (una imagen con los números de los nodos se brinda en el MATERIAL SUPLEMENTARIO; Fig. 2A).

Para esta Tesis Doctoral solamente se mencionarán las sinapomorfías relativas a Abelisauridae y los clados incluidos en este último. En el caso que sea necesario, se hará una breve descripción sobre la distribución del estado considerado sinapomórfico.

Abelisauridae (nodo 57): *Rahiolisaurus* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) superficie externa del maxilar y nasal esculpida, desconocido en el Abelisauridae indet. MMCh PV 69, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, *Arcovenator*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, *Ilokelesia*, el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator* (**carácter-1, estado 1**); b) epipófisis del axis alargadas, desconocido en el Abelisauridae indet. MMCh PV 69, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, *Rugops*, *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, *Ilokelesia*, el Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ekrixinatosaurus*, el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator*, *Aucasaurus*, *Abelisaurus* (**carácter-98, estado 1**); c) pie isquiático no fusionado y de forma redondeada, desconocido en todos los Abelisauridae excepto que en *Rahiolisaurus* y Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 (**carácter-191, estado 0**); d) presencia de un tubérculo que está marcando la zona de anclaje del *M. triceps brachii caput scapulare*, desconocido en el Abelisauridae indet. MMCh PV 69, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, *Rugops*, *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, *Ilokelesia*, Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, el Abelisauridae indet. MPCN PV 69, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Abelisaurus* (**carácter-252, estado 1**). El estado “0” del carácter-191 en los abelisáuridos podría ser una reversión dado que los terópodos tempranos también tienen

el estado “0” (e.g. *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus*, *Coelophysis*) mientras que en los ceratosauros no abelisáuridos se observa el estado “1” (e.g. *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Masiakasaurus*). Además, cabe destacar que algunos abelisáuridos como *Viavenator*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus* muestran un estado “2”.

Nodo 56: *Rugops* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) placas paracentales con estrías y crestas orientadas verticalmente, desconocido en Abelisauridae indet. MMCh PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, *Arcovenator*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, *Ilokelesia*, *Skorpiovenator*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator* (**carácter-89, estado 1**); b) articulación ilion-pubis anteroposteriormente más larga que la articulación ilion-isquion, desconocido en Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237, *Rugops*, *Arcovenator*, *Majungasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator*, *Abelisaurus* (**carácter-182, estado 1**).

El estado “1” del carácter-182 es considerado sinapomórfico para este nodo, pero está también presente en *Allosaurus*, *Eoabelisaurus* y *Limusaurus*.

Nodo 55: *Majungasaurus* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) maxilar con la rama anterior alta y roma, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, *Ilokelesia*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator* (**carácter-6, estado 2**); b) frontales fusionados, desconocido en *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus*,

Pycnonemosaurus, Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 (**carácter-21, estado 1**); c) fusión entre los frontales y el parietal, desconocido en *Kryptops*, *Pycnonemosaurus*, Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 (**carácter-22, estado 1**); d) ausencia de una constricción en la rama ventral del lacrimal, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator*, *Aucasaurus* (**carácter-48, estado 1**); e) parte ventral del margen posterior del lacrimal recto o levemente convexo, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator*, *Aucasaurus* (**carácter-49, estado 1**); f) facetas articulares de las prezigapófisis en las vértebras dorsales posteriores dirigidas dorsolateralmente, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ekrixinatosaurus*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Aucasaurus*, *Abelisaurus* (**carácter-129, estado 1**); g) relación alto dorsoventral de la hoja ilíaca/largo anteroposterior de la misma entre 0,29 y 0,31, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus*, *Pycnonemosaurus*, Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator*, *Abelisaurus* (**carácter-256, estado 1**).

Para el carácter-6 cabe mencionar que el estado “2” si bien es recuperado como una sinapomorfía del grupo Majungasaurinae + Brachyrostra, está presente también en *Ceratosaurus*. Asimismo, el estado “1” del carácter-256 es recuperado como una

sinapomorfía de este grupo, aunque está presente también en *Ceratosaurus*. Es relevante destacar que el estado “2” parece tener una más amplia distribución dentro de Theropoda, siendo presente en *Coelophysis*, *Masiakasaurus*, *Limusaurus*, *Carnotaurus*, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y Abelisauridae indet. MMChPV 69. Finalmente, el estado “1” de los caracteres-22 y 49 además de ser recuperadas como sinapomorfías del grupo grupo Majungasaurinae + Brachyrostra, es una condición presente también en *Eoabelisaurus*.

Majungasaurinae (nodo 71): *Arcovenator* + *Majungasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) presencia de algún tipo de ornamentación en la región media del techo craneano, desconocido en *Kryptops* (**carácter-24, estado 1**); b) surco dorsal del cóndilo occipital amplio transversalmente, desconocido en *Kryptops* (**carácter-67, estado 1**); c) ausencia de una articulación hipósfeno-hipantro en las vértebras caudales anteriores y medias, desconocido en *Rajasaurus*, *Kryptops* e *Indosaurus* (**carácter-140, estado 0**); d) presencia de dos forámenes para la vena cerebral media lateralmente a la cresta supraoccipital, desconocido en *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus* (**carácter-277, estado 1**).

El estado “1” del carácter-24 se observa también en *Dilophosaurus*. El estado “0” del carácter-140 en los majungasaurinos se considera una reversión, dado que comparte dicha condición con *Herrerasaurus* y *Allosaurus*. Además, el estado “1” aparece en taxones más antiguos como *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus* y *Eoabelisaurus*. El estado “1” del carácter-277 además de estar presente en los majungasaurinos es presente también en *Aucasaurus*.

Nodo 70: *Rajasaurus*, *Majungasaurus*, *Kryptops*, *Indosaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) contacto entre el nasal y el frontal posicionado justo por encima de la órbita, desconocido en *Kryptops* (**carácter-19, estado 1**); b) frontales con una fuerte ornamentación de la superficie, desconocido en *Rajasaurus* y *Kryptops* (**carácter-234, estado 1**).

Si bien el estado “1” del carácter-19 es sinapomórfico para algunos majungasaurinos, esta condición está presente también en *Abelisaurus*. Asimismo, el estado “1” del carácter-234 es recuperado como una sinapomorfía de los majungasaurinos a excepción de *Arcovenator*, aunque está presente en varios Furileosauria. Probablemente dicha condición está reflejando una posible convergencia entre los taxones argentinos y los taxones malgache e índico.

Brachyrostra (nodo 54): *Pycnonemosaurus* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) presencia de una leve expansión posterior del extremo lateral de los procesos transversos en la vértebras caudales anteriores y medias, desconocido en *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247, *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380, *Abelisaurus* (**carácter-141, estado 1**); b) presencia de un proceso anterior en el extremo lateral de los procesos transversos en la vértebras caudales anteriores y medias, en desconocido en *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247, *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Abelisaurus* (**carácter-142, estado 1**); c) presencia de un proceso distal en el borde anterior de la cresta cnemial, desconocido en *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Viavenator*, *Carnotaurus*, *Abelisaurus* (**carácter-199, estado 2**); d) procesos transversos de las vértebras caudales anteriores inclinados fuertemente dorsalmente (con un ángulo aproximadamente de 40° o más), desconocido en

Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Abelisaurus* (**carácter-247, estado 2**). Cabe destacar, que el estado “2” del carácter-247 además de estar presente solamente en algunos brachyrostras, también está presente en *Eoabelisaurus*.

Nodo 53: *Skorpiovenator* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) presencia de una cresta en la parte ventrolateral de los procesos transversos en las vértebras caudales anteriores, desconocido en Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Abelisaurus* (**carácter-249, estado 1**); b) presencia de una marcada rugosidad en la superficie dorsal de las vértebras caudales anteriores y medias y posicionada posterolateralmente, desconocido en Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Abelisaurus* (**carácter-250, estado 1**); c) presencia de una cresta vertical en la superficie medial de la cresta cnemial, desconocido en Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Ilokelesia*, Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator*, *Carnotaurus* y *Abelisaurus* (**carácter-264, estado 1**). Se menciona la presencia del estado “1” del carácter-264 también en *Eoabelisaurus* y *Xenotarsosaurus*.

Furileusauria (nodo 52): *Carnotaurus* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) contacto maxilar-yugal con una inclinación superior a los 45° respecto la horizontal, desconocido en Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator* y *Abelisaurus* (**carácter-15, estado 1**); b) presencia de una fuerte ornamentación en la regiones laterales del techo craneano, desconocido en Abelisauridae indet. MPCN PV 69, Abelisauridae indet. MCF-PVPH-

380 (**carácter-24, estado 2**); c) ausencia de una fenestra entre los huesos prefrontal, frontal, postorbital, y lacrimal, desconocido en *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 y *Aucasaurus* (**carácter-26, estado 0**); d) presencia de una protuberancia en el contacto postorbital-escamoso, desconocido en *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 y *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 (**carácter-41, estado 1**); e) presencia de proyecciones dirigidas anteriormente en la epípofisis cervicales, desconocido en *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 y *Abelisaurus* (**carácter-111, estado 1**); f) borde posterior del ilion fuertemente ondulado, desconocido en *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380, *Viavenator* y *Abelisaurus* (**carácter-180, estado 2**); g) metatarsiano IV con los cóndilos distales simétricos, desconocido en *Viavenator*, *Carnotaurus* y *Abelisaurus* (**carácter-214, estado 1**); h) ausencia de una rama posterior en el lacrimal, desconocido en *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 y *Viavenator* (**carácter-231, estado 2**); i) frontales con una fuerte ornamentación de la superficie, desconocido en *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 y *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 (**carácter-234, estado 1**); j) borde lateral de las vértebras caudales anteriores y medias fuertemente convexo, desconocido en *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380 y *Abelisaurus* (**carácter-251, estado 1**); k) presencia de una cresta infrapopliteal entre el cóndilo tibial y la cresta tibiofibular del fémur, desconocido en *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69, *Viavenator* y *Abelisaurus* (**carácter-262, estado 1**).

El estado “1” del carácter-15 está presente también en *Skorpiovenator*. El estado “0” del carácter-26 observado en varios *Furileusaurias* se considera una reversión dado que la condición “1” se observa en varios abelisáuridos no *Furileusauria* más antiguos o contemporáneos de este grupo. El estado “1” del carácter-111 además de ser una

sinapomorfía de este grupo, se encuentra también en *Noasaurus* y *Rahiolisaurus*. Asimismo, el estado “2” del carácter-180 se encuentra también en *Rahiolisaurus*. El estado “1” del carácter-214 si bien recuperado como una sinapomorfía de este grupo, se encuentra también en varios ceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus*, *Vespersaurus*, *Masiakasaurus*, *Majungasaurus*). Otro posible caso de convergencia podría ser el estado “1” del carácter-234, dado que pese a ser recuperado como sinapomórfico de Furileosauria es presente también en taxón malgache *Majungasaurus* y en el taxón índico *Indosaurus*. Finalmente, el estado “1” del carácter-262 es presente también en varios neoterópodos como *Coelophysis*, *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus* y *Xenotarsosaurus*.

Nodo 68: *Skorpiovenator* + *Ekrixinatosaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) postorbital con la parte dorsal abultada, desconocido en Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 (**carácter-38, estado 1**); b) ángulo entre el margen dorsal del arco temporal superior y el techo craneano superior a 45°, desconocido en Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 e *Ilokelesia* (**carácter-42, estado 1**); c) primera y segunda vértebras dorsales con la superficie articular anterior del cuerpo comprimida dorsoventralmente, desconocido en Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 e *Ilokelesia* (**carácter-123, estado 1**); d) ausencia de un surco en la superficie ventral de los cuerpos de las vértebras caudales anteriores, desconocido en Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 e *Ilokelesia* (**carácter-137, estado 1**); e) presencia de un verdadero proceso dirigido posteriormente en el borde lateral de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y medias, desconocido en Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 (**carácter-141, estado 2**); f) cuarto trocánter bien desarrollado, desconocido en Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 e *Ilokelesia*

(**carácter-195, estado 0**); g) cuerpo del maxilar de forma rectangular con el borde dorsal y ventral paralelos entre sí, desconocido en *Ilokelesia* (**carácter-224, estado 2**).

El estado “1” del carácter-38 además de ser sinapomórfico de este grupo también está presente en *Allosaurus* y *Arcovenator*. Si bien el estado “1” del carácter-123 es aquí considerado como sinapomórfico de este grupo, está presente también en *Xenotarsosaurus*, *Masiakasaurus*, *Elaphrosaurus* y *Rajasaurus*. Asimismo, el estado “1” del carácter-137 está presente también en otros abelisauroideos como *Eoabelisaurus*, *Elaphrosaurus*, *Rajasaurus* y *Carnotaurus*. El estado “0” del carácter-195 podría ser considerado una reversión dado que el estado “1” está presente en abelisauroideos tempranos (e.g. *Ligabueino*), en los noasáuridos (*Elaphrosaurus*, *Masiakasaurus*, *Velocisaurus*) y abelisáuridos tempranos (e.g. *Rahiolisaurus*). Finalmente, el estado “2” carácter-224 también está presente en *Carnotaurus*.

3.3. Robustez de las ramas

Para evaluar la robustez de las ramas se tomaron en cuenta dos índices, el índice Bremer y las frecuencias de bootstrap. Estos parámetros se calculan de manera diferente e indican fenómenos distintos. El índice de Bremer indica cuántos pasos extras se necesitan para romper la monofilia de un dado clado con la búsqueda de árboles subóptimos (es decir de un paso más largo, dos pasos más largo, etc.). Para calcular el índice Bremer se utilizó el script BREMER.run incluido con el programa TNT 1.5. Las frecuencias de bootstrap se pudieron calcular dentro del mismo programa TNT 1.5 (ANALYZE>RESAMPLING). El resultado son frecuencias absolutas, y consiste en el remuestreo de manera azarosa de caracteres (con reposición estándar; Felsenstein, 1985) y luego una búsqueda de árboles más parsimoniosos en base a la matriz remuestrada. Dicha búsqueda fue de tipo heurística y llevada a cabo a partir de 1000 pseudoréplicas.

Otra diferencia entre los dos valores es que el índice Bremer se muestra en un consenso estricto, mientras que el Bootstrap se muestra sobre un consenso de mayoría al 50%.

El primer análisis llevado a cabo con todos los taxones involucrados muestra, como fue mencionado previamente, una politomía entre todos los abelisauroides. Por ende, se calcularon tanto el valor Bremer como las frecuencias de bootstrap sin tener en cuenta los taxones inestables. Sin embargo, pese a la poda de los taxones conflictivos los valores son bajos sobre todo dentro de Abelisauroidea. De hecho, los valores de Bremer más altos se encuentran en Averostra con un valor de 2, Ceratosauria con un valor de 3, en el clado formado por los ceratosaurios a excepción de *Berberosaurus*, *Ceratosaurus* y *Genyodectes* con un valor de 3, en el clado formado por *Xenotarsosaurus* y *Eoabelisaurus* con un valor de 4, y en el clado formado por el Noasauridae indet. CCG 20011 y *Elaphrosaurus* con un valor de 2. Todos los otros clados presentan un valor de 1. Al igual, ninguna frecuencia de bootstrap alcanza el 50% excepto por el clado formado por *Elaphrosaurus* y CCG 20011, teniendo un valor de 57%. Los otros valores más altos se identificaron para Averostra con un valor de 36%, Ceratosauria con un valor de 36%, el clado formado por *Ceratosaurus* y *Genyodectes* con un valor de 34%, y el clado formado por *Xenotarsosaurus* y *Eoabelisaurus* con un valor de 38% (Fig. 10.45A).

Análisis-2

3.4. Descripción árbol de consenso estricto, consenso reducido y taxones inestables

Este análisis cladístico arroja 3648 árboles más parsimoniosos (MPTs) con una longitud de 617 pasos, con un índice de consistencia (CI) de 0.425 y un índice de

retención (RI) de 0.622. El total de réplicas que alcanzaron a llegar el resultado más parsimonioso fueron 708 sobre 1000 (70,8%). El árbol de consenso estricto muestra una relativa mejor resolución respecto al Análisis-1, dado que dentro de Abelisauroidea se recuperaron grupos no recuperados en la primera análisis. Estos grupos son los Elaphrosaurinae, un grupo formado por *Skorpiovenator*, *Ilokelesia* y *Ekrixinatosaurus*, y un grupo formado por *Viavenator*, *Aucasaurus* y *Abelisaurus* (Fig. 10.44A).

En este análisis los taxones considerados inestables dentro de Abelisauroidea (utilizando el método **iterPCR**; Pol y Escapa, 2009) son *Dahalokely*, *Indosaurus* y MNNTig6, donde cada uno puede tomar más de una posición dentro de dicho clado (con el comando **nelsen** // + “el número de cada taxón” se detectaron las distintas posiciones que pueden ocupar los tres taxones inestables; ver Fig. 3 del MATERIAL SUPLEMENTARIO). Como para el Análisis-1, estos taxones se desactivaron *a posteriori* de manera secuencial. El primer taxón a ser podado *a posteriori* es *Indosaurus*, con un porcentaje de datos desconocidos del 95% (14). Esta forma está basada en un neurocráneo parcialmente preservado, además del material holotipo, podría ser asignado otro ejemplar recuperado en la misma capa sedimentaria (Carrano y Sampson, 2008). Sin embargo, Carrano y Sampson (2008) mencionan la posibilidad que este taxón podría ser sinónimo junior de *Lametasaurus*. Cuando se eliminó *Indosaurus*, se resolvió un grupo formado por *Majungasaurus* y *Kryptops*. Sucesivamente se podó *Dahalokely*, con un 88,1% (33) de datos desconocidos, obteniendo una mejor resolución dentro de Abelisauridae. De hecho, se observa que esta última familia forma un grupo monofilético con *Rugops* como el abelisáurido más temprano, los Majungasaurinae formando un grupo monofilético y las relaciones internas bien resueltas, y por último los Brachyrostra también como grupo monofilético. Dentro de Brachyrostra se forman dos grupos, uno formado por *Skorpiovenator*, *Ilokelesia* y *Ekrixinatosaurus* (en una

politomía), y el otro formado por *Carnotaurus*, *Viavenator*, *Abelisaurus* y *Aucasaurus* (este último grupo incluye dos grupos menos inclusivos; ver **sección 3.5**). Finalmente, cuando se eliminó MNNTig6, con un 87,7% (34) de datos desconocidos, se recuperó Abelisauroida y dentro de este los Noosauridae, ambos como grupos monofiléticos. Cabe destacar que *Eoabelisaurus* se recupera como el abelisauroideo más temprano, a *Genusaurus* como taxón hermano de un grupo formado por *Rahiolisaurus*, Noosauridae y *Abelisauridae* los tres en una politomía (Fig. 10.44B).

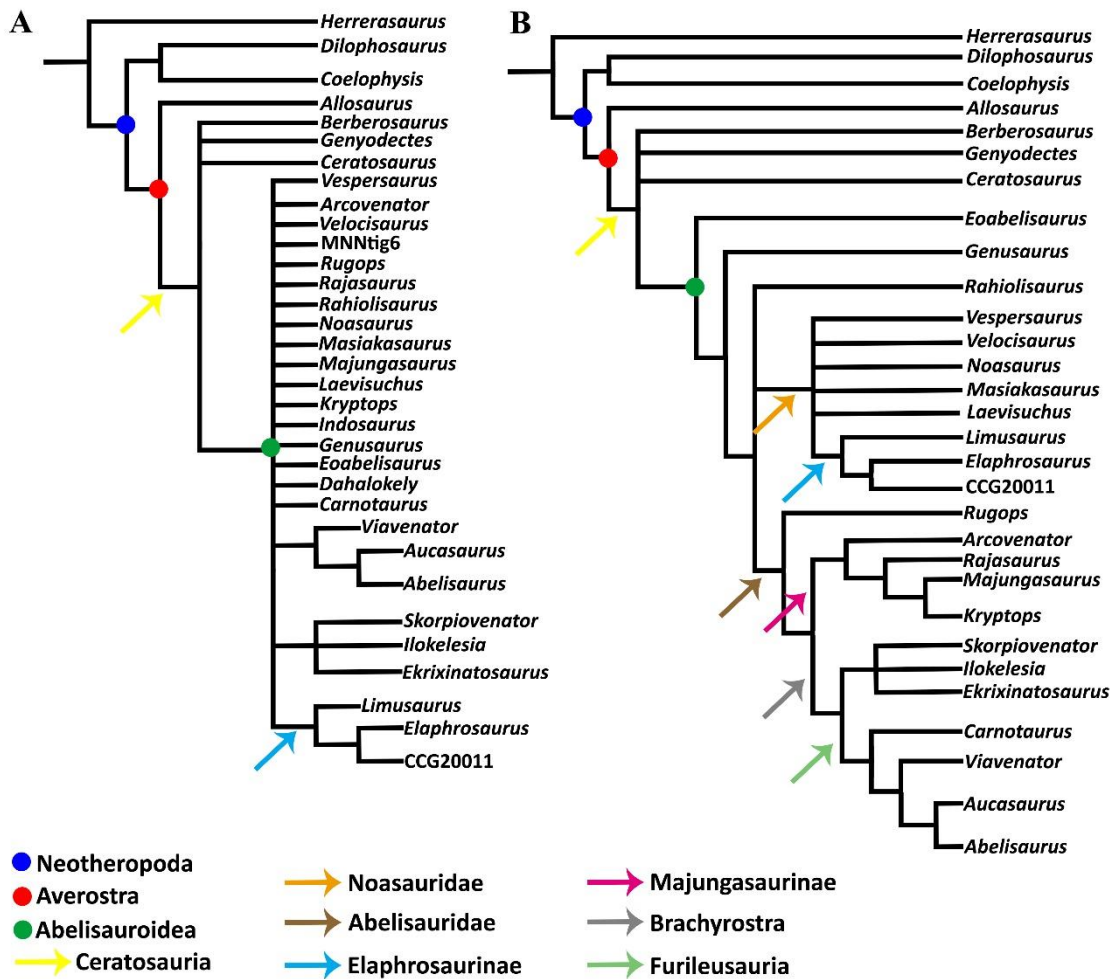


Figura 10.44. Análisis-2. Árbol del consenso estricto (incluyendo todos los taxones) (A), y árbol de consenso reducido (B) luego de la poda *a posteriori* de los taxones inestables *Dahalokely*, *Indosaurus* y MNNTig6. Los círculos colorados indican los grupos basados en el nodo, mientras que las flechas indican los grupos basados en el tallo.

3.5. Sinapomorfías obtenidas en los nodos del árbol de consenso

En esta sección se mencionaran las sinapomorfías detectadas para Abelisauridae y todos los clados menos inclusivos que este. Como para el Análisis-1, en el caso que un nodo no tenga nombre solamente se mencionará el número del mismo y los taxones incluidos (una imagen con los números de los nodos se brinda en el MATERIAL SUPLEMENTARIO, Fig. 2B), y donde sea necesario se hará una breve descripción sobre la distribución del estado considerado sinapomórfico.

Abelisauridae (nodo 57): *Rugops* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) superficie externa del postorbital, lacrimal, y yugal esculpida, desconocido en *Kryptops*, *Ekrixinatosaurus*, y *Viavenator* (**carácter-2, estado 1**); b) cuerpo del premaxilar alto más del doble respecto a la longitud anteroposterior, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, y *Viavenator* (**carácter-5, estado 1**); c) región ventral de la fosa antorbital fuertemente reducida, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Ilokelesia*, y *Viavenator* (**carácter-13, estado 1**); d) longitud anteroposterior del contacto maxilar-yugal más del 40 % de la longitud total del maxilar, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Ilokelesia*, *Viavenator*, y *Abelisaurus* (**carácter-14, estado 1**); e) prefrontal parcialmente o completamente fusionado, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Skorpiovenator*, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, y *Viavenator* (**carácter-20, estado 1**); f) postorbital y lacrimal en contacto lateralmente excluyendo el

frontal del borde dorsal de la órbita, desconocido en *Kryptops*, *Ilokelesia*, y *Ekrixinatosaurus* (**carácter-25, estado 1**); g) presencia de una fenestra entre el prefrontal, frontal, postorbital, y lacrimal desconocido en *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Ilokelesia*, y *Aucasaurus* (**carácter-26, estado 1**); h) presencia de una proyección dorsal tipo protuberancia de los parietales y supraoccipital, desconocido en *Kryptops* e *Ilokelesia* (**carácter-27, estado 1**); i) presencia de un proceso suborbital del lacrimal, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*, y *Aucasaurus* (**carácter-46, estado 1**); j) contacto entre yugal-lacrimal formando una repisa lateral, desconocido en *Arcovenator*, *Kryptops*, *Skorpiovenator*, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*, y *Abelisaurus* (**carácter-50, estado 1**); k) dientes con el borde distal recto o levemente convexo, desconocido en *Rajasaurus*, *Ilokelesia*, *Viavenator*, y *Abelisaurus* (**carácter-88, estado 1**); l) placas parodontales estriadas verticalmente, desconocido en *Arcovenator*, *Skorpiovenator*, *Ilokelesia*, y *Viavenator* (**carácter-89, estado 1**); m) cuerpo del premaxilar decrece levemente hacia el extremo posterior, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Ilokelesia*, y *Viavenator* (**carácter-224, estado 1**).

Nodo 56: *Majungasaurus* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) rama anterior del maxilar alta y roma, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Ilokelesia*, y *Viavenator* (**carácter-6, estado 2**); b) sutura interfrontal fusionada, desconocido en *Rajasaurus*, *Kryptops*, e *Ilokelesia* (**carácter-21, estado 1**); c) sutura frontoparietal fusionada por lo menos dorsalmente, desconocido en *Kryptops* e *Ilokelesia* (**carácter-22, estado 1**); d) techo craneano engrosado, desconocido en *Kryptops* e *Ilokelesia* (**carácter-23, estado 1**); e) ausencia de una constricción ventral del lacrimal, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Ilokelesia*,

Ekrixinatosaurus, *Viavenator*, y *Aucasaurus* (**carácter-48, estado 1**); f) expansión posterior del extremo ventral del lacrimal reducido o ausente, desconocido en *Arcovenator*, *Rajasaurus*, *Kryptops*, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*, y *Aucasaurus* (**carácter-49, estado 1**).

Majungosaurinae (nodo 68): *Arcovenator* + *Majungasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) ornamentación del techo craneano ubicada en la parte media, desconocido en *Kryptops* (**carácter-24, estado 1**); b) surco dorsal del cóndilo occipital amplio transversalmente, desconocido en *Kryptops* (**carácter-67, estado 1**); c) ausencia de una articulación hipófeno-hipantro en las vértebras caudales anteriores y medias, desconocido en *Kryptops* y *Rajasaurus* (**carácter-140, estado 0**); d) presencia de dos forámenes para la vena cerebral media que se sitúan lateralmente a cada lado de la cresta supraoccipital, desconocido en *Kryptops* y *Rajasaurus* (**carácter-277, estado 1**).

Nodo 67: *Rajasaurus* + *Majungasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) contacto nasal-frontal ubicado justo dorsalmente al punto más alto de la órbita, desconocido en *Kryptops* (**carácter-19, estado 1**); b) miembros posteriores robustos, desconocido en *Kryptops* (**carácter-193, estado 1**).

Nodo 66: *Majungasaurus* + *Kryptops*. Este nodo está soportado por la siguiente sinapomorfía: a) fenestra promaxilar ocultada lateralmente por una lámina de hueso (**carácter-223, estado 3**)

Brachyrostra (nodo 55): *Skorpiovenator* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) proceso ascendente del maxilar subvertical, desconocido en *Ilokelesia* y *Viavenator* (**carácter-7, estado 1**); b) margen ventral del dentario fuertemente convexo, desconocido en *Ilokelesia*, *Viavenator*, *Aucasaurus*, y *Abelisaurus* (**carácter-83, estado 1**); c) surco lateral del dentario posicionado en la mitad ventral del mismo dentario, desconocido en *Ilokelesia*, *Viavenator*, *Aucasaurus*, y *Abelisaurus* (**carácter-84, estado 1**); presencia de un proceso anterior al extremo distal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores a las vértebras caudales medias, desconocido en *Abelisaurus* (**carácter-142, estado 1**); d) cresta cnemial con el extremo distal expandido proximodistalmente, desconocido en *Ilokelesia*, *Carnotaurus*, *Viavenator*, y *Abelisaurus* (**carácter-199, estado 2**); e) cóndilo lateral del cuadrado muy reducido formando menos del 30% de la entera superficie articular, desconocido en *Ekrixinosaurus* y *Viavenator* (**carácter-229, estado 1**); f) inclinación de cóndilo medial del cuadrado menos de 45°, desconocido en *Ekrixinosaurus* y *Viavenator* (**carácter-230, estado 1**); g) inclinación de las prezigapófisis en la primeras nueve vértebras caudales superior a los 50° (**carácter-246, estado 1**); h) alto del complejo prezigapófisis-hipantro en las vértebras caudales anteriores mayor al 50% del alto de la superficie articular anterior, desconocido en *Ilokelesia* y *Abelisaurus* (**carácter-248, estado 1**); i) presencia de una cresta ventrodistal en el extremo lateral de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores, desconocido en *Ilokelesia* y *Abelisaurus* (**carácter-249, estado 1**); j) presencia de una rugosidad en la parte posterodorsal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y medias, desconocido en *Abelisaurus* (**carácter-250, estado 1**); k) presencia de un borde alrededor de la hoja iliaca en vista lateral, desconocido en *Ilokelesia*, *Ekrixinosaurus*, *Viavenator*, y *Abelisaurus* (**carácter-257, estado 1**); l) metatarsiano III con una sección

transversal a la mitad de la diáfisis de forma trapezoidal, desconocido en *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, *Carnotaurus*, *Viavenator*, y *Abelisaurus* (**carácter-267, estado 1**); m) extremo proximal del metatarsiano III expandido transversalmente tanto anteriormente que posteriormente creando un contorno con forma de reloj de arena, desconocido en *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, *Carnotaurus*, *Viavenator*, y *Abelisaurus* (**carácter-269, estado 2**).

Furileusauria (nodo 54): *Carnotaurus* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por las siguientes sinapomorfías: a) ausencia de una fenestra entre los huesos prefrontal, frontal, postorbital, y lacrimal, desconocido en *Aucasaurus* (**carácter-26, estado 0**); b) presencia de una protuberancia en el contacto postorbital-escamoso (**carácter-41, estado 1**); c) presencia de proyecciones dirigidas anteriormente en la epipófisis cervicales, desconocido en *Abelisaurus* (**carácter-111, estado 1**); d) borde posterior del ilion fuertemente ondulado, desconocido en *Viavenator* y *Abelisaurus* (**carácter-180, estado 2**); e) ausencia de una rama posterior en el lacrimal, desconocido en *Viavenator* (**carácter-231, estado 2**); f) frontales con una fuerte ornamentación de la superficie (**carácter-234, estado 1**); g) borde lateral de las vértebras caudales anteriores y medias fuertemente convexo, desconocido en *Abelisaurus* (**carácter-251, estado 1**); h) presencia de una cresta infrapoplíteal entre el cóndilo tibial y la cresta tibiofibular del fémur, desconocido en *Viavenator* y *Abelisaurus* (**carácter-262, estado 1**).

Nodo 53: *Viavenator* + *Aucasaurus*. Este nodo está soportado por la siguiente sinapomorfía: a) presencia de procesos interespinosos anterodorsal y posterodorsal que articulan entre vértebras, desconocido en *Abelisaurus* (**carácter-244, estado 2**).

Nodo 52: *Aucasaurus* + *Abelisaurus*. Este nodo está soportado por las siguiente sinapomorfía: a) postorbital con el margen anterior recto o levemente cóncavo (**carácter-36, estado 0**). El estado “0” también es presente en *Masiakasaurus*, *Arcovenator* y otros terópodos tempranos, aunque en *Herrerasaurus* se observa el estado “1”.

3.6. Robustez de las ramas

Como para el Análisis-1 se calcularon los valores Bremer y Bootstrap (Fig. 10.45B) utilizando la misma metodología. Si bien, ambos valores siguen mostrando valores bajos, demostrando que el problema en los bajos soportes está en posibles caracteres conflictivos, son más altos que en el Análisis-1. De hecho, hay un aumento significativo para *Averostra* que pasa de un Bremer 2 en el Análisis-1 a un Bremer de 7 en el Análisis-2. Otro grupo donde se puede ver un aumento del Bremer es *Elaphrosaurinae*, que pasa de un Bremer de 1 en el en el Análisis-1 a un Bremer de 2 en el Análisis-2. El resto de los grupo sobre todo dentro de *Abelisauridae* presentan un Bremer de 1, tal como en el Análisis-1 (Fig. 10.45B).

El mayor cambio se observa para las frecuencias de bootstrap. Todos los grupos muestran mejores frecuencias de bootstrap en el Análisis-2 que en el Análisis-1. En particular, tres grupos tienen un valor superior al 50% y son *Averostra* y *Ceratosauria* con un valor de 54% (36% y 35% respectivamente en el Análisis-1), y el grupo formado por *Elaphrosaurus* y CCG20011 con un valor de 65% (46% en el Análisis-1). *Abelisauridae* y los grupos menos inclusivo tienen un valor menos de 50%, incluso entre 31 y 10 (Fig. 10.45B).

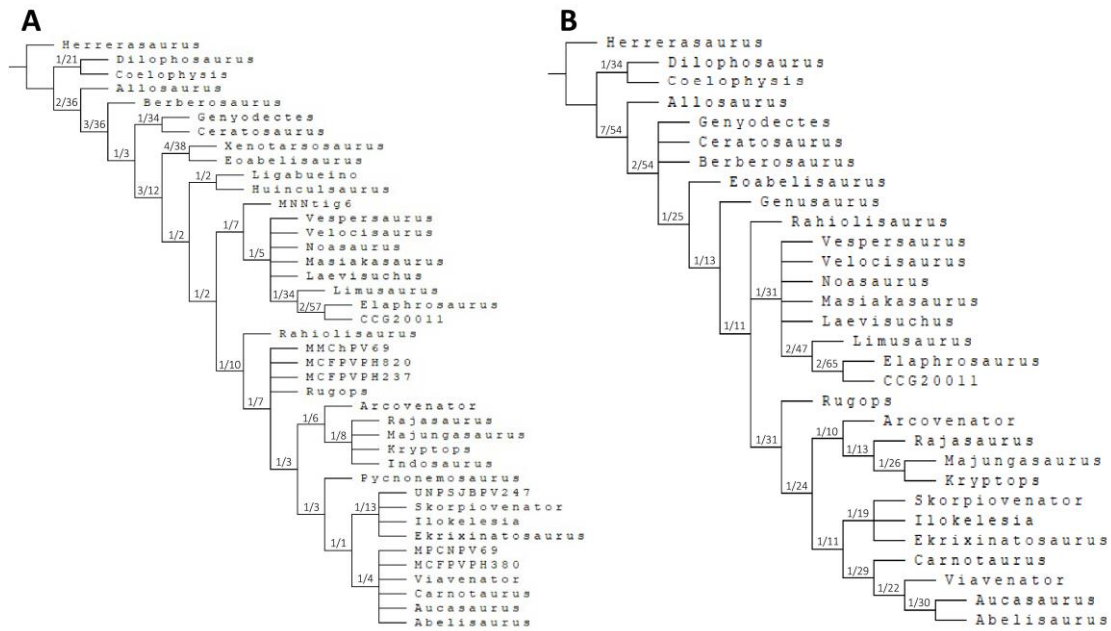


Figura 10.45. Valores Bremer y frecuencias de bootstrap obtenidas en el consenso reducido del Análisis-1 (A) y del consenso estricto del Análisis-2 (B).

4. Discusión de los resultados obtenidos

Los resultados obtenidos en los análisis filogenéticos llevados a cabo en esta Tesis Doctoral muestran que dentro de Ceratosauria hay una marcada incertidumbre en las relaciones filogenéticas, debido principalmente a la presencia de taxones con un porcentaje de codificación muy bajo, careciendo de caracteres informativos para clados poco inclusivos y/o con señales filogenéticas conflictivas. De hecho, cuando se podaron *a posteriori* los taxones inestables, y que a la vez son los taxones con el menor número de caracteres codificados, hay una evidente optimización en la resolución de la topología del árbol de consenso, sobre todo dentro de Abelisauroidea. Sin embargo, se observa que los índices de soporte de las ramas quedan bajos, aun cuando se han eliminado los taxones conflictivos. Dicho resultado podría reflejar la presencia de caracteres conflictivos, que no permiten una diferenciación entre los grupos, y en consecuencia aumentando el número de homoplasias dentro de Ceratosauria. En este

sentido, los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral son parecidos a los que se comunicaron por Rauhut y Carrano (2016), donde los autores obtienen tanto valores de soportes de las ramas muy bajos, como una alta irresolución de las relaciones dentro de Abelisauroidea.

Cabe destacar que una vez identificados todos los taxones inestables, permanecen politomias, tales como dentro de Noasauridae (Análisis-1 y Análisis-2), en la base de Abelisauridae (Análisis-1), entre los majungosaurinos (Análisis-1) y entre algunos Brachyrostra (Análisis-1 y Análisis-2) (Fig. 10.43B; 10.44B). Además, el programa muestra que no hay recuperación de nodos al eliminar cualquier otro taxón.

La extrema fragmentariedad de varios terminales incluidos en esta Tesis Doctoral (e.g. Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380, Abelisauridae indet. MMCh PV 69, Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247, *Pycnonemosaurus*) es un dato a tener en cuenta a la hora de elegir las sinapomorfías de los distintos clados. De hecho, en el Análisis-1 hay caracteres donde si bien se recuperan como sinapomorfías de un nodo dado, para el mismo carácter se desconoce en más del 50% de los taxones (ver sección 3.2 de este capítulo). En el Análisis-2, a causa de la desactivación a priori de todos estos taxones fragmentarios, las sinapomorfías recuperadas tienen una mayor representación en los componentes de cada nodo. Por ese motivo, en esta Tesis Doctoral se consideran los resultados obtenidos en el Análisis-2 más sustanciales.

Los resultados más destacables del Análisis-1 son las posiciones de algunos taxones dentro de Abelisauroidea con respecto a los análisis filogenéticos llevados a cabo en los últimos años. Mediante la opción **Data>Define Constraints** en el programa TNT 1.5 se pudieron forzar distintos taxones en distintos lugares de los MPTs. *Xenotarsosaurus bonapartei* Martínez et al., 1986 tuvo desde siempre una complicada “historia” filogenética, siendo considerado como un Carnosauria *incertae sedis*, un

Ceratosauria no Abelisauroidea, un abelisáurido o en la mayoría de los casos no fue tomado en cuenta (ver CAPÍTULO 9-REVISIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS DE ARGENTINA). Los resultados obtenidos en el análisis llevados a cabo en esta Tesis Doctoral muestran a dicho taxón como un Abelisauroidea no Abelisauridae que forma un grupo junto con *Eoabelisaurus* (Fig. 10.43A, B). Este resultado es diferente a lo de algunos recientes análisis filogenéticos, que lo han recuperado como un abelisáurido temprano (e.g. Tortosa et al., 2013) o como un abelisáurido Brachyrostra (e.g. Filippi et al., 2016; Delcourt, 2017; Delcourt y Iori, 2018). También difiere de algunos trabajos que los consideran como un Ceratosauria no Abelisauroidea (e.g. Coria y Salgado, 2000). Sin embargo, para comprobar una posible posición afuera de Abelisauroidea o dentro de Abelisauridae, se intentó forzar *Xenotarsosaurus* en estas posiciones. Al forzar *Xenotarsosaurus* fuera de Abelisauroidea se recuperaron MPTs con una longitud de dos pasos más largos respecto a la longitud original. Cuando se forzó *Xenotarsosaurus* como un Abelisauridae temprano, los árboles subóptimos tienen una longitud de 2 pasos más respecto a la longitud original. Finalmente, cuando se forzó *Xenotarsosaurus* como un abelisáurido Brachyrostra se obtuvo árboles subóptimos con una longitud de tres pasos más largos. Por ende, si bien son dos los pasos de diferencia entre los MPTs y los arboles subóptimos no se puede descartar la posibilidad que *Xenotarsosaurus* sea un ceratosaurio no Abelisauroideo o un Abelisauridae.

Otro taxón de interés es *Eoabelisaurus mefi* (Pol y Rauhut, 2012), dado que su posición filogenética a lo largo de los últimos años ha cambiado en base al análisis que se toma en cuenta. Principalmente este taxón fue recuperado dentro de Abelisauridae, como un abelisauroideo no Abelisauridae o como un ceratosaurio no Abelisauroidea (ver CAPÍTULO 9-REVISIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS ARGENTINOS). En esta Tesis Doctoral *Eoabelisaurus* se recuperó junto con *Xenotarsosaurus*, como

abelisauroides tempranos (Fig. 10.43A, B). Este resultado contrasta con análisis filogenéticos previos que lo recuperan como un Abelisauridae (e.g. Pol y Rauhut, 2012; Rauhut y Carrano, 2016). Para evaluar cuanto más largos son los árboles subóptimos, se forzó *Eoabelisaurus* en otras posiciones dentro de Ceratosauria. Cuando se forzó *Eoabelisaurus* fuera de Abelisauroides el análisis encontró árboles subóptimos de dos pasos más largos, mientras cuando se injertó dentro de Abelisauridae como un miembro temprano de esta familia, el resultado fue árboles subóptimos de 7 pasos más largos. Estos resultados estarían remarcando que *Eoabelisaurus* no sea un Abelisauridae, y tampoco un Noosauridae dado que se necesitan 13 pasos adicionales para obtener esta topología.

Huinculsaurus montesi es un taxón descrito en esta Tesis Doctoral y que fue publicado por Baiano et al. (2020a). Originalmente, Baiano et al. (2020a) llevaron a cabo dos análisis filogenéticos para entender las relaciones entre dicho taxón y otros terópodos. Estos análisis se basaron en dos bases de datos distintas, y que fueron publicadas recientemente (Wang et al., 2017; Dal Sasso et al., 2018). En ambos análisis, *Huinculsaurus* fue recuperado como un Noosauridae, taxón hermano de *Elaphrosaurus* (Elaphrosaurinae). Estos resultados aportaron varias inferencias: primero, que el clado Elaphrosaurinae (Rauhut y Carrano, 2016) tenía una más amplia distribución geográfica, con representantes encontrados en las principales regiones geográficas (África, América del Sur, Asia y probablemente América del Norte; Janensch, 1920; Galton, 1982; Chure, 2001; Xu et al., 2009; Baiano et al., 2020a); segundo, este clado llegó a existir hasta por lo menos en el Cretácico Tardío temprano; y tercero, hay un importante hiato en el registro fósil de este grupo dado que se pasa desde el Jurásico Tardío con *Elaphrosaurus* al Cretácico Tardío temprano de *Huinculsaurus*. También es llamativo que *Huinculsaurus* no se recupera junto con los otros noasáuridos

gondwánicos del Cretácico Tardío, los Noosaurinae (Rauhut y Carrano, 2016). En el análisis filogenético realizado en esta Tesis Doctoral se incluyó *Huinculsaurus* en una tercera base de datos (Langer et al., 2019) modificada, que es distinta a las dos utilizadas por Baiano et al. (2020a). De hecho, a pesar de que la base de datos utilizada en la presente Tesis Doctoral tiene tanto un menor muestreo taxonómico dentro de Theropoda como de caracteres respecto a las utilizadas por Baiano et al. (2020a), fue armada específicamente para el clado Abelisauroidea y tiene un mayor muestreo taxonómico dentro de Ceratosauria. En el análisis llevado a cabo en esta Tesis Doctoral *Huinculsaurus* es recuperado como taxón hermano de *Ligabueino*, ambos como abelisauroides por fuera tanto de Abelisauridae como de Noosauridae (Fig. 10.43B). Para evaluar esta diferencia respecto a los resultados obtenidos por Baiano et al. (2020a) se forzó *Huinculsaurus* dentro de Noosauridae como un miembro temprano de Noosauridae, como un miembro de Noosaurinae y luego como un miembro de Elaphrosaurinae. Los resultados dieron árboles subóptimos de 1 paso más largo a la hora de forzar *Huinculsaurus* como un miembro temprano de Noosauridae, mientras cuando se forzó como taxón hermano de *Elaphrosaurus* o como un noosaurino se obtuvieron árboles subóptimos de 2 pasos más largos. Además, dado que *Huinculsaurus* es un individuo juvenil y encontrado a pocos metros del lugar donde fue rescatado el ejemplar holotipo de *Ilokelesia aguadagrandensis*, es plausible hipotetizar que sería un juvenil de dicho taxón (ver CAPÍTULO 8-OSTEOLOGÍA DE *HUINCULSAURUS MONTESI* MCF-PVPH-36; Baiano et al., 2020a). Tomando en cuenta esta posibilidad se forzó *Huinculsaurus* como un miembro temprano de Abelisauridae y como taxón hermano de *Ilokelesia*. En el primer caso, el análisis encuentra árboles subóptimos de 3 pasos más largos, mientras que en el segundo caso se recuperaron árboles subóptimos de 5 pasos más largos.

Otro taxón que ha suscitado incertidumbre sobre su asignación sistemática fue *Kryptops palaios* (Serenio y Brusatte, 2008). Este taxón tiene muchas implicancias tanto bajo un punto de vista paleobiogeográfico como filogenético. Además, Serenio y Brusatte (2008) describen una cintura pélvica como parte del holotipo que subsecuentemente Carrano et al. (2012) consideran, por sus características morfológicas, perteneciente a un Tetanurae probablemente carcarodontosáurido. En base a esta afirmación todos los trabajos posteriores sobre Abelisauridae han tenido en consideración, a la hora de codificar este taxón, solamente el maxilar como parte del holotipo (e.g. Gianechini et al., 2015; Filippi et al., 2016; Wang et al., 2017), o finalmente considerado como un *nomen dubium* (Delcourt, 2018) entonces eliminado *a priori* de los análisis filogenéticos. Los análisis filogenéticos que han incluido *Kryptops* lo han recuperado como un taxón conflictivo y por ende eliminado *a posteriori* (e.g. Pol y Rauhut, 2012; Farke y Sertich, 2013; Gianechini et al., 2015), o lo han recuperado como un miembro temprano de Abelisauridae (e.g. Tortosa et al., 2013; Delcourt, 2017; Longrich et al., 2017). En esta Tesis Doctoral solamente se codificó el maxilar y el análisis filogenético arroja un resultado novedoso con respecto a la posición filogenética de *Kryptops*. De hecho, el taxón africano se recupera en una politomía junto con los majungasaurinos más a excepción de *Arcovenator* (Fig. 10.43B). Cuando se elimina *Indosaurus* de esta politomía, *Kryptops* se convierte en el taxón hermano de *Majungasaurus* (Fig. 10.44B). Cuando se intentó forzar *Kryptops* como un miembro temprano de Abelisauridae, el análisis arrojó árboles subóptimos de 2 pasos más largos, mientras que se obtuvieron árboles subóptimos de 3 pasos más largos cuando se forzó como el miembro más temprano de Abelisauridae. El análisis da este resultado debido a que *Kryptops* y *Majungasaurus* comparten la presencia de una fosa promaxilar tapada por una lámina de hueso (carácter-223, estado 3; presente también en Abelisauridae

indet. UNPSJB PV 247). Sin embargo, este resultado hay que tomarlo con mucho cuidado, dado que cuando se forzó *Kryptops* como un Brachyrostra temprano hay árboles subóptimos de solamente 1 paso más largos, y cuando se forzó como taxón hermano de Abelisauridae indet. UNPSJB PV 247 (el otro taxón que presenta el estado 3 del carácter-223) resultaron árboles subóptimos de 2 pasos más largos. Si bien este resultado es novedoso se puede decir que es parcialmente compartido con el de Pol y Rauhut (2012), dado que recuperan a *Kryptops* como posible taxón hermano de todos los abelisáuridos excepto de *Eoabelisaurus* y los Brachyrostra, es decir de los abelisáuridos tempranos (*Rugops* y *Abelisaurus*) y los majungasaurinos.

En el Análisis-2 se puede observar que *Eoabelisaurus* se posiciona en la base de Abelisauroida, como en el Análisis-1. *Genusaurus* se recupera afuera de los Noosauridae y Abelisauridae (Fig. 10.44B). Este último resultado difiere levemente de lo obtenido por Carrano et al. (2002), Wilson et al. (2003), Sereno et al. (2004) y Pol y Rauhut (2012) que recuperan *Genusaurus* como un taxón inestable dentro de Abelisauroida (tal como se obtiene en el Análisis-1 de esta Tesis Doctoral). También difiere de Carrano y Sampson (2008), Farke y Sertich (2013), Gianechini et al. (2015), Wang et al. (2017) y Delcourt (2018) que recuperan *Genusaurus* como un Noosauridae, y de Tortosa et al. (2013), Canale et al. (2016), Filippi et al. (2016), Rauhut y Carrano (2016), Longrich et al. (2017) y Delcourt (2017) que recuperan *Genusaurus* como un Abelisauridae. Cuando se intentó forzar *Genusaurus* dentro de Noosauridae (como un noasáurido temprano) y dentro de Abelisauridae (como un abelisáurido temprano) se obtienen árboles subóptimos de 1 paso más largo. Además se intento forzar *Genusaurus* como un miembro de Majungosaurinae (tal como obtienen Filippi et al., 2016; Delcourt, 2017; Longrich et al., 2017) y se obtuvieron árboles subóptimos de 2 pasos más largos. Esto demuestra que es más parsimonioso una posible inclusión de este taxón dentro de

Noosauridae o como un abelisáurido temprano, que relacionado con los majungosaurinos.

Rahiolisaurus gujaratensis fue descrito por Novas et al. (2010) y no lo incluyeron en un análisis filogenético. Sucesivamente varios trabajos incorporaron *Rahiolisaurus* en análisis filogenéticos, algunos recuperándolo como un Brachyrostra (Filippi et al., 2016; Delcourt, 2017; Longrich et al., 2017) y otros como un Majungosaurinae (Canale et al., 2016; Wang et al., 2017; Delcourt, 2018). En los análisis llevados a cabo en esta Tesis Doctoral *Rahiolisaurus* se recupera como el más temprano del los Abelisauridae (Fig. 10.43B), resultado similar a Rauhut y Carrano (2016), o como un Abelisauoidea en politomía con Noosauridae y Abelisauridae (Fig. 10.44B), tal como lo recuperan Farke y Sertich (2013) y Gianechini et al. (2015). A la luz de los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral con respecto a los de trabajos previos, se intentó forzar *Rahiolisaurus* dentro de Brachyrostra y Majungosaurinae. Se obtuvieron árboles subóptimos de 2 pasos más largos en el primer caso, y de 1 paso más largos en el segundo caso, demostrando una relación más parsimoniosa con los majungosaurinos que con los abelisáuridos sudamericanos.

Carnotaurus sastrei (Bonaparte, 1985) es un taxón icónico por su morfología y sobre todo por ser, junto con *Abelisaurus*, el primer abelisáurido a ser descrito (sin tener en cuenta la historia taxonómica de *Majungasaurus*; ver Krause, 2007). Como fue mencionado en otra sección de esta Tesis Doctoral (ver CAPÍTULO 9-REVISIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS ARGENTINOS), *Carnotaurus* en todos los análisis filogenéticos llevado a cabo en los últimos 35 años se recupera como un Abelisauridae, junto o con *Ilokelesia*, o con *Majungasaurus*, y más últimamente junto con *Aucasaurus*. En los análisis filogenéticos realizados en esta Tesis Doctoral *Carnotaurus* se recupera en una politomía con otros abelisáuridos formando el clado Furileosauria (Fig. 10.43B),

o como un taxón furileusaurio hermano de un grupo formado por *Viavenator*, *Abelisaurus* y *Aucasaurus* (Fig. 10.44B). Para comprobar esta discrepancia entre los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral con los resultados obtenidos en trabajos previos, se intentó forzar *Carnotaurus* como taxón hermano de *Majungasaurus*, *Ilokelesia* y *Aucasaurus*. Cuando se forzó *Carnotaurus* como taxón hermano de *Majungasaurus* se obtuvieron árboles subóptimos de 19 pasos más largos, como taxón hermano de *Ilokelesia* se obtuvieron árboles subóptimos de 5 pasos más largos, y finalmente como taxón hermano de *Aucasaurus* se obtuvieron árboles subóptimos de 3 pasos más largos. En este sentido, es más parsimonioso que *Carnotaurus* esté relacionado con los abelisáuridos sudamericanos que con los majungasaurinos, y más cercano a *Aucasaurus* que a *Ilokelesia*. Sin embargo, una topología donde *Carnotaurus* y *Aucasaurus* son taxones hermanos entre sí resulta menos parsimoniosa en el resultado obtenido en el Análisis-2.

Abelisaurus comahuensis (Bonaparte y Novas, 1985) es, como fuera mencionado previamente, uno de los primeros abelisáuridos en ser descritos. Asimismo ya hemos mencionado la historia filogenética de este abelisáurido, recuperado, en base al trabajo que se toma en cuenta (ver CAPÍTULO 9-REVISIÓN DE LOS ABELISÁURIDOS ARGENTINOS), en distintas posiciones dentro de Abelisauridae; es decir, como un abelisáurido temprano, como un abelisáurido más cercano a *Majungasaurus* que a *Carnotaurus* (formando los Abelisaurinae), como un Brachyrostra no Furileusauria (más cercano a *Ilokelesia* que a *Carnotaurus*) o como un abelisáurido Furileusauria. En esta Tesis Doctoral *Abelisaurus* se recupera como un Furileusauria en una politomía con otros abelisáuridos (Fig. 10.43B), o como taxón hermano de *Aucasaurus* (Fig. 10.44B). También en este caso se probó forzar *Abelisaurus* en otras posiciones dentro de Abelisauridae, para comprobar posibles

soluciones subóptimas. Cuando se fuerza *Abelisaurus* como un miembro temprano de la familia se recuperan árboles subóptimos de 3 pasos más largos, se recuperan árboles subóptimos de 4 pasos más largos cuando se fuerza *Abelisaurus* como un miembro de Majungasaurinae, se recuperan árboles subóptimos de 7 pasos más largos cuando se fuerza *Abelisaurus* como un Brachyrostra más cercano a *Ilokelesia* que a *Carnotaurus*, y finalmente se recuperan árboles subóptimos de 2 pasos más largos cuando se fuerza *Abelisaurus* como un Furileusauria más temprano que *Viavenator*, *Carnotaurus* y *Aucasaurus*. Cabe destacar que los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral contrastan con algunos trabajos previos donde *Abelisaurus* se recuperaba como un abelisáurido temprano (e.g. Wang et al., 2017; Delcourt, 2018). En este sentido también se invalida la posibilidad de la presencia de un abelisáurido de gran tamaño, es decir mayor a los 7 metros de longitud (Grillo y Delcourt, 2017), en la base de Abelisauridae (ver también Delcourt, 2018).

Aucasaurus garridoi (Coria et al., 2002) es uno de los abelisáuridos más completos descubiertos hasta la fecha y esto permitió la codificación de más del 50% del total de la base de datos. Además, con un estudio en profundidad del material holotipo se ha podido codificar caracteres no codificados anteriormente, y cambiar algunas codificaciones (ver sección 2.6 de este capítulo). Esto ha permitido obtener una mejor estabilidad del taxón a la hora de ser incluido en un análisis filogenético, dado que en algunos trabajos resultaba ser un taxón inestable (e.g. Carrano y Sampson, 2008). En este sentido, los trabajos previos siempre han recuperado *Aucasaurus* como un abelisáurido, más específicamente como taxón hermano de *Abelisaurus* o *Carnotaurus* (ver CAPÍTULO 4-OSTEOLOGÍA DE *AUCASAUROS GARRIDOI* MCF-PVPH-236). En los análisis filogenéticos realizados en el marco de esta Tesis Doctoral, *Aucasaurus* se recuperó como un Furileusauria en una politomía con otros abelisáuridos

(Análisis-1; Fig. 10.43B), o como taxón hermano de *Abelisaurus* (Análisis-2; Fig. 10.44B). El resultado del Análisis-1 es parecido a la presentada por Tortosa et al. (2013) y Delcourt (2017), mientras que la topología obtenida en Análisis-2 se había recuperada en trabajos previos (e.g. Filippi et al., 2016). Como por otros taxones mencionados previamente, también *Aucasaurus* se forzó en otras posiciones del consenso reducido para comprobar posibles soluciones subóptimas. Cuando se forzó *Aucasaurus* como un taxón hermano de *Carnotaurus* se obtuvieron árboles subóptimos de 3 pasos más largos, mientras que se obtuvieron árboles subóptimos de 2 pasos más largos cuando se forzó como taxón hermano de *Viavenator*. En consecuencia, es más parsimonioso una topología que postula *Viavenator* como taxón hermano de *Aucasaurus*, que *Carnotaurus*.

Los resultados filogenéticos obtenidos en esta Tesis Doctoral se consideran como tentativos, dado que la inclusión de un nuevo taxón o el descubrimiento de ejemplares más completos de taxones ya conocidos podrían cambiar totalmente la topología presentada en esta sección, sobre todo las relaciones entre *Aucasaurus* y otros abelisáuridos. Sin embargo, hay que tomar en cuenta la “distancia filogenética” obtenida en esta Tesis Doctoral entre *Aucasaurus* y *Carnotaurus*, que parece ser más marcada con respecto a taxones supuestamente más antiguos como *Viavenator*. Con respecto a *Abelisaurus*, hay que tener en cuenta que junto con *Aucasaurus* proceden de la misma unidad estratigráfica y que es entendible una mayor “afinidad” filogenética entre estos dos abelisáuridos. Sin embargo, en esta Tesis Doctoral se excluye la posibilidad de una sinonimia entre *Aucasaurus* y *Abelisaurus* (como postulado previamente por Novas, 2009), dado que ambos taxones muestran en algunos huesos craneales diferencias evidentes, que implican una definitiva separación taxonómica de

los dos especímenes (ver CAPÍTULO 4-OSTEOLOGÍA DE *AUCASAURUS GARRIDOI* MCF-PVPH-236).

4.1. Autapomorfías obtenidas en los análisis filogenéticos para los taxones descritos en la presente Tesis Doctoral

En este capítulo se listarán las autapomorfías encontradas en los dos análisis filogenéticos llevados a cabo, para los taxones descritos en esta Tesis Doctoral:

- *Aucasaurus* se considera un taxón válido y distinto de otros abelisáuridos (sobre todo con los taxones coetáneos, tal como *Abelisaurus*) por tener las autapomorfías mencionadas en la diagnosis revisada. Además, en el Análisis-2 filogenético llevado a cabo en esta Tesis Doctoral (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA) se obtuvo una combinación única de estados de carácter que distinguen *Aucasaurus* de otros abelisáuridos. En este sentido, *Aucasaurus* carece de una rama anterior del maxilar, la misma condición se observa en terópodos tempranos como *Dilophosaurus* o algunos abelisauroideos como *Masiakasaurus*, *Noasaurus*, *Rugops* y *Ekrixinatosaurus* pero totalmente distinta a la observada en otros abelisáuridos donde es corta y alta (**carácter-6, estado 0**). En *Aucasaurus* los frontales no están fusionados entre sí, como se observa también en *Rugops* y *Abelisauridae* indet. MMCh PV 69 (**carácter-21, estado 0**). El proceso posterior del postorbital en *Aucasaurus* es más largo que el proceso anterior, como en *Dilophosaurus*, *Arcovenator* y *Allosaurus*, pero diferente de una rama casi ausente observada en otros abelisáuridos como *Carnotaurus* y *Majungasaurus* (**carácter-33, estado 2**). *Aucasaurus* tiene las placas paracentales con superficie lisa, condición presente también en

Rahiolisaurus y *Ekrixinatosaurus* (**carácter-89, estado 0**). *Aucasaurus* tiene un proceso puntiagudo en la parte posterior del cuerpo del cuadrado, como en *Ilokelesia* (**carácter-226, estado 1**). El supraoccipital de *Aucasaurus* tiene dos forámenes para las venas medias, lateralmente a la cresta supraoccipital, como en *Arcovenator* y *Majungasaurus* (**carácter-277, estado 1**).

- MCF-PVPH-820 se recupera como un Abelisauridae temprano y si bien no se pudieron identificar claras autapomorfías Abelisauridae indet. 820 en el Análisis-1 filogenético (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA) se obtuvo una combinación única de estados de carácter que distinguen el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 de otros abelisáuridos. En este sentido, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 tiene el sacro formado por cuerpo vertebrales del mismo ancho transversal, como algunos noasáuridos (**carácter-131, estado 0**). En el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 el borde ventral del sacro es horizontal, como en *Rajasaurus* y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-237 (**carácter-132, estado 0**). Finalmente, el pie púbico de Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 es reducido anteroposteriormente, como en *Eoabelisaurus* y otros neoterópodos tempranos (**carácter-260, estado 0**).
- *Abelisaurus* se distinguen de otros abelisáuridos por tener el siguiente conjunto de caracteres: un proceso ascendente del maxilar dirigido posterodorsalmente, aunque la misma condición se presenta también en otros abelisáuridos como *Majungasaurus* y *Kryptops* (**carácter-7, estado 0**). La sutura internasal en *Abelisaurus* está completamente fusionada, como en *Rugops* y *Majungasaurus* (**carácter-16, estado 1**). *Abelisaurus* tiene el contacto entre el nasal y frontal justo por encima de la órbita, condición presente también en distintos majungasaurinos (**carácter-19, estado 1**). Finalmente, en *Abelisaurus* la

- longitud anteroposterior del postorbital es inferior a su alto dorsoventral (**carácter-32, estado 0**).
- *Carnotaurus* se distinguen de otros abelisáuridos por tener el siguiente conjunto de caracteres: una fosa antorbital que se extiende al margen anterior del proceso ascendente en su parte dorsal, condición encontrada en neoterópodos tempranos (**carácter-12, estado 0**). *Carnotaurus* tiene una cresta nugal amplia y se proyecta muy por encima del techo craneano, condición parecida a la que se observa en *Arcovenator* y *Majungasaurus* (**carácter-29, estado 2**). En *Carnotaurus* el margen posterior del proceso ventral del postorbital es recto, como en *Ilokelesia* (**carácter-37, estado 1**). Ausencia de un proceso suborbital del lacrimal, aunque como mencionado en la descripción el borde posterior del lacrimal tiene un pequeño tubérculo (**carácter-46, estado 0**). En *Carnotaurus* la fosa *brevis* del ilion tiene el mismo ancho a lo largo de toda su longitud (**carácter-176, estado 0**). El pedúnculo isquiático del ilion en *Carnotaurus* se dirige verticalmente, como en *Genusaurus* y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69 (**carácter-184, estado 1**). Finalmente, el ilion de *Carnotaurus* presenta una relación entre el largo anteroposterior y el alto dorsoventral inferior a 0,26, como en el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 y el Abelisauridae indet. MMCh PV 69 (**carácter-256, estado 2**).
 - *Ekrixinatosaurus* se considera un taxón válido y distinto de otros abelisáuridos (sobre todo con los taxones coetáneos) por tener las autapomorfías mencionadas en la diagnosis revisada. Además, en el Análisis-2 filogenético llevado a cabo en esta Tesis Doctoral (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA) se obtuvo una combinación única de estados de carácter que distinguen *Ekrixinatosaurus* de otros abelisáuridos. En este sentido, *Ekrixinatosaurus* carece de una rama

anterior del maxilar, como *Rugops* y *Aucasaurus* (**carácter-6, estado 0**). En *Ekrixinatosaurus* tiene la faceta articular de las pre- y postzigapófisis en las vértebras cervicales con contorno ovalado, como en *Rahiolisaurus* (**carácter-106, estado 0**). La vértebra cervical anterior de *Ekrixinatosaurus* tiene una quilla en la superficie ventral del cuerpo, como *Rahiolisaurus* (**carácter-110, estado 0**). En *Ekrixinatosaurus* la espina neural de la vértebra caudal anterior tiene aproximadamente el mismo largo anteroposterior de la vértebra dorsal posterior (**carácter-136, estado 0**). En *Ekrixinatosaurus* la fenestra promaxilar está ocultada lateralmente por una lámina de hueso, como en *Abelisauridae* indet. UNPSJB PV 247 y algunos majungasaurinos (**carácter-223, estado 3**).

- *Ilokelesia* se considera un taxón válido y distinto de otros abelisáuridos (sobre todo con los taxones coetáneos) por tener las autapomorfías mencionadas en la diagnosis revisada. Además, en el Análisis-2 filogenético llevado a cabo en esta Tesis Doctoral (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA) se obtuvo una combinación única de estados de carácter que distinguen *Ilokelesia* de otros abelisáuridos. En este sentido, *Ilokelesia* presenta un borde posterior del postorbital vertical (**carácter-34, estado 0**) diferente de abelisáuridos como *Majungasaurus*, *Abelisaurus*, *Skorpiovenator* o *Carnotaurus* donde está inclinado anteroventralmente. *Ilokelesia* tiene un margen posterior de la rama yugal del postorbital levemente cóncavo (**carácter-37, estado 1**), condición que se observa en otros abelisáuridos como *Carnotaurus*, pero difiere de otros donde el borde es convexo (e.g. *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Viavenator*). Las vértebras cervicales en *Ilokelesia* presentan una superficie articular anterior convexa (**carácter-105, estado 2**), condición parecida a la observada en los tetanuros (e.g. *Allosaurus*) pero diferente a lo que se observa en otros

abelisáuridos como *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator* y *Carnotaurus*, donde la superficie articular es plana. Asimismo, el cuerpo vertebral en la vértebra cervical media de *Ilokelesia* tiene una relación entre el ancho y el alto aproximadamente cerca de un valor igual a 1 (**carácter-108, estado 0**), diferenciándose de otros abelisauroideos como por ejemplo *Masiakasaurus*, *Vespersaurus*, *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Viavenator* y *Carnotaurus* donde este valor es mucho más alto que 1.3. Por último, *Ilokelesia* presenta un proceso puntiagudo en la superficie posterior del cuerpo del cuadrado (**carácter-226, estado 1**), que también está presente en *Aucasaurus*.

- *Viavenator* se considera un taxón válido y distinto de otros abelisáuridos por tener las autapomorfía mencionadas en la diagnosis revisada. Además, en el Análisis-2 filogenético llevado a cabo en esta Tesis Doctoral (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA) se obtuvo una combinación única de estados de carácter que distinguen *Viavenator* de otros abelisáuridos. En este sentido, *Viavenator* presenta una fosa medial ventralmente al cóndilo occipital (**carácter-66, estado 1**). En *Viavenator* el borde ventral del parabasiesfenoides es fuertemente sigmoideo (**carácter-238, estado 0**).
- *Xenotarsosaurus* se recupera como un Abelisauroideo temprano y se considera un taxón válido y distinto de otros abelisáuridos por tener las autapomorfía mencionadas en la diagnosis revisada. Además, en el Análisis-1 filogenético llevado a cabo en esta Tesis Doctoral (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA) se obtuvo un carácter autapomórfico adicional que distingue *Xenotarsosaurus* de cualquier otro ceratosaurio, es decir la superficie articular anterior de las vértebras dorsales D1 y D2 comprimida dorsoventralmente, como se observa en

Masiakasaurus, Elaphrosaurus, Rajasaurus, Skorpiovenator y Ekrixinatosaurus
(carácter-123, estado 1).

CAPÍTULO 11-INFERENCIAS PALEOBIOGEOGRÁFICAS

1. Hipótesis previas de fragmentación de Gondwana

La fragmentación de Gondwana ocurrida en el Cretácico ha sido desde hace tiempo un tema de interés para entender tanto la evolución paleogeográfica de las masas continentales, como las rutas de dispersión, la evolución y relaciones filogenéticas de los organismos. Muchos de los trabajos que han analizado el tema para el Cretácico se han basado sobre la distribución de distintos grupos de dinosaurios (e.g. Smith et al., 2008; Upchurch, 2008; Tortosa et al., 2013). Teniendo en cuenta la evolución y las relaciones filogenéticas de algunos taxones, utilizando tanto datos morfológicos como moleculares (e.g. Sanmartín y Ronquist, 2004), se ha podido especular sobre el movimiento y fragmentación de las placas tectónicas. Sin embargo, se ha hipotetizado que los animales y las plantas han seguido dos modelos diferentes de la fragmentación de Gondwana (Sanmartín y Ronquist, 2004). Las varias propuestas en general se basan en los conceptos de vicarianza y de dispersión (e.g. Upchurch et al., 2002). El primer caso es cuando a causa del surgimiento de barreras geográficas la especie se divide en dos poblaciones, y finalmente dan lugar a dos especies distintas y hermanas. Por ende, la historia filogenética de dicho taxón es congruente con la historia biogeográfica del lugar donde vive. Cuando este modelo actúa sobre varios linajes, se puede observar una historia paleobiogeográfica similar entre sí (Fig. 11.1). El segundo caso es cuando ocurre una extensión del área de dispersión geográfica de una especie, causado por el movimiento de uno o más individuos (e.g. De Queiroz, 2005).

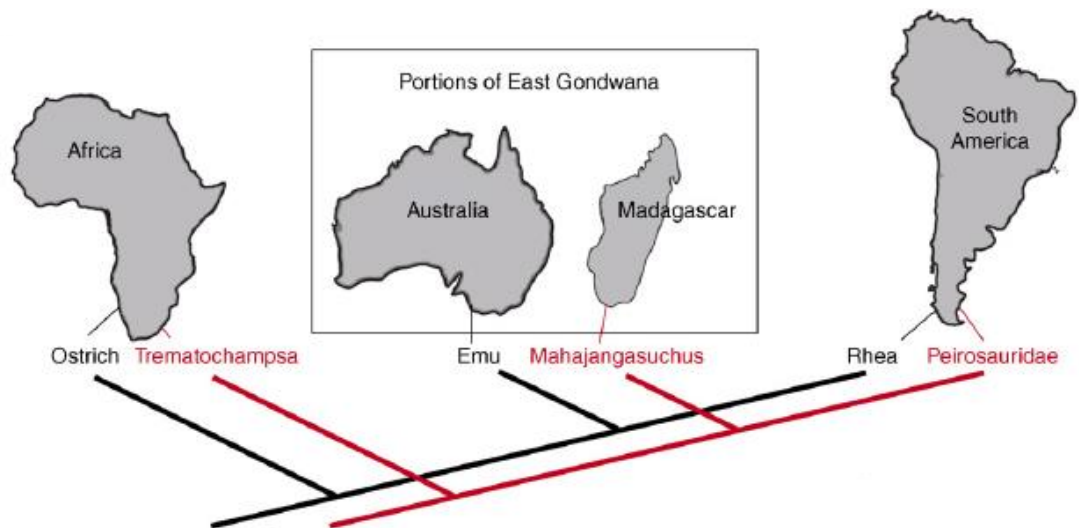


Figura 11.1. Ejemplos de vicarianza donde dos linajes de vertebrados (ratites y cocodrilos) siguen la misma relación filogenia/paleobiogeografía. En ese contexto, las ratites *Emu* (Australia) y *Rhea* (Sur América) y los cocodrilos *Mahajangasuchus* (Madagascar) y Peirosauridae (América del Sur) están más cercanos filogenéticamente entre sí que con las formas africanas (avestruz y *Trematochampsia*) (modificado de Upchurch, 2008). Esto demuestra que por lo menos América del Sur, Australia y Madagascar estuvieron en contacto más recientemente que África.

Sin embargo, varios autores han mencionado la posibilidad que las historias evolutivas de varios taxones gondwánicos no se pueden explicar solamente por vicarianza o por dispersión, debido a otros factores que pueden intervenir en estos modelos clásicos (e.g. Upchurch, 2008). En ese sentido, hay dos fenómenos que pueden afectar la historia paleobiogeográfica de un grupo: 1) el disturbio distribucional; y 2) las señales múltiples (Upchurch, 2008). El primer caso incluye posibles disturbios de la verdadera historia paleobiogeográfica debido a datos perdidos, extinciones y errores filogenéticos, entre otros, que pueden estar ocultando una posible vicarianza (o estarían indicando una vicarianza que en realidad no refleja la verdadera historia biogeográfica de un grupo). El segundo tiene en cuenta la geodispersión, es decir, la posibilidad de extender el área de una especie cuando una barrera física es removida. Este escenario

causa una integración entre lo que sería el modelo de vicarianza y el de dispersión (Ronquist, 1997; Upchurch, 2008). Además, también tiene en cuenta las diferentes respuestas de organismos a eventos físicos, debido a las diferentes adaptaciones ecológicas. Si la filogenia de los animales parece más congruente con la vicarianza, las plantas, gracias al transporte de las semillas, parecen ser más congruentes con un modelo de dispersión transoceánica (Sanmartín y Ronquist, 2004). Sin embargo, una dispersión transoceánica se ha propuesto también para algunos animales (e.g. Raxworthy et al., 2002; Ezcurra y Agnolin, 2012a).

Cuando se habla de vicarianza, Hallam (1972) propone dos modelos biogeográficos: la separación física entre dos continentes que llevará a la subdivisión de una población en dos, con consecuentes divergencias morfológicas en el tiempo; y la unión entre dos continentes, que llevaran a una uniformidad de la fauna. Cuando se habla de dispersión, se habla de un movimiento activo de una parte de la población desde un área geográfica hacia otra (ver también Molnar, 1997). Al tener en cuenta animales terrestres, Simpson (1940) propuso tres tipos de rutas de dispersión: corredores, puentes de filtro, y puentes azarosos.

Los Abelisauroidea/Abelisauridae han sido un grupo de dinosaurios usados con frecuencia para explicar algunas teorías sobre la fragmentación de Gondwana. En términos generales, hay cuatro teorías principales sobre la fragmentación de Gondwana, entre la cual las primeras dos se pueden adscribir al grupo de las hipótesis vicariantes, mientras que las otras dos al grupo de las hipótesis de dispersión:

- 1) “África Primera”. Es la teoría en la cual África fue la primera en separarse de Gondwana en el Cretácico Temprano (aprox. 140 MA). Dicha hipótesis está respaldada por la cercanía filogenética entre los taxones Indo-Malgaches y los sudamericanos. Sampson et al. (1998), con la descripción del cráneo completo de *Majungasaurus*

crenatissimus, confirman la presencia de abelisáuridos en Madagascar. Por ende, los autores consideran que África se separó antes de la aparición de Abelisauridae, o la ausencia de abelisáuridos de África es debida a un muestreo paleontológico incompleto. Los autores concluyen que África se separó primero, probablemente alrededor de los 120 millones de años atrás, y que los otros continentes mantuvieron una cierta conexión, tal vez hasta el Cretácico Tardío. De hecho, Wilson et al. (2003) proponen una filogenia donde *Rajasaurus* resulta más cercano a los carnotaurinos que a los taxones africanos (Niger taxón 2). Por ende, ellos conjeturan que la hipótesis paleobiogeográfica más compatible con dicha filogenia es la de “África primera”. Sin embargo, Wilson y colegas tienen en cuenta las pocas recurrencias de taxones premaastrichtianos en Madagascar e India, y que en África son casi desconocidos taxones del Cretácico Tardío. También Hay et al. (1999) consideraron que América del Sur, India, Madagascar y Antártida estuvieron unidas por lo menos hasta la base del Cretácico Superior, mientras que África se separa primero y permanece aislada durante todo dicho período. Este modelo ha sido congruente con la distribución de varios clados de vertebrados (e.g. Krause, 2006). Krause et al. (2007) consideran que el escenario más plausible para la historia paleobiogeográfica de Gondwana es el de África Primera, recalcando las afinidades filogenéticas entre las faunas de América del Sur, India y Madagascar con respecto a África. En este sentido, estos autores avalan dicha hipótesis tomando en cuenta las relaciones filogenéticas de los abelisáuridos. El único abelisáurido descubierto hasta ese momento, *Rugops*, del Cretácico Tardío temprano, tiene características basales respecto a sus contemporáneos de América del Sur, lo que sugería que los taxones de India, Madagascar y sudamericanos están más estrechamente relacionados.

Otros trabajos han ofrecido variantes de este escenario. Por ejemplo Turner (2004) hizo un estudio tomando en cuenta la filogenia de los crocodyliformes proponiendo un escenario parecido al de África Primera, con la única diferencia que en el Cretácico Medio/ Tardío, África, América del Sur, India y Madagascar se separan en bloque de los otros continentes.

2) “Samafrica”. En el Jurásico Medio se empezó a separar Gondwana en dos grandes bloques, uno “Samafrica” que incluye América del Sur y África, y el otro “Gondwana del Este” que incluye Antártida, India, Australia y Madagascar. Este modelo justificaría una relación filogenética más cercana entre organismos africanos y sudamericanos, y se ha propuesto para varios grupos de vertebrados (e.g. Buffetaut y Rage, 1993). Con el estudio de la evolución paleobiogeográfica de India, Chatterjee y Scotese (1999) apoyan (de manera implícita) esta teoría. De hecho, en la reconstrucción de la historia geográfica de India, consideran que aproximadamente hace 160 millones de años se habría producido la primera fragmentación de Gondwana en dos grandes bloques, el primero que abarca los continentes del oeste (África y América del Sur) y el segundo los continentes del este (Madagascar, India, Australia y Antártida). Sin embargo, estos autores mencionan la posibilidad de corredores transcontinentales entre los dos bloques por lo menos hasta hace 120 millones de años. Finalmente, estos autores remarcan la posibilidad de una conexión entre India y el norte de África al final del Cretácico mediante un corredor llamado Gran Somalia. Sin embargo, los mismos autores posteriormente (Chatterjee y Scotese, 2010) desestimaron esta hipótesis considerando la posibilidad de una conexión entre India y el norte de África mediante un arco volcánico, y entre India y América del Sur por medio de Antártida (y conectada con esta última mediante un corredor subaéreo) al final del Cretácico.

3) “Pangondwana”. Sereno et al. (2004), con el descubrimiento de *Rugops primus* del Cenomaniano de Niger, propusieron una teoría alternativa sustentada en que dicho taxón está filogenéticamente relacionado con los miembros del grupo (posteriormente acuñado) Brachyrostra. Estos autores plantean una teoría alternativa llamada “Pangondwana”, que propone la presencia de una conexión entre África-América del Sur-Antártida-Australia por medio de tres puentes, por lo menos hasta el Albiano temprano (110 MA). Solamente posteriormente, se instaló un corredor marino de aguas profundas entre América del Sur y África, separándolos definitivamente (Maisey, 2000). Además de los abelisáuridos, Sereno et al. (2004) respaldaron su teoría también con la presencia de carcarodontosáuridos en el Cenomaniano de Marruecos (África) y que están relacionados sobre todo con los miembros sur- y norteamericanos de esa familia (Sereno et al., 1996).

4) “Eurogondwana”. Propuesta recientemente por Ezcurra y Agnolin (2012a), considera la posibilidad de una conexión entre Europa (la parte sur) y Gondwana hasta por lo menos el Hauteriviano (Cretácico Inferior). Posteriormente, Europa se habría separado completamente de África, y se une a la parte norte de Europa y Asia. Esta conexión entre la parte sur de Europa y Gondwana en el Cretácico Inferior (mediante África) se infiere de: 1) estrecha relación entre las biotas de vertebrados de ambos continentes; y 2) la carencia de linajes de tetrápodos laurásicos en Gondwana. Cuando esta parte de Europa se une a Asiamérica, el intercambio de biotas entre estas dos provincias geográficas hace que en el primero aparezcan clados de Asiamérica y en el segundo, clados que procedían de Gondwana (Ezcurra y Agnolin, 2012a). Además, según estos autores, Gondwana y Laurasia presentan un escaso endemismo hasta el final del Cretácico, dado que son pocos los clados que se pueden considerar endémicos para estas dos provincias geográficas. Este resultado apoya otro escenario, es decir una

reconexión entre Europa y los continentes gondwánicos (mediante África) en el Campaniano-Maastrichtiano (y posiblemente hasta el Eoceno). Las implicancias de esta hipótesis son opuestas a las de “África Primera” y “Pangondwana”, dado que en estos dos modelos, América del Sur está separada de África desde el Cretácico Inferior en el primer caso, o desde el Cenomaniano (Cretácico Superior) en el segundo. Finalmente, los autores denominan esta nueva provincia geográfica formada al final del Cretácico como “Atlantogea”, e incluye América del Sur, Caribe, Antártida, África, Europa y Australia.

Una interesante posible reconstrucción paleobiogeográfica fue propuesta por Ósi et al. (2010). Estos autores describen distintos materiales de terópodos del Santoniano de Hungría, entre los cuales una falange ungueal pedal que asignan a Abelisauridae. A pesar de la dudable atribución de dicha falange a Abelisauridae (dado que muestra características ampliamente distribuidas dentro de Abelisauroidea), los autores infieren que la presencia de taxones en común con las regiones gondwánicas, tal como los abelisáuridos, en el Santoniano de Europa hace presuponer algún tipo de comunicación terrestre entre estas dos regiones geográficas, probablemente a lo largo de todo el Cretácico Tardío o incluso por todo el periodo Cretácico. Estos autores proponen tres tipos de rutas de dispersión entre África y el sur de Europa: 1) una conexión entre la parte norte occidental de África e Iberia; 2) una conexión entre la parte norte oriental de África y un arco de islas en la zona sur occidental de Asia; o 3) a través de un conjunto de islas que eran parte de la placa de Apulia. Este escenario podría confirmarse si algunos especímenes se asignaran indudablemente a Abelisauridae, tal como *Genusaurus* (Accarie et al., 1995) y la falange ungueal pedal descrita en el trabajo de Ósi et al. (2010).

2. Metodología

Para explorar las posibles áreas geográficas donde se originaron los clados dentro de Ceratosauria, y en particular reconstruir la historia biogeográfica de los clados internos a este grupo (e.g. Abelisauroidea y Abelisauridae), se utilizó el programa DIVA 1.2 (*Dispersal-Vicariance Analysis*; Ronquist, 1997) en la versión implementada en s-Diva (*Statistical Dispersal-Vicariance Analysis*; Yu et al., 2010). El s-DIVA tiene en cuenta el factor geográfico, pero no tiene en cuenta el factor tiempo. Dicha metodología se basa sobre algoritmos que calculan reconstrucciones óptimas de las áreas en los nodos ancestrales (Ronquist, 1997), parecidas a las reconstrucciones utilizadas en las matrices filogenéticas (e.g. Ronquist, 1996). En este sentido, esta metodología considera eventos de extinción (desaparición de una especie de un área) y dispersión (invasión de una especie en un área nueva mediante la desaparición de una barrera, o superándola) con un costo de 1, mientras que un evento de especiación por vicarianza tiene costo 0. Para obtener una reconstrucción óptima, esta metodología intenta minimizar tanto los eventos de dispersión como los eventos de extinción (Ronquist, 1997). Para llevar a cabo un análisis biogeográfico, el programa solamente necesita tres tipos de archivos: uno con todos los árboles más parsimoniosos, otro con el consenso estricto con todos los nodos resueltos, y finalmente un archivo con las áreas geográficas.

Se hicieron dos tipos de análisis: el primero sin restricción de áreas, es decir que todas las áreas geográficas, aunque no sean adyacentes, pueden estar en contacto entre sí; el segundo con restricción de áreas, implicando que las áreas no adyacentes no podían estar en contacto directo entre sí. En este sentido, se aplicó dicha restricción entre América del Sur y Europa, entre África y América del Norte, entre India y América del Norte, y entre Madagascar y América del Norte. Para los análisis

biogeográfico realizados en el marco de esta Tesis Doctoral se utilizaron los 72 árboles más parsimoniosos (MPTs) y el consenso estricto de un tercer análisis donde se han desactivado *a priori* todos los materiales nuevos e inéditos incluidos en esta Tesis Doctoral más los taxones inestables detectados en el Análisis-2. Esta elección es debido al alto número de MPTs del Análisis-1 y -2 que crean una fuerte incertidumbre en el consenso estricto y que a la vez colapsan el programa a la hora de tener en cuenta tantos MPTs. Además, muchos taxones muy fragmentarios incluidos en el primer análisis no son informativos bajo un punto de vista biogeográfico, dado que son contemporáneos, comparten la misma área geográfica o están estrechamente relacionados a taxones mucho más informativos (e.g. *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820, *Abelisauridae* indet. MPM 99).

Dado que el programa solamente puede analizar consensos estrictos totalmente resueltos (el programa no procesa consenso estricto con politomías), para el análisis presentado en esta Tesis Doctoral se tuvo que hacer modificaciones en algunos puntos del árbol filogenético. El consenso estricto de la filogenia llevado a cabo para el análisis biogeográfico presenta cuatro politomías; una en la base de Ceratosauria, otra entre los noasáuridos no Elaphrosaurinae, otra entre *Rahiolisaurus*, Noosauridae y *Abelisauridae*, y la última entre los Brachyrostra no Furileusauria. Para la base de Ceratosauria se resolvió poner como taxones hermanos a *Ceratosaurus* y *Berberosaurus*, por el motivo que ambos son más cercanos tanto estratigráficamente como geográficamente respecto a *Genyodectes*. En el segundo caso se detectó que la politomía es debida a *Laevisuchus*, un taxón fragmentario del Maastrichtiano de India. Sin embargo, este taxón se considera importante porque es el único Noosauridae de India. Por ende, se lo colocó como el miembro más temprano de los Noosaurinae por dos motivos; primero, Elaphrosaurinae es un clado del Jurásico y si incluyera un taxón del Maastrichtiano habría un extenso

linaje fantasma de aproximadamente 90 millones de años; segundo, es más parsimonioso que *Laevisuchus* esté relacionado más con taxones aproximadamente contemporáneos (como los Noosaurinae) y que estuvieron más relacionados geográficamente (como con *Masiakasaurus* de Madagascar, dado que India y Madagascar estuvieron en contacto por lo menos hasta el Cenomaniano; Chatterjee y Scotese, 2010). Sucesivamente, *Rahiolisaurus* fue posicionado dentro de Abelisauridae (como el abelisáurido más temprano, posición encontrada en varios trabajos publicados previamente (e.g. Pol y Rauhut, 2012; Farke y Sertich, 2013; Wang et al., 2017; Delcourt, 2018). Si bien *Rahiolisaurus* cae en una politomía con Noosauridae y Abelisauridae, presenta características sinapomórficas de esta última familia. La última politomía que involucra *Ekrixinatosaurus*, *Ilokelesia* y *Skorpiovenator*, se resolvió poniendo los últimos dos taxones como hermanos y más profundamente anidados que *Ekrixinatosaurus*. Hay que destacar que esta elección no implica un posible resultado distinto respecto a otra topología (e.g. *Ekrixinatosaurus* y *Skorpiovenator* como taxones hermanos), dado que los tres taxones proceden de Argentina. Solamente se decidió esta topología dado que *Ilokelesia* y *Skorpiovenator* proceden de la misma unidad litoestratigráfica y son levemente más jóvenes que *Ekrixinatosaurus*.

Las áreas geográficas elegidas son aquellas en donde actualmente se han encontrado ceratosaurios válidos a nivel taxonómico, y son: América del Sur (A), África (B), India (C), Madagascar (D), Europa (E), Asia (F), y América del Norte (G).

3. Resultados

3.1. Análisis-1

El Análisis-1 (sin restricción de áreas) identifica posibles áreas de origen para todos los nodos ancestrales (Fig. 11.2A). Empezando del nodo más temprano (nodo 59),

se observa que el ancestro de Theropoda puede haberse originado en América del Sur, África, Europa y América del Norte o en América del Sur, Europa y América del Norte (Fig. 11.2A, B). En el nodo de Neotheropoda (nodo 58) el análisis recupera como área de origen África, Europa y América del Norte, o en Europa y América del Norte (Fig. 11.2A, B). Para Averostra (nodo 57) y Ceratosauria (nodo 56), la reconstrucción obtiene un origen en Europa con una probabilidad del 100% para los tres clados (Fig. 11.2A, B). Para el clado Abelisauroidea (nodo 55) la reconstrucción muestra una cierta incertidumbre, dado que recupera dos posibles áreas al 50%, una formada por América del Sur y Europa, y la otra por América del Sur, India y Europa (Fig. 11.2A, B). Obviando a la reconstrucción del posible área de origen de Noosauridae y los demás nodos internos a este clado (escapa al propósito de esta Tesis Doctoral), pero se presentan los porcentajes de cada posible reconstrucción en MATERIAL SUPLEMENTARIO 4-VALORES EN PORCENTAJE DE LAS ÁREAS DE ORIGEN RECONTRUIDAS EN AMBOS ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICOS), se observa que la reconstrucción ancestral para Abelisauridae (nodo 52) incluye dos áreas al 50% una formada solamente por India y la segunda por India y África (Fig. 11.2A, B). De hecho, se observa una reconstrucción que incluye todas las áreas geográficas o combinados de las mismas. Sin embargo, cabe mencionar que respecto a las otras áreas India es el área geográfica con mayor porcentaje, seguida por India y África. Se vuelve a una incertidumbre alta en las reconstrucciones del nodo 51 (incluye los abelisáuridos a exclusión de *Rahiolisaurus*) y para el nodo 50 (incluye los abelisáuridos a exclusión de *Rahiolisaurus* y *Rugops*) (Fig. 11.2A, B), dado que se observan múltiples posibles áreas geográficas ancestrales para dichos nodos. No obstante, en todas las posibles combinaciones de estos dos nodos desaparecen Asia y América del Norte como posibles áreas de origen. Para el nodo donde se originan los majungasaurinos (nodo 43) también

se reconstruyeron varias áreas posibles (Fig. 11.2A, B), aunque desaparece América del Sur como posible área ancestral de origen. La resolución mejora levemente para los dos nodos internos a los Majungosaurinae, donde el área de origen está restringida a África, India y Madagascar y África e India. Finalmente, para el nodo que incluye el grupo Brachyrostra (nodo 49) y todos los nodos internos, la reconstrucción obtenida para el área ancestral en estos nodos es América del Sur (Fig. 11.2A, B).

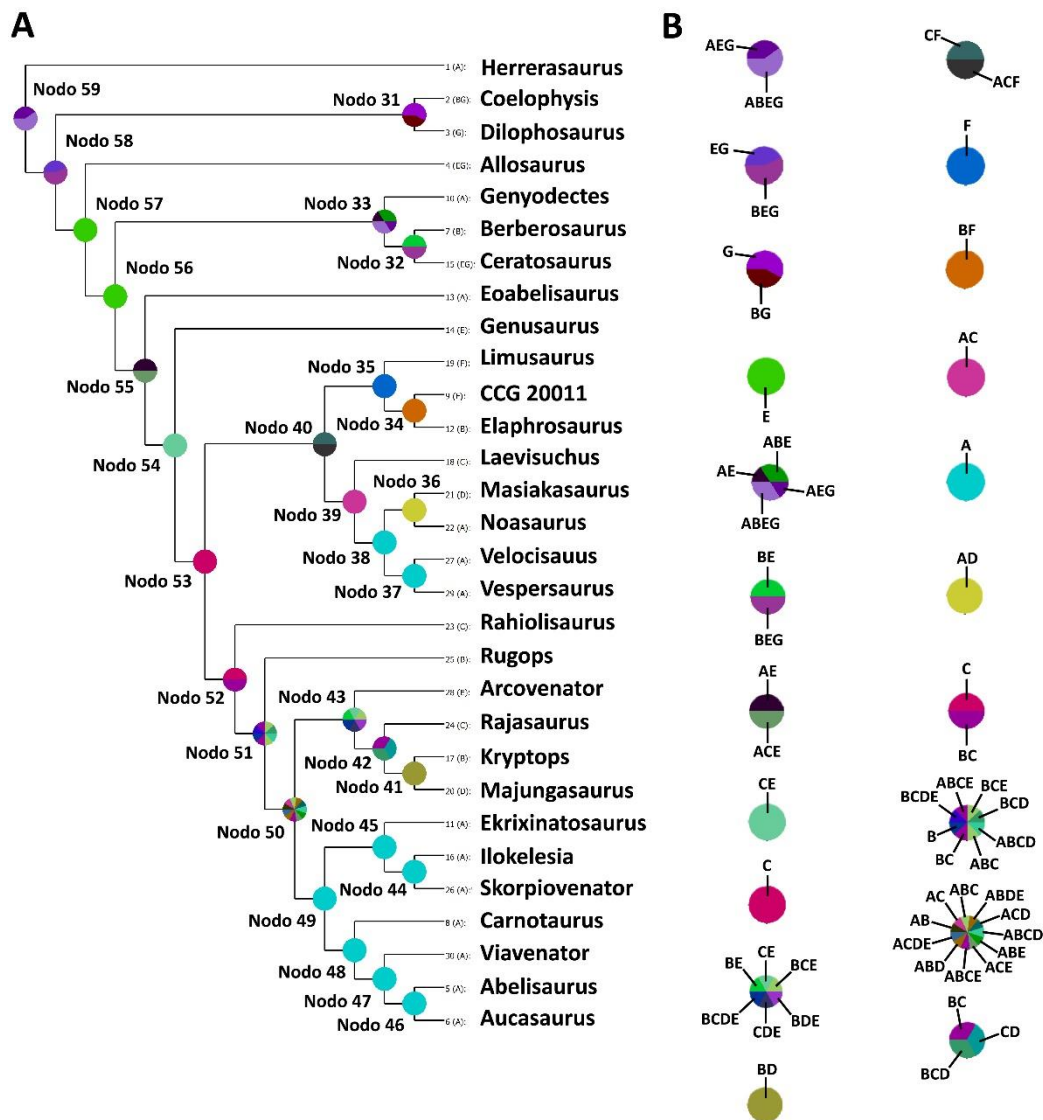


Figura 11.2. Posibles reconstrucciones de las áreas de origen de cada nodo utilizando un árbol de consenso sin politomías (A), reconstrucciones de las áreas ancestrales bajo una representación en gráfico de torta (B). Las distintas áreas geográficas se abreviaron con la siguientes letras: A, América del Sur; B, África; C, India; D, Madagascar; E, Europa; F, Asia; G, América del Norte.

3.2. Análisis-2

El Análisis-2 (con restricción de áreas, donde no se pueden reconstruir áreas que no son contiguas) reconstruye posibles áreas de origen para todos los nodos ancestrales excepto para el ancestro de Theropoda y para Abelisauroida (Fig. 11.3A). Esto es debido al hecho que en ambos taxones, las reconstrucciones sin limitaciones resultaban en un posible origen en América del Sur y distintas regiones de Laurasia (e.g. Europa). En el momento que se configura el programa con algunas restricciones, el mismo no puede reconstruir áreas de origen que incluyan taxones laurásicos (e.g. *Genusaurus*, *Limusaurus*) junto con taxones sudamericanos. Sucesivamente, el análisis recupera a Europa y América del Norte como área ancestral de origen en el nodo Neotheropoda, y solamente a Europa para los nodos Averostrá y Ceratosauria (Fig. 11.3A, B). Para el clado más anidado que *Eoabelisaurus* el análisis reconstruye un posible origen en Europa/India. Cabe mencionar algunas similitudes y diferencias con el Análisis-1 dentro de Abelisauridae. Para dicha familia se reconstruye un escenario igual que el Análisis-1, es decir con dos posibles áreas de origen. Inversamente para el nodo 50 (el grupo que incluye los majungasaurinos y los brachyrostros) en el Análisis-2 hay una menor incertidumbre, dado que se reducen notablemente las posibles áreas ancestrales. Para el nodo de los Majungasaurinae (nodo 43), se reconstruye un origen idéntico que el Análisis-1 (Fig. 11.3A, B). Finalmente, como para el Análisis-1 en el nodo Brachyrostra

y en todos los demás nodos internos se reconstruyen una única área formada solamente por América del Sur (Fig. 11.3A, B).

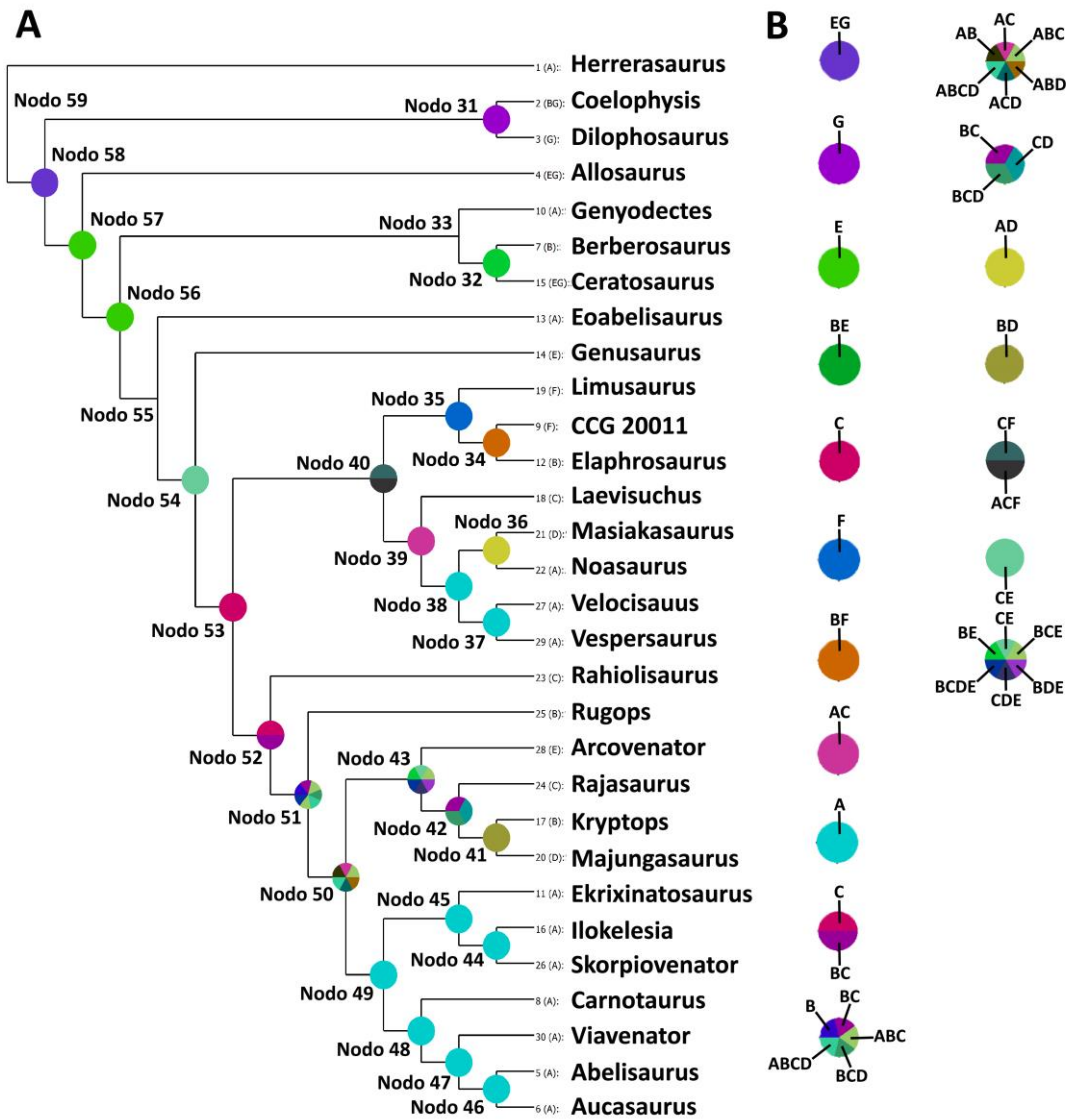


Figura 11.3. Posibles reconstrucciones con restricciones de las áreas de origen de cada nodo utilizando un árbol de consenso sin politomías (A), reconstrucciones de las áreas ancestrales bajo una representación en gráfico a torta (B). Las distintas áreas geográficas se abreviaron con las siguientes letras: A, América del Sur; B, África; C, India; D, Madagascar; E, Europa; F, Asia; G, América del Norte.

4. Discusión

Los análisis filogenéticos llevados a cabo en esta Tesis Doctoral muestran algunos puntos interesantes respecto a la biogeografía de Abelisauroidea y Abelisauridae. En el primer caso, la presencia de *Eoabelisaurus* (Pol y Rauhut, 2012) y otros abelisauroides (Rauhut, 2005; Ezcurra y Agnolin, 2012b-aunque su clasificación sistemática fue discutida por Rauhut, 2012) en el Jurásico Medio pre data la aparición de este grupo por lo menos al Jurásico Inferior (Fig. 11.4). Cabe destacar que se ha propuesto la presencia de abelisauroides, como *Berberosaurus*, en el Jurásico Inferior (Allain et al., 2007; Tortosa et al., 2013; Delcourt, 2018), aunque actualmente este taxón se considera como un ceratosaurio no Abelisauroidea (Carrano y Sampson, 2008; Ezcurra et al., 2010; Rauhut y Carrano, 2016). Obviamente, Abelisauroidea apareció en un contexto donde las distintas áreas geográficas estaban unidas en el supercontinente Pangea (e.g. Scotese et al., 1999; Scotese, 2004), y por ende tener una distribución casi cosmopolita (Ezcurra y Agnolin, 2012b).

La presencia de *Rahiolisaurus* y *Rugops* en la base de Abelisauridae implica un posible origen para esta familia en India o África (Fig. 11.4). Sin embargo, hay que tomar con cautela un origen en la provincia indica, dado que *Rahiolisaurus* es un taxón del Maastrichtiano y la posición temprana obtenida en esta Tesis Doctoral es tentativa. Además, el s-DIVA no tiene en cuenta el factor tiempo, basándose solamente en la resolución de los cladogramas y por ende da como resultado un posible origen en la India. Siendo más parsimonioso un origen en África dado que los abelisáuridos más antiguos proceden de esta región geográfica, este resultado difiere del obtenido por Pol y Rauhut (2012) dado que estos autores encuentran un origen para Abelisauridae principalmente en América del Sur. Ellos obtienen este resultado debido a la posición temprana de *Eoabelisaurus* dentro de Abelisauridae, mientras que en esta Tesis Doctoral este taxón se recupera en la base de Abelisauroidea. Los resultados obtenidos

en esta instancia son congruentes con el hecho que no se conocen abelisáuridos del Jurásico Medio en otra región del mundo, momento en lo cual había una cierta conexión entre todas las regiones geográficas (e.g. Scotese et al., 1999; Scotese, 2004). Además, una posición temprana de *Eoabelisaurus* dentro de Abelisauridae conllevaría un gap en el registro fósil de por lo menos 30 millones de años (Canale et al., 2017; para el primer posible registro de Abelisauridae del Cretácico). Por ende, probablemente la familia Abelisauridae es un clado que hasta la fecha hay registro solamente en el Cretácico (Fig. 11.4). Como área de origen de esta familia todavía hay muchas contradicciones, debido a la fragmentariedad de distintos taxones que cambian constantemente de ubicación dentro de Ceratosauria (e.g. *Genusaurus*) o dentro de Abelisauridae (e.g. *Dahalokely*, *Kryptops*, *Rahiolisaurus*). Sin embargo, más allá del posible lugar de origen, hubo una dispersión (y por ende una conexión) en tres áreas geográficas por lo menos hasta el Aptiano-Albiano. La presencia de abelisáuridos africanos como *Kryptops* y *Rugops* procedentes del Cretácico Inferior y Cretácico Superior temprano, y siendo el segundo taxón casi coetáneo de algunas formas sudamericanas (e.g. *Ekrixinatosaurus*), se puede imaginar una posible comunicación entre América del Sur y África por lo menos hasta el Albiano-Cenomaniano (Serenó et al., 2004).

El hecho que *Arcovenator*, taxón europeo, se recupera junto con los majungasaurinos que son de origen índico o malgache, implica un evento dispersivo del grupo y una conexión entre Europa, Madagascar e India, mediante África en el Cretácico Superior tardío. Dicho escenario se ajusta al modelo “Eurogondwana” propuesto por Ezcurra y Agnolin (2012a). Además, ya previamente se había considerado la posibilidad de una conexión entre India y África a mediados y al final del Cretácico mediante un puente subaéreo (Chatterjee y Scotese, 1999; Briggs, 2003). También Bonaparte (1991) considera que la presencia de abelisáuridos en Francia se

puede explicar mediante a un evento dispersivo desde África hacia Europa. Sin embargo, este resultado está sesgado por el registro fósil de Abelisauridae en la parte final del Cretácico Superior de África, dado que hay solamente restos muy fragmentarios (e.g. Buffetaut et al., 2005; Smith y Lamanna, 2006; Kear et al., 2013; Longrich et al., 2017). No obstante, dicho modelo parece no reflejar lo que concierne a los abelisáuridos sudamericanos, dado que estos últimos se reúnen en un único grupo monofilético, los Brachyrostra. Este clado tiene una extensión temporal desde el Cenomaniano hasta el Maastrichtiano, conllevando un posible endemismo de este grupo y vicariante de los majungasaurinos (formas europeas, africanas, malgaches e indias) (Fig. 11.4). El endemismo de los Brachyrostra se puede explicar con la separación de América del Sur desde África y las otras áreas geográficas, por lo menos desde el Cenomaniano-Turoniano (Canale et al., 2009). Además, esta vicarianza entre Brachyrostra y Majungasaurinae se refleja en las diferencias morfológicas entre ambos grupos que se mencionan abajo:

a) los Brachyrostra tienen una ornamentación bilateral (dorsalmente a cada frontal o engrosamiento de la parte dorsal de los postorbitales); el dentario con el borde ventral convexo; surco del canal neural en el cóndilo occipital estrecho; procesos en el borde lateral de los procesos transversos de las vértebras caudales; proceso ventral en el borde anterior de la cresta cnemial; tienen el astrágalo-calcáneo fusionado a tibia y fíbula con un proceso ascendente del astrágalo rectangular; el metatarsiano IV parece estar en contacto con el metatarsiano III a lo largo de toda su longitud; reducción transversal de las diáfisis en los metatarsianos II y IV, conllevando un metatarso más delgado que en los Majungasaurinae.

b) Los Majungasaurinae tienen un cuerno ubicado en la parte media de los frontales; el dentario con el borde recto; surco del canal neural en el cóndilo occipital ancho; ausencia de procesos en el borde lateral de los procesos transversos de las vértebras caudales; ausencia de proceso ventral en el borde anterior de la cresta cnemial; no existe fusión entre la tibia y la fibula con el astrágalo-calcáneo, y el proceso ascendente probablemente tenía forma triangular; el metatarsiano IV se va separando del metatarsiano III en el extremo distal; el metatarso es robusto, dado que no se observa la reducción transversal de las diáfisis en los metatarsianos II y IV.

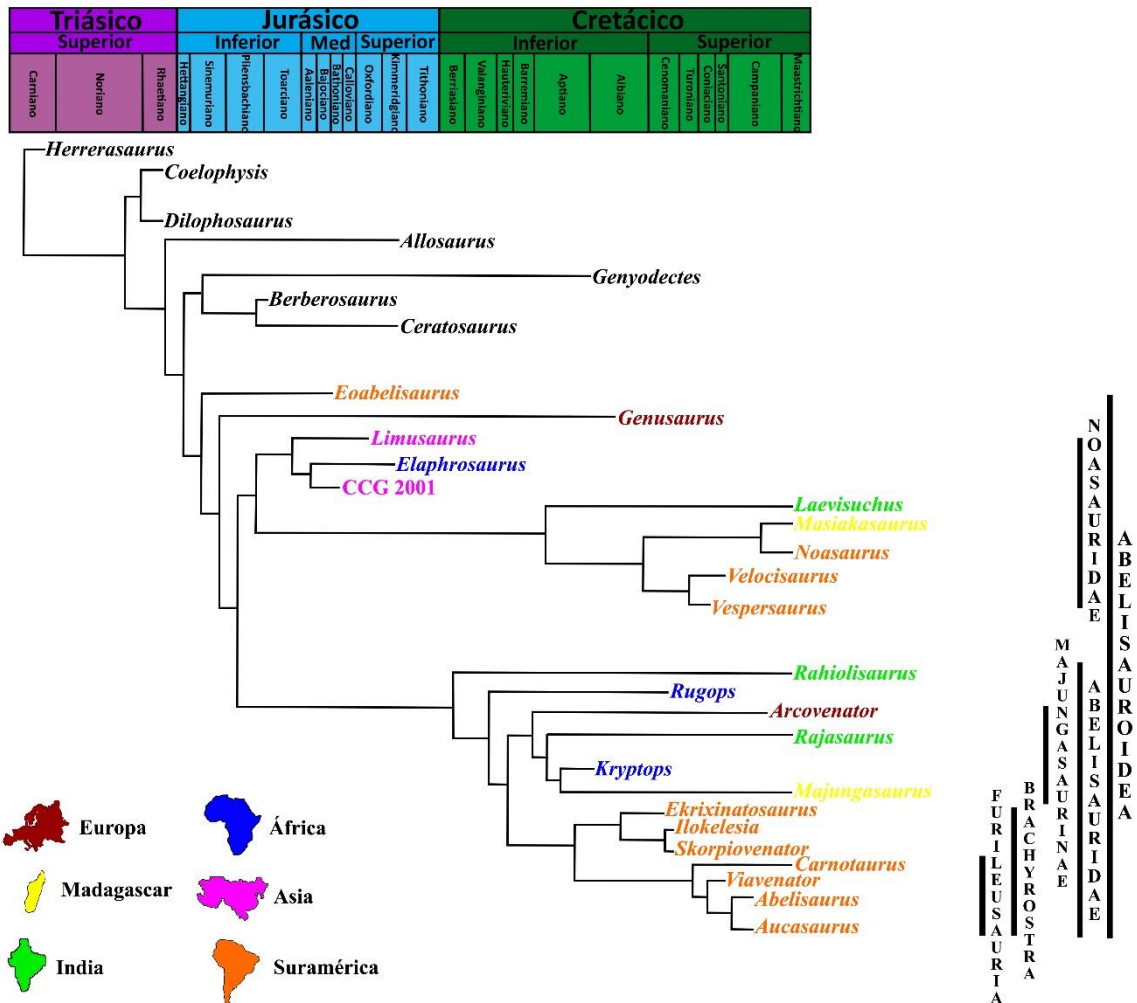


Figura 11.4. Distribución temporal y geográfica de los principales clados dentro de Ceratosauria. En rojo los taxones procedente de Europa, en amarillo de Madagascar, en verde de India, en azul de África, en fucsia de Asia, y en naranja de América del Sur.

CAPÍTULO 12-CONCLUSIONES

1. Aspectos osteológicos

El estudio en detalle del ejemplar holotipo *Aucasaurus garridoi* (Coria et al., 2002) permitió incrementar el conocimiento osteológico sobre este espécimen. En el CAPÍTULO 4 se lleva a cabo una descripción de todos los elementos óseos que componen el ejemplar, y conjuntamente una comparación con los abelisáuridos tanto de Argentina como de otros países. Se destaca sobre todo la descripción de la parte anterior del cráneo, de los elementos apendiculares anteriores y posteriores, y de la cintura escapular y pélvica. Además, se ha podido ampliar la diagnosis de *Aucasaurus* mediante la identificación de 25 nuevas autapomorfías presentes solamente en este taxón (de las cuales 7 obtenidas del análisis filogenético), o en algunos casos presentes en taxones filogenéticamente lejanos. Estas autapomorfías están distribuidas a lo largo de todo el esqueleto de *Aucasaurus*, en particular en el maxilar, cuadradoyugal, cuadrado, vértebras caudales, arcos hemales, húmero, radio, pubis, fémur, y metatarsiano IV. La presencia de características peculiares que diferencian *Aucasaurus* de cualquier otro terópodo valida la primera hipótesis planteada para la presente Tesis Doctoral (**H1**).

La comparación con otros taxones ha permitido resaltar semejanzas y diferencias entre *Aucasaurus* y algunos abelisáuridos tal como *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Skorpiovenator*, *Ilokelesia*, *Abelisaurus* y *Carnotaurus*. En particular, una comparación con *Abelisaurus* y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 (especímenes encontrados en la misma unidad litoestratigráfica que *Aucasaurus*) ha permitido llegar a dos conclusiones: 1) *Aucasaurus* es un taxón distinto de *Abelisaurus*; y 2) actualmente no hay diferencias sustanciales para que *Aucasaurus* y el *Abelisauridae* indet. MPCN PV 69 se consideren taxones distintos.

Con la descripción de tres nuevos especímenes resguardados en el Museo Municipal Carmen Funes, *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-36, el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 y el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820, se ha ampliado la fauna de terópodos del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina. El Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 está compuesto por huesos axiales y apendiculares, y parece ser un taxón nuevo debido a la presencia de por lo menos dos rasgos autapomórficos. De hecho el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-380 presenta una cresta en la parte dorsal y cerca del borde lateral de un proceso transversal de una vértebra caudal, y una cresta delimitada por dos tubérculos en la superficie proximolateral de la fíbula (presente también en *Neovenator*).

El ejemplar Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 está representado por una cadera entera y el sacro fusionado a los iliones. Morfológicamente, este espécimen muestra tanto estados de carácter derivados como plesiomórficos. De hecho un ilion largo anteroposteriormente, la presencia de un reborde en la hoja postacetabular, un borde dorsal del ilion recto, son características presentes en algunos abelisauroideos (e.g. *Masiakasaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*). Sin embargo, el sacro muestra características plesiomórficas, como por ejemplo la ausencia de una curvatura del borde ventral, o la ausencia de un estrechamiento transversal de los cuerpos vertebrales. Cabe destacar que si bien el Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 no se pudo comparar con algunos de los taxones procedentes de la misma unidad litoestratigráfica (e.g. *Ilokelesia*, *Tralkasaurus*) por falta de material en común, sí se pudo con *Skorpiovenator* y mostraron evidentes diferencias morfológicas. No se pudieron reconocer autapomorfías en este espécimen para poderlo distinguir de otros terópodos.

Huinculsaurus montesi, está representado por un individuo juvenil que preservó una serie articulada de vértebras dorsales y sacras. Este espécimen fue encontrado a

pocos metros del ejemplar holotipo *Ilokelesia aguadagrandensis*. Si bien en un primer momento *Huinculsaurus* fue considerado posiblemente un juvenil de *Ilokelesia*, el estudio en detalle presentado en esta Tesis Doctoral y en el artículo de respaldo ha demostrado que son taxones distintos.

La revisión de distintos taxones de Argentina tal como *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Ilokelesia*, *Quilmesaurus*, *Viavenator*, *Xenotarsosaurus*, ha permitido aportar descripciones y comparaciones ampliadas. En cada caso se ha desarrollado una posible nueva diagnosis, dado que se detectaron nuevos caracteres peculiares para estos taxones. También se enmendó significativamente la diagnosis original de algunos taxones, por tener caracteres que en su momento fueron considerados autapomórficos y que hoy en día son ampliamente distribuidos dentro de Abelisauridae (e.g. *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Xenotarsosaurus*).

2. Aspectos histológicos

Se pudo estudiar la microestructura de distintos huesos de los ejemplares holotipos de *Aucasaurus garridoi* y *Quilmesaurus curriei*. En *Aucasaurus* se estudiaron secciones delgadas de huesos axiales y apendiculares, mientras que en *Quilmesaurus* se estudiaron secciones delgadas de huesos apendiculares. *Aucasaurus* muestra una excelente preservación de las estructuras histológicas, tal como la presencia de un hueso compacto de tipo zonal. La presencia de *annuli*, zonas y sobre todo de líneas de crecimiento detenido determina un crecimiento de tipo cíclico, tal como en otros terópodos. La presencia de una capa circunferencial externa en todas las muestras de *Aucasaurus* confirma la madurez somática para dicho taxón. Además, el fémur es el hueso con el mayor número de líneas de crecimiento detenido, con un total de 19. En

este sentido, la edad mínima estimada para *Aucasaurus* es de 20 años al momento de su muerte.

Quilmesaurus presenta una tasa de crecimiento parecida a la de *Aucasaurus* y tiene solamente seis líneas de crecimiento detenido en la tibia, implicando una edad mínima de siete años cuando murió. Sin embargo, *Quilmesaurus* y *Aucasaurus* muestran algunas diferencias microestructurales. *Quilmesaurus* tiene una capa circunferencial interna ausente en *Aucasaurus*, mientras que en este último hay una capa circunferencial externa ausente en el primer taxón (aunque no hay que descartar que sea el resultado de un proceso tafonómico). La organización vascular en *Quilmesaurus* difiere de *Aucasaurus*, dado que en el primero hay canales circunferenciales mientras que en el segundo prevalecen canales longitudinales. A diferencia de *Aucasaurus*, las características microestructurales prueban que *Quilmesaurus* no había alcanzado la madurez somática, debido a la falta de una capa circunferencial externa (además de la falta de fusión entre el astrágalo-calcáneo y la tibia). Finalmente, en la tibia de *Quilmesaurus* se observa un cambio en la dirección de la vascularización que podría ser debido a alguna patología.

3. Aspectos filogenéticos

Para entender las relaciones filogenéticas internas dentro de la familia Abelisauridae (sobre todo de los Brachyrostra) y la posición de *Aucasaurus* dentro de Abelisauridae se desarrollaron dos análisis filogenéticos. Para esto, se utilizó una base de datos publicada recientemente (Langer et al., 2019) a la cual se realizaron importantes modificaciones tanto en los caracteres (e.g. modificaciones de algunos, agregado de nuevos caracteres) como en las codificaciones. Los resultados más destacables fueron: 1) se recuperan taxones considerados previamente como

abelisáuridos en la base de Abelisauroidea, como *Xenotarsosaurus* y *Eoabelisaurus*; 2) al ser *Eoabelisaurus* un abelisauroideo temprano, el registro de Abelisauridae *sensu stricto* está restringido al Cretácico; 3) *Kryptops* es recuperado como un majungasaurino, en lugar de ser un abelisáurido temprano; 4) se recuperan dos grupos dentro de Brachyrostra, los Furileusauria y un grupo innominado formado por *Ekrixinatosaurus*, *Ilokelesia* y *Skorpiovenator* (dicha topología ya se había recuperado en varios trabajos anteriores); 5) *Abelisaurus* es recuperado como taxón hermano de *Aucasaurus*, en lugar de *Carnotaurus* o *Viavenator*. Este último resultado refuta la hipótesis 2 propuesta para esta Tesis Doctoral (**H2**), dado que se había planteado a *Aucasaurus* como un taxón filogenéticamente más cerca de *Carnotaurus*, que *Abelisaurus*, *Skorpiovenator* y *Majungasaurus*.

En el Análisis-1, MCF-PVPH-380 es recuperado como un abelisáurido Furileusauria (en una politomía). Este resultado es muy importante para el registro de la familia Abelisauridae, dado que MCF-PVPH-380 procede de sedimentitas datadas en una edad turoniana tardía-coniaciana, lapso donde no hay registros de Abelisauridae a nivel mundial.

En esta Tesis Doctoral, el ejemplar Abelisauridae indet. MCF-PVPH-820 se recupera dentro de Abelisauridae en una posición temprana. Probablemente este resultado está afectado por la escasez de material preservado, lo que implica una escueta codificación para la base de datos, pero también por la presencia de varios caracteres plesiomórficos respecto a abelisáuridos coetáneos.

Con respecto a *Huinculsaurus*, los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral y en el artículo de respaldo difieren levemente, probablemente debido a la utilización de dos bases de datos distintas. De hecho, en el análisis filogenético llevado a cabo en el artículo de respaldo, *Huinculsaurus* se recupera como un Noasauridae posiblemente

relacionado con los elaphrosaurinos. En esta Tesis Doctoral, *Huinculsaurus* se recupera como un abelisauroideo temprano. Por lo tanto, ambos resultados filogenéticos valoran las diferencias morfológicas con respecto a *Ilokelesia* y *Skorpiovenator*, confirmando la existencia de por lo menos tres abelisauroideos en la misma unidad litoestratigráfica (cuatro si se tiene en cuenta también *Tralkasaurus*).

4. Aspectos paleobiogeográficos

La utilización del programa s-DIVA ha permitido realizar un análisis biogeográfico para el grupo Ceratosauria, mediante los resultados filogenéticos obtenidos en el capítulo filogenético (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA). Si bien s-DIVA no tiene en cuenta el factor temporal, se pueden remarcar algunos resultados obtenidos que se reflejan en algunas de las hipótesis sobre la fragmentación de Gondwana. Sin tener en cuenta las posibles reconstrucciones de los nodos externos a Abelisauridae (dado que no es el propósito de dicha Tesis Doctoral), se obtiene una reconstrucción para el nodo de dicha familia principalmente en India y África. Sin embargo, el programa recupera como posible área ancestral la región índica por el hecho de la posición temprana de *Rahiolisaurus*. Dicho taxón es del Maastrichtiano y es un espécimen muy fragmentario, siendo su posición filogenética tentativa y el resultado obtenido del análisis biogeográfico no sería el más esperable en base al registro cronoestratigráfico. En contraste, un posible origen en África es más plausible, dado que los abelisáuridos más antiguos proceden del Cretácico Inferior de esta región geográfica. Además, también de África se han dado a conocer materiales que posiblemente son de abelisáurido y más antiguos aún (Smith y Dalla Vecchia, 2006; Rauhut, 2011). Sin embargo, también un origen africano del clado Abelisauridae tiene que tomarse con cuidado, dado que se han comunicado posibles abelisáuridos del

Berriasiano-Valanginiano de Argentina (Canale et al., 2017), y más antiguos aún del Kimmeridgiano-Titoniano de Portugal (Hendrickx et al., 2014a).

Dentro de Abelisauridae, el grupo que incluye a los Majungosaurinae + Brachyrostra muestra una reconstrucción paleobiogeográfica muy compleja, dado que se recuperan distintas áreas geográficas de Gondwana y Europa. Si bien la posible reconstrucción ancestral para los Majungosaurinae también presenta una cierta incertidumbre, el resultado se restringe a Europa o distintas regiones gondwánicas (excepto América del Sur). Finalmente, para los Brachyrostra y todos los nodos internos a este grupo se obtuvieron reconstrucciones ancestrales únicamente en América del Sur. Los resultados de los análisis filogenéticos y biogeográficos indican que probablemente hayan ocurrido dos eventos tectónicos, que se reflejan con dos hipótesis de la fragmentación de Gondwana. El primero que hasta el Cenomaniano, África y América del Sur tenían algún tipo de conexión (teoría Pan-Gondwana), y el segundo en el Cretácico terminal en donde hubo una conexión entre África, Europa, Madagascar e India (teoría Eurogondwana). Esta vicarianza entre los Majungosaurinae y Brachyrostra está acompañada por distintas morfologías del esqueleto que se observan en los taxones de ambos grupos, y que implican que los Brachyrostra serían un grupo endémico de América del Sur. Para concluir, este resultado valida la hipótesis 3 propuesta para la presente Tesis Doctoral (**H3**), dado que los abelisáuridos de la Patagonia constituyen un grupo natural y endémico de Gondwana.

NOTAS

Si bien en esta Tesis Doctoral se han tenido en cuenta, tanto para una cuestión comparativa con *Aucasaurus* y los otros taxones como para el desarrollo de los capítulos de histología, filogenético y paleobiogeográfico, la totalidad de trabajos publicados sobre abelisáuridos, cabe mencionar que recientemente se han dado a conocer dos nuevos abelisáuridos, *Spectrovenator ragei* (Zaher et al., 2020) y *Niebla antiqua* (Aranciaga Rolando et al., 2021). Dicho trabajos no están contemplados en esta Tesis Doctoral, sin embargo, se destaca la importancia de ambos taxones, dado que *Spectrovenator*, procedente del Barremiano-Aptiano (Cretácico Inferior) de Brasil, resulta ser un abelisáurido temprano, llenando el hiato estratigráfico de esta familia. Finalmente, *Niebla*, procedente del Maastrichtiano (Cretácico Superior) della Patagonia, resulta ser uno de los abelisáuridos más jóvenes y de tamaño mediano si lo comparamos a otros componentes de esta familia.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACCARIE, H., BEAUDOIN, B., DEJAX, J., FRIÈS, G., MICHARD, J. G. y TAQUET, P. 1995. D'ecouverte d'un Dinosauré thérope de nouveau (*Genusaurus sisteronis* n. g., n. sp.) dans l'Albien marin de Sisteron (Alpes de Haute-Provence, France) et extension au Crétacé inférieur de la lignée cératosaurienne. *Compte Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, série 7 Ila.* 320, 327-334.

AGNOLIN, F. L., y CHIARELLI, P. 2010. The position of the claws in Noosauridae (Dinosauria: Abelisauroida) and its implications for abelisauroid manus evolution. *Paläontologische Zeitschrift*, 84, 293-300.

ALCOBER, O. A., y MARTINEZ, R. N. 2010. A new herrerasaurid (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Triassic Ischigualasto formation of northwestern Argentina. *ZooKeys*, 63, 55-81.

ALLAIN, R. 2001. Redescription de *Streptospondylus altdorfensis*, le dinosauré thérope de Cuvier, du Jurassique de Normandie. *Geodiversitas*, 23, 349-367.

ALLAIN, R., y SUBERBIOLA, X. P. 2003. Dinosaurs of France. *Comptes Rendus Palevol*, 2, 27-44.

ALLAIN, R., TYKOSKI, R., AQUESBI, N., JALIL, N. E., MONBARON, M., RUSSELL, D., y TAQUET, P. 2007. An abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from

the Early Jurassic of the High Atlas Mountains, Morocco, and the radiation of ceratosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 610-624.

APESTEGUÍA, S. 2002a. Greater Gondwana and the Kawas Sea coastal tetrapod fauna (Campanian-Maastrichtian). *II Simposio del Cretácico de América del Sur*.

APESTEGUÍA, S. 2002b. Successional structure in continental tetrapod faunas from Argentina along the Cretaceous. *II Simposio del Cretácico de América del Sur*.

APESTEGUÍA, S., SMITH, N. D., JUÁREZ VALIERI, R. y MAKOVICKY, P. J. 2016. An unusual new theropod with a didactyl manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *PloS One* 11, e0157793.

ARANCIAGA ROLANDO, M., GARCIA MARSÀ, J., Y NOVAS, F. 2020. Histology and pneumaticity of *Aoniraptor libertatem* (Dinosauria, Theropoda), an enigmatic mid-sized megaraptoran from Patagonia. *Journal of Anatomy*, 237, 741-756.

ROLANDO, M. A., CERRONI, M. A., MARSÀ, J. A. G., MOTTA, M. J., ROZADILLA, S., EGLÍ, F. B., y NOVAS, F. E. 2021. A new medium-sized abelisaurid (Theropoda, Dinosauria) from the late cretaceous (Maastrichtian) Allen Formation of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 105, 102915.

ARDOLINO, A., y DELPINO, D. 1987. Senoniano (continental-marino). Comarca nordpatagónica Provincia del Chubut, Argentina. In *Congreso Geológico Argentino*, 193-196.

AZEVEDO, R. P. F., SIMBRAS, F. M., FURTADO, M. R., CANDEIRO, C. R. A., y BERGQVIST, L. P. 2013. First Brazilian carcharodontosaurid and other new theropod dinosaur fossils from the Campanian–Maastrichtian Presidente Prudente Formation, São Paulo State, southeastern Brazil. *Cretaceous Research*, 40, 131-142.

BAIANO, M. A., y CERDA, I. A. 2017. Bone microstructure of *Quilmesaurus curriei* (Theropoda, Abelisauridae). *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 18(2), R10.

BAIANO, M. A., CORIA, R. A., WINDHOLZ, G., MESO, J. G. 2018. Revisiting the Upper Cretaceous noosaurid record of the Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, Puerto Madryn, Argentina.

BAIANO, M. A., CORIA, R. A., y CAU, A. 2020a. A new abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Huincul Formation (lower Upper Cretaceous, Neuquén Basin) of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 110, 104408.

BAIANO, M. A., CORIA, R. A. y CANALE, J. I. 2020b. New abelisaurid materials from the Anacleto Formation (Campanian, Upper Cretaceous) of Patagonia, Argentina, shed light on the diagnosis of *Brachyrostra* (Theropoda, Abelisauridae). II Jornadas de

Paleovertebrados de la Cuenca Neuquina, *Publicación Electronica de la Asociación Paleontológica Argentina*, R5.

BAKKER, R. T., y GALTON, P. M. 1974. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature* 248, 168–172.

BARON, M. G., NORMAN, D. B. y BARRETT, P. M. 2017. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature*, 543, 501-506.

BARSBOLD, R., y OSMÓLSKA, H. 1999. The skull of *Velociraptor* (Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 44, 189-219.

BENSON, R. B. J. 2008. New information on *Stokesosaurus*, a tyrannosauroid (Dinosauria: Theropoda) from North America and the United Kingdom. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 732-750.

BENSON, R. B. 2010. A description of *Megalosaurus bucklandii* (Dinosauria: Theropoda) from the Bathonian of the UK and the relationships of Middle Jurassic theropods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158, 882-935.

BENSON, R. B., RICH, T. H., VICKERS-RICH, P., y HALL, M. 2012. Theropod fauna from southern Australia indicates high polar diversity and climate-driven dinosaur provinciality. *PLoS One*, 7, e37122.

BERTINI, R. J. 1996. Evidencias de Abelisauridae (Carnosauria: Saurischia) do Neocretáceo da Bacia do Paraná. *IVº Simpósio Cretáceo do Brasil (Rio Claro, Brasil), Abstracts*, 267-271.

BONAPARTE, J. F. 1975. Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. *Acta Geológica Lilloana*, 13, 5-90.

BONAPARTE, J. F. 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. *National Geographic Research*, 1, 149-151.

BONAPARTE, J. F. 1991. The gondwanian theropod families Abelisauridae and Noasauridae. *Historical Biology*, 5, 1-25.

BONAPARTE, J. F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, **30**, 73-130.

BONAPARTE, J. F. y GASPARINI, Z. B. 1979. Los saurópodos de los Grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. *Congreso geológico argentino de paleontología y bioestratigrafía*, 393-406.

BONAPARTE, J. F. y POWELL, J. E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Memoires de la Societe Geologique de France*, 139, 19-28.

BONAPARTE, J. F. y NOVAS, F. E. 1985. *Abelisaurus comahuensis* n.g. n.sp. Carnosauria del Cretácico tardío de Patagonia. *Ameghiniana*, 21, 259-265.

BONAPARTE, J. F., NOVAS, F. E. y CORIA, R. A. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 416, 1–42.

BRIGGS, J. C. 2003. The biogeographic and tectonic history of India. *Journal of Biogeography*, 30, 381-388.

BRISSÓN EGLI, F., AGNOLÍN, F. L., y NOVAS, F. 2016. A new specimen of *Velocisaurus unicus* (Theropoda, Abelisauroida) from the Paso Córdoba locality (Santonian), Río Negro, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36, e1119156.

BRISTOWE, A., y RAATH, M. A. 2004. A juvenile coelophysoid skull from the Early Jurassic of Zimbabwe, and the synonymy of *Coelophysis* and *Syntarsus*. *Palaeontologia africana*, 40, 31-41.

BRITT, B. B. 1991. Theropods of Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, late Jurassic), Colorado, with emphasis on the osteology of *Torvosaurus tanneri*. *Brigham Young University Geology Studies*, 37, 1-72.

BRITT, B. B. 1993. Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs. *Ph.D. Thesis*, University of Calgary.

BROCHU, C. A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16, 49-62.

BROCHU, C. A. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus rex*: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22, 1-138.

BROUGHAM, T., SMITH, E. T., y BELL, P. R. 2019. New theropod (Tetanurae: Avetheropoda) material from the ‘mid’-Cretaceous Grimian Greek Formation at Lightning Ridge, New South Wales, Australia. *Royal Society open science*, 6, 180826.

BROUGHAM, T., SMITH, E. T., y BELL, P. R. 2020. Noosaurids are a component of the Australian ‘mid’-Cretaceous theropod fauna. *Scientific reports*, 10, 1-10.

BRUSATTE, S. L., y SERENO, P. C. 2008. Phylogeny of Allosauroidea. *Journal of Systematic Palaeontology*, 6, 155-182.

BRUSATTE, S. L., BENSON, R. B. J. y HUTT S. 2008. The osteology of *Neovenator salerii* (Dinosauria: Theropoda) from the Wealden Group (Barremian) of the Isle of Wight. *Monograph of the Palaeontographical Society*, 162, 1-166.

BRUSATTE, S. L., NESBITT, S. J., IRMIS, R. B., BUTLER, R. J., BENTON, M. J., y NORELL, M. A. 2010. The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews*, 101, 68-100.

BUFFETAUT, E. y RAGE, J-C. 1993. Fossil amphibians and reptiles and the Africa-South America connection. In: *The Africa-South America Connection* (George, W. and Lavocat, R., eds), pp. 87–99, Clarendon Press.

BUFFETAUT, E., MECHIN, P., y MECHIN-SALESSY, A. 1988. Un dinosaure théropode d'affinités gondwaniennes dans le Crétacé supérieur de Provence. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 306, 153-158.

BUFFETAUT, E., ESCUILLIÉ, F., y POHL, B. 2005. First theropod dinosaur from the Maastrichtian phosphates of Morocco. *Kaupia*, 14, 3-8.

BURCH, S. H. 2017. Myology of the forelimb of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda, Abelisauridae) and the morphological consequences of extreme limb reduction. *Journal of Anatomy*, 231, 515-531.

BURCH, S. H., y CARRANO, M. T. 2012. An articulated pectoral girdle and forelimb of the abelisaurid theropod *Majungasaurus crenatissimus* from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32, 1-16.

BUTLER, R. J., UPCHURCH, P. y NORMAN, D. B. 2008. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 6, 1-40.

BYBEE, P.J., LEE, A.H., LAMM, E.T. 2006. Sizing the Jurassic theropod dinosaur *Allosaurus*: assessing growth strategy and evolution of ontogenetic scaling of limbs. *Journal of Morphology*, 267, 347–359.

CABALERI, N., VOLKHEIMER, W., ARMELLA, C., GALLEGO, O., SILVA NIETO, D., PÁEZ, M., CAGNONI, M., RAMOS, A., PANARELLO, H., y KOUKHARSKY, M. 2010. Estratigrafía, análisis de facies y paleoambientes de la Formación Cañadón Asfalto en el depocentro jurásico Cerro Cóndor, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 66, 349-367.

CALVO, J. O., RUBILAR-ROGERS, D. y MORENO, K. 2004a. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana*, 41, 555-563.

CALVO, J. O., PORFIRI, J. D., VERALLI, C., NOVAS, F., y POBLETE, F. 2004b. Phylogenetic status of *Megaraptor namunhuaiquii* Novas based on a new specimen from Neuquén, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 41, 565-575.

CAMPIONE, N. E., BRINK, K. S., FREEDMAN, E. A., MCGARRITY, C. T., y EVANS, D. C. 2013. ‘*Glishades ericksoni*’, an indeterminate juvenile hadrosaurid from the Two Medicine Formation of Montana: implications for hadrosauroid diversity in the latest Cretaceous (Campanian-Maastrichtian) of western North America. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93, 65-75.

CANALE, J. I., SCANFERLA, C. A., ANGOLIN, F. L., NOVAS, F. E. 2009. New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of Abelisaurid theropods. *Naturwissenschaften*, 93, 409-414.

CANALE, J. I., CERDA, I., NOVAS, F. E., y HALUZA, A. 2016. Small-sized abelisaurid (Theropoda: Ceratosauria) remains from the Upper Cretaceous of northwest Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 62, 18-28.

CANALE, J. I., APESTEGUÍA, S., GALLINA, P. A., GIANECHINI, F. A., y HALUZA, A. 2017. The oldest theropods from the Neuquén basin: Predatory dinosaur diversity from the Bajada Colorada formation (Lower Cretaceous: Berriasian–Valanginian), Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research*, 71, 63-78.

CANDEIRO, C. R. A., ABRANCHES, C. T., ABRANTES, E. A., AVILLA, L. D. S., MARTINS, V. C., MOREIRA, A. L., TORRES, S. R. y BERGQVIST, L. P. 2004. Dinosaurs remains from western São Paulo state, Brazil (Bauru Basin, Adamantina Formation, Upper Cretaceous). *Journal of South American Earth Sciences*, 18, 1-10.

CANDEIRO, C. R. A., MARTINELLI, A. G., AVILLA, L. S., y RICH, T. H. 2006a. Tetrapods from the upper Cretaceous (Turonian–Maastrichtian) Bauru group of Brazil: a reappraisal. *Cretaceous Research*, 27, 923-946.

CANDEIRO, C. R. A., SANTOS, A. R., RICH, T. H., MARINHO, T. S., y OLIVEIRA, E. C. 2006b. Vertebrate fossils from the Adamantina Formation (Late

Cretaceous), Prata paleontological district, Minas Gerais State, Brazil. *Geobios*, 39, 319-327.

CARPENTER, K., Y SMITH, M. 2001. Forelimb osteology and biomechanics of *Tyrannosaurus rex*; in D. H. Tanke and K. Carpenter (eds.), *Mesozoic Vertebrate Life: New Research Inspired by the Paleontology of Philip J. Currie*. *Indiana University Press, Bloomington*, pp. 90–116.

CARRANO, M. T. 2007. The appendicular skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 163-179.

CARRANO, M. T., y HUTCHINSON, J. R. 2002. Pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology*, 253, 207-228.

CARRANO, M. T. y SAMPSON, S. D. 2008. The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Paleontology*, 6, 183-236.

CARRANO, M. T., SAMPSON, S. D., y FORSTER, C. A. 2002. The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22, 510-534.

CARRANO, M. T., LOEWEN, M. A., y SERTICH, J. J. 2011. New materials of *Masiakasaurus knopfleri* Sampson, Carrano, and Forster, 2001, and implications for the

morphology of the Noosauridae (Theropoda: Ceratosauria). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 95, 1-53.

CARRANO, M. T., BENSON, R. B., y SAMPSON, S. D. 2012. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, 10, 211-300.

CASAL, G. A., MARTÍNEZ, R. D., LUNA, M., y IBIRICU, L. M. 2016. Ordenamiento y caracterización faunística del Cretácico Superior del Grupo Chubut, Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19, 53-70.

CASE, T. J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *The Quarterly review of biology*, 53, 243-282.

CAZAU, L. B. y ULIANA, M. A. 1973. El Cretácico superior continental de la Cuenca Neuquina. *Vº Congreso Geológico Argentino. Actas 3*, 131-163.

CERRONI, M. A., y PAULINA-CARABAJAL, A. 2019. Novel information on the endocranial morphology of the abelisaurid theropod *Carnotaurus sastrei*. *Comptes Rendus Palevol*, 18, 985-995.

CERRONI, M. A., MOTTA, M. J., AGNOLÍN, F. L., ROLANDO, A. A., EGLI, F. B., y NOVAS, F. E. 2020a. A new abelisaurid from the Huincul Formation (Cenomanian-Turonian; Upper Cretaceous) of Río Negro province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102445.

CERRONI, M. A., CANALE, J. I., NOVAS, F. E., y PAULINA-CARABAJAL, A. 2020b. An exceptional neurovascular system in abelisaurid theropod skull: New evidence from *Skorpiovenator bustingorryi*. *Journal of Anatomy*, 1-15.

CHARIG, A. J., MILNER, A. C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of the Natural History Museum of London*, 53, 11-70.

CHATTERJEE, S. 1978. *Indosuchus* and *Indosaurus*, Cretaceous carnosuars from India. *Journal of Paleontology*, 52, 570-580.

CHATTERJEE, S., y SCOTESE, C. R. 1999. The breakup of Gondwana and the evolution and biogeography of the Indian plate. *Proceedings-Indian national science academy part A*, 65, 397-426.

CHATTERJEE, S., y SCOTESE, C. 2010. The wandering Indian plate and its changing biogeography during the Late Cretaceous-Early Tertiary period. In *New aspects of Mesozoic biodiversity* (pp. 105-126). Springer, Berlin, Heidelberg.

CHEN, P. J., DONG, Z. M., y ZHEN, S. N. 1998. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature*, 391, 147-152.

CHIAPPE, L. M., CORIA, R. A., DINGUS, L., JACKSON, F. CHINSAMY-TURAN, A. y FOX, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*. 396, 258-261.

CHIAPPE, L. M., DINGUS, L., JACKSON, F., GRELLET-TINNER, G., ASPINALL, R., CLARKE, J., CORIA, R. A., GARRIDO, A. y LOOPE, D. 2000.

Sauropod eggs and embryos from the Upper Cretaceous of Patagonia. *I Symposium of Dinosaur Eggs and Embryos*, Isona, Spain, 23-29.

CHATTERJEE, S., y SCOTESE, C. R. 1999. The breakup of Gondwana and the evolution and biogeography of the Indian plate. *Proceedings-Indian national science academy part A*, 65, 397-426.

CHIARENZA, A. A., y CAU, A. 2016. A large abelisaurid (Dinosauria: Theropoda) from Morocco and comments on the Cenomanian theropods from North África. *PeerJ*, 4, e1754.

CHINSAMY, A. 1990. Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda). *Palaeontologia Africana* 27, 77-82.

CHINSAMY-TURAN, A. 2005. The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine-scale techniques. *Johns Hopkins University Press*, Baltimore, 195 pp.

CHINSAMY, A., y RAATH, M. A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Paleontologia Africana*, 29, 39-44.

CHOINIERE, J. N., CLARK, J. M., FORSTER, C. A., NORELL, M. A., EBERTH, D. A., ERICKSON, G. M., ... y XU, X. 2014. A juvenile specimen of a new coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Middle–Late Jurassic Shishugou

Formation of Xinjiang, People's Republic of China. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12, 177-215.

CHURE, D. J. 2001. The second record of the African theropod *Elaphrosaurus* (Dinosauria, Ceratosauria) from the Western Hemisphere. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, 565-576.

CLAESSENS, L. P. 2004. Dinosaur gastralia; origin, morphology, and function. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24, 89-106.

COLBERT, E. H. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates*, 2405, 1-39.

COLBERT, E. H. 1989. The triassic dinosaur *Coelophys*. Bulletin of the Museum of Northern Arizona, 160 pp.

CORIA, R. A. 2001. New theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. In D. H. Tanke y K. Carpenter (eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*. *Indiana University Press*, Bloomington, 3-9.

CORIA, R. A. 2007. Non-avian theropods. In Gasparini, Z., Salgado, L. y Coria, R. (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. *Indiana University Press*, Bloomington, 229-256.

CORIA, R. A., y J. RODRIGUEZ. 1993. Sobre *Xenotarsosaurus bonapartei* Martinez et al, 1986; un problematico Neoceratosauria (Novas, 1989) del Cretacico del Chubut. *Ameghiniana* 30, 326-327.

CORIA, R. A., y SALGADO, L. 1993. Un probable Neoceratosauria Novas, 1989 (Theropoda) del Miembro Huincul, Formación Rio Limay (Cretácico presenoniano) de Neuquén. *Ameghiniana*, 30: 327.

CORIA, R. A., y SALGADO, L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 377, 224-226.

CORIA, R. A., y SALGADO, L. 2000. A basal Abelisauria Novas, 1992 (Theropoda-Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Gaia*, 15, 89-102.

CORIA, R. A., y ARCUCCI, A. B. 2004. Nuevos dinosaurios terópodos de Auca Mahuevo, provincia del Neuquén (Cretácico Tardío, Argentina). *Ameghiniana*, 41, 597-603.

CORIA, R. A., y SALGADO, L. 2005. Mid-Cretaceous turn-over of saurischian dinosaur communities: Evidence from the Neuquén Basin. In Veiga, G. D., Spalletti, L. A., Howell, J. A. y Schwarz, E. (eds.), The Neuquén Basin, Argentina: A case study in secuencia stratigraphy and basin dynamics. 252, 317-327. *Geological Society, London, Special Publications*.

CORIA, R. A., y CURRIE, P. J. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas*, 28, 71-118.

CORIA, R. A., y CURRIE, P. J. 2016. A new megaraptoran dinosaur (Dinosauria, Theropoda, Megaraptoridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *PloS one*, 11, e0157973.

CORIA, R. A., CHIAPPE, L. M. y L. DINGUS, 2002. A new close relative of Carnotaurus (MACN-PV-CH 894) *sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 22, 460-465.

CORIA, R. A., CURRIE, P. J. y PAULINA CARABAJAL, A. 2006. A new abelisauroid theropod from northwestern Patagonia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43, 1283–1289.

CRUICKSHANK, A. R. I. 1979. The ankle joint in some early archosaurs. *South African Journal of Science*, 75, 168- 178.

CUESTA, E., ORTEGA, F., y SANZ, J. L. 2018. Appendicular osteology of *Concavenator corcovatus* (Theropoda: Carcharodontosauridae) from the Lower Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38, 1-24.

CURRIE, P. J. 2003. Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48, 191-226.

CURRIE, P. J., 2006. On the quadrate of *Sinraptor dongi* (Theropoda: Allosauroidea) from the Late Jurassic of China. *Mesozoic and cenozoic vertebrates and paleoenvironments. Tributes to the career of Prof. Dan Grigorescu. Bucharest: Editura Ars Docendi*, 111-115.

CURRIE, P. J., y ZHAO, X. J. 1993. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30, 2037-2081.

CURRIE, P. J., y CARPENTER, K. 2000. A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the lower Cretaceous Antlers formation (lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas*, 22, 207-246.

CURRIE, P. J., HOLMES, R. B., RYAN, M. J., y COY, C. 2016. A juvenile chasmosaurine ceratopsid (Dinosauria, Ornithischia) from the Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36, e1048348.

DALMAN, S. G., y LUCAS, S. G. 2018. Tyrannosaurid dinosaurs (Theropoda: Tyrannosauridae) from the Upper Cretaceous (early Campanian) Allison Member of the Menefee Formation, New Mexico: implications for the origin of Tyrannosauridae in North America. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 79, 99-112.

DAL SASSO, C., MAGANUCO, S., y CAU, A. 2018. The oldest ceratosaurian (Dinosauria: Theropoda), from the Lower Jurassic of Italy, sheds light on the evolution of the three-fingered hand of birds. *PeerJ*, 6, e5976.

DELALOYE, A. P. y GARRIDO, A. C. 2017. Unidad de procedencia de *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas (Dinosauria, Theropoda, Abelisauridae) y su paleoambiente, Lago Pellegrini, Provincia de Río Negro, Argentina.

DEL COURT, R. 2017. Revised morphology of *Pycnonemosaurus nevesi* Kellner y Campos, 2002 (Theropoda: Abelisauridae) and its phylogenetic relationships. *Zootaxa*, 4276(1), 1-45.

DEL COURT, R. 2018. Ceratosaur palaeobiology: new insights on evolution and ecology of the southern rulers. *Scientific reports*, 8, 1-12.

DEL COURT, R., y GRILLO, O. N. 2017. Carcharodontosaurids remained extinct in the Campanian-Maastrichtian: Reassessment of a fragmentary maxilla from Presidente Prudente Formation, Brazil. *Cretaceous Research*, 84, 515-524.

DEL COURT, R., y IORI, F. V. 2018. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from São José do Rio Preto Formation, Upper Cretaceous of Brazil and comments on the Bauru Group fauna. *Historical Biology*, 1-8.

D'EMIC, M. D., MELSTROM, K. M., y EDDY, D. R. 2012. Paleobiology and geographic range of the large-bodied Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 333, 13-23.

DE QUEIROZ, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in ecology y evolution*, 20, 68-73.

DINGUS, L., CLARK J., SCOTT, G. R., SWISHER III, C. C., CHIAPPE, L. M. y CORIA, R. A. 2000. Stratigraphy and magnetostratigraphic/faunal constraints for the age of sauropod embryo-bearing rocks in the Neuquén Group (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *American Museum Novitates*, 3290, 1-11.

EDDY, D. R. y CLARKE, J. A., 2011. New information on the cranial anatomy of *Acrocanthosaurus atokensis* and its implications for the phylogeny of Allosauroidea (Dinosauria: Theropoda). *PLoS One*, 6 (3).

ELY, R. C., y CASE, J. A. 2019. Phylogeny of a new gigantic paravian (Theropoda; Coelurosauria; Maniraptora) from the Upper Cretaceous of James Ross Island, Antarctica. *Cretaceous Research*, 101, 1-16.

ERICKSON, G. M., MAKOVICKY, P. J., CURRIE, P. J., NORELL, M. A., YERBY, S. A., y BROCHU, C. A. 2004. Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. *Nature*, 430, 772-775.

ERICKSON, G. M., RAUHUT, O. W., ZHOU, Z., TURNER, A. H., INOUE, B. D., HU, D., y NORELL, M. A. 2009. Was dinosaurian physiology inherited by birds? Reconciling slow growth in *Archaeopteryx*. *PLoS One*, 4 (10).

EVANS, D. C., BARRETT, P. M., BRINK, K. S., y CARRANO, M. T. 2015. Osteology and bone microstructure of new, small theropod dinosaur material from the early Late Cretaceous of Morocco. *Gondwana Research*, 27, 1034-1041.

EZCURRA, M. D. 2017. A new early coelophysoid neotheropod from the Late Triassic of northwestern Argentina. *Ameghiniana*, 54, 506-538.

EZCURRA, M. D., y MÉNDEZ, A. H. 2009. First report of a derived abelisaurid theropod from the Bajo de la Carpa Formation (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Bulletin of Geosciences*, 84, 547-554.

EZCURRA, M. D., y NOVAS, F. E. 2007. Phylogenetic relationships of the Triassic theropod *Zupaysaurus rougieri* from NW Argentina. *Historical Biology*, 19, 35-72.

EZCURRA, M. D., y AGNOLÍN, F. L. 2012a. A new global palaeobiogeographical model for the late Mesozoic and early Tertiary. *Systematic biology*, 61, 553-566.

EZCURRA, M. D., Y AGNOLIN, F. L. 2012b. An abelisauroid dinosaur from the Middle Jurassic of Laurasia and its implications on theropod palaeobiogeography and evolution. *Proceedings of the Geologists' Association*, 123, 500-507.

EZCURRA, M. D., AGNOLIN, F. L. y NOVAS, F. E. 2010. An abelisauroid dinosaur with non atrophied manus from Late Cretaceous Pari Aike Formation of Southern Patagonia. *Zootaxa*, 245, 1-25.

FANTI, F., y THERRIEN, F. 2007. Theropod tooth assemblages from the Late Cretaceous Maevarano Formation and the possible presence of dromaeosaurids in Madagascar. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52, 155-166.

FARKE, A. A., y SERTICH, J. J. 2013. An abelisauroid theropod dinosaur from the Turonian of Madagascar. *PloS one*, 8(4).

FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39, 783-791.

FILIPPI, L. S., MÉNDEZ, A. H., JUÁREZ VALIERI, R. D., y GARRIDO, A. C. 2016. A new brachyrostran with hypertrophied axial structures reveals an unexpected radiation of latest Cretaceous abelisaurids. *Cretaceous Research*, 61, 209-219.

FILIPPI, L. S., MÉNDEZ, A. H., JUÁREZ VALIERI, R. D., GIANECHINI, F. A., GARRIDO, A. C. 2017. Osteology of *Viavenator exxoni* (Abelisauridae; Furileosauria) from the Bajo de la Carpa Formation, NW Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 83, 95e119.

FIORILLO, A. R., y TYKOSKI, R. S. 2014. A diminutive new tyrannosaur from the top of the world. *PLoS One*, 9(3), e91287.

FORSTER, C. A. 1999. Gondwanan dinosaur evolution and biogeographic analysis. *Journal of African Earth Sciences*, 28, 169-185.

FOWLER, D. W., WOODWARD, H. N., FREEDMAN, E. A., LARSON, P. L., y HORNER, J. R. 2011. Reanalysis of “*Raptorex kriegsteini*”: a juvenile tyrannosaurid dinosaur from Mongolia. *PLoS One*, 6, e21376.

FRANCILLON-VIEILLOT, H., DE BUFFRÉNIL, V., CASTANET, J., GERAUDIE, J., MEUNIER, F.J., SIRE, J.Y., ZYLBERBERG, L. y DE RICQLÈS, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: Carter, J.G. (Ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. Van Nostrand Reinhold, New York, 471-548.

GALTON, P. M. 1982. *Elaphrosaurus*, an ornithomimid dinosaur from the Upper Jurassic of North America and Africa. *Paläontologische Zeitschrift*, 56, 265-275.

GARRIDO, A. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 12(2), 121-177.

GARRIDO, A. 2019. Relaciones estratigráficas y paleoambiente de los depósitos portadores de los restos de *Argentinosaurus huinculensis* (Bonaparte y Coria, 1993) y

Mapusaurus roseae (Coria y Currie, 2006). Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina. *Segundas Jornadas de Paleovértebrados de Cuenca Neuquina*. Neuquén, Argentina.

GATESY, S. M. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, 16, 170-186.

GAUTHIER, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. In: Padian, K. (ed.). *The Origin of Birds and the Evolution of Flight. Memoirs of the California Academy of Science*, 8, 1-55.

GAUTHIER, J. A., LANGER, M. C., NOVAS, F. E., BITTENCOURT, J., y EZCURRA, M. D. Y. 2020. Saurischia. En *Phylonyms: A Companion to the PhyloCode* (eds de Queiroz, K. et al.) 1219–1224.

GEMMELLARO, M. 1921. Rettili maëstrichtiani d' Egitto. *Giornale di Scienze Naturali ed Economiche*, 32, 339-351.

GHEERBRANT, E. y RAGE, J. C. 2006. Paleobiogeography of África: How distinct from Gondwana and Laurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241, 224-246.

GIANECHINI, F. A., LIO, G. L., y APESTEGUÍA, S. 2011. Isolated archosaurian teeth from "La Bonita" locality (Late Cretaceous, Santonian-Campanian), Río Negro province, Argentina. *Historia Natural*, 1, 5-16.

GIANECHINI, F. A., APESTEGUÍA, S., LANDINI, W., FINOTTI, F., VALIERI, R. J., y ZANDONAI, F. 2015. New abelisaurid remains from the Anacleto Formation (Upper Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 54, 1-16.

GILMORE, C. W. 1920. Osteology of the Carnivorous dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. *Bulletin United States National Museum*, 110, 1-159.

GOLOBOFF, P. A., y CATALANO, S. A. 2016. TNT, version 1.5, with a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32, 221-238.

GOLOBOFF, P. A., FARRIS, J., y NIXON, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.

GONZALEZ, R., GALLINA, P. A., y CERDA, I. A. 2017. Multiple paleopathologies in the dinosaur *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 79, 159-170.

GRIFFIN, C. T. 2018. Developmental patterns and variation among early theropods. *Journal of Anatomy*, 232, 604-640.

GRIFFIN, C. T., y NESBITT, S. J. 2016. The femoral ontogeny and long bone histology of the Middle Triassic (? late Anisian) dinosauriform *Asilisaurus kongwe* and implications for the growth of early dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36, e1111224.

GRILLO, O. N., y DELCOURT, R. 2017. Allometry and body length of theropod abelisauroids: *Pycnonemosaurus nevesi* is the new King. *Cretaceous Research*.

HALLAM, A. (1972). Continental drift and the fossil record. *Scientific American*, 227, 56-69.

HAMMER, W. R., y HICKERSON, W. J. 1994. A crested theropod dinosaur from Antarctica. *Science*, 264, 828-830.

HAY, W.W., DECONTO, R.M., WOLD, C.N., WILSON, K.M., VOIGHT, S., SCHULZ, M., WOLD-ROSSBY, A., DULLO, W.-C., RONO, A.B., BALUKHOVSKY, A. N., y SODING, E. 1999. Alternative global Cretaceous paleogeography. In Barrera, E., and Johnson, C.C. (eds.), Evolution of the Cretaceous Ocean-Climate System: Boulder, Colorado, *Geological Society of American Special Paper* 332, 1-48.

HENDRICKX, C., y MATEUS, O. 2014a. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa*, 3759.

HENDRICKX, C., y MATEUS, O. 2014b. *Torvosaurus gurneyi* n. sp., the largest terrestrial predator from Europe, and a proposed terminology of the maxilla anatomy in nonavian theropods. *PLoS One*, 9, e88905.

HENDRICKX, C., ARAÚJO, R., MATEUS, O. 2014. The nonavian theropod quadrate II: systematic usefulness, major trends and cladistic and phylogenetic morphometrics analyses. *PeerJ PrePrints* 2, e380v1.

HENDRICKX, C., ARAÚJO, R., y MATEUS, O. 2015. The non-avian theropod quadrate I: standardized terminology with an overview of the anatomy and function. *PeerJ*, 3, e1245.

HENDRICKX, C., MATEUS, O., y BUFFETAUT, E. 2016. Morphofunctional Analysis of the Quadrate of Spinosauridae (Dinosauria: Theropoda) and the Presence of *Spinosaurus* and a Second Spinosaurine Taxon in the Cenomanian of North Africa. *PLoS One*, 11(1).

HENNIG, W. 1966. Phylogenetic Systematics. *University of Illinois Press*, Urbana, IL, USA.

HEREDIA, S. E., SALGADO, L. 1999. Posición estratigráfica de los estratos supracretácicos portadores de dinosaurios en Lago Pellegrini, Patagonia setptentrional, Argentina. *Ameghiniana*, 36, 229-234.

HOLTZ, T. R. JR. 1994a. The arctometatarsalian pes, an unusual structure of the metatarsus of Cretaceous Theropoda (Dinosauria: Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 14, 480-519.

HOLTZ, T. R. JR. 1994b. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology*, 68, 1100-1117.

HOLTZ, T. R. JR. 2000. A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. *Gaia*, 15, 5-61.

HONE, D. W., FARKE, A. A., y WEDEL, M. J. 2016. Ontogeny and the fossil record: what, if anything, is an adult dinosaur? *Biology Letters*, 12, 20150947.

HORNER, J. R., y PADIAN, K. 2004. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 1875-1880.

HORNER, J. R., y GOODWIN, M. B. 2009. Extreme cranial ontogeny in the Upper Cretaceous dinosaur *Pachycephalosaurus*. *PLoS One*, 4, e7626.

HORNER, J. R., DE RICQLES, A., y PADIAN, K. 1999. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. *Paleobiology*, 25, 295-304.

HU, S. Y. 1964. Carnosaurian remains from Alashan, Inner Mongolia. *Vértebrata PalAsiatica* 8, 42-63 (in Chinese, with English summary).

HUENE, F. V. y MATLEY, C. A. 1933. Cretaceous Saurischia and Ornithischia of the Central Provinces of India. *Palaontologia Indica*, 21, 1-74.

HUTCHINSON, J. R. 2001a. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131, 123-168.

HUTCHINSON, J. R. 2001b. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131, 169-197.

HUTT, S., MARTILL, D. M., y BARKER, M. J. 1996. The first European allosaurid dinosaur (Lower Cretaceous, Wealden Group, England). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, 635-644.

IBIRICU, L. M., CASAL, G. A., MARTÍNEZ, R. D., ALVAREZ, B. N., y POROPAT, S. F. 2020. New materials and an overview of Cretaceous vertebrates from the Chubut Group of the Golfo San Jorge Basin, central Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102460.

IBIRICU, L. M., BAIANO, M. A., MARTÍNEZ, R. D., ALVAREZ, B. N., y CASAL, G. A. En revisión. A detailed osteological description of the abelisauroid *Xenotarsosaurus bonapartei* Martinez Gimenez Rodriguez Bochaty, 1986 (Theropoda, Abelisauridae) from central Patagonia, Argentina: phylogenetic implications. *Cretaceous Research*.

IBRAHIM, N., SERENO, P. C., DAL SASSO, C., MAGANUCO, S., FABBRI, M., MARTILL, D. M., ... y IURINO, D. A. 2014. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science*, 345, 1613-1616.

IBRAHIM, N., MAGANUCO, S., DAL SASSO, C., FABBRI, M., AUDITORE, M., BINDELLINI, G., ... y WIEMANN, J. 2020. Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur. *Nature*, 581, 67-70.

IVIE, M. A., SLIPINSKY, S. A., Y WEGRYZYNOWICZ, P. 2001. Generic homonyms in the Colydiinae (Coleoptera: Zopheridae). *Insecta Mundi*, 15, 63-64.

JANENSCH, W. 1920. Über *Elaphrosaurus bambergi* und die megalosaurier aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 8, 226-235.

JASINOSKI, S. C., RUSSELL, A. P., y CURRIE, P. J. 2006. An integrative phylogenetic and extrapolatory approach to the reconstruction of dromaeosaur (Theropoda: Eumaniraptora) shoulder musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 146, 301-344.

JUÁREZ VALIERI, R. D., FIORELLI, L., y CRUZ, L. 2007. *Quilmesaurus curriei* Coria, 2001 (Dinosauria, Theropoda). Su validez taxonómica y relaciones filogenéticas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 9, 59-66.

JUÁREZ VALIERI, R. D., PORFIRI, J. D. y CALVO, J. O. 2011. New information on *Ekrixinatosaurus novasi* Calvo *et al.* 2004, a giant and massively-constructed Abelisauroid from the "Middle Cretaceous" of Patagonia. *In:* J. Calvo, G. B. Riga, J. Porfiri y D. dos Santos (eds.), *Paleontología y dinosaurios en América Latina*, 161-169.

KEAR, B. P., RICH, T. H., VICKERS-RICH, P., ALI, M. A., AL-MUFARREH, Y. A., MATARI, A. H., AI-MASSARI, A. M., NASSER, A. H., ATTIA, Y. y HALAWANI, M. A. 2013. First Dinosaurs from Saudi Arabia. *PloS one*, 8, e84041.

KELLNER, A. W. A. y CAMPOS, D. D. A. 2002. On a theropod dinosaur (Abelisauria) from the continental Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 60, 163-170.

KIRKLAND, J. I., y WOLFE, D. G. 2001. First definitive therizinosaurid (Dinosauria; Theropoda) from North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21, 410-414.

KLEIN, N., y SANDER, M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 34, 247-263.

KNOLL, F., PADIAN, K., y DE RICQLÈS, A. 2010. Ontogenetic change and adult body size of the early ornithischian dinosaur *Lesothosaurus diagnosticus*: implications for basal ornithischian taxonomy. *Gondwana Research*, 17, 171-179.

KOBAYASHI, Y., LU, J. C., DONG, Z. M., BARSBOLD, R., AZUMA, Y., y TOMIDA, Y. 1999. Herbivorous diet in an ornithomimid dinosaur. *Nature*, 402, 480-481.

KRAUSE, D. W., O'CONNOR, P. M., CURRY ROGERS, K., SAMPSON, S. D., BUCKLEY, G. A. y ROGERS, R. R. 2006. Late Cretaceous terrestrial vertebrates from Madagascar: implications for Latin American biogeography. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93, 178-208.

KRAUSE, D. W., SAMPSON, S. D., CARRANO, M. T., y O'CONNOR, P. M. 2007. Overview of the history of discovery, taxonomy, phylogeny, and biogeography of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 1-20.

LAMANNA, M. C., MARTÍNEZ, R. D. y J. B. SMITH. 2002. A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the early Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22, 58-69.

LAMANNA, M. C., CASAL, G. A. y MARTÍNEZ, R. D. 2012. A new abelisaurid (Theropoda: Ceratosauria) skeleton from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *72nd annual meeting Society of Vertebrate Paleontology*, abstract book, pp. 124. Raleigh, USA.

LAMANNA, M. C., PORFIRI, J. D., DOS SANTOS, D. D., JUÁREZ VALIERI, R. D., GANDOSSI, P. y BAIANO, M. A. 2019. A new and well-preserved early-

diverging abelisaurid (Theropoda: Ceratosauria: Abelisauroida) from the early Late Cretaceous of northern Patagonia. *79th annual meeting Society of Vertebrate Paleontology*, abstract book, pp. 135. Brisbane, Australia.

LAMM, E. T. 2013. Preparation and Sectioning of Specimens. In: K. Padian, and E. T. Lamm, eds. *Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation*. University of California Press, Berkeley, pp. 55-160.

LANGER, M. C. y BENTON, M. J. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4, 309-358.

LANGER, M. C., RAMEZANI, J., y DA ROSA, Á. A. 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, 57, 133-140.

LANGER, M. C., EZCURRA, M. D., BITTENCOURT, J. S., y NOVAS, F. E. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews*, 85, 55-110.

LANGER, M. C., EZCURRA, M. D., RAUHUT, O. W., BENTON, M. J., KNOLL, F., MCPHEE, B. W., NOVAS, F. E., POL, D., y BRUSATTE, S. L. 2017. Untangling the dinosaur family tree. *Nature*, 551(7678), E1-E3.

LANGER, M. C., NOVAS, F. E., BITTENCOURT, J., EZCURRA, M. D. Y GAUTHIER, J. A. 2020. Dinosauria. En *Phylonyms: A Companion to the PhyloCode* (eds de Queiroz, K. et al.) 1209–1217.

LANGER, M. C., DE OLIVEIRA MARTINS, N., MANZIG, P. C., DE SOUZA FERREIRA, G., DE ALMEIDA MARSOLA, J. C., FORTES, E., ... y EZCURRA, M. D. 2019. A new desert-dwelling dinosaur (Theropoda, Noosaurinae) from the Cretaceous of south Brazil. *Scientific Reports*, 9, 9379.

LAVOCAT, R. 1955. Sur une portion de mandibule de théropode provenant du Crétacé supérieur de Madagascar. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 27, 256-259.

LEANZA, H. A., APESTEGUIA, S., NOVAS, F. E., y DE LA FUENTE, M. S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research*, 25(1), 61-87.

LEE, A. H., y O'CONNOR, P. M. 2013. Bone histology confirms determinate growth and small body size in the noosaurid theropod *Masiakasaurus knopfleri*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33, 865-876.

LE LOEUFF, J. y BUFFETAUT, E. 1991. *Tarascosaurus salluvicus* nov. gen., nov. sp., dinosaure théropode du Crétacé Supérieur du sud de la France. *Géobios*, 24, 585-594.

LONGRICH, N. R., PEREDA-SUBERBIOLA, X., JALIL, N. E., KHALDOUNE, F., y JOURANI, E. 2017. An abelisaurid from the latest Cretaceous (late Maastrichtian) of Morocco, North África. *Cretaceous Research*, 76, 40-52.

LÜ, J., YI, L., ZHONG, H., y WEI, X. 2013. A new oviraptorosaur (Dinosauria: Oviraptorosauria) from the Late Cretaceous of Southern China and its paleoecological implications. *PLoS One*, 8(11).

MACHADO, E. B., CAMPOS, D. D. A., CALVO, J. O., y KELLNER, A. W. 2013. A new Abelisauroid from the Upper Cretaceous of Brazil. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30, 446-452.

MADDISON, W. P., y MADDISON, D. R. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.74 <http://mesquiteproject.org>.

MADSEN, J. H. 1976. *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Utah Geological and Mining Survey Bulletin*, 109, 1-163.

MADSEN JR., J. H., y WELLES, S. P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda), a revised osteology. *Utah Geological Survey Miscellaneous Publications*, 1-80.

MAGANUCO, S., CAU, A., y PASINI, G. 2008. New information on the abelisaurid pedal elements from the Late Cretaceous of NW Madagascar (Mahajanga Basin). *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturalie del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 149, 239-252.

MAHLER, L. 2005. Record of abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25, 236-239.

MAISEY, J. G. 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research*, 21, 281-314.

MALEEY, E. A. 1974. Giant carnosours of the family Tyrannosauridae. *Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition*, 1, 132-191.

MARSH, O. C. 1884. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII. The order Theropoda. *The American Journal of Science, series 3*, 27, 329-340.

MARSH, O. C. 1884. The classification and affinities of dinosaurian reptiles. *Nature*, 31, 68-69.

MARTINEZ, R., GIMENEZ, O., RODRIGUEZ, J. y BOCHATEY, G. 1986. *Xenotarsosaurus bonapartei* nov. gen. et sp. (Carnosauria, Abelisauridae), un nuevo Theropoda de la Formacion Bajo Barreal Chubut, Argentina. *IV Congreso Argentino de Paleontologia y Bioestratigrafia*, 2, 23-31.

MARTÍNEZ, R., NOVAS, F., y AMBROSIO, A. 2004. Abelisaurid remains (Theropoda, Ceratosauria) from southern Patagonia. *Ameghiniana*, 41, 577-585.

MARTINEZ, R. N., SERENO, P. C., ALCOBER, O. A., COLOMBI, C. E., RENNE, P. R., MONTAÑEZ, I. P., y CURRIE, B. S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science*, 331, 206-210.

MAZZETTA, G. V., FARIÑA, R. A., y VIZCAÍNO, S. F. 1998. On the palaeobiology of the South American horned theropod *Carnotaurus sastrei* Bonaparte. *Gaia*, 15, 185-192.

MAZZETTA, G. V., CISILINO, A. P., BLANCO, R. E., y CALVO, N. 2009. Cranial mechanics and functional interpretation of the horned carnivorous dinosaur *Carnotaurus sastrei*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 822-830.

MCCLELLAND, B. K. 1990. Anatomy and kinesis of the *Allosaurus* skull. *M.S. thesis, Texas Tech University, Lubbock, Texas*, 122 pp.

MÉNDEZ, A. H. 2010. Estudio anatómico, filogenético y funcional de la columna vertebral de los terópodos abelisáuridos (Dinosauria, Theropoda, Ceratosauria). *Unpublished Ph. D. thesis, Universidad de Buenos Aires, Argentina*. 423 pp.

MÉNDEZ, A. H. 2014a. The cervical vertebrae of the Late Cretaceous abelisaurid dinosaur *Carnotaurus sastrei*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59, 569-579.

MÉNDEZ, A. H. 2014b. The caudal vertebral series in abelisaurid dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59, 99-107.

MÉNDEZ, A. H., NOVAS, F. E., y CHATTERJEE, S. 2010. An abelisaurid humerus from the Upper Cretaceous of India. *Paläontologische Zeitschrift*, 84, 421-425.

MÉNDEZ, A. H., NOVAS, F. E., y IORI, F. V. 2014. New record of abelisauroid theropods from the Bauru Group (Upper Cretaceous), São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17, 23-32.

MÉNDEZ, A. H., FILIPPI, L. S., GIANECHINI, F. A., y VALIERI, R. D. J. 2018. New brachyrostran remains (Theropoda, Abelisauridae) from La Invernada fossil site (Bajo de la Carpa Formation, Upper Cretaceous), northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 83, 120-126.

MOLNAR, R. E. 1999. Biogeography for dinosaurs. In *The Complete Dinosaur*, Eds: Farlow, J. O. y Brett-Surman, M. K. *Indiana University Press*, 581-606.

MOTTA, M. J., ARANCIAGA ROLANDO, A. M., ROZADILLA, S., AGNOLÍN, F. E., CHIMENTO, N. R., BRISSÓN EGLI, F., y NOVAS, F. E. 2016. New theropod fauna from the upper cretaceous (Huincul Formation) of Northwestern Patagonia, Argentina. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 71, 231-253.

NAISH, D., CAU, A., HOLTZ, T. R., FABBRI, M. y GAUTHIER, J .A. 2020. Theropoda. En *Phylonyms: A Companion to the PhyloCode* (eds de Queiroz, K. et al.) 1235–1246.

NESBITT, S. J. 2011. The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 352, 1-292.

NORELL, M., y MAKOVICKY, P. J. 1997. Important features of the dromaeosaur skeleton: information from a new specimen. *American Museum novitates*, no. 3215.

NOVAS, F. E. 1989. Los dinosaurios carnívoros de la Argentina. *Ph.D. thesis, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales.*

NOVAS, F. E. 1992a. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaeontology*, 35, 51-62.

NOVAS, F. E. 1992b. La evolución de los dinosaurios carnívoros. *En* J. L. Sanz y A. D. Buscalioni (eds) *Los Dinosaurios y Su Entorno Biotico: Actas del Segundo Curso de Paleontología en Cuenca*. Instituto 'Juan Valdez', Cuenca, Argentina, 126-163.

NOVAS, F. E. 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 400-423.

NOVAS, F. E. 1997. Abelisauridae. In P. J. Currie y K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, 1-2. Academic Press, San Diego.

NOVAS, F. E. 2009. The age of dinosaurs in South América. *Indiana University Press*, 458 pp.

NOVAS, F., y BANDYOPADHYAY, S. 2001. Abelisaurid pedal unguals from the Late Cretaceous of India. *Asociación Paleontológica Argentina Publicación Especial, Buenos Aires* 7, 145-149.

NOVAS, F. E., CANALE, J. I., ISASI, M. P. 2003. Un terópodo maniraptor del Campaniano-Maastrichtiano del norte patagónico. *Ameghiniana* 40, 63R.

NOVAS, F., AGNOLIN, F., y BANDYOPADHYAY, S. 2004. Cretaceous theropods from India: a review of specimens described by Huene and Matley (1933). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 6, 67-103.

NOVAS, F., DALLA VECCHIA, F., y PAIS, D. 2005. Theropod pedal unguals from the Late Cretaceous (Cenomanian) of Morocco, Africa. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Serie*, 7, 167-175.

NOVAS, F. E., EZCURRA, M. D., AGNOLÍN, F. L. 2006. Humerus of a basal abelisauroid theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 8, 63-68.

NOVAS, F. E., DE SOUZA CARVALHO, I., BORGES RIBEIRO, L. C. y MÉNDEZ, A. H. 2008. First abelisaurid bone remains from the Maastrichtian Marília Formation, Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research*. 29, 625-635.

NOVAS, F. E., CHATTERJEE, S., RUDRA, D. K., y DATTA, P. M. 2010. *Rahiolisaurus gujaratensis*, n. gen. n. sp., a new abelisaurid theropod from the Late Cretaceous of India. In *New aspects of Mesozoic biodiversity*, 45-62.

NOVAS, F. E., AGNOLÍN, F. L., EZCURRA, M. D., PORFIRI, J., y CANALE, J. I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: the evidence from Patagonia. *Cretaceous Research*, 45, 174-215.

NOVAS, F. E., SALGADO, L., SUÁREZ, M., AGNOLÍN, F. L., EZCURRA, M. D., CHIMENTO, N. R., DE LA CRUZ, R., ISASI, M. P., VARGA, A. O., y RUBILAR-ROGERS, D. 2015. An enigmatic plant-eating theropod from the Late Jurassic period of Chile. *Nature*, 522, 331-334.

O'CONNOR, P. M. 2007. The postcranial axial skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 127-163.

ORGAN, C. L. 2006. Thoracic epaxial muscles in living archosaurs and ornithomimid dinosaurs. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 288, 782-793.

ÓSI, A., y BUFFETAUT, E. 2011. Additional non-avian theropod and bird remains from the early Late Cretaceous (Santonian) of Hungary and a review of the European abelisauroid record. In *Annales de Paleontologie*, 97, 35-49.

ÓSI, A., APESTEGUÍA, S., & KOWALEWSKI, M. 2010. Non-avian theropod dinosaurs from the early Late Cretaceous of Central Europe. *Cretaceous Research*, 31, 304-320.

OWEN, R. 1842. Report on British fossil reptiles. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 11, 60-204.

PADIAN, K. 2013. The problem of dinosaur origins: integrating three approaches to the rise of Dinosauria. *Earth Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 103, 423–442.

PADIAN, K., HUTCHINSON, J. R. y HOLTZ JR., T. R. 1999. Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 69-80.

PADIAN, K., DE RICQLÈS, A. J., y HORNER, J. R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, 412, 405-408.

PADIAN, K., HORNER, J. R., y DE RICQLÈS, A. 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24, 555-571.

PAULINA CARABAJAL, A. 2011a. Braincases of abelisaurid theropods from the Upper Cretaceous of North Patagonia. *Palaeontology*, 54, 793-806.

PAULINA CARABAJAL, A. 2011b. The braincase anatomy of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda: Abelisauridae) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 378-386.

PAULINA CARABAJAL, A., y FILIPPI, L. 2018. Neuroanatomy of the abelisaurid theropod *Viavenator*: the most complete reconstruction of a cranial endocast and inner ear for a South American representative of the clade. *Cretaceous Research*, 83, 84–94.

PERSONS, W. S., y CURRIE, P. J. 2011. Dinosaur speed demon: the caudal musculature of *Carnotaurus sastrei* and implications for the evolution of South American abelisaurids. *PloS one*, 6(10), e25763.

POL, D., y ESCAPA, I. H. 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics*, 25, 515-527.

POL, D., RAUHUT, O. W. M. 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society Series B: Biological Sciences*, 279, 3170-3175.

PORCHETTI, S. D. O., NICOSIA, U., BIAVA, A., y MAGANUCO, S. 2011. New abelisaurid material from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of Morocco. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 117, 463-472.

PORFIRI, J. D., NOVAS, F. E., CALVO, J. O., AGNOLÍN, F. L., EZCURRA, M. D., y CERDA, I. A. 2014. Juvenile specimen of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretaceous Research*, 51, 35-55.

PORTER, W. R., WITMER, L. M. 2020. Vascular patterns in the heads of Dinosaurs: evidence for blood vessels, sites of thermal exchange, and their role in physiological Thermoregulatory strategies. *Anatomical Record*, 303, 1075–1103.

RAATH, M. A. 1969. A new coelurosaurian dinosaur from the Forest Sandstone of Rhodesia. *Arnoldia*, 4, 1-25.

RAATH, M. A. 1977. The anatomy of the Triassic theropod *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Podokesauridae) and a consideration of its biology. Department of Zoology and Entomology, Rhodes University (Ph. D Thesis 233 pp.).

RAATH, M. A. 1990. Morphological variation in small theropods and its meaning in systematics: evidence from *Syntarsus rhodesiensis*. In K. Carpenter and P. J. Currie (eds.), *Dinosaur Systematics: Perspectives and Approaches*. Cambridge University Press, Cambridge, 91-105.

RAMOS, V. A. 1981. Descripción Geológica de la Hoja 33c, Los Chihuidos Norte. Provincia del Neuquén. *Servicio Geológico Nacional*. Boletín 182, 1-103. Buenos Aires.

RATSIMBAHOLISON, N. O., FELICE, R. N., y O'CONNOR, P. M. 2016.

Ontogenetic changes in the craniomandibular skeleton of the abelisaurid dinosaur *Majungasaurus crenatissimus* from the Late Cretaceous of Madagascar. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61, 281-292.

RAUHUT, O. W. M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology*, 69,1–213.

RAUHUT, O. W. M. 2011. Theropod dinosaurs from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Special Papers in Palaeontology*, 86, 195-239.

RAUHUT, O. W. M. 2012. A reappraisal of a putative record of abelisauroid theropod dinosaur from the Middle Jurassic of England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 123, 779-786.

RAUHUT, O. W. M., y CARRANO, M. T. 2016. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi*, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178, 546-610.

RAUHUT, O. W. M., CLADERA, G., VICKERS-RICH, P., y RICH, T. H. 2003. Dinosaur remains from the Lower Cretaceous of the Chubut Group, Argentina. *Cretaceous Research*, 24, 487-497.

RAUHUT, O. W. M., FOTH, C., TISCHLINGER, H., y NORELL, M. A. 2012. Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous

integument from the Late Jurassic of Germany. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 11746-11751.

RAXWORTHY, C. J., FORSTNER, M. R. J., y NUSSBAUM, R. A. 2002. Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature*, 415, 784-787.

REID, R. E. H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general, Part I: Introduction: Introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geology Studies*, 41, 25-72.

REIG, O. A. 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios de los “Estratos de Ischigualasto” (Mesotriásico Superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana*, 3, 3-20.

ROMER, A. S. 1956. Osteology of the Reptiles. *University of Chicago Press, Chicago*.

RONQUIST, F. 1996. Reconstructing the history of host-parasite associations using generalised parsimony. *Cladistics*, 11, 73-89.

RONQUIST, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46, 195-203.

ROWE, T. 1989a. A new species of the theropod dinosaur *Syntarsus* from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9, 125-136.

ROWE, T. 1989b. The early history of theropods. in S. J. Culver (ed.) *The Age of Dinosaurs, 12th Annual ShortCourse of the Paleontological Society*. University of Tennessee, Knoxville, 100-112.

ROWE, T., TYKOSKI, R. S. y HUTCHINSON, J. R. 1997. Ceratosauria. In P. J. Currie y K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, 106-110. Academic Press, San Diego.

RUIZ, J., TORICES, A., SERRANO, H., y LOPEZ, V. 2011. The hand structure of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda, Abelisauridae): implications for hand diversity and evolution in abelisaurids. *Palaeontology*, 54, 1271-1277.

RUSSELL, D. A. 1970. Tyrannosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. *National Museum of Natural Sciences, Publications in Paleontology*, 1, 1-34.

SALGADO, L., CORIA, R. A., ARCUCCI, A. B., y CHIAPPE, L. M. 2009. Restos de Alvarezsauridae (Theropoda, Coelurosauria) en la Formación Alien (Campaniano-Maastrichtiano), en Salitral Ojo de Agua, Provincia de Río Negro, Argentina. *Andean geology*, 36, 67-80.

SAMATHI, A., CHANTHASIT, P., y SANDER, P. M. 2019. Two new basal coelurosaurian theropod dinosaurs from the Lower Cretaceous Sao Khua Formation of Thailand. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64, 239-260.

SAMPSON, S. D., y WITMER, L. M. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 32-104.

SAMPSON, S. D., WITMER, L. M., FORSTER, C. A., KRAUSE, D. W., O'CONNOR, P. M., DODSON, P. y RAVOAVY, F. 1998. Predatory dinosaur remains from Madagascar: implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. *Science*, 280, 1048–1051.

SAMPSON, S. D., CARRANO, M. T., y FORSTER, C. A. 2001. A bizarre predatory dinosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, 409, 504.

SÁNCHEZ, M. L., GÓMEZ, M. J., HEREDIA, S. 2006. Sedimentología y Paleoambientes del Subgrupo Río Colorado (Cretácico Superior), Grupo Neuquén, en las bardas del Río Neuquén y sus alrededores. *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina*, 61, 236-255.

SANDER, P. M., MATEUS, O., LAVEN, T., y KNÖTSCHKE, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, 441, 739-741.

SANMARTÍN, I., y RONQUIST, F. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic biology*, 216-243.

SCANNELLA, J. B., y HORNER, J. R. 2010. *Torosaurus* Marsh, 1891, is *Triceratops* Marsh, 1889 (Ceratopsidae: Chasmosaurinae): synonymy through ontogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 1157-1168.

SCOTESE, C. R. 2004. Cenozoic and Mesozoic paleogeography: changing terrestrial biogeographic pathways. *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*, 9-26.

SCOTESE, C. R., BOUCOT, A. J., y MCKERROW, W. S. 1999. Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *Journal of African Earth Sciences*, 28, 99-114.

SEELEY, H. G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly called Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43, 165-171.

SENER, P., & PARRISH, J. M. 2006. Forelimb function in the theropod dinosaur *Carnotaurus sastrei*, and its behavioral implications. *PaleoBios*, 26, 7-17.

SERENO, P. C. 1993. The pectoral girdle and forearm of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 425-450.

SERENO, P. C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 25, 435-489.

SERENO, P. C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 41-83.

SERENO, P. C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science*, 284, 2137-2147.

SERENO, P. C. 2007. The phylogenetic relationships of early dinosaurs: a comparative report. *Historical Biology*, 19, 145-155.

SERENO, P. C., y NOVAS, F. E. 1993. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 451-476.

SERENO, P. C. y BRUSATTE, S. L. 2008. Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation of Niger. *Acta Paleontológica Polonica*, 53, 15-46.

SERENO, P. C., DUTHEIL, D. B., IAROCHE, M., LARSSON, H. C. E., LYON, G. H., MAGWENE, P. M., SIDOR, C. A., VARRICCHIO, D. J. y WILSON, J. A. 1996. Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science* 272, 986-991.

SERENO, P. C., BECK, A. L., DUTHEIL, D. B., GADO, B., LARSSON, H. C., LYON, G. H., MARCOT, J. D., RAUHUT, O. W. M., SADLEIR, R. W., SIDOR, C. A., VARRICCHIO, D. J., WILSON, G. P. y WILSON, J. A. 1998. A long-

snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. *Science*, 282, 1298-1302.

SERENO, P. C., WILSON, J. A. y CONRAD, J. L. 2004. New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Sciences*, 271, 1325-1330.

SERENO, P. C., MARTINEZ, R. N., WILSON, J. A., VARRICHIO, D. J., ALCOBER, O. A., LARSSON, H. C. E. 2008. Evidence for Avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina. *PLOS One*, 3(9):e3303.

SERENO, P. C., TAN, L., BRUSATTE, S. L., KRIEGSTEIN, H. J., ZHAO, X., y CLOWARD, K. 2009. Tyrannosaurid skeletal design first evolved at small body size. *Science*, 326, 418-422.

SIMPSON, G. G. 1940. Mammals and land bridges. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 30, 137-163.

SMITH, J. B. 2007. Dental morphology and variation in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 103-126.

SMITH, J. B. y DODSON, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 1-12.

SMITH, J. B. y DALLA VECCHIA, F. M. 2006. An abelisaurid (Dinosauria: Theropoda) tooth from the Lower Cretaceous Chicla Formation of Libia. *Journal of Africa Earth Sciencies*, 46, 240-244.

SMITH, J. B. y LAMANNA, M. C. 2006. An abelisaurid from the Late Cretaceous of Egypt: Implications for theropod biogeography. *Naturwissenschaften*, 93, 242-245.

SMITH, J. B., VANN, D. R., y DODSON, P. 2005. Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The Anatomical Record, Part A*, 285, 699-736.

SMITH N. D., MAKOVICKY P. J., AGNOLÍN F. L., EZCURRA M. D., PAIS D. F., SALISBURY S. W. 2008. A *Megaraptor*-like theropod (Dinosauria: Tetanurae) in Australia: support for faunal exchange across eastern and western Gondwana in the mid-Cretaceous. *Proceedings of Royal Society London B*, 275, 2085–2090.

SMITH, J. B., LAMANNA, M. C., ASKAR, A. S., BERGIG, K. A., TSHAKREEN, S. O., ABUGARES, M. M., RASMUSSEN, D. T. 2010. A large abelisauroid theropod dinosaur from the Early Cretaceous of Libya. *Journal of Paleontology*. 84, 927-934.

SNIVELY, E., y RUSSELL, A. P. 2007. Functional variation of neck muscles and their relation to feeding style in Tyrannosauridae and other large theropod dinosaurs. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 290, 934-957.

SNIVELY, E., COTTON, J. R., WITMER, L., RIDGELY, R., y THEODOR, J. 2011. Finite Element Comparison of Cranial Sinus Function in the Dinosaur *Majungasaurus* and Head-Clubbing Giraffes. In *Summer Bioengineering Conference*, American Society of Mechanical Engineers, 54587, 1075-1076.

SPIELMANN, J. A., LUCAS, S. G., RINEHART, L. F., HUNT, A. P., HECKERT, A. B., y SULLIVAN, R. M. 2007. Oldest records of the Late Triassic theropod dinosaur *Coelophysis bauri*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 41, 384-401.

STROMER, E. 1931. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). En Skelett-Rest von *Carcharodontosaurus* nov. gen. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie des Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung*, 9, 1–23.

SUÁREZ, M., MÁRQUEZ, M., DE LA CRUZ, R., NAVARRETE, C., y FANNING, M. 2014. Cenomanian-? early Turonian minimum age of the Chubut Group, Argentina: SHRIMP U–Pb geochronology. *Journal of South American Earth Sciences*, 50, 67-74.

SUES, H. D. 1997. On *Chirostenotes*, a Late Cretaceous oviraptorosaur (Dinosauria: Theropoda) from western North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17, 698-716.

SUES, H. D., NESBITT, S. J., BERMAN, D. S., y HENRICI, A. C. 2011. A late-surviving basal theropod dinosaur from the latest Triassic of North America. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 3459-3464.

TANKE, D. H., y CURRIE, P. J. 2010. A history of *Albertosaurus* discoveries in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47, 1197-1211.

THULBORN, R. A. 1975. Dinosaur polyphyly and the classification of archosaurs and birds. *Australian Journal of Zoology*, 23, 249-270.

TORTOSA, T., BUFFETAUT, E., VIALLE, N., DUTOUR, Y., TURINI, E. y CHEYLAN, G. 2013. A new abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of southern France: Palaeobiogeographical implications. *Annales de Paléontologie*, 100, 63-86.

TSUIHIJI, T., WATABE, M., TSOGTBAATAR, K., TSUBAMOTO, T., BARSBOLD, R., SUZUKI, S., ... y WITMER, L. M. 2011. Cranial osteology of a juvenile specimen of *Tarbosaurus bataar* (Theropoda, Tyrannosauridae) from the Nemegt Formation (Upper Cretaceous) of Bugin Tsav, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 497-517.

TURNER, A. H. 2004. Crocodyliform biogeography during the Cretaceous: Evidence for Gondwanan vicariance from biogeographical analysis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 2003-2009.

TYKOSKI, R. S. 1998. The osteology of *Syntarsus kayentakatae* and its implications for ceratosaurid phylogeny. M.S. thesis, University of Texas at Austin, pp. 234.

TYKOSKI, R. S. 2005. Vertebrate paleontology in the Arizona Jurassic. *Mesa Southwest Museum Bulletin*, 11, 72-93.

TYKOSKI, R. S., y ROWE, T. 2004. Ceratosauria. In *The Dinosauria: Second Edition* (pp. 47-70). *University of California Press*.

ULIANA, M. A. y DELLAPÉ, D. A. 1981. Estratigrafía y evolución paleoambiental de la sucesión maestrichtiano-eoterciaria del engolfamiento neuquino (Patagonia Septentrional). *VII° Congreso Geológico Argentino. Actas 3*, 673-711.

UPCHURCH, P. 2008. Gondwanan break-up: Legacies of a lost world? *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 229-236.

UPCHURCH, P., HUNN, C. A., y NORMAN, D. B. 2002. An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269, 613-621.

VARGAS, A. 2002. La extrema reducción del radio y ulna en la evolución de *Carnotaurus sastrei*: Posible pérdida de función de los genes Hoxa11 y Hoxd11. XVIII *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*.

VARRICCHIO, D. J. 1993. Bone microstructure of the Upper Cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 99-104.

WANG, S., STIEGLER, J., AMIOT, R., WANG, X., DU, G. H., CLARK, J. M., y XU, X. 2017. Extreme ontogenetic changes in a ceratosaurian theropod. *Current Biology*, 27, 144-148.

WELLES, S. P. 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda). Osteology and comparisons. *Palaeontographica Abteilung A*, 85-180.

WHITE, M. A., BENSON, R. B., TISCHLER, T. R., HOCKNULL, S. A., COOK, A. G., BARNES, D. G., POROPAT, S. F., WOOLDRIDGE, S. J., SLOAN, T., SINAPIUS, G. H. K. y ELLIOTT, D. A. 2013. New *Australovenator* hind limb elements pertaining to the holotype reveal the most complete neovenatorid leg. *PLoS One*, 8(7), e68649.

WHITE, M. A., COOK, A. G., HOCKNULL, S. A., SLOAN, T., SINAPIUS, G. H., y ELLIOTT, D. A. 2012. New forearm elements discovered of holotype specimen *Australovenator wintonensis* from Winton, Queensland, Australia. *PLoS One*, 7, e39364.

WICHMANN, R., 1927. Sobre las facies lacustres Senoniana de los estratos con dinosaurios y su fauna. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, 30, 383-406.

WILSON, J. A. 1999. Vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 639-653.

WILSON, J. A. 2012. New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 32, 91-110.

WILSON, J. A., SERENO, P. C., SRIVASTAVA, S., BHATT, D. K., KHOSLA, A. y SAHNI, A. 2003. A new abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Lameta Formation (Cretaceous, Maastrichtian) of India. *Contributions from the Museum of Paleontology*, 31, 1-42.

WILSON, J. A., D'EMIC, M. D., IKEJIRI, T., MOACDIEH, E. M. y WHITLOCK, J. A. 2011. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS ONE*, 6 (2): e17114.

WOODWARD, H. N., HORNER, J. R., y FARLOW, J. O. 2011. Osteohistological evidence for determinate growth in the American alligator. *Journal of Herpetology*, 45, 339-342.

XING, X., XIAOHONG, Z., SERENO, P., XIJIN, Z., XUEWEN, K., JUN, H., y LIN, T. 2002. A new therizinosauroid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous Iren Dabasu Formation of Nei Mongol. *Vertebrata Pal Asiatica*, 40, 228-240.

XU, X., ZHOU, Z., y WANG, X. 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature*, 408, 705-708.

XU, X., TAN, Q., WANG, J., ZHAO, X., y TAN, L. 2007. A gigantic bird-like dinosaur from the Late Cretaceous of China. *Nature*, 447, 844-847.

XU, X., CLARK, J. M., MO, J., CHOINIÈRE, J., FORSTER, C. A., ERICKSON, G. M., HONE, D. W. E., SULLIVAN, C., EBERTH, D. A., NESBITT, S., ZHAO, Q., HERNANDEZ, R., JIA, C., HAN, F. y GUO, Y. 2009. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature*, 459, 940-944.

YATES, A. M. 2003. A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1, 1-42.

YATES, A. M. 2005. A new theropod dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and its implications for the early evolution of theropods. *Palaeontologia africana*, 41, 105-122.

YU, Y., HARRIS, J. D. y HE, X. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): A tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56, 848-850.

YOU, H. L., AZUMA, Y., WANG, T., WANG, Y. M., DONG, Z. M., 2014. The first well preserved coelophysoid theropod dinosaur from Asia. *Zootaxa* 3873, 233-249.

ZAHER, H., POL, D., NAVARRO, B. A., DELCOURT, R., y CARVALHO, A. B., 2020. An Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil sheds light on the cranial evolution of the Abelisauridae. *Comptes Rendus Palevol*, 19, 101-115.

ZANNO, L. E., GILLETTE, D. D., ALBRIGHT, L. B., y TITUS, A. L. 2009. A new North American therizinosaurid and the role of herbivory in ‘predatory’ dinosaur evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 3505-3511.

ZHANG, X.-H., XU, X., ZHAO, X.-J., SERENO, P., KUANG, X.-W. y TAN, L. 2001. A long-necked therizinosaurid dinosaur from the Upper Cretaceous Iren Dabasu Formation of Nei Mongol, People’s Republic of China. *Vertebrata Palasiatica*, 39, 282–290.

ZITOUNI, S., LAURENT, C., DYKE, G., y JALIL, N. E. 2019. An abelisaurid (Dinosauria: Theropoda) ilium from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of the Kem Kem beds, Morocco. *PloS one*, 14, e0214055.

MATERIAL SUPLEMENTARIO 1-TABLAS DE MEDIDAS

Tablas de medidas del ejemplar Holotipo de *Aucasaurus garridoi* MCF-PVPH-236

Tabla 1. Cráneo

ELEMENTOS	LmxAP	AlmxDV	AnmxML
Premaxilar d	7,3	11,1	1,6
Maxilar d	38,8	11,3	2,9
Nasal d	18,1	-	1,1
Lacrimonal d	6,9*	2,8*	5
Postorbital d	10,5	8,3*	5,5
Cuadradoyugal d	9,3	7,6	1,4
Cuadradoyugal i	7,4*	5,7*	1,3
Cuadrado d	4,4*	10,9+14,7	6,8
Frontal	13,5	2,8	16,5
Parietal	4,9*	2,2*	5,5*
Basioccipital (cóndilo occipital)	1,8	3,3	3,6
Surangular d	15,9*	6,5*	6,5
Articular d	5,7	3,5	3,7

En esta tabla se expresan los valores máximos, y se mencionará (si es necesario) por cada hueso en que parte se ha tomado dicha medida. Para el premaxilar y maxilar, Altura se refiere al cuerpo, sin tener en cuenta el proceso ascendente (nasal) y la fosa antorbital. Para el lacrimonal, la Altura se tomó en correspondencia de la rama yugal y el ancho transversal en la parte más posterior. Para el cuadrado la longitud anteroposterior se tomó en correspondencia de la parte dorsal del ala pterigoidea, y el ancho transversal en correspondencia de los cóndilos ventrales. Del parietal se midió la eminencia y cresta nugal. Para el surangular y el articular las medidas son estimativas dado que no se pudo observar una clara separación entre los dos huesos. Abreviaturas. **AlmxDV**, altura máxima dorsoventral; **AnmxML**, ancho máximo mediolateral; **LmxAP**, longitud máxima anteroposterior; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; - medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 2. Dientes

Dientes	LoA	LBC	ABC	RBC	AIC	RAC	DCM	DCD	IDSD
Mx-8	14,2*	9,8	5,1	0,52	10,9*	-	16	-	-
Mx-10	18,6	12,9	5,7	0,44	18,7	1,44	13	-	-
Mx-11	30,4	14,5	7,4	0,51	24,9	1,71	13	14	0.928
Mx-12	27,7	14,7	5,2	0,35	23,4	1,59	14	13	1.076
1	52,3	17,4	12,7	0,72	51,6	2,96	14	13	1.076
2	41,8	19,3	7,5	0,38	33,4	1,73	14	-	-
3	31*	12,3	4,9	0,39	29,9*	2,43	14	15	0.933
4	31,6*	17,4	6,2	0,35	31,2*	1,7	15	15	1
5	27,7	14,1	10,3	0,73	26	1,84	14	14	1
6	27,1*	10,9*	5,9	-	23,7*	-	13	13	1
7	21,6	15,9	6,9	0,43	21,1	1,32	-	14	-
8	16,1	11	6,7	0,60	16,1	1,46	-	10	-
9	15,1*	11,8*	5,3*	-	13,3*	-	16	14	1.142

Abreviaturas. **ABC**, ancho a la base de la corona; **AIC**, alto de la corona; **DCD**, densidad de los dentículos en la parte central de la carina distal por 5 mm; **DCM**, densidad de los dentículos en la parte central de la carina mesial por 5 mm; **IDSD**, índice de densidad de los dentículos mesiales/distales; **LBC**, longitud a la base de la corona; **LoA**, longitud apical; **RAC**, relación del alto de la corona; **RBC**, relación a la base de la corona; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 3. Vértabras

ELEMENTOS	LCUE	AnAC	AIAC	AnPC	AIPC	AnM	AITOV
Atlas	2,3	4,5	4,2	6	4,8	5,5	6,4*
Dorsal 1	11*	-	-	5,5*	6,1*	-	-
Dorsal 2	7,7	5,1*	7,5	4,9*	7,5	2,4*	21,6
Dorsal 3	8,6	5,7*	9,2	6,5*	8,6	2,2*	19,5
Dorsal 4	8,7	6,3*	9,2	6*	8,6	1,2*	21,9
Dorsal 5	9,2	6,2	9,6	6,2*	8,5*	2,3*	23,5
Dorsal 6	-	-	-	-	-	-	-
Dorsal post.	7,8	9,1	8*	8,9*	9,2*	4	-
Dorsal post.	9	6,2*	-	7*	8,3	4,5	20,5*
Sacro completo	33,4*	-	-	-	-	-	-
Sacra 1	10,3	5,5*	-	2,7	-	2,5	-
Sacra 2	4,7	2,6	-	-	-	-	-
Sacra 3	-	-	-	-	-	-	-
Sacra 4	-	-	-	-	-	-	25,5
Sacra 5	9,3	2,7	5,2*	4,3	7,4	3,6	26,6
Sacra 6	9,1	4,3	5,2*	9,5	10,4	-	28,2
Caudal 1	10	9,9	9	8,4*	9,3	5,6	27,9
Caudal 2	10,5	8,8	10	8	8,4	4,2	24,8*
Caudal 3	10,1	7,9	9	7,4	7,8	4,1	23,3*
Caudal 4	9,4	7,2	8	6,9	7,5	3,7	24,2*
Caudal 5	6,5	7,4	7,3	3,8?	6,8?	3,7	23,4
Caudal 6	6,8	3,8?	6,8?	6	6,5	2,8	21,7
Caudal 7	9,1	5,8	6,3	5,3	5,8	2,8	21,3
Caudal 8	9	5,4	6,7	5,4	6,3	2,6*	19,4
Caudal 9	9,2	5,9	6,2	5,5	5,9	3,2	-
Caudal 10	8,8	5,6	5,9	5,8	5,8	3,2	-
Caudal 11	8,7	5,6	5,7	5,6	5,6	3	-
Caudal 12	8,3	5,4	5,3	5,4	5,6	3	-
Caudal 13	6,1*	5,4	5,2	-	-	3	-

ELEMENTOS	AIEN	LEN	AnEN	AnMLP	LIZ	PT/Cu
Atlas	-	-	-	-	-	-
Dorsal 1	8,2*	3,2*	2,2*	-	-	-
Dorsal 2	7,1*	4,6	2,4*	-	9,2*	-
Dorsal 3	7,9*	3,7*	3*	-	9,4	-
Dorsal 4	8,5	5,6	3,1	-	-	-

Dorsal 5	9,6	7,1	3,1	-	-	-
Dorsal 6	10,1*	7,7	3,5	-	-	-
Dorsal post.	-	-	-	-	-	-
Dorsal post.	11,4*	-	-	-	-	-
Sacro completo	50*	-	-	-	-	-
Sacra 1	-	-	-	-	-	-
Sacra 2	-	-	-	-	-	-
Sacra 3	-	-	-	-	-	-
Sacra 4	-	9,6*	-	-	-	-
Sacra 5	-	8,9	-	-	-	-
Sacra 6	-	10,8	-	-	-	-
Caudal 1	10,5	5,5	1,9	3	10,6*	1,3
Caudal 2	5,6*	5,7	1,8	2,4*	10,9*	1,12
Caudal 3	5,2*	6,1	1,7	2,3*	10,8*	1,23
Caudal 4	9,3*	6,1	1,3	2,4*	8,6	1,41
Caudal 5	8,9	6	1,3	-	7,3*	2,04
Caudal 6	8,7	4,3	1,1	2,7*	7,3*	2,01
Caudal 7	9,2	5,7	1,6	-	9,3*	1,17
Caudal 8	8,5	5,3	1,5	-	9,4*	1,32
Caudal 9	-	4,7	1,5	-	10,8*	1,34
Caudal 10	-	-	1,4	-	8,5*	1,42
Caudal 11	-	3,7	1,4	-	9,7*	1,43
Caudal 12	-	3,5	1,4	-	9,9	1,28
Caudal 13	-	3,1	1,4	-	8,4	-

Abreviaturas. **AIAC**, altura anterior del cuerpo vertebral; **AIEN**, altura espina neural; **AIPC**, altura posterior del cuerpo vertebral; **AITOV**, altura total de la vértebra; **AnAC**, ancho anterior del cuerpo vertebral; **AnEN**, ancho espina neural; **AnM**, ancho a la mitad; **AnMLP**, ancho entre los márgenes laterales de las postzigapófisis; **AnPC**, ancho posterior del cuerpo vertebral; **LCUE**, longitud del cuerpo; **LEN**, longitud espina neural; **LIZ**, longitud interzigapofiseal-desde el borde anterior de la prezigapófisis al borde posterior de la postzigapófisis; **PT/CU**, longitud proceso transversal/longitud cuerpo vertebral; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 4. Arcos hemales

ELEMENTO	L
Arco hemal 1	24,7
Arco hemal 2	26,2
Arco hemal 3	22,4
Arco hemal 4	25,5
Arco hemal 5	23,9
Arco hemal 6	17,7
Arco hemal 7	26,3
Arco hemal 8	24,1
Arco hemal 9	22,9
Arco hemal 10	19,2
Arco hemal 11	16,2*

Arco hemal 12 19,9

Abreviaturas. **L**, longitud; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; - medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 5. Cintura escapular

ELEMENTO	L	AIM	AnG	LG
Escápula der	60,2	13,5	5,4	7,5
Coracoide der	17,5	27,6	-	-
Escápula izq	59	10,7	5,4	7,8
Coracoide izq	17,5	22,9	-	-

Abreviaturas. **AIM**, altura a la mitad; **AnG**, ancho de la cavidad glenoidea; **L**, longitud; **LG**, longitud de la cavidad glenoidea; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; - medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 6. Miembros anteriores

ELEMENTO	L	PrP	AnP	PrM	AnM	PrD	AnD	LCD
Húmero der	26,2	5,9	6	2,3	5	6,2	5,7	5,3
Radio der	9	5,6	3,1	3,2	2	4,3	4	-
Ulna der	8,2	5,7	5,3	2,7	2,8	5	4,8	-
Metacarpiano I	2,8	2,4	1,8*	1,8	2,1	1,5	2	-
Metacarpiano II	2,7	1,9	2,2	1,2	1,5	1,6	1,8	-
Metacarpiano III	3	2,8	2,4	1,4	1,6	1,4	2,1	-
Metacarpiano IV	2,4	4,1	2,7	3,6	2,4	2,3	2,4	-
Húmero izq	26,3	5,9	6,2	3	4,7	6,3	5,8	5,4
Radio izq	8,7	5,7	2,9	3,3	2,1	4,5	4,3	-
Ulna izq	8	5,4	3,5	2,4	2,4	4,7	2,9	-
Metacarpiano I	2,6	2,8	2,3	2,1	2,2	1,8	2,2	-
Metacarpiano II	3,2	2,4	2,4	1,4	1,7	-	-	-
Metacarpiano III	2,9	1,6	2,6	1,1	1,5	1,6	2,3	-
Metacarpiano IV	-	-	-	-	-	-	-	-

Abreviaturas. **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **L**, longitud; **LCD**, longitud cresta deltopectoral; **PrD**, profundidad distal; **PrM**, profundidad a la mitad de la diáfisis; **PrP**, profundidad proximal; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; - medida no disponible. En el caso de los húmeros las medidas proximales se refieren solamente a la cabeza humeral. Medidas en cm.

Tabla 7. Falanges manuales derechas

ELEMENTO	L	AIP	AnP	AnM	AIM	AID	AnD
Dedo I							
Falange 1 (u)	2,6	2,3	2,5	1,9	1,5	-	-
Dedo II							
Falange 1	2,8	1,5	2,5	-	-	-	-

Dedo III							
Falange 1	3	2,1	2,2	-	-	0,9	1,6
Falange 2	1,7	1,4	1,3	-	-	0,8*	1*

Dedo VI							
Falange 1	1,8	1,5	2	-	-	-	-

Abreviaturas. **AID**, altura distal; **AIM**, altura a la mitad; **AIP**, altura proximal; **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **L**, longitud; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 8. Falanges manuales izquierdas.

ELEMENTO	L	AIP	AnP	AnM	AIM	AID	AnD
Dedo I							
Falange 1 (u)	2,1	1,5	2,2	2,1	1,2	-	-

Dedo IV							
Falange 1	1,8	1,6	2,1	1,8	1,4	-	-

Abreviaturas. **AID**, altura distal; **AIM**, altura a la mitad; **AIP**, altura proximal; **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **L**, longitud; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 9. Cintura pélvica.

ELEMENTO	L	LPedP	LPedI	LAct	AIBAN	AIAct	AIBPO
Ilion der	68	9,5	8	16	21,4	20,7	14,8
Ilion izq	68,3	8,5	7,5	-	-	-	-

Abreviaturas. **AIAct**, altura dorsalmente al acetábulo; **AIBPO**, altura borde posterior; **AIBAN**, altura borde anterior; **L**, longitud; **LAct**, longitud cavidad acetabular; **LPedI**, longitud pedúnculo isquiático; **LPedP**, longitud pedúnculo púbico; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 10. Cintura pélvica.

ELEMENTO	L	LPP	LPI	AnPP	AnPI
Pubis der/iz	21*/47,1*	20,1	-	12,7	-
Isquion der/iz	50,5*/45,2*	-	15,9	-	11,8

Abreviaturas. **AnPI**, ancho pie isquiático; **AnPP**, ancho pie púbico; **L**, longitud; **LPI**, longitud pie isquiático; **LPP**, longitud pie púbico; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 11. Miembros posteriores.

ELEMENTO	L	PrP	AnP	PrM	AnM	PrD	AnD	D4tr	Ltrm	PrCC	LCC
Fémur der	72	7,4	14,5	5,9	10,1	13,4	16,3	17,7	9,4	-	-
Tibia der	63	19,1	11,7	6,3	6,5	-	14,6	-	-	12,4	12,5
Fibula der	57	11,5	6,5	3,6	2,1	4,4	-	-	-	-	-
Astrag/Calc der	-	-	-	-	-	7,2	14	-	-	-	-
Fémur izq	72,6	7,3	14,8	-	-	13,5	16,8	17,8	9,8	-	-
Tibia izq	64	19,4	10,5	6,6	4,7	-	15	-	-	11	12,4
Fibula izq	57	13,3	4,3	3,9	2	4,8	-	-	-	-	-
Astrag/Calc izq	-	-	-	-	-	7,7	14,2	-	-	-	-

Abreviaturas. **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **D4tr**, distancia del 4th trocánter desde el borde proximal; **L**, longitud; **LCC**: longitud cresta cnemial; **Ltrm**, longitud del trocánter anterior; **PrCC**: profundidad cresta cnemial; **PrD**, profundidad distal; **PrM**, profundidad a la mitad de la diáfisis; **PrP**, profundidad proximal; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. En el caso de los fémures el **PrD** se calcula la profundidad máxima teniendo en cuenta la cresta tibiofibularis. La **PrCC** se calculó desde donde termina anteriormente el cóndilo medial hasta el extremo anterior de la cresta cnemial. La **LCC** se calculó en el borde anterior de la cresta. Medidas en cm.

Tabla 12. Tarso derecho.

ELEMENTO	L	PrP	AnP	PrM	AnM	PrD	AnD
Metatarsiano I	5,6	-	-	-	-	-	-
Metatarsiano II	29,7	7,1	4,2	1,9	3,1	5,6	5,3
Metatarsiano III	34,5	9,1	8,1	3,9	3,1	5	6,8
Metatarsiano IV	30	6,5	6,1	2,8	3,1	5	4,5
Metatarsiano V	10	-	-	1	1,8	-	-
Tarsal distal	1,6	3,9	6,3	-	-	-	-

Abreviaturas. **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **L**, longitud; **PrD**, profundidad distal; **PrM**, profundidad a la mitad de la diáfisis; **PrP**, profundidad proximal; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; - medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 13. Tarso izquierdo.

ELEMENTO	L	PrP	AnP	PrM	AnM	PrD	AnD
Metatarsiano I	7,5	-	-	0,7	1,3	-	-
Metatarsiano II	29,4	7,4	4,2	2,4	3,2	4,9	5
Metatarsiano III	32,7	9,3	8,2	4,8	3,6	5,1	6,9
Metatarsiano IV	29,4	6,3	6,1	3,3	3,1	5,3	4,3
Metatarsiano V	10,7	-	-	1,2	1,6	-	-

Tarsal distal	1,6	4,2	6,4	-	-	-	-
----------------------	-----	-----	-----	---	---	---	---

Abreviaturas. **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **L**, longitud; **PrD**, profundidad distal; **PrM**, profundidad a la mitad de la diáfisis; **PrP**, profundidad proximal; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; - medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 14. Falanges pedales derechas.

ELEMENTO	L	AIP	AnP	AnM	AIM	AID	AnD
Dedo I							
Falange 1	5,1	1,9	1,3	1,1	1,3	1,4	1,3
Falange 2 (u)	3,6	1,7	0,9	0,8	1,5	-	-
Dedo II							
Falange 1	11,3	5,8	4,7	3,6	3,3	3,8	4,4
Falange 2	6,6	4	3,5	2,8	2,9	3	2,8
Falange 3 (u)	7,6	3,4	2,3	2,1	2,6	-	-
Dedo III							
Falange 1	10,8	5,8	6,8	3,9	3,6	3,4	5,7
Falange 2	8,4	4,1	5,7	3,3	2,8	2,8	4,5
Falange 3	6,2	3,1	4,3	3	1,8	2,4	3,8
Dedo VI							
Falange 1	7,3	5,3	4,2	3,9	4	3,6	4,3
Falange 2	5,7	4	4,2	3,6	2,8	3,1	3,6
Falange 3	4,3	3,3	3,5	3,3	2,4	2,7	3,2
Falange 4	4	2,7	3,1	2,7	2,4	2,2	2,5
Falange 5 (u)	7,9	3,1	2,4	2,2	2,3	-	-

Abreviaturas. **AID**, altura distal; **AIM**, altura a la mitad; **AIP**, altura proximal; **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **L**, longitud; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; - medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 15. Falanges pedales izquierdas.

ELEMENTO	L	AIP	AnP	AnM	AIM	AID	AnD
Dedo I							
Falange 1	5,5	1,9	1,5	1,3	1,4	1,6	1,4
Falange 2 (u)	3,8	1,8	1,2	1	1,8	-	-
Dedo II							
Falange 1	10,6	5,5	4,6	3,1	3,1	3,4	4,6
Falange 2	6,5	3,5	3,9	2,9	2,6	2,8	3,3
Falange 3 (u)	7,3	3,1	2,7	2,5	2,4	-	-

Dedo III							
Falange 1	10,7	5,8	6,9	4	3,4	3,2	6
Falange 2	7,7	4,4	6,1	3,5	2,7	2,9	5,2
Falange 3	5,7	2,8	4,6	3,3	2	2,4	4,2
Falange 4 (u)	8,5	2	3,3	2,9	2,1	-	-

Dedo VI							
Falange 1	7,2	5,7	4,1	3,8	3,4	3,5	4,4
Falange 2	5,7	3,8	4,3	3,6	2,9	3,3	4,2
Falange 3	4,2	3,3	3,9	3,5	2,5	2,7	3,5
Falange 4	3,8	2,9	3,2	3,1	2,5	2,7	2,9
Falange 5 (u)	7,2	3	2,7	2,6	2,4	-	-

Abreviaturas. **AID**, altura distal; **AIM**, altura a la mitad; **AIP**, altura proximal; **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **L**, longitud; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 16. Relación entre la longitud del maxilar y el largo del fémur en algunos abelisáuridos.

TAXÓN	LF	LAPM	R
<i>Aucasaurus</i>	72	38,8	0,53
<i>Ekrixinatosaurus</i>	77	40	0,51
<i>Skorpiovenator</i>	76	32,6	0,42
<i>Carnotaurus</i>	103*	32,3	0,31

Abreviaturas. **LF**, largo de fémur; **LAPM**, longitud anteroposterior del maxilar; **R**, valor de la relación; *valor estimativo. Medidas en cm.

Tablas de medidas del ejemplar *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-380

Tabla 16. Vértebras.

ELEMENTO	LCUE	AnAC	AIAC	AnPC	AIPC	AnM	AITOV
S							
Centro dorsal	5,6	3,9*	4,5	3,9*	3,8*	2,4	-
Caudal 1sec	5,5	2,7	2,4	2,6	2,5	1,6	3,9*
Caudal 2sec	5,7	2,7	2,5	2,8	2,4	1,9	3,8*
Caudal 3sec	3,1*	-	-	4	3,8	2,8	4,8*
Caudal 4sec	5,7	4,1	3,9	4,4	3,1	3,4	4,5*
Caudal 5sec	2,4*	4	2,6	-	-	-	4*
Caudal 6sec	5,2	3,1	2,2	3,9	2,5	2,6	-
Caudal 7sec	2,2*	4	2,7	-	-	-	-
Caudal 8sec	4,2*	-	-	2,7	2,3	2,2	-
Caudal 9sec	5,2	2,5	2,1	2,5	2	2,2	-
Caudal 10sec	2,8*	2,5	1,8	-	-	2,1	-
Caudal 11sec	2,7*	2,3	1,8	-	-	2	-
Caudal 12sec	4,6	2,1	1,8	2	1,7	1,8	-

Abreviaturas. **AIAC**, altura anterior del cuerpo vertebral; **AIPC**, altura posterior del cuerpo vertebral; **AITOV**, altura total de la vértebra; **AnAC**, ancho anterior del cuerpo vertebral; **AnM**, ancho a la mitad; **AnPC**, ancho posterior del cuerpo vertebral; **LCUE**, longitud del cuerpo; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 17. Miembros posteriores.

ELEMENTO	L	PrP	AnP	PrM	AnM	PrD	AnD	D4tr	Ltrm	PrCC	LCC
Fémur der	11,1*	-	-	-	-	7,4	9	-	-	-	-
Tibia izq	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7,3
Fibula der	6,8*	7,6*	2,6*	-	-	-	-	-	-	-	-
Fibula izq	7,1*	5,1	3,2*	-	-	-	-	-	-	-	-
Astr/Cal izq	3,4*	-	-	-	-	4,1	7,9*	-	-	-	-

Abreviaturas. **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **D4tr**, distancia del 4th trocánter desde el borde proximal; **L**, longitud; **LCC**: longitud cresta cnemial; **Ltrm**, longitud del trocánter anterior; **PrCC**: profundidad cresta cnemial; **PrD**, profundidad distal; **PrM**, profundidad a la mitad de la diáfisis; **PrP**, profundidad proximal; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. En el caso de los fémures el **PrD** se calcula la profundidad máxima teniendo en cuenta la cresta tibiofibularis. La **PrCC** se calculó desde donde termina anteriormente el cóndilo medial hasta el extremo anterior de la cresta cnemial. La **LCC** se calculó en el borde anterior de la cresta. Para el astrágalo-calcáneo en **AnD** es el conjunto de los dos fragmentos. Medidas en cm.

Tabla 18. Tarso.

ELEMENTO	L	PrP	AnP	PrM	AnM	PrD	AnD
Metatarsiano II der	6,8*	-	-	-	-	3,3	2,6
Metatarsiano II izq	5,8*	-	-	-	-	3,1	1,6*

Metatarsiano III der	11,1*	5,4	5,7	-	-	3,2	2,1*
Metatarsiano IV der	11,9*	2,9*	3,8	-	-	3*	1,8*
Metatarsiano IV izq	-	-	-	-	-	3,9	2,5

Abreviaturas. **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **L**, longitud; **PrD**, profundidad distal; **PrM**, profundidad a la mitad de la diáfisis; **PrP**, profundidad proximal; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; - medida no disponible. Para el metatarsiano III derecho y el metatarsiano IV derecho, la longitud es el conjunto de los fragmentos perteneciente a cada elemento. Medidas en cm.

Tabla 19. Falanges pedales.

ELEMENTO	L	AIP	AnP	AnM	AIM	AID	AnD
Falange III-2 der	5,7	2,6	3,5	2,3	1,7	2,2	3,1
Falange III-2 izq	4,5*	2,6	3,7	2,5	1,8	-	-
Falange IV-2 izq	4,1*	4,4	2,4	2,2	2	2,3*	2,1*
Falange IV-3 der	3,5*	2,6*	2,6	2,3	1,9	1,9*	2,3*
Falange ungual	2,4*	2,1	2	-	-	-	-

Abreviaturas. **AID**, altura distal; **AIM**, altura a la mitad; **AIP**, altura proximal; **AnD**, ancho distal; **AnM**, ancho a la mitad; **AnP**, ancho proximal; **L**, longitud; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; - medida no disponible. Medidas en cm.

Tablas de medidas del ejemplar *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-820

Tabla 20. Vértebras.

ELEMENTOS	LCUE	AnAC	AIAC	AnPC	AIPC	AnM	AITOV
Sacro completo	48,6	-	-	-	-	-	-
Sacra 1	7,8	8,2	8,8	5,7	6,2	4,4	20,2
Sacra 2	8,3	5,7	6,2	4,7	4,4*	3,5	19,8
Sacra 3	8,2	4,7	4,4*	4,5	3,9*	3,5	17,7
Sacra 4	8,4	4,5	3,9*	5,5	5,7*	3,4	17,2
Sacra5	8,4	5,5	5,7*	5,5	7,6	4,4	17,3
Sacra 6	7,5	5,5	7,6	7,2	6,5	5	17,7

ELEMENTOS	AIEN	LEN	AnEN	AnMLP	LIZ	PT/Cu
Sacro completo	-	43,3*	-	-	-	-
Sacra 1	-	3,9*	-	-	-	0.6
Sacra 2	-	6,3	-	-	-	0.72
Sacra 3	-	6,1	-	-	-	0.73
Sacra 4	-	8,6	-	-	-	0.71
Sacra5	-	9,3	-	-	-	0.75
Sacra 6	-	9,1	-	-	-	1.06

Abreviaturas. **AIAC**, altura anterior del cuerpo vertebral; **AIEN**, altura espina neural; **AIPC**, altura posterior del cuerpo vertebral; **AITOV**, altura total de la vértebra; **AnAC**, ancho anterior del cuerpo vertebral; **AnEN**, ancho espina neural; **AnM**, ancho a la mitad; **AnMLP**, ancho entre los márgenes laterales de las postzigapófisis; **AnPC**, ancho posterior del cuerpo vertebral; **LCUE**, longitud del cuerpo; **LEN**, longitud espina neural; **LIZ**, longitud interzigapofiseal-desde el borde anterior de la prezigapófisis al borde posterior de la postzigapófisis; **PT/CU**, longitud proceso transversal/longitud cuerpo vertebral; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 21. Cintura pélvica.

ELEMENTO	L	LPedP	LPedI	LAct	AIBAN	AIAct	AIBPO
Ilion der	-	-	-	-	-	-	-
Ilion izq	57,6	7,9	5,9	13,8	11,2*	13,6	12,4

Abreviaturas. **AIAct**, altura dorsalmente al acetábulo; **AIBPO**, altura borde posterior; **AIBAN**, altura borde anterior; **L**, longitud; **LAct**, longitud cavidad acetabular; **LPedI**, longitud pedúnculo isquiático; **LPedP**, longitud pedúnculo púbico; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

Tabla 22. Cintura pélvica

ELEMENTO	L	LPP	LPI	AnPP	AnPi
Pubis der/iz	59,2/55,2*	8,7	-	4,5*	-
Isquion der/iz	49,5/46,6*	-	8,5*	-	8

Abreviaturas. **AnPI**, ancho pie isquiático; **AnPP**, ancho pie púbico; **L**, longitud; **LPI**, longitud pie isquiático; **LPP**, longitud pie púbico; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible.

Tablas de medidas del ejemplar Holotipo de *Huinculsaurus montesi* MCF-PVPH-

36

Tabla 23. Vértebras.

ELEMENTOS	LCUE	AnAC	AIAC	AnPC	AIPC	AnM	AITOV
Dorsal 11	1,1*	-	-	1*	2,2*	-	7,1*
Dorsal 12	4,7	1,7*	2,7*	3,2*	3,4	1,2*	8,9
Dorsal 13	5,2	3,1*	3,2	3,7	3,4	1,5	8*
Sacra 1	5	3,6	3,6	2,5	2,8*	1,4	9,4
Sacra 2	-	3	2,7*	-	-	-	8,5*

ELEMENTOS	AIEN	LEN	AnEN	AnMLP	LIZ	PT/Cu
Dorsal 11	2,5	3,9*	1,6	1,7	5,5*	-
Dorsal 12	2,9	5,5	1,6	1,5	6,2	0.74
Dorsal 13	2,0	4,6	1,6	1,3	5,8	0.48
Sacra 1	2,9	-	1	-	-	0.44
Sacra 2	-	-	1,1	-	-	-

Abreviaturas. **AIAC**, altura anterior del cuerpo vertebral; **AIEN**, altura espina neural; **AIPC**, altura posterior del cuerpo vertebral; **AITOV**, altura total de la vértebra; **AnAC**, ancho anterior del cuerpo vertebral; **AnEN**, ancho espina neural; **AnM**, ancho a la mitad; **AnMLP**, ancho entre los márgenes laterales de las postzigapófisis; **AnPC**, ancho posterior del cuerpo vertebral; **LCUE**, longitud del cuerpo; **LEN**, longitud espina neural; **LIZ**, longitud interzigapofiseal-desde el borde anterior de la prezigapófisis al borde posterior de la postzigapófisis; **PT/CU**, longitud proceso transversal/longitud cuerpo vertebral; *medida incompleta debido a la pérdida parcial del hueso; -medida no disponible. Medidas en cm.

MATERIAL SUPLEMENTARIO 2-CODIFICACIONES DE TAXONES Y LISTADO DE CARACTERES

Herrerasaurus_ischigualastensis

00000000000110000000000000000000100100[01]000000000000000?000000000000
00000001000000000000000001000000000000000[01]00010000000001?00000000
?000000000001100?00000000000010000000000000000000000000000000000000-
0000000000000000000002000000000000000?0?00000?0000000000200000000?000
0?00

Coelophysis_bauri

000001000010000000000000000000000100000000000000000000000000000000010000
000010000000000000000000000100000011000010001010211?01010000000001000001
0000[01]0000001100000000000000001000010111011010000001000101110000000000
10001?000010??00000?0?000000?0000?00000000?01002011001?0010010?00??0

Dilophosaurus_wetherilli

00000000?000000?0000?0100??00020000000000?00000?000?000?0000?1000???
??0010000000?0001000?01?0000021100[01]000010101100010011000?000001000100
[02]0??000001000000100000000100000?000?00010??0?1000?01000000100000001
0000?0010?0100000000?0????0?0?00000?000100000000?000?0000010????

Allosaurus_fragilis

00000100000000000000000000010000000200001000000000000000100000001110110001
101010011000000100000000001001110202001000001000000010000100000000000000

000000000100000000010000000-0-

0000[01]0000001000110010000030000102001110110000001101020000001?0000000

0000001000000010000000200000010000100000

Abelisaurus_comahuensis

1111120?1?011??101111112101211101110?000101?11111?1001?111?10??10011??1
??1??1????????101????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????2110??11
21111111????????????????????????????????????????????????????????????0

Aucasaurus_garridoi

1111101?1?0?1110010101121?121?012??0?[01]0?1??11?1??1????11?1??????0?1??
?????1??????10100?00?12????????11??1??2??111?1?1111??1111??02111121??
1101002111111121211101111110112111011111?210?13112111211111101011111
10??2111111121?1111??1??2?13111112111102111011111211002221

Berberosaurus_liassicus

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????1?????220?000??00??0?[01]?????????[01]1?????????????0?????
????????????????0?01????????????????????????????01021??10110??????????????????
????????????????????????????????????????????0??????????????

Carnotaurus_sastrei

111112111?00111011011112101221110111101110111011111111110111?1?100111?
11101111111111011010001211111221111011101210101010111111111111112111

1?101111010021111111212111011111?001121111111?11210?1311????1????1????
?????1?112210111121111111111000013111112112102111?????????????20

CCG20011

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
?????????????????????????110?0111?0?1?211?10?0?0000??????0?0???[01]?????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????

Ceratosaurus_nasicornis

00001200100000000100000000010100201000000000000000000000000111?11000011
101110011110100100001111121011112210000000[01]121000001011110011001?000
010020000010000011010100000100101[01]011101??00000?1111110102111101101
111100010???00?01000000010000000?000?0101000002001001??100000011?00?00

Dahalokely_tokana

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????1??????22111101010121110?01111111[01]?????????????????????
?????????????????????????????????????????????????????????????????????????????01????????
??????????0010????????????????????????????????????????????

Deltadromeus_agilis

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
?????????????????????????????????????????????????????????????????????????????0?????1????1??111111?

10?0????????????????????????????????????????1?0?03100?1221?111?1100?0????0?????????????
?????????????????????0?0?0????????????????????????

Ekrixinosaurus_novasi

1??1?0111001110?????1110?1121?110??10101?11????????????01??1????????1?????
??????11?01001?0?12?????22101100?1?1??11?011??1?[01]??0?0121121??0??
????????????????????????????????1?????1?????111?????1?03102111??01111100?????????3
2?????????011?????????[0 1]21110????????????0011?????????????

Elaphrosaurus_bambergi

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????1[01]??????11000111001100211?10111100011111?01101??1?1??1?0
11111111010??10?010???1011011000011?0?0100?1301001221010010020???0010
?????????????????????1?100100??01??101[12]??010000011???????

Eoabelisaurus_mefi

?0?????????????????0001000001[01]10020101001000?10?01??0?01?011?????00?1???
?????????????????00??0?1[12]??????2200110?0101??01000101111011001?11211002
00??110?0000011010010100011111111011?0100?11? -
11???02111111101111?000111?0000??0000011000000??0101020?000110000200
111111111000[12]2??

Genusaurus_sisteronis

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????1??????2?????0????????????0??1??1????????????????????????

????????????11?01??1111??????0?02202??11????????????????????
????????????????1002????0??????????

Genyodectes_serus

0????????????????????????????????????????????????????????????
??000?[01]?0001111????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????

Ilokelesia_aguadagrandensis

?1????????????????????????11101111010?1????????????????1??0????????
????????????????12??????222110010101210111????1111????????2??212?011????
????????????????????????????????????????????????????????????111??11??111111
??1??1??????????10????????????????????

Indosaurus_matleyi

????????????????11?1111?121????????????????????11????1????????
????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????1?1
????????????????????????????????????

Kryptops_palaios

1????2011?011????????????????????????????????????????????
?????????01100????????????????????????????????????????????

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????31????????????
????????????????????????????????????????????????????????

Laevisuchus_indicus

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????1????????????01?1?0011?011??0?????[01]?????????????????0?????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????

Limusaurus_inextricabilis

001?0?0???0?00000?00?0000000?000?01[01]??00?0?0?0000?????00????????????????
???1-?????0?0-
1???????1??0?000?2000?11???10?21??0??11????????????10?00?010011011101??100
101?11?[01]001110011100[01]10000?00?0???3[12]?00???1??1????20?1???00?00??
????100?????0?????0??????010120112?0?????????0?????

Majungasaurus_crenatissimus

1111120110011101011111111122111011100100011110111101111111111111101111
11112111111100110110100012111111221111010101210101010111111[01]11111102
10002101101010021111111?2121110111???101111[01]1011?11??11?13??1?1011111
11110011111?0113110110011111111110110001000012011002???0?210111110??11

Masiakasaurus_knopfleri

00?1?00?111?0???00000000????00001000100?0?0010??????????????11?1001?????
?10?1110000110011?0?12?0111122101111001110210101111101[01]10111100111001

?0111?0111111110010??????1101111?11010??110110113211?101111111112111
111100110?00????00?010?10000?1[0 1]0?001??20121100?2?00[1 2]1111????

Noasaurus_leali

0??1?00111110?0????????????????????????????????????????????????????????????
????????10011??01[12]????????01?1?101110?01????????????????????????000?????
????????????????????0????????????????????0????????????????????1????????10?0????
????????????????????????????????????????????????????????????

Rahiolisaurus_gujaratensis

1????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
?????0?001??????1111100[01]01?0011?12?0?0??????????11??????????????????11
??????????????????????1??01121010?1?1??0?0?1?1111211?1?11?0010?????0??????
?????????????0?????1????1???10[0 1]2[0 1]0???100????10????

Rajasaurus_narmadensis

11?????????????????1??1111?121????????????????????????????????????1?????????1111??01??????211
????1?0110?101??12????????????????????????????????011?111??110?11?1??????0??????
????????????????????0??0??110??1??11??311??1?11?1?????0?0????????2??????
?????10????????????????????????????0??0??????????

Rugops_primus

111110??100111011101000011121????????????????11110011????????????????????
??????????101101?0????????????????????????????????????????????????????????0???????

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????21??????11
?011????????????????????????????????????????????????????????????

Skorpiovenator_bustingorryi

11?112111?0111101?0?101[02]111211111110111011111111??111011?11?111100??
??????1?11?1111?01??0?01?1111122[01]?11010101210111011111111?1111?1121
12121111????????????????????????????????????1110111011011?????11?031?2?1111??????1?0
1?1?1011221011111110111111?0?00121110?????1102??00111121100222?

MNNtig6

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????11??????2200101[01]001011201?010111100???111?????????000????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????

Velocisaurus_unicus

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
?????????????????????????????????????????????????0?13?1?12?1011101121?1?1?1????????????
?????????????????????????????????????1??0101110111??

Arcovenator_escotae

?1?????????????????0?11111122?1121101101?0????????????11???11?110111?????
?????????????1?????????????????????????????????????????????????????????0[12]10??????????

????????????????????????????????????????????????????????????0??????1[12]11????????????????????????
?????101??1??????010????????????????????????????????1

Huinculsaurus_montesi

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????1??????????????????????????????????111010?11010????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????01????????
??????10????????????????????????????????????

Ligabueino_andesi

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????01?0?01?1[01]??1?0??0?10?0??????????????2?0????????
??????????????????????00011?1[01]1010?????????0?12[12]1?????????????????????0????
?????????????????????0??????????00?0?00????????????

Pycnonemosaurus_nevesi

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????????????????????????????????????????????????????????????????021111????????
??????????????????????????????????1???1?????211[12]?0????????????????????????
?????????????[01]2[01]000?????????11?01????????

Thanos_simonattoi

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
??????????????????1?????1????????????????????????????????????????????????

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
???1????????????????????????????????????????????????????????

Vespersaurus paranaensis

????????????????????000000????????????????????????????????????????????????????????
????????????????11?011?1221011[01]1001100210?01?1110??101?????????0?1????1?01
1?00111001?10??????10??111??010??1?0?10????????????????????21111[01]11101?
??????????0??????????????????01??012??????1??[12]?10111??

Viavenator exxoni

????????????????????111010121?1101110011101????????????11??1011-
110?1????????????????????????????????121????22111101110120011?0??111111??????021
1112?011110?00????????????????????????????????????????2????????????????????
??01????????????111110??11201211111????????????????????????????0

Xenotarsosaurus bonapartei

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????12????22????????????????11??11????????????????????????
????????????????????????????????????1?02111111[12]10111110????????????????
??????????0????????????????????1111????????????

MCF-PVPH-53

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????1?111

0?1????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
?????????????????1?????????????????????????????

MCF-PVPH-237

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
?????????????????1?????????????????????????????????11110?10????????????????????????
?????????????????1?????[12]1?????????????????????????????????????????11????????
?????????????????????????10????????????????????

MCF-PVPH-380

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
?????????????????2?????????????????????????????????????????????????????????1????????
?????????????????????????????????????????????????????12??1??111?1?11?1????????????
?????????????????????????????1??1??2?1?0?2??

MCFPVPH820

????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
?????????????????????????????????????????????????????????10011????????????????????
?????????????????????10111110?11?[01]?01?????????????????????????????1????????
?????????????????????210200????????????????

MMCh PV 69

?????????????????????00101????????????????????????????????????????????????????
?????????????????????????????????????????????????????1????????????????????

????????????11?011?1111?11????0?1?1????????????1????????????????0?
????????????????20021??0????????????

MPCN PV 69

??11????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????2????????2????????????????????????1??1?????211??????????2?11
?1????????????????????????????1?????????????????????1?11?1?0????????????
????????????????2?????11?????????1??22??

MPM 99

????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????12?????2211?00??1?1?????011??1?????????1211121??????????
????????????????????????????????????????????????????????????????
?????00??1[01]110????????????????????????

UNPSJB PV 247

1??1?21?100?100????????????????????????????1????????????????????
?????????01101?0????????????????????????????????????????????????
?????????????????????????????????????????????????????????????32????????
????????????????????????????????????????

Quilmesaurus_curriei

????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????

????????????????????????????????????0??11112????????0????????????????????
????????????????????????????0??0????????????

Spinostropheus-type

????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????1??????201?01[01]1??01??1?01????????????????????????0
000????????????????????????????????????0?????0010????????????0?0?10?????????
????????????????????????????????????????????

USNM-8415

????????????????????????????????????????????????????????????????????????
?????????????????????????????????????????????????????????????????????????10001
001?????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????

Listado de caracteres

- 1- Superficie externa del maxilar y nasal: lisa (0); esculpida (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 2- Superficie externa de postorbital, lacrimal, y yugal: lisa (0); esculpida (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 3-Proceso maxilar del premaxilar: bien desarrollado (0); reducido a un triángulo o ausente (1) (modified from Carrano y Sampson, 2008).
- 4- Foramen subnarial: cerrado (0); reducido/abierto dorsalmente (1). (Carrano y Sampson, 2008).
- 5- Proporción alto/longitud del premaxilar ventralmente a la narina externa: 0.5-2.0 (0); >2.0 (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 6- Proporción/presencia de la rama anterior del maxilar: ausente (0); alargada anteroposteriormente (1); o alta y roma (2) (Carrano y Sampson, 2008).

- 7-** Proceso ascendente del maxilar: posterodorsalmente dirigido, con margen anterior fuertemente convexo y posterior cóncavo (0); o subvertical, con margen posterior y anterior casi rectos (1) (modificado de Bonaparte y Novas 1985).
- 8-** Extensión del proceso ascendente del maxilar: alargado, superando posteriormente la mitad de la longitud del maxilar (0); reducido, el extremo posterodorsal termina bien antes de la mitad de la longitud del maxilar (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 9-** Faceta para la articulación nasal en el maxilar: superficial, anterolateral (0); a encaje, lateral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 10-** Proceso palatal del maxilar: alargado y con crestas (0); reducido, pequeño y despuntado (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 11-** Margen anteroventral de la fenestra antorbital: escalonado (0); demarcado por una cresta elevada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 12-** Fosa antorbital: se extiende al margen anterior del proceso ascendente, al menos en su parte dorsal (0); separado del margen anterior del proceso ascendente (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 13-** Porción ventral de la fosa antorbital: presente en el maxilar (0); fuertemente reducida o ausente (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 14-** Longitud anteroposterior del contacto maxilar-yugal, relativo a la longitud total del maxilar: menos que el 40% (0); más que el 40% (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 15-** Inclinación del contacto maxilar-yugal: bajo, menos que 45° de la horizontal (0); empinado, más que 45° de la horizontal (1) (Canale et al., 2009).
- 16-** Sutura internasal en adultos: separada (0); parcialmente o completamente fusionada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 17-** Hilera de forámenes en la superficie dorsal del nasal: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 18-** Margen narial posterior: fosa (0); una capucha extendida lateralmente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 19-** Posición del contacto nasal-frontal relativo al punto más alto de la órbita: anterior (0); justo encima (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 20-** Condición del prefrontal en los adultos: separado (0); parcialmente o completamente fusionado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 21-** Frontales, sutura interfrontal: no fusionados (0); o fusionados (1) (Canale et al., 2009).
- 22-** Sutura frontal-parietal en los adultos: huesos separados (0); fusionados por lo menos en la superficie dorsal (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 23-** Espesor dorsoventral de techo craneano: delgado, relativamente plano (0); engrosado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 24-** Ornamentación del techo craneano: ninguna (0); en la línea media (1); en los extremos laterales (2) (Carrano y Sampson, 2008).
- 25-** Disposición de los huesos a lo largo del margen dorsal de la órbita: postorbital y lacrimal separados por el frontal, el cual es parte del borde lateral de la órbita (0); contacto entre postorbital y lacrimal que excluye el frontal del borde orbital (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 26-** Pequeña fenestra en el techo craneano posicionada entre el prefrontal, frontal, postorbital, y lacrimal: ausente (0); o presente (1) (Serenio et al., 2004; Canale et al., 2009).
- 27-** Proyección dorsal tipo protuberancia de los parietales y supraoccipital: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 28-** Desarrollo de la tabla craneana parietal media: plana, amplia y homogénea a lo largo de toda su longitud sin una cresta sagital estrecha (0); amplia anteriormente de forma triangular, sin una cresta sagital estrecha (1); o amplia anteriormente, de forma triangular, y con una cresta sagital estrecha (2) (Carrano y Sampson, 2008; Filippi et al., 2016).
- 29-** Tamaño y elevación de la cresta nuchal y las alas del parietal: moderado (0); alto y levemente expandido dorsalmente a la tabla frontoparietal (1); o alto y considerablemente expandido dorsalmente a la tabla frontoparietal (2) (Carrano y Sampson, 2008; Filippi et al., 2016).
- 30-** Tamaño de la fenestra infratemporal: sub-igual al tamaño de la órbita o más reducida (0); considerablemente alargada, más larga que la órbita y especialmente expandida ventralmente (1) (modificado de Rauhut, 2003).
- 31-** Proyección intraorbital del postorbital: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 32-** Longitud anteroposterior del postorbital relativo al alto: marcadamente menos largo que alto (0); igual o más largo que alto (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 33-** Longitud del proceso posterior del postorbital: menos que la mitad de la longitud del proceso anterior (0); más que la mitad, pero menos que la longitud del proceso anterior (1); más largo que el proceso anterior (2) (modificado de Canale et al., 2009) (ordenado).
- 34-** Orientación del margen posterior del postorbital: vertical (0); fuertemente inclinado anteroventralmente con un ángulo de 25° o más respecto al eje dorsoventral (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 35-** Proceso yugal del postorbital: con un claro pliegue en el margen posterior donde empieza la faceta yugal (0); faceta yugal continua con el margen posterior de la parte dorsal del postorbital (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 36-** Margen anterior del proceso ventral del postorbital: recto o levemente cóncavo (0); fuertemente cóncavo (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 37-** Margen posterior del proceso ventral (yugal) del postorbital: convexo por lo menos su parte dorsal (0); recto o levemente cóncavo en toda su longitud (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 38-** Margen dorsal del postorbital fuertemente inflado y abultado: ausente (0); o presente (1) (Canale et al., 2009).
- 39-** Depresión lateral en la parte posterodorsal de la unión de los procesos postorbitales: presente (0); ausente (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 40-** Morfología de la porción anteroventral del proceso ventral del postorbital: confluyente con el resto del proceso (0); escalón y fosa presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 41-** Morfología del contacto postorbital-escamoso: liso (0); protuberancia (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 42-** Ángulo entre el margen dorsal del arco temporal superior (formado por el proceso posterior del postorbital y el proceso anterior del escamoso) y el techo craneano dorsal: menos que 45° (0); o más que 45° (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 43-** Aspecto del contacto postorbital-escamoso en vista lateral: bordes de contacto visibles (0); bordes tapados por expansiones dérmicas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 44-** Proceso anterior del lacrimal: incluye antorbital fosa y borde (0); solamente la fosa antorbital (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 45-** Fosa lacrimal: expuesta lateralmente (0); tapada por osificaciones dérmicas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 46-** Proceso suborbital del lacrimal: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 47-** Morfología del lacrimal a lo largo del borde orbital dorsal: plano (0); frente levantada o repisa (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 48-** Constricción de la rama ventral del lacrimal: presente (0); ausente (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 49-** Expansión posterior de la parte ventral del lacrimal: presente, parte ventral del margen posterior del lacrimal cóncavo (0); fuertemente reducido o ausente, parte ventral del margen posterior recto o levemente convexo (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 50-** Morfología del contacto yugal-maxilar: ranura o surco (0); repisa lateral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 51-** Morfología de la articulación yugal-lacrimal: articulación simple entre los extremos de ambos huesos (0); superpuestos con el yugal que articula en una hendidura del lacrimal (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 52-** Alto mínimo del yugal por debajo de la órbita: un tercio o menos del alto de la órbita (0); mitad o más del alto de la órbita (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 53-** Margen ventral de la mitad posterior del yugal: recto o solo levemente convexo (0); fuertemente convexo (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 54-** Longitudes relativas de las puntas posteriores del yugal: punta superior mucho más corta que la inferior (0); ambas puntas sub-iguales en longitud (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 55-** Contribución del escamoso en la cresta nugal: ausente o mínima (0); presente y amplía (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 56-** Ala cuadrática del escamoso: envuelve la cabeza del cuadrado (0); termina posterior a la cabeza del cuadrado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 57-** Proporciones dorsoventrales de la puntas del cuadradoyugal para el yugal: angosto (0); profundo (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 58-** Solapamiento del cuadradoyugal sobre el cuadrado posteriormente: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 59-** Foramen del cuadrado: presente (0); ausente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 60-** Osificación de la región interorbital: débil o ausente (0); extensa (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 61-** Morfología del foramen del nervio Trigémino: simple (0); parcialmente o totalmente dividido (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 62-** Abertura del canal vago: a través del otoccipital (0); sobre el occipucio (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 63-** Profundidad del receso basiesfenoidal: superficial (0); profundo (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 64-** Forma de la abertura para el receso basiesfenoidal: ovalado (0); con forma de gota (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 65-** Profundidad de la marca entre los tubérculos basales y los procesos basiesfenoidales: muesca profunda (0); depresión somera (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 66-** Fosa medial ubicada ventralmente al cóndilo occipital: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 67-** Tamaño del surco dorsal en el cóndilo occipital: estrecho transversalmente (0); amplio transversalmente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 68-** Orientación de la sutura basioccipital-parabasiessfenoides respecto al eje horizontal: oblicua (0); horizontal (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 69-** Profundidad de la cresta mediana en el supraoccipital: menos profunda que el ancho transversal (0); más profunda que el ancho transversal (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 70-** Morfología del proceso yugal del palatino: proceso ahusado, paladar trirradiado (0); proceso expandido, paladar tetrairradiado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 71-** Bolsillo en el borde ectopterigoideo del pterigoides: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 72-** Morfología de la articulación del pterigoides con el proceso del basipterigoides: plano (0); puntiagudo (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 73-** Disposición de los procesos yugal y pterigoideo del ectopterigoides: oblicuo (0); paralelo (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 74-** Proporciones del ectopterigoides: grácil (0); robusto (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 75-** Forma de la excavación ventral en el ectopterigoides: ausente (0); fosa (1); surco (2) (Carrano y Sampson, 2008).
- 76-** Tamaño de la fenestra mandibular externa: pequeña a moderada (0); grande (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 77-** Posición del extremo anterior de la fenestra mandibular externa con respecto al último diente del dentario: posterior (0); ventral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 78-** Cresta horizontal en la superficie lateral del surangular por debajo de la articulación mandibular: débil o moderado (0); pronunciada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 79-** Contorno del borde posterior del esplenial: recto (0); curvado o con una muesca (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 80-** Puntas en el extremo anterior del esplenial: una (0); dos (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 81-** Morfología de la articulación dentario-surangular justo arriba de la fenestra mandibular externa: muesca pequeña (0); cavidad grande (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 82-** Forma de las ramas de los dentarios articuladas en vista dorsal: en forma de V (0); con forma de U (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 83-** Margen ventral del dentario: recto o levemente convexo (0); fuertemente convexo (1) (Canale et al., 2009).
- 84-** Posición del surco lateral del dentario: en el punto medio de la profundidad dorsoventral o dorsalmente a éste (0); ventralmente al punto medio de la profundidad dorsoventral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 85-** Posición del extremo posterior del proceso posteroventral del dentario relativo al extremo posterior del proceso posterodorsal: termina más posteriormente (0); ambos procesos terminan a la misma distancia (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 86-** Disposición de las carenas del diente premaxilar: casi simétricas, en lados opuestos (0); más asimétricas, ambas en el lado lingual (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 87-** Numero de dientes maxilares: más de 11 (0); 11 o menos (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 88-** Curvatura del diente: perfiles mesial y distal sustancialmente curvados, con el ápice posicionado distalmente al perfil distal (0); o ápice posicionado centralmente con el perfil mesial mostrando una fuerte curvatura y perfil distal recto o levemente convexo (1) (modificado de Smith et al., 2007; Canale et al., 2009).
- 89-** Textura de la superficie de las placas parodontales: lisa (0); verticalmente estriadas o con crestas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 90-** Visibilidad de las placas parodontales en vista medial: ampliamente expuestas (0); ocultas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 91-** Surco medial en las placas parodontales exponiendo los dientes de remplazo: presente (0); ausente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 92-** Pronunciada diferencia de tamaño entre los dientes premaxilares y maxilares: ausente (0); presente (1) (Rauhut, 2004b).
- 93-** Delgadez transversal de los dientes maxilares laterales: moderada (0); extrema (1) (Rauhut, 2004a, b).
- 94-** Tamaño del diente maxilar más grande: más pequeño (0) o más grande que el octavo del dentario (Rauhut, 2004a, b).
- 95-** Neumaticidad del arco neural: moderada (0); extrema (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 96-** Estructura interna de las vértebras pre-sacras: sólida (0); camerada (1); camelada (2) (Carrano y Sampson, 2008).
- 97-** Epipófisis del atlas: corta y triangular en su contorno lateral (0); fuertemente alargada y en forma de vara (1) (modificado de Canale et al., 2009).
- 98-** Longitud de las epipófisis del axis: moderada (0); largas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 99-** Morfología de la lámina espinopostzigapofiseal axial: débilmente cóncava (0); profundamente invaginada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 100-** Desarrollo de las diapófisis axiales: débil, como un nódulo (0); prominente, colgante (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 101-** Pleurocelos axiales: ausentes (0); presentes (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 102-** Lámina postzigadiapofiseal en el axis: ausente (0); presente (1) (Canale et al., 2009).
- 103-** Pleurocelo anterior en las vértebras cervicales post-axiales: ausente (0); fosa (1); foramen (2) (modificado de Gauthier, 1986).
- 104-** Pleurocelo posterior en las vértebras pre-sacras post-axiales: ausente (0); solamente fosa (1); fosa con foramen neumático (2) (Carrano y Sampson, 2008).
- 105-** Superficie articular anterior de las vértebras cervicales post-axis: cóncava (0); plana (1); convexa (2) (modificado de Rauhut, 2003).
- 106-** Forma de las zigapófisis cervicales post-axiales: alargadas anteroposteriormente u ovaladas (0); alargadas mediolateralmente con la mitad lateral muy expandida anteroposteriormente (1) (Farke and Sertich, 2013).
- 107-** Demarcación de la superficie dorsal del arco neural desde la superficie diapofiseal en las vértebras cervicales anteriores: ligeramente inclinada, no hay una separación evidente (0); cresta, el arco neural está separado de la superficie dorsal diapofiseal (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 108-** Proporción entre el ancho anterior y la altura de los cuerpos cervicales medios y posteriores: menos que 1.3 (0); más que 1.3 (1) (modificado de Rauhut, 2003).
- 109-** Posición anteroposterior de las espinas neurales cervicales: en la mitad posterior del cuerpo (0); en la mitad anterior del cuerpo (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 110-** Quilla ventral en las vértebras cervicales anteriores: presente (0); leve o ausente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 111-** Proyecciones anteriores en las epipófisis cervicales post-axiales: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 112-** Desarrollo de las fosas pre- y post-espinales en las vértebras cervicales post-axiales: estrechas (0); amplias (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 113-** Postzigapófisis en las vértebras cervicales medias: posicionadas por lo menos parcialmente arriba del extremo posterior del pedúnculo del arco neural y no sobrepasan el cuerpo posteriormente (0); posterior al pedúnculo del arco neural y sobrepasan el cuerpo posteriormente (1) (modificado de Carrano et al., 2002; Canale et al., 2009).
- 114-** Posición de las zigapófisis cervicales: cerca de la línea media (0); posicionadas lejos de la línea media y lateralmente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 115-** Morfología de las epipófisis de las vértebras cervicales anteriores: bajas, romas (0); alargadas, finas (1); alargadas, robustas (2) (Carrano y Sampson, 2008).
- 116-** Altura de las epipófisis cervicales medias: baja, menos que un tercio de la altura del arco neural (medida desde el margen dorsal del cuerpo al borde lateral de la postzigapófisis) (0); alta, más que mitad de la altura del arco neural (1) (Rauhut y Carrano, 2016).
- 117-** Proporción longitud/altura de los cuerpos de las vértebras cervicales medias: menos de 2 (0); 2-3 (1); más de 3 (2) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 118-** Altura de las espinas neurales cervicales post-axiales: moderadas o altas (0); cortas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 119-** Lámina postzigodiapofiseal en las vértebras cervicales medias: bien desarrollada (0); reducida, indicada por una cresta poco desarrollada (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 57).

- 120-** Cuadrado, cóndilos mandibulares, margen posterior en vista ventral: fuertemente biconvexo (0); poco biconvexo, más siendo un único borde convexo (1) (Hendrickx et al., 2016).
- 121-** Constricción del cuerpo de las vértebras cervicales posteriores: moderada, siendo el ancho transversal del cuerpo a la mitad de la longitud anteroposterior aproximadamente la mitad del ancho transversal del extremo anterior, o más ancha (0); extrema, siendo el ancho transversal a la mitad del cuerpo un tercio o menos del ancho transversal del extremo anterior (1) (Rauhut y Carrano, 2016).
- 122-** Cavidad neumática posicionada en la parte anterior del cuerpo de las vértebras dorsales anteriores: ausente (0); presente (1) (modificado de Rauhut, 2003).
- 123-** Forma de la superficie articular anterior del cuerpo en la vértebras D1 y D2: sub-circular (0); comprimida dorsoventralmente, proporción ancho/alto 1.15 o más (1) (modificado de Farke y Sertich, 2013).
- 124-** Forma de los procesos transversos de las vértebras dorsales medias y posteriores en vista dorsal: rectangular (0); triangular (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 125-** Extensión de las parapófisis de las vértebras dorsales: levemente elevadas del cuerpo (0); proyectadas lejos lateralmente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 126-** Lámina paradiapofiseal: ausente, débil (0); bien desarrollada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 127-** Longitud del cuerpo vertebral dorsal en relación a su altura: más de 1.5 (0); menos de 1.5 (1) (modificado de Rauhut, 2003).
- 128-** Fosa infradiapofiseal de las vértebras dorsales medias y posteriores: única fosa (0), dividida en dos por la lámina paradiapofiseal (1) (Farke y Sertich, 2013).
- 129-** Orientación de las prezigapófisis en la mitad posterior de la serie vertebral dorsal en vista anterior: dorsal o dorsomedial (0); dorsolateral (1) (Farke y Sertich, 2013).
- 130-** Número de vértebras sacras: cinco o menos (0); seis o más (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 131-** Dimensiones transversales de los cuerpos vertebrales de la región media del sacro relativos a los cuerpos más anteriores y más posteriores: mismas dimensiones (0); más constreñidos (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 132-** Margen ventral de los cuerpos medios del sacro: horizontal (0); arqueado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 133-** Borde dorsal de las espinas neurales del sacro: mismo grosor que el resto de la espina (0); más grueso (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 134-** Espinas neurales del sacro en adultos: separadas (0); fusionadas (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 135-** Neumaticidad de las espinas neurales del sacro: poco neumáticas o sin neumaticidad (0); neumaticidad muy desarrollada (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 136-** Espinas neurales de las vértebras caudales anteriores en comparación a las últimas vértebras dorsales: aproximadamente de la misma longitud anteroposterior (0); dos tercios o menos la longitud de las últimas espinas dorsales (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 137-** Surco ventral longitudinal en la vértebras caudales anteriores: presente (0); ausente (1) (modificado de Rauhut, 2003).

- 138-** Lámina centrodiapofiseal en las vértebras caudales anteriores medias: ausente (0); sólo presente la lámina centrodiapofiseal anterior (1); lámina centrodiapofiseal anterior y posterior presente, pero bajo la forma de leves crestas (2) (modificado de Rauhut et al., 2003).
- 139-** Proporciones de la base del arco neural caudal anterior relativa a las proporciones de la mitad del cuerpo: más pequeño (0); igual o más grande (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 140-** Articulación hipófeno-hipantro en las vértebras caudales anteriores y medias: ausente (0); presente (1) (Canale et al., 2009).
- 141-** Morfología distal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y caudales medias: ahusado (0); levemente expandido posteriormente (1); muy expandido posteriormente presentando un verdadero proceso como el anterior (2) (modificado de Rauhut y Carrano, 2016).
- 142-** Proceso anterior al extremo distal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores y medias: ausente (0); presente (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 143-** Espina neural de las vértebras caudales medias: inclinada posteriormente (0); baja y rectangular (1); corta antero-posteriormente y vertical (2) (modificado de Rauhut, 2003).
- 144-** Longitud proximo-distal de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores: menos que 1.4 veces de la longitud de los cuerpos vertebrales caudales (0); más que 1.4 veces la longitud de los cuerpos vertebrales caudales (1) (Rauhut et al., 2003).
- 145-** Contacto entre las vértebras cervicales y costillas cervicales en adultos: no fusionados (0); fusionados (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 146-** Proceso en forma de ala en la base del vástago de las costillas cervicales anteriores: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 147-** Vástago bifurcado de las costillas cervicales: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 148-** Extensa depresión vertical en la superficie lateral de la escapula arriba de la cavidad glenoidea: ausente (0); presente (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 149-** Expansión distal de la escápula: presente (0); ausente (1) (Gauthier, 1986).
- 150-** Ancho relativo de la hoja escapular: amplia, más del doble de la profundidad glenoidea (0); estrecho, menos del doble de la profundidad glenoidea (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 151-** Desarrollo del proceso póstero-ventral en el coracoides: moderado (0); pronunciado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 152-** Espacio entre el labio glenoideo y el proceso pósteroventral del coracoides: amplio, más ancho que la mitad de la longitud de la cavidad glenoidea (0); cerrado, menos ancho que la mitad de la longitud de la cavidad glenoidea (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 153-** Proporción entre la altura del coracoides (medido dorsalmente a la cavidad glenoidea) y la longitud del coracoides: menos de 1.8 (0); más de 1.8 (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).

- 154-** Forma de la cabeza humeral en vista proximal: alargada transversalmente, más de dos veces más amplia que la longitud anteroposterior (0); robusta, menos de dos veces más amplia que larga (1); globular (2) (modificado de Carrano y Sampson, 2008) (ordenado).
- 155-** Forma de los cóndilos distales del húmero: redondeados (0); aplanados (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 156-** Posición del tubérculo mayor humeral: proximal, usualmente confluyente con la superficie articular proximal (0); desplazado distalmente, separado de la superficie articular más allá que la tuberosidad medial (1) (Novas et al., 2006; modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 157-** Tubérculo posterolateral en la parte proximal del húmero: ausente o poco desarrollado como una baja prominencia (0); bien desarrollado, tubérculo fuertemente definido (1) (Novas et al., 2006).
- 158-** Húmero: sigmoideo en vista lateral (0); recto (1) (Rauhut, 2003).
- 159-** Húmero en vista anterior: con margen lateral cóncavo o recto y el margen medial ligeramente cóncavo (0); con margen lateral convexo y margen medial fuertemente cóncavo (1) (Rauhut and Carrano, 2016).
- 160-** Torsión longitudinal del vástago del húmero: ausente (0); presente (0) (Carrano y Sampson, 2008).
- 161-** Tamaño de la cresta deltopectoral: borde prominente (0); reducido (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 162-** Longitud del húmero respecto a la longitud del fémur: más de un tercio (0); menos de un tercio (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 163-** Longitud del radio: más de la mitad de la longitud del húmero (0); entre la mitad y un tercio de la longitud del húmero (1); o menos de un tercio de la longitud del húmero (2) (Rauhut, 2003) (ordenado).
- 164-** Superficie articular distal del radio: plana o levemente cóncava (0); fuertemente convexa (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 90).
- 165-** Relación entre la longitud máxima del metacarpo y la longitud del húmero: más del 23% (0); entre el 15 y 23% (1); menos del 15% (2) (modificado de Pol y Rauhut 2012) (ordenado).
- 166-** Extremo distal del metacarpiano I: fuertemente asimétrico, cóndilo lateral considerablemente más alto dorsoventralmente y más expandido distalmente que el cóndilo medial (0); asimetría reducida, cóndilos medial y lateral de tamaño subigual o indistintos (1) (Rauhut y Carrano, 2016).
- 167-** Expansión ventromedial del cóndilo distal medial del metacarpiano II: presente (0); ausente (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 168-** Margen pronunciado en el borde proximal de la fosa hiperextensora en el metacarpiano II y III: presente (0); ausente (1) (modificado de Rauhut y Carrano, 2016).
- 169-** Extremo articular distal del metacarpiano II en vista dorsal: amplio, con dos cóndilos que son más o menos simétricos (0); amplio, cóndilo lateral se extiende más distalmente que el cóndilo medial (1); reducido en ancho, única superficie articular convexa (2) (Rauhut y Carrano, 2016).

- 170-** Metacarpiano IV: esbelto, ancho a la mitad del vástago menos que la mitad del ancho a la mitad del vástago del metacarpiano II (0); robusto, ancho más que la mitad que el del metacarpiano II (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 171-** Longitud relativa de la falange manual II-1: más de dos veces el ancho (0); menos de dos veces el ancho (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 172-** Cuello constreñido entre el extremo articular de las falanges manuales en el dígito II y III: presente (0); ausente, falanges muy robustas y anchas (1) (modificado de Pol y Rauhut, 2012).
- 173-** Superficie articular distal gínglimoidea de las falanges manuales proximales: bien desarrollada, cóndilos separados por un surco profundo (0); reducido, surco superficial o ausente (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 93).
- 174-** Contacto entre los elementos pélvicos en los adultos: separado (0); parcialmente fusionado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 175-** Relación entre la longitud del fémur y la longitud del ilion: más de 1.3 (0); menos de 1.1 (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 82).
- 176-** Ancho de la región más posterior de la fosa *brevis* iliaca: sub-igual al ancho de la región más anterior (0); el doble (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 177-** Repisa *brevis* lateral en el ilion: dirigida mayoritariamente ventralmente, hoja postacetabular del ilion proyectada mayoritariamente lateralmente (0); ensancha lateralmente, hoja postacetabular del ilion dirigida dorsolateralmente (1) (Rauhut y Carrano, 2016).
- 178-** Morfología de la superficie lateral del ilion entre la cresta supracetabular y la repisa *brevis*: interrupción (0); continua (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 179-** Margen anterior del ilion: proyectada anteriormente o anterodorsalmente (0); proyectada anteroventralmente (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 180-** Forma del margen posterior del proceso postacetabular ilíaco: convexo (0); recto o levemente ondulado (1); o fuertemente ondulado (2) (Filippi et al., 2016).
- 181-** Forma del margen dorsal de la hoja ilíaca central: convexo (0); recto (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 182-** Tamaño relativo de las articulaciones ilíaca-púbica e ilíaca-isquiática: sub-igual (0); articulación ilíaca-púbica anteroposteriormente más larga (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 183-** Longitud proximodistal relativa de los pedúnculos púbico e isquiático: pedúnculo púbico considerablemente más largo que el pedúnculo isquiático (0); pedúnculos de longitud subigual, o pedúnculo isquiático más largo (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 184-** Orientación del pedúnculo isquiático del ilion: inclinado posteroventralmente (0); vertical (1) (Pol y Rauhut, 2012).
- 185-** Forma del margen anterior del proceso preacetabular ilíaco: redondeado (0); ondulado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 186-** Lóbulo anteroventral del proceso preacetabular ilíaco; ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 187-** Contacto entre los ápices púbicos: separado (0); en contacto (1) (Carrano y Sampson, 2008).

- 188-** Morfología del contacto entre pubis e ilion: plano (0) “*peg and socket*” (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 189-** Morfología de la superficie dorsal del pie púbico en la línea media: convexo (0); cóncavo (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 190-** Muesca ventral al proceso obturador en el isquion: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 191-** Morfología de la pie isquiático en vista distal: redondeada, pie no fusionado (0); expandida, con pie triangular y parcialmente fusionado (1); expandida con pie pentagonal y totalmente fusionado (2) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 192-** Morfología del contacto entre isquion e ilion: plano (0); “*peg and socket*” (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 193-** Proporciones de los huesos de los miembros posteriores: moderado o grácil (0); robusto (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 194-** Dimorfismo en la morfología de los miembros posteriores: ausente (0); presente (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 195-** Cuarto trocánter del fémur: desarrollado como un ensanchamiento alto o cresta (0); reducido a una leve cresta (1) (Bonaparte, 1991a, b; Canale et al., 2009: character 96).
- 196-** Morfología del anclaje muscular anterolateral en la parte proximal del fémur: repisa trocantérica continua, trocánter anterior ausente (0); presencia de un trocánter anterior apenas sobre elevado conectado con la repisa trocantérica (1); presencia de un trocánter anterior bien desarrollado proximalmente y repisa trocantérica todavía bien desarrollada (2); trocánter anterior bien desarrollado proximalmente separado de una repisa trocantérica reducida a una cicatriz (3). (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 197-** Desarrollo del epicóndilo medial del fémur: redondeado (0); cresta (1); reborde largo (2) (Carrano y Sampson, 2008).
- 198-** Morfología y orientación de la cresta tibiofibular del fémur: angosta, longitudinal (0); amplia, oblicua (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 199-** Cresta cnemial: extremo anterior subigual o más reducido en el largo proximodistal respecto el resto de la cresta cnemial (0); extremo anterior expandido proximodistalmente, sin tener un proceso distal (1); extremo anterior expandido proximodistalmente, formando un proceso dirigido distalmente (2) (modificado de Rauhut y Carrano, 2016).
- 200-** Expansión de la cresta cnemial (medido a nivel del vástago de la tibia): relación longitud de la tibia/cresta cnemial >6.5 (0); relación longitud de la tibia/cresta cnemial <6.5 (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 99).
- 201-** Forma de la parte distal de la tibia en vista distal: redondeada (0); mediolateralmente alargado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 202-** Superficie anterior del extremo distal de la tibia: con un marcado escalón, dirigido oblicuamente con un ángulo de 30° o más (0); origen más proximal del escalón y dirigido casi transversalmente (1); plano sin ninguna cresta (2) (modificado de Rauhut y Carrano, 2016).

- 203-** Desarrollo de la fosa fibular en el lado medial de la parte proximal de la fíbula: surco posterior (0); fosa abierta posteriormente (1); fosa abierta medialmente (2) (Carrano y Sampson, 2008).
- 204-** Tamaño del tubérculo iliofibular en la fíbula: moderado (0); alargado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 205-** Contacto entre fíbula y proceso ascendente del astrágalo en los adultos; separado (0); fusionado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 206-** Morfología del proceso ascendente del astrágalo: macizo (0); laminar (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 207-** Orientación del cóndilo distal del astrágalo: ventral (0); anteroventral (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 208-** Surco horizontal a través la superficie anterior de los cóndilos del astrágalo: ausente o débil (0); pronunciado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 209-** Contacto entre astrágalo y calcáneo en los adultos: separado (0); fusionado (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 210-** Desarrollo de la superficie articular del astrágalo para el extremo distal de la fíbula: alargado, dorsal (0); reducido, lateral (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 211-** Alto del proceso ascendente del astrágalo relativo a la profundidad del cuerpo del astrágalo: menos o igual (0); más grande (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 212-** Ancho del vástago del metatarsiano II relativo al ancho del metatarsiano III y al ancho del metatarsiano IV: subigual (0); reducido (1); fuertemente reducido (2) (modificado de Carrano y Sampson, 2008).
- 213-** Superficie articular proximal del metatarsiano II: subigual al ancho del metatarsiano III y IV (0); dos tercios o menos al ancho de los metatarsianos III y IV (1) (modificado de Carrano y Sampson, 2008: carácter 148).
- 214-** Extremo distal del metatarsiano IV: fuertemente asimétrico, cóndilo medial mucho más amplio y más expandido distalmente que el cóndilo lateral (0); más simétrico, cóndilos subiguales (1) (modificado de Canale et al., 2009: carácter 112).
- 215-** Morfología del surco medial y lateral en los ungueales del pie: simple (0); doble (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 216-** Simetría mediolateral del ungueal del dígito II del pie: simétrico (0); asimétrico (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 217-** Superficie ventral de los ungueales del pie: con un bien desarrollado tubérculo flexor, y usualmente plana (0); o sin tubérculo flexor y con una depresión ventral en su extremo proximal (1) (Novas et al., 2005; Canale et al., 2009: carácter 113).
- 218-** Longitud de las falanges de los dígitos del pie I-1+I-2 relativo al III-1: más grande (0); menos o igual (1) (Carrano y Sampson, 2008).
- 219-** Isquion, extremo proximal: faceta articular púbica dorsoventralmente más profunda que la del ilion (0); faceta articular ilíaca dorsoventralmente más profunda que la del pubis (1) (Langer et al., 2019).
- 220-** Metatarsiano IV, diáfisis: no comprimida (0); lateralmente comprimida respecto a la diáfisis del metatarsiano III (1) (Langer et al., 2019).

- 221- Vértebras dorsales**, longitud anteroposterior de la superficie articular de las prezigapófisis en las vértebras dorsales posteriores: anteroposteriormente más larga que ancha (0); longitud anteroposterior igual que el ancho mediolateral o inferior (1).
- 222-Vértebras dorsales medias y posteriores**, proceso ventral a las prezygapófisis: ausente (0); presente (1).
- 223-Maxilar**, fenestra promaxilar: ausente (0); presente pero como una fosa sin traspasar la lámina medial de la fosa antorbital (1); presente visible lateralmente (2); presente pero ocultada lateralmente por una lámina de hueso (3) (Filippi et al., 2016).
- 224-Maxilar**, cuerpo principal del maxilar: decrece en profundidad posteriormente con un ángulo igual o mayor a 20° (0); decrece levemente con un ángulo entre 10° y 20° (1); inferior al 10°, la profundidad queda constante, el borde ventral y dorsal quedan paralelo entre sí hasta la zona de contacto con el yugal (2) (Filippi et al., 2016).
- 225-Cuadrado**, rama para el cuadradoyugal: ausente, el borde lateral está posicionado medialmente al cóndilo lateral o casi en línea con este último (0); se proyecta más lateralmente que el cóndilo lateral (1).
- 226-Cuadrado**, proceso puntiagudo en la superficie posterior del cuerpo del cuadrado: ausente (0); presente (1) (Hendrickx et al., 2014).
- 227-Cuadrado**, superficie articular: desarrollada principalmente ventralmente (0); se extiende posteriormente y sobre todo se extiende ampliamente anteriormente (1).
- 228-Cuadrado**, superficie articular, cóndilo medial en vista anterior: levemente convexo con escaso desarrollo dorsal (0); superficie articular termina dorsalmente con un proceso (1).
- 229-Cuadrado**, superficie articular en vista posterior: el cóndilo lateral forma por lo menos el 40% de la superficie total (0); cóndilo lateral muy reducido, forma menos del 30% de la superficie total (1).
- 230-Cuadrado**, inclinación de cóndilo medial respecto al plano horizontal: más de 45° (0); menos de 45° (1).
- 231-Lacrimal**, longitud rama anterior: presente y bien desarrollada, larga como o más larga que la mitad de la rama ventral (0); reducida, más corta que la mitad de la rama ventral (1); o ausente (2) (Filippi et al., 2016).
- 232-Lacrimal**, rama posterior: anteroposteriormente reducida o ausente (0); anteroposteriormente alargada, más larga que la rama anterior (1) (Filippi et al., 2016).
- 233-Postorbital**, contacto de la rama ventral con el yugal: extenso, igual o más del 30 % del alto del orbita (0); reducido, menos del 30 % del alto de la órbita (1) (modificado de Filippi et al., 2016).
- 234-Frontal**, ornamentación de la superficie: ausente (0); o presente, con la presencia de pequeñas ornamentaciones y protuberancias de diferente tamaño separadas por una red de pequeños surcos (1) (Paulina Carabajal, 2011; Canale, et al., 2015).
- 235-Fenestra supratemporal**, forma: alargada anteroposteriormente (0); o anteroposteriormente reducida (1) (Canale et al., 2009).
- 236-Parietal**, cresta nugal, orientación de las alas parietales: cóncava posteriormente con las alas dirigidas posterolateralmente (0); recta con las alas dirigidas lateralmente (1) (modificado de Filippi et al., 2016).

237-Cóndilo occipital, participación del exoccipital en la superficie articular: presente (0); ausente (1).

238-Parabasisfenoides, borde ventral del parabasisfenoides en vista posterior: fuertemente sigmoideo, con los tubérculos basales muy separados (0); levemente sigmoideo (1).

239-Surangular, morfología del proceso angular: poco desarrollado anteroposteriormente pero robusto, delimitando la mayoría de la veces una reducida fenestra mandibular externa (0); muy desarrollado, esbelto y puntiagudo, reduciendo la participación del angular en una amplia fenestra mandibular externa (1).

240-Surangular, pared anterior a la fosa glenoidea: la pared forma un ángulo obtuso respecto de la horizontal (0); pared alta, vertical o formando un ángulo agudo respecto la horizontal (1).

241-Atlas, proyección anterior del proceso odontoides en vista lateral: reducido, alcanza apenas el borde ventral del intercentro axial o lo supera levemente (0); desarrollado, lo supera ampliamente (1).

242-Vértebras dorsales, orientación de la lámina centroprezigapofiseal en las vértebras dorsales D1-D3 en vista lateral: poco inclinada, las prezigapófisis se ubican levemente anteriormente o en correspondencia del borde anterior del cuerpo vertebral (0); fuertemente inclinadas anteriormente con las prezigapófisis que superan considerablemente el cuerpo vertebral (1).

243-Vértebras dorsales, D1-D3 en vista dorsal: margen anterior de las prezigapófisis continua con las láminas prezigodiapofiseal (0); discontinua, con una importante proyección anterior de las prezigapófisis (1).

244-Vértebras dorsales medias y posteriores, borde dorsal de la espina neural en vista lateral: rectangular (0); borde dorsal expandido anteroposteriormente y/o con un leve proceso intespinoso anterior y/o posterior (1); presencia de procesos interespinosos anterodorsal y posterodorsal que articulan entre vértebras (2), **ordenado**.

245-Vértebras dorsales medias y posteriores, altura de la espina neural respecto al cuerpo vertebral: reducida, alto igual o inferior al alto del cuerpo (0); igual al doble o más del alto del cuerpo vertebral (1) (modificado de Filippi et al., 2016).

246-Vértebras caudales anteriores, orientación de las prezigapófisis en las primeras nueve vértebras caudales respecto al plano vertical en vista anterior: inclinación inferior a los 50° (0); inclinación superior a los 50° (1).

247-Vértebras caudales anteriores, orientación de los procesos transversos: inclinados ventralmente o lateralmente (0); o levemente dorsolateralmente (0 a ~20°) (1); bien dorsalmente (~30°) (2); o fuertemente dorsalmente (~40° o más) (3) (Canale et al., 2009).

248-Vértebras caudales anteriores, desarrollo dorsoventral del complejo prezigapófisis-hipantro con respecto a la superficie articular anterior, en vista lateral: reducida, alto dorsoventral menos del 50% después de la tercera o cuarta vértebra caudal (0); alto dorsoventral del 50% o más hasta por lo menos la séptima/octava vértebra caudal (1).

249-Vértebra caudales anteriores, cresta ventrodorsal en el extremo lateral de los procesos transversos: ausente (0); presente (1) (Filippi et al., 2016).

250-Vértebra caudales anteriores y medias, rugosidad en la parte posterodorsal de los procesos transversos, que en algunos casos tienen forma de “V”: ausente (0); presente (1).

251-Vértebra caudales anteriores y medias, borde lateral del proceso transversal: cóncavo o recto (0); fuertemente convexo (1) (Canale et al., 2009).

252-Escápula, concavidad debida al marcado desarrollo de tubérculo para el anclaje del *M. triceps brachii caput scapulae*: ausente (0); presente (1) (modificado de Filippi et al., 2016).

253-Húmero, cabeza humeral: tuberosidad interna separada de la cabeza humeral por un profundo surco (0); superficie articular proximal continua con la tuberosidad interna (1); discontinuo, presencia de un ángulo entre la cabeza femoral y la tuberosidad interna (2) (Gianechini et al., 2015).

254-Radio, proceso óseo anterolateral en la diáfisis: ausente (0); presente (1) (Canale et al., 2009; Tortosa et al., 2013; Filippi et al., 2016).

255-Ulna, desarrollo del proceso olecraneano: bien desarrollado que se eleva proximalmente (0); ausente o poco desarrollado (1) (modificado de Wang et al., 2017).

256-Ilion, relación entre el alto desde el borde de la cresta supraacetabular y el largo anteroposterior de la hoja ilíaca: más de 0,33 (0); entre 0,29 y 0,31 (1); menos de 0,26 (2).

257-Ilion, hoja iliaca en vista lateral, reborde paralelo al borde dorsal, posterior y ventral (en este último caso de la hoja postacetabular): ausente (0); presente (1).

258-Ilion, dirección de la cresta supracetabular: fuertemente posteroventral (0); levemente posteroventral o ventral (1).

259-Ilion, orientación del borde ventral de la repisa *brevis* lateral: orientado fuertemente posteroventralmente (0); o horizontal o levemente dirigida posteroventralmente (1); o dirigido anteroventralmente (2) (Canale et al., 2009; modificado de Filippi et al., 2016).

260-Pubis, desarrollo anteroposterior del pie púbico: ausente o muy poco desarrollado (0); desarrollado con un largo anteroposterior entre un tercio y la mitad de la longitud del vástago del pubis medido distalmente al proceso isquiático (1); extremadamente desarrollado con una longitud anteroposterior superior a la mitad de la longitud proximodistal del vástago del pubis (2) (Rauhut, 2003; modificado de Filippi et al., 2016).

261-Pubis, superficie lateral del pie púbico: plana o levemente cóncava (0); presencia de una cresta anterior dirigida lateralmente que crea una fosa en la superficie lateral (1).

262-Fémur, cresta infrapoplíteal que conecta el cóndilo tibial con la cresta tibiofibular: ausente (0); presente (1) (Tykosky y Rowe, 2004; Allain et al., 2007; Tortosa et al., 2013; modificado de Filippi et al., 2016).

263-Fémur, orientación del 4to trocánter: dirigido posteriormente (0); dirigido posteromedialmente (1).

264-Tibia, cresta proximodistalmente dirigida en la superficie medial de la cresta cnemial: ausente (0); presente (1).

265-Astrágalo-calcáneo, morfología proceso ascendente: triangular (0); rectangular, con los bordes lateral y medial paralelos (1); o trapezoidal con el borde medial inclinado (2) (Canale et al., 2009; modificado de Filippi et al., 2016).

266-Tarsales distales III y IV, fusión con los metatarsianos en adultos: ausente (0); presente (1).

267-Metatarsiano III, sección transversal en la mitad de la diáfisis: circular o rectangular (0); o de forma trapezoidal siendo la superficie posterior menos ancha mediolateralmente que la anterior (1) (Carrano et al., 2012).

268-Metatarsiano III, escalón distal en la diáfisis en vista posterior: ausente o poco desarrollado (0); muy desarrollado formando una plataforma con superficie rugosa (1).

269-Metatarsiano III, forma del extremo proximal: no se expande posteriormente por detrás de los metatarsiano II y IV (0); se expande transversalmente posteriormente, creando un contorno a “T” (1); o se expande transversalmente tanto anteriormente como posteriormente, creando un contorno en forma de reloj de arena (2) (Farke y Sertich, 2013; modificado de Filippi et al., 2016).

270-Metatarsiano III, forma de la superficie articular distal en vista distal: rectangular, levemente más ancha que alta (0); rectangular, mucho más ancha que alta (1).

271-Metatarsiano IV, morfología articular distal en vista distal: rectangular (0), triangular, con el margen anterior con un ancho del 80% o menos del ancho posterior (aunque es posible que los noasáuridos presenten una condición más derivada con un ancho anterior más reducido aún) (1).

272-Metatarsiano IV, extremo distal: subparalelo o divergente en su extremidad distal al eje mayor del metatarsiano III (0); o divergente desde casi la mitad de la diáfisis (1) (Canale et al., 2009).

273-Metatarsiano IV, ancho de la superficie articular distal: aproximadamente igual (0); o menos que el 50% del ancho distal de los metatarsianos II y III (1) (Filippi et al., 2016).

274-Falange pedal IV-1, morfología: de forma rectangular en vista proximal siendo tanto ancha como alta, con la superficie dorsal igual de ancha que la ventral (0); falange más alta que ancha, superficie dorsal reducida transversalmente e inclinada medialmente (1); falange más alta que ancha, superficie dorsal asimétrica con dos crestas que rodean la fosa hiperextensora (2).

275-Falange pedal IV-1 y IV-2, posición y morfología de la fosa hiperextensora: posicionada centralmente, con el eje mayor dirigido mediolateralmente (0); u ovalada, con el eje mayor dirigido anteroposteriormente (1); o posicionada lateralmente, y con el eje mayor dirigido oblicuamente (2).

276-Retroarticular, desarrollo y morfología: poco desarrollado anteroposteriormente (0); muy desarrollado, una única superficie dorsal sin separaciones (1); muy desarrollado, una cresta orientada transversalmente separa en dos la superficie dorsal (2).

277-Supraoccipital, dos forámenes para la vena cerebral media que se sitúan cerca de la línea mediana, lateralmente a cada lado de la cresta supraoccipital: ausente (0); presente (1) (Filippi et al., 2016). Si bien este carácter fue propuesto solamente para

Majungasaurus y *Arcovenator* (Tortosa et al., 2013), se observa también en *Aucasaurus*.

MATERIAL SUPLEMENTARIO 3-TAXONES INESTABLES Y NÚMEROS DE LOS NODOS

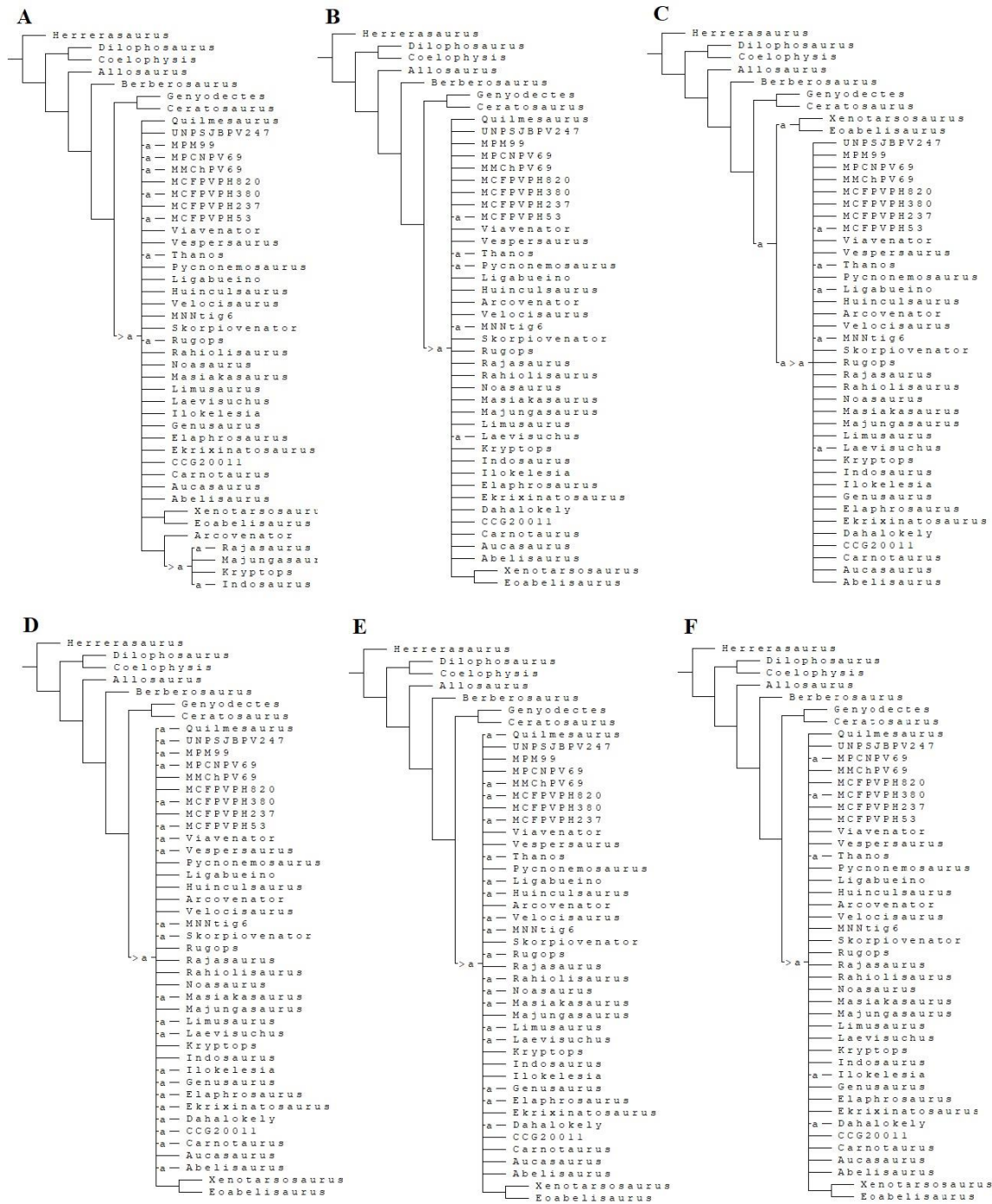


Figura 1. Análisis-1, diferentes posiciones de los taxones detectados como inestables. (A) *Dahalokely*, (B) *Genusaurus*, (C) *Quilmesaurus*, (D) *Thanos*, (E) *Abelisauridae* indet. MCF-PVPH-53, y (F) *Abelisauridae* indet. MPM 99.

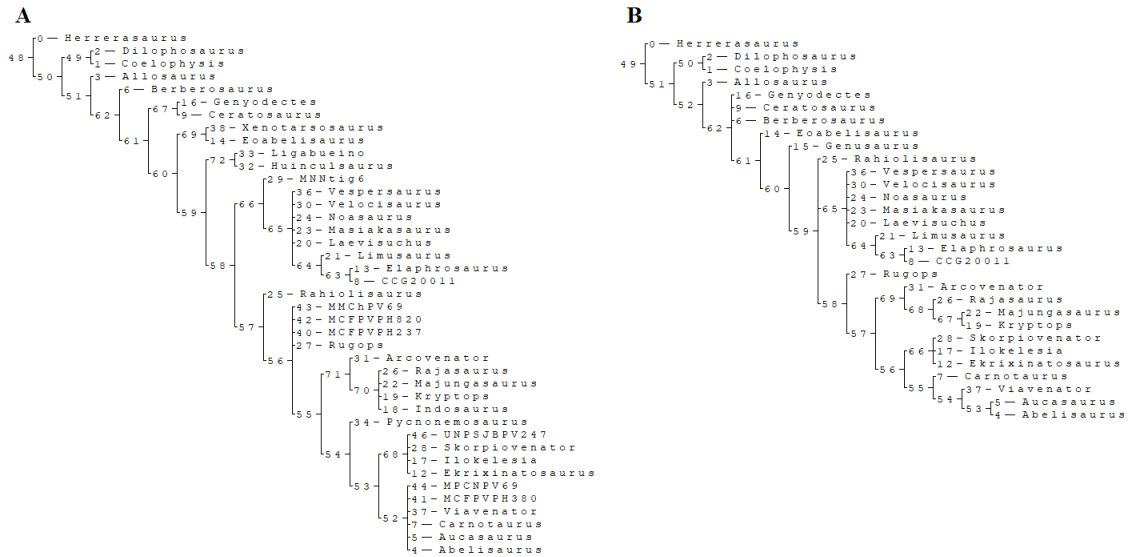


Figura 2. Consensos reducidos con los números de cada nodo y de cada taxón proporcionados en el Análisis-1 (A) y Análisis-2 (B) (ver CAPÍTULO 10-FILOGENIA).

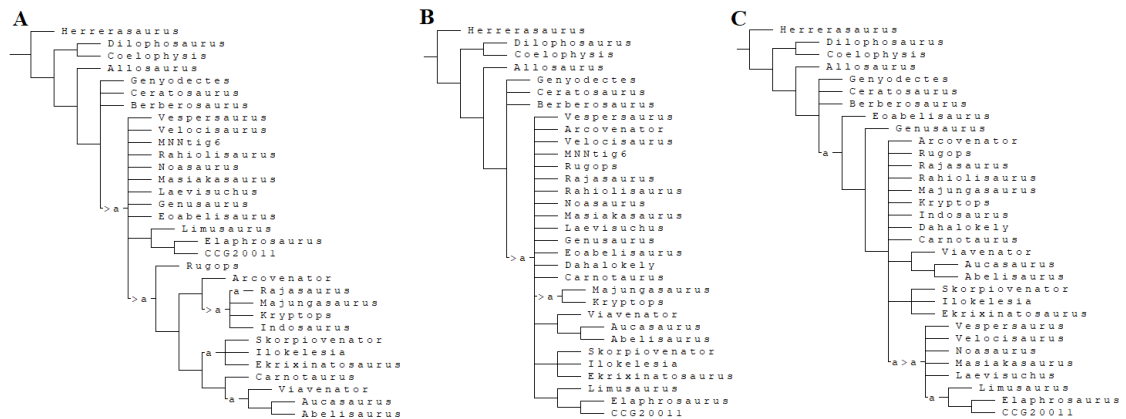


Figura 3. Análisis-2, diferentes posiciones de los taxones detectados como inestables. (A) *Dahalokely*, (B) *Indosaurus*, (C) *MNNtig6*.

**MATERIAL SUPLEMENTARIO 4-VALORES EN PORCENTAJE DE LAS
ÁREAS DE ORIGEN RECONSTRUIDAS EN AMBOS ANÁLISIS
PALEOBIOGEOGRÁFICOS**

Análisis-1

- nodo 31 (P=1,00): G 58,3333% BG 41,6667%
- nodo 32 (P=0,10): BE 50,0000% BEG 50,0000%
- nodo 33 (P=0,67): AE 15,9227% ABE 34,0773% AEG 15,9227% ABEG 34,0773%
- nodo 34 (P=1,00): BF 100,0000%
- nodo 35 (P=1,00): F 100,0000%
- nodo 36 (P=0,83): AD 100,0000%
- nodo 37 (P=0,83): A 100,0000%
- nodo 38 (P=0,33): A 100,0000%
- nodo 39 (P=0,83): AC 100,0000%
- nodo 40 (P=1,00): CF 50,0000% ACF 50,0000%
- nodo 41 (P=1,00): BD 100,0000%
- nodo 42 (P=1,00): BC 33,3333% CD 33,3333% BCD 33,3333%
- nodo 43 (P=1,00): BE 16,6667% CE 16,6667% BCE 16,6667% BDE 16,6667% CDE
16,6667% BCDE 16,6667%
- nodo 44 (P=0,50): A 100,0000%
- nodo 45 (P=1,00): A 100,0000%
- nodo 46 (P=1,00): A 100,0000%
- nodo 47 (P=1,00): A 100,0000%
- nodo 48 (P=1,00): A 100,0000%
- nodo 49 (P=1,00): A 100,0000%

-nodo 50 (P=1,00): AB 9,0909% AC 9,0909% ABC 9,0909% ABD 9,0909% ACD
9,0909% ABCD 9,0909% ABE 9,0909% ACE 9,0909% ABCE 9,0909% ABDE
9,0909% ACDE 9,0909%

-nodo 51 (P=1,00): B 13,0341% BC 11,9659% ABC 13,0341% BCD 11,9659% ABCD
13,0341% BCE 11,9659% ABCE 13,0341% BCDE 11,9659%

-nodo 52 (P=0,50): C 50,0000% BC 50,0000%

-nodo 53 (P=1,00): C 100,0000%

-nodo 54 (P=1,00): CE 100,0000%

-nodo 55 (P=1,00): AE 50,0000% ACE 50,0000%

-nodo 56 (P=1,00): E 100,0000%

-nodo 57 (P=1,00): E 100,0000%

-nodo 58 (P=1,00): EG 42,7827% BEG 57,2173%

-nodo 59 (P=1,00): AEG 39,8305% ABEG 60,1695%

Análisis-2

nodo 31 (P=1,00): G 100,0000%

nodo 32 (P=0,10): BE 100,0000%

nodo 33 (P=0,67):

nodo 34 (P=1,00): BF 100,0000%

nodo 35 (P=1,00): F 100,0000%

nodo 36 (P=0,83): AD 100,0000%

nodo 37 (P=0,83): A 100,0000%

nodo 38 (P=0,33): A 100,0000%

nodo 39 (P=0,83): AC 100,0000%

nodo 40 (P=1,00): CF 50,0000% ACF 50,0000%

nodo 41 (P=1,00): BD 100,0000%

nodo 42 (P=1,00): BC 33,3333% CD 33,3333% BCD 33,3333%

nodo 43 (P=1,00): BE 16,6667% CE 16,6667% BCE 16,6667% BDE 16,6667% CDE
16,6667% BCDE 16,6667%

nodo 44 (P=0,50): A 100,0000%

nodo 45 (P=1,00): A 100,0000%

nodo 46 (P=1,00): A 100,0000%

nodo 47 (P=1,00): A 100,0000%

nodo 48 (P=1,00): A 100,0000%

nodo 49 (P=1,00): A 100,0000%

nodo 50 (P=1,00): AB 16,6667% AC 16,6667% ABC 16,6667% ABD 16,6667% ACD
16,6667% ABCD 16,6667%

nodo 51 (P=1,00): B 14,9876% BC 13,7593% ABC 14,9876% BCD 13,7593% ABCD
14,9876% BCE 13,7593% BCDE 13,7593%

nodo 52 (P=0,50): C 50,0000% BC 50,0000%

nodo 53 (P=1,00): C 100,0000%

nodo 54 (P=1,00): CE 100,0000%

nodo 55 (P=1,00):

nodo 56 (P=1,00): E 100,0000%

nodo 57 (P=1,00): E 100,0000%

nodo 58 (P=1,00): EG 100,0000%

nodo 59 (P=1,00):