

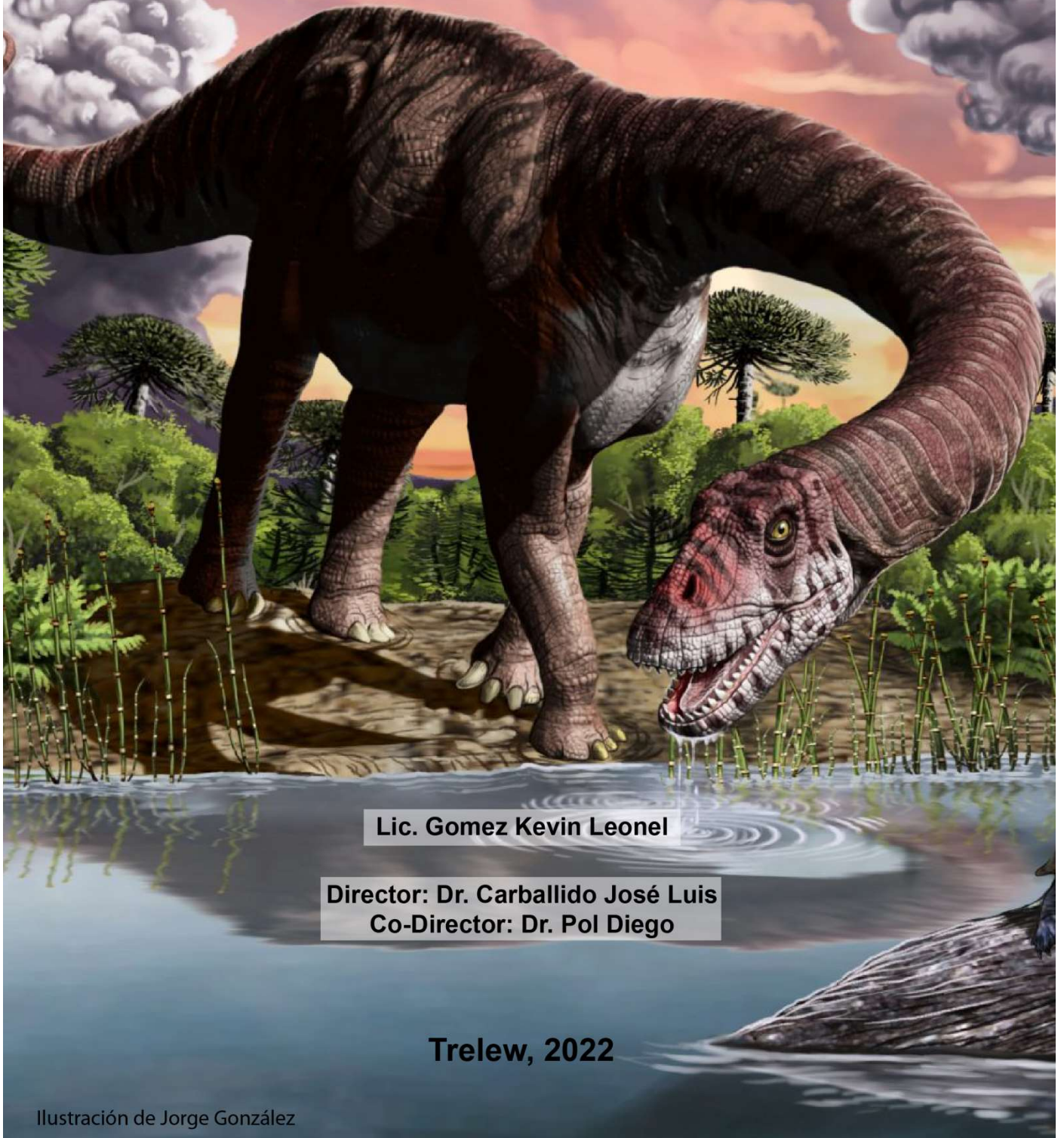


Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche



Diversidad, Evolución y Diversificación temprana de los Eusaurópodos basales durante el Jurásico Temprano-Medio en Patagonia

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología



Lic. Gomez Kevin Leonel

Director: Dr. Carballido José Luis
Co-Director: Dr. Pol Diego

Trelew, 2022

Ilustración de Jorge González

RESUMEN

El linaje de los sauropodomorfos representa la mayor radiación de dinosaurios herbívoros. Este grupo tuvo su origen a comienzos del Triásico Tardío (Carniano), y hacia finales del Triásico se observa una notable abundancia y distribución del mismo, siendo los herbívoros dominantes durante todo el Mesozoico. En el transcurso de su evolución los sauropodomorfos han sido sujetos a numerosos cambios morfológicos, reconociéndose un incremento en el tamaño corporal acompañado de una reducción del cráneo, alargamiento de extremidades, cuello y cola, y la adopción de una postura cuadrúpeda obligatoria. Así, los dinosaurios saurópodos se convirtieron en los animales terrestres más grandes que hayan existido en la historia de la Tierra, con taxones que debieron superar los 40 metros de largo y las 80 toneladas de peso. Tradicionalmente se ha reconocido un recambio faunístico en el Jurásico Medio, en el cual la fauna de sauropodomorfos basales, mayormente de menor tamaño corporal, fue reemplazada por formas más derivadas, pertenecientes al clado Eusauropoda. Sin embargo, el conocimiento actual que se tiene sobre la fauna del Jurásico Temprano y Medio es más bien pobre a nivel mundial, por lo que la evidencia de este cambio y el origen de los eusaurópodos están poco documentados.

Los registros más representativos de saurópodos del Jurásico Temprano de Sudamérica provienen de la Cuenca Cañadón Asfalto, de la región central de la Patagonia. Dentro de estos se encuentran el sauropodomorfo no saurópodo *Leoneosaurus* de la Formación Las Leoneras (Pliensbachiano), el saurópodo basal *Amygdalodon* de la Formación Cerro Carnerero (Pliensbachiano), y *Volkheimeria* y *Patagosaurus*, provenientes de la Formación Cañadón Asfalto (Toarciano). Esta última formación muestra evidencias de un cambio de flora y fauna, posiblemente causados por un cambio climático relacionado a un evento volcánico en el hemisferio sur durante el Pliensbachiano-Toarciano. Recientemente, y como parte de los resultados de la presente tesis, se erigió una tercer especie de saurópodo para esta Formación, llamada *Bagualia alba*, quien está representada por abundantes restos del esqueleto craneal, axial y apendicular. Esta nueva especie proviene de estratos toarcianos inferiores al de las otras dos especies de la Formación Cañadón Asfalto, inmediatamente luego del evento volcánico mencionado. El estudio de estos materiales constituyó uno de los objetivos principal de esta tesis.

El análisis osteológico detallado de *Bagualia*, y su inclusión en un análisis filogenético con amplio muestreo de caracteres y de taxones indicó que este taxón pertenece al clado Eusauropoda, conformando un grupo monofilético junto con *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus* y *Nebulasaurus*, mientras que *Volkheimeria* fue recuperado como un saurópodo no eusaurópodo. A su vez estos análisis, en conjunto con la detallada osteología aquí presentada, permitieron realizar una diagnosis completa de *Bagualia*, quien de esta manera es el representante más antiguo del clado a nivel global. Debido a su posición tanto filogenética como temporal, *Bagualia* es clave para entender la evolución de ciertos caracteres anatómicos característicos de los eusaurópodos.

Una de las características llamativas de los eusaurópodos es el largo del cuello, el cual excede el largo conocido para todos los animales que hayan habitado la Tierra. El estudio axial de *Bagualia* permitió reconocer la aparición temprana y la combinación de ciertos caracteres axiales que posibilitaron el alargamiento de la región cervical dentro de Eusauropoda. Comprender la evolución de esta región es extremadamente importante ya que es considerada una de las innovaciones claves para la evolución del gigantismo, y la cual les habría otorgado una ventaja sobre otros taxones coetáneos de cuerpo más pequeño y cuello corto.

A su vez, las características craneanas y dentales de *Bagualia* reflejaron que éste poseía un cráneo robusto con mandíbulas fuertes provistas de dientes con coronas anchas de un esmalte más grueso que el de las formas basales. La observación de imágenes tomográficas de los huesos portadores de dientes reveló que *Bagualia* poseía hasta tres dientes de reemplazo por alvéolo, siendo mayor al presente en sauropodomorfos basales, pero mucho menor al de taxones de corona delgada como los diplodocoideos. Esto indica que la tasa de reemplazo de *Bagualia* era baja, como en otros eusaurópodos y macronarios basales, aunque más acelerada que la de los sauropodomorfos basales. A su vez el estudio de microdesgaste dental evidenció el predominio de rayas profundas por sobre los huecos circulares, indicando que *Bagualia* muy probablemente no se alimentaba de vegetación al ras del suelo, sino que lo hacía a mediana altura. La combinación de las características anatómicas corporales, junto con las dentales y la forma del hocico, indican que *Bagualia* se habría alimentado selectivamente de vegetación dura de mediana altura sin ningún movimiento mandibular adicional además del ortal. Además, este tipo de alimento alto en fibra le fue fácil de

digerir gracias a una gran capacidad intestinal y digestiva relacionada con su un gran tamaño corporal el cual habría alcanzado las 10 tn de peso.

La presencia de estas características en *Bagualia*, muestra las primeras adaptaciones ante una flora compuesta de árboles de hojas duras luego de la crisis Pliensbachiana-Toarciana. Este evento, que provocó un gran reemplazo faunístico donde pequeñas formas de Sauropodomorpha fueron sustituidas gradualmente por los eusaurópodos de gran tamaño corporal, ha sido evidenciado a través del análisis morfoespacial utilizando caracteres anatómicos generales o exclusivamente dentales. Este análisis mostró diferentes agrupaciones bien definidas para el Jurásico pre Toarciano, Toarciano, y Jurásico Medio. Durante fines del Jurásico Temprano (Toarciano), se observó que la disparidad morfológica disminuyó desde el Jurásico pre Toarciano, debido a la desaparición de formas basales de Sauropodomorpha, representadas por taxones de cuerpo pequeño con cráneos y mandíbulas gráciles no adaptados a la herbivoría alta en fibra, por lo que eran menos eficientes. Durante el Toarciano, la aparición de los eusaurópodos-con *Bagualia* como el representante más antiguo del grupo- marcó el inicio de un plan corporal que significaría el éxito ecológico de los Eusauropoda luego de la crisis Pliensbachiana-Toarciana, el cual se consolidaría con la diversificación del grupo hacia el Jurásico Medio.

ABSTRACT

The lineage of sauropodomorphs represents the greatest radiation of herbivorous dinosaurs. This group had its origin at the beginning of the Triassic Late (Carnian), and towards the end of the Triassic there is a remarkable abundance and distribution of it, being the dominant herbivores throughout the Mesozoic. In the course of its evolution, Sauropodomorphs have been subject to numerous morphological changes, recognizing an increase in body size accompanied by a reduction of the skull, lengthening of extremities, neck and tail, and the adoption of a quadruped posture. Thus, the sauropod dinosaurs became larger terrestrial animals that have existed in earth history, with taxa that should have exceeded 40 meters long and 80 tons of weight. Traditionally, a faunal replacement has been recognized in the Middle Jurassic, in which the fauna of basal sauropodomorphs, mostly smaller body size, was replaced by more derived forms belonging to the clade Eusauropoda. However, the current knowledge about the fauna of the Early and Middle Jurassic is rather poor worldwide, so the evidence of this change and the origin of the eusauropods are not well documented.

The most representative records of sauropods of the Early Jurassic of South America come from the Cañadón Asfalto basin, from the central region of Patagonia. Within these are the non-sauropod sauropodomorph *Leoneerasaurus* from Las Leoneras Formation (Pliensbachian), the basal sauropod *Amygdalodon* from Cerro Carneero Formation (Pliensbachian), and *Volkheimeria* and *Patagosaurus*, from the Cañadón Asfalto Formation (Toarcian). This last Formation shows evidence of a change of flora and fauna, possibly caused by a climate change related to a volcanic event in the southern hemisphere during the Pliensbachian-Toarcian. Recently, and as part of the results of the present thesis, a third species of sauropod was erected for this Formation, named *Bagualia alba*, who is represented by abundant remains of the cranial, axial and appendicular skeleton. This new species comes from Toarcian strata lower than the other two species of the Cañadón Asfalto Formation, immediately after the aforementioned volcanic event. The study of these materials constituted one of the main objectives of this thesis.

The detailed osteological study of *Bagualia*, and its inclusion in a phylogenetic analysis with extensive sampling of characters and taxa indicated that this taxon belongs to the Eusauropoda clade, conforming a monophyletic group together with *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus* and *Nebulasaurus*, while *Volkheimeria* was recovered

as a non-eusauropod sauropod. In turn, these analyzes, in conjunction with the detailed osteology presented here allowed a complete diagnosis of *Bagualia*, who in this way is the oldest representative of the clade at the global level. Due to its phylogenetic as temporary position, *Bagualia* is key to understanding the evolution of certain characteristic anatomical characters of eusauropods.

One of the striking features of the eusauropods is the length of the neck, which exceeds the long known for all the animals that the earth have inhabited. The axial study of *Bagualia* allowed to recognize the early appearance and combination of certain axial characters that enabled the elongation of the cervical region within Eusauropoda. Understanding the evolution of this region is extremely important since it is considered one of the key innovations for the evolution of gigantism, and which would have granted them an advantage over other contemporary taxa with small body and short neck.

In turn, the cranial and dental features of *Bagualia* reflected that it possessed a robust skull with strong jaws provided with teeth with wide crowns with thicker enamel than that of basal forms. The observation of tomographic images of the teeth carriers bones revealed that *Bagualia* had up to three replacement teeth by alveolus, being greater than that present in basal sauropodomorphs, but much lower than that of taxa with thin crowns as diplodocoids. This indicates that the replacement rate in *Bagualia* was low, as in other basal eusauropods and basal macronarians, although more fast than that of the basal sauropodomorphs. In turn, the dental microwear study evidenced the predominance of deep scratches over the circular pits, indicating that *Bagualia* is very likely not fed from vegetation to the ground, but did it at medium height. The combination of the body anatomical features, together with dentals and the shape of the snout, indicate that *Bagualia* would be selectively fed of hard vegetation of medium height without any additional mandibular movement in addition to the orthal. In addition, this type of high food in fiber was easy to digest thanks to a great intestinal and digestive capacity related to its large body size which reached 10 tons.

The presence of these features in *Bagualia*, shows the first adaptations before a flora composed of hard-leaf trees after the pliensbachian-toarcian crisis. This event, which caused a great faunal replacement where small forms of Sauropodomorpha were gradually replaced by large body eusauropods, has been evidenced through morphospace analysis using general or exclusively dental anatomical characters. This analysis showed different well defined groups for the pre-Toarcian, Toarcian, and

Middle Jurassic. During the early Jurassic (Toarcian), it was observed that morphological disparity decreased from the pre-Toarcian Jurassic, due to the disappearance of basal forms of Sauropodomorpha, represented by small body taxa with gracile skulls and jaws not adapted to high fiber herbivory, so they were less efficient. During the Toarcian, the appearance of eusauropods-with *Bagualia* as the older representative of the group - marked the beginning of a body plan that would mean an ecological success of the Eusauropoda after the Pliensbachian-Toarcian crisis, which would be consolidated with the diversification of the group towards the Middle Jurassic.

ÍNDICE

RESUMEN	2
ABSTRACT	5
AGRADECIMIENTOS.....	10
Abreviaturas Institucionales.....	12
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	13
1.1 Objetivos	18
1.2 Organización de la Tesis	21
CAPÍTULO 2: CUENCA CAÑADÓN ASFALTO	22
2.1 Introducción	22
2.2 Geología de la Cuenca Cañadón Asfalto	23
2.3 Registro paleontológico de la Cuenca Cañadón Asfalto	28
2.4 Los saurópodos de la Formación Cañadón Asfalto	33
CAPÍTULO 3: DESCRIPCIÓN OSTEOLÓGICA DE <i>BAGUALIA ALBA</i>	39
3.1. Introducción	39
3.2. Paleontología Sistemática	40
3.3. Materiales y Métodos	40
3.4. Diagnosís	43
3.5. Localidad y horizonte	44
3.6. Descripción	45
3.6.1. Elementos craneales	45
3.6.2. Elementos axiales	96
3.6.3. Elementos apendiculares	166
3.7 Discusión	199
CAPÍTULO 4: ANÁLISIS FILOGENÉTICO	207
4.1 Introducción	207
4.2 Muestreo taxonómico y de caracteres	209
4.2.1 Taxones utilizados en el análisis filogenético.....	211
4.2.2 Lista de caracteres.....	272
4.3 Metodología y resultados	323
4.4 Discusión	336
CAPÍTULO 5: EVOLUCIÓN DEL ESQUELETO AXIAL EN SAUROPODOMORPHA	341
5.1 Introducción	341
5.2 Materiales y métodos	344

5.3 Resultados	345
5.3.1 Alargamiento del cuello	347
5.3.2 Neumaticidad	352
5.4 Discusión	354
CAPÍTULO 6: ECOLOGÍA ALIMENTARIA DE <i>BAGUALIA ALBA</i>	359
6.1 Introducción	359
6.2 Materiales y métodos	363
6.3 Resultados	372
6.3.1 Morfología dental.....	372
6.3.2 Microdesgaste dental.....	380
6.3.3 Reemplazo dental.....	388
6.3.4 Forma de hocico	404
6.4 Discusión	409
6.4.1 Características dentales y anatómicas generales.....	410
6.4.2 Análisis de disparidad morfológica	417
CONCLUSIONES	427
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	435
APÉNDICE	490
Capítulo 3	490
Capítulo 4	506
Capítulo 5	544
Capítulo 6	557

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue producto de un arduo trabajo durante el cual tuve un gran apoyo tanto profesional como familiar.

Quiero agradecer ampliamente a mis directores José y Diego, quienes me dieron las herramientas y conocimientos necesarios durante el transcurso de mi doctorado y el desarrollo de esta tesis. Con ellos aprendí verdaderamente cómo es la paleontología, afianzando así mi fascinación por esta disciplina, la cual perseguía desde que tengo uso de razón. Quiero agradecerles por dedicar su tiempo y comprometerse en darme una mano y enseñarme cada vez que necesité ayuda. Gracias!

Quiero agradecer a los jurados Lucio Manuel Ibiricu, Mariela Soledad Fernández, y Ariel Hernán Méndez, por leer la presente tesis aportando correcciones y sugerencias útiles para mejorarla.

El desarrollo de esta tesis se basó principalmente en la descripción de materiales alojados en el Museo Paleontológico Egidio Feruglio. Agradezco a Eduardo Ruigomez por abrirme las puertas de la colección del mismo y su gran predisposición. También agradezco a Martín Ezcurra quien me permitió el acceso a la colección del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, y además dedicó su tiempo en ayudarme a realizar parte de unos análisis del presente trabajo.

Las campañas y visitas a colecciones realizadas han sido costeadas con distintas fuentes: PICTs (otorgados al Dr. Carballido José Luis y al Dr. Pol Diego); Jurassic Foundation (subsido otorgado a K. Gomez); y Fundación Egidio Feruglio.

Agradezco al Museo Paleontológico Egidio Feruglio y la Fundación Egidio Feruglio por brindarme el lugar y apoyo necesario durante el transcurso de mi doctorado. Agradezco a todo su personal, principalmente al técnico, tanto a quienes se encargaron de la extracción y preparación de los materiales aquí estudiados, como así también a los que me acompañaron en numerosas campañas, en las cuales me brindaron conocimientos sobre el trabajo de campo. A los técnicos Pablo Puerta, Leandro Canessa, Mariano Caffa, Ariel Aresti, Laura Reiner, Norberto Pfeiffer, y Maxi Iberlucea.

Las diferentes campañas realizadas en la Provincia de Chubut fueron posibles gracias a los permisos otorgados por la Secretaría de Cultura de la Provincia, y a los pobladores rurales quienes nos permitieron ingresar a sus campos para prospectar, coleccionar y acampar.

Quiero agradecer a las autoridades de la Universidad Nacional del Comahue, en especial a Patricia Gaglioti, Gustavo Pagliari, y Marcela Ojeda, no sólo por su trabajo, sino también porque siempre estuvieron predispuestos a responder mis consultas.

También quiero agradecer a mis compañeros de oficina con quienes compartí charlas, conocimientos y una gran amistad: Ana Andruchow Colombo, Andrés Elgorriaga, Agustín Pérez Moreno, Ariana Robles Vilches, Carolina Orioabala, Carolina Madozzo Jaén, César Taboada, Facundo De Benedetti, Giovanni Cristián Nunes, Marcos Becerra, y Sol Sosa.

Quiero agradecer a mi familia, y especialmente a mis padres Francisca y Ángel quienes me apoyaron durante todo mi camino hacia la paleontología desde que tengo uso de razón, y a quienes dedico con amor este trabajo. Gracias!!

Por último quiero mencionar que esta tesis fue escrita con la compañía en todo momento de mi gata Mia a quien amo con todo mi ser.

Abreviaturas Institucionales

AMNH, American Museum of Natural History, New York; **BYU**, Brigham Young University, Museum of Paleontology, Provo, Utah, U.S.A.; **CM**, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh; **CPT**, Museo de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, Aragón, Spain; **GCP**, Grupo Cultural Paleontológico de Elche, MuseoPaleontológico de Elche, Spain; **GMNH**, Gunma Museum of Natural History, Gunma, Japan; **HMN**, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin; **IVPP**, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing; **LCM**, Leicester City Museums, Leicester; **LFGT**, Bureau of Land and Resources of Lufeng Country, Yunnan, China; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina; **MB**, Museum für Naturkunde, Humboldt University of Berlin, Germany; **MLP**, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **MMCH**; Museo Municipal “Ernesto Bachmann”, Villa el Chocón, Neuquén, Argentina; **MNN**, Musée National du Niger, Niamey, Republic of Niger; **MPEF**, MuseoPaleontológico Egidio Feruglio, Chubut, Argentina; **MPM**, Museo Regional Provincial “Padre Jesus Molina”, Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina; **MUCPv**, Museo de la Universidad del Comahue-Patagonia, Argentina; **NHMUK**, Natural History Museum, London, UK; **NM**, National Museum, Bloemfontein; **NMB**, Staatliches Naturhistorisches Museum Braunschweig, Germany; **PMU**, Palaeontological Museum, Uppsala; **PVL**, Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina; **PVSJ**, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, San Juan, Argentina; **TMM**, Vertebrate Paleontology Laboratory, Austin, Texas; **ZDM**, Zigong Dinosaur Museum, Zigong.

CAPÍTULO 1:

INTRODUCCIÓN GENERAL

El linaje de los sauropodomorfos representa la mayor radiación de dinosaurios herbívoros (Upchurch, 2007). Este grupo tuvo su origen a comienzos del Triásico tardío (Carniano), y ya hacia finales del Triásico se observa una notable abundancia y distribución del mismo (Langer, 2004; Galton y Upchurch, 2004). Este grupo de dinosaurios ha sido estudiado durante más de tres siglos, lo cual ha resultado en el reconocimiento de más de 120 géneros válidos (Upchurch *et al.*, 2004). A finales del siglo XX y principios del siglo XXI se produjo un incremento exponencial en el estudio de estos dinosaurios (Upchurch, 1995; Wilson y Sereno, 1998; Upchurch *et al.*, 2004). Las formas más basales de sauropodomorfos fueron tradicionalmente consideradas como parte de un grupo monofilético hermano de los saurópodos, los “prosaurópodos”. Sin embargo, y pese a que esta asignación es actualmente sostenida por algunos autores (*e.g.*, Upchurch *et al.*, 2007), los últimos análisis recuperan a los “prosaurópodos” como un grupo parafilético que conduce hacia los saurópodos (*e.g.*, Yates, 2007; Yates *et al.*, 2010; Pol *et al.*, 2011). En el transcurso de su evolución los sauropodomorfos han sido sujetos de numerosos cambios morfológicos, reconociéndose un incremento en el tamaño corporal acompañado de una reducción del cráneo, alargamiento de extremidades, cuello y cola, y la adopción de una postura cuadrúpeda obligatoria (Yates, 2004; Carrano, 2005; Benson *et al.*, 2014; Rauhut *et al.*, 2011) plan corporal que sería bien establecido durante el Jurásico Temprano (Cooper 1984; He *et al.*, 1998). Estas variaciones en los planes corporales, como también en la diversidad de saurópodos (Mannion *et al.*, 2011) estarían íntimamente relacionadas con el ambiente que ocupaban (Mannion y Upchurch, 2010). Así, los dinosaurios saurópodos se convirtieron en los animales terrestres más grandes que hayan existido en la historia de la Tierra, con taxones que debieron superar los 40 metros de largo y las 80 toneladas de peso (*e.g.*, Sander *et al.*, 2011; Benson *et al.*, 2014). La diversidad de saurópodos fue incrementándose a lo largo del tiempo, con picos durante el Jurásico Tardío y en el Cretácico Tardío (Hunt *et al.*, 1994; Mannion y Upchurch, 2010; Mannion *et al.*, 2011). Su notable tamaño y abundancia en el registro hace de los saurópodos uno de los principales componentes de las faunas de vertebrados terrestres desde el Jurásico hasta finales del Mesozoico. Con su gran tamaño y sus altos requerimientos energéticos

(Hummel y Clauss, 2011; Gee, 2011) los saurópodos fueron los herbívoros dominantes durante todo el Mesozoico (McIntosh, 1990; Sander, 2013). Debido a esto, incrementar el conocimiento sobre su evolución, morfología y biología, es un paso fundamental al momento de caracterizar y ampliar el conocimiento sobre los ecosistemas terrestres del Mesozoico (Sander *et al.*, 2011; Sander, 2013).

Como se ha mencionado, la evolución temprana de los saurópodos estuvo marcada por cambios anatómicos, de los cuales los más importantes fueron el aumento del tamaño corporal, la transición de una postura bípeda a cuadrúpeda, y el más llamativo, un cuello extremadamente largo (Wilson, 2002; Rauhut *et al.*, 2011). El cuello de los saurópodos excede el largo conocido para todos los animales que hayan habitado la Tierra (Wedel, 2006) y es una innovación importante en la evolución del grupo. Dentro de las ventajas de poseer un cuello largo, se ha postulado que no sólo les permitió alcanzar vegetación de gran altura, sino también cubrir un mayor rango de alimentación sin necesidad de mover sus imponentes y pesados cuerpos con el gasto de energía que eso conllevaría, e incluso habría sido útil en la detección de depredadores (Taylor *et al.*, 2009; Sander *et al.*, 2011; Barrett, 2014). A su vez, estas ventajas también estarían dadas no sólo por el largo del cuello, sino también por la inclinación anterodorsal del sacro y unas extremidades anteriores alargadas, lo que haría que la altura de alimentación sea aún mayor (Vidal *et al.*, 2020). Se ha postulado que la generación de un cuello largo es producto de diferentes procesos actuando de forma separada o combinada. Estos son: aparición de un nuevo elemento; incorporación de una vértebra dorsal al cuello por regionalización; o por elongación individual de los elementos del cuello (Upchurch, 1994; Wilson y Sereno, 1998). La mayor parte de los estudios sobre alargamiento del cuello en arcosaurios se basa en los diferentes estadios embriológicos de cocodrilos y aves (Mansfield and Abzhanov, 2010; Böhmer *et al.*, 2019; Bui and Larsson, 2020). Sin embargo, pocos trabajos se enfocaron en dinosaurios saurópodos, debido seguramente a la falta de series axiales completas dentro de Sauropodomorpha y más aún en saurópodos basales (*e.g.*, Wedel, 2003; Parrish, 2005; Rauhut *et al.*, 2011; Wedel and Taylor, 2013). Por lo tanto, el conocimiento acerca del origen de la elongación del cuello en saurópodos es escaso. Además de los cambios a nivel del largo del cuello, también existen cambios anatómicos de los elementos axiales en general, por lo que la región axial de los saurópodos ha demostrado ser una de las zonas más ricas en cuanto la cantidad de información morfológica, lo cual queda plasmado en el gran número de caracteres definidos para esta región (*e.g.*, Wilson,

2002; Upchurch *et al.*, 2004). Mientras que los sauropodomorfos basales muestran un arreglo extremadamente simple en sus vértebras (sin láminas ni fosas desarrolladas), aquellas de los saurópodos resultan extremadamente complejas (Wilson, 1999; Salgado y Powell, 2010). Estudios sobre el esqueleto axial (zona pre-sacra) de los saurópodos indica una gran diversidad en cuanto al arreglo laminar (Allain y Aquesbi, 2008).

Otro tipo de cambios en Sauropodomorpha se dan en la dentición, encontrándose una gran diversidad en la morfología dental, la cual se ha clasificado a grandes rasgos como dientes de corona ancha (o en forma de cuchara, o espatulados), o dientes de corona delgada (o en forma de lápiz; Janensch, 1929a), aunque existen cambios que convierten algunas de estas características en variaciones continuas. La condición plesiomórfica en cuanto a la morfología dental es la observada en los prosaurópodos que poseen dientes con corona ancha, pero no más ancha que en grupos más derivados como los eusaurópodos. Mientras que la condición de coronas con dientes cilíndricos a semi-cilíndricos aparece en el Jurásico Tardío en formas Diplodocoidea, uno de los dos linajes de Neosauropoda, (*e.g.*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*; Chure *et al.*, 2010), y luego convergentemente adquirido en el Cretácico, con los Titanosauria. Además de la forma de los dientes, también existen otras características como la tasa de reemplazo, grosor y ornamentación del esmalte, y el desgaste y microdesgaste del mismo. Muchos de estos puntos han sido poco abordados en saurópodos. En reptiles el reemplazo dental es constante a lo largo de sus vidas y ocurre en “olas” a lo largo de la mandíbula superior e inferior, lo cual difiere entre taxones y ha sido estudiado mayormente en neosaurópodos (*e.g.*, Sereno *et al.*, 2007; D’Emic *et al.*, 2009, 2013; Schwarz *et al.*, 2015) y pocos neosaurópodos (*e.g.*, D’Emic *et al.*, 2013). A su vez el reemplazo dentario está íntimamente relacionado al desgaste de los dientes, ocurriendo a mayor tasa cuanto mayor es el mismo (Whitlock, 2011a; D’Emic *et al.*, 2013; Schwarz *et al.*, 2015). Esto también se relaciona a cambios como el grosor del esmalte, el cual es mayor en los saurópodos, combinado con cambios en la forma del cráneo, siendo este más robusto que el presente en los sauropodomorfos no saurópodos, lo cual indicaría una mayor fuerza de mordida (Barret y Upchurch, 2007; Button *et al.*, 2017). Debido a esto, se puede interpretar el tipo de vegetación que formaba parte de la dieta de un animal (Barret, 2014; Barret y Upchurch, 2007; Sander *et al.*, 2011). El desgaste de los mismos se forma tanto por la interacción del diente con la vegetación, o en el caso de Sauropoda, también por la interacción entre los dientes, formando facetas de oclusión en forma de V (Carballido y Pol, 2010).

Todos estos cambios anatómicos sin duda les confirieron ventajas a los saurópodos sobre sus ancestros de menor tamaño, aunque hasta ahora no se conoce el momento preciso en que la mayoría de éstos cambios sucedieron a lo largo de Sauropodomorpha. Tradicionalmente se ha reconocido un recambio faunístico en el Jurásico Medio, en el cual la fauna de saurópodos basales fue reemplazada por formas de Eusauropoda (*e.g.*, Mannion *et al.*, 2010). Sin embargo, el conocimiento actual que se tiene sobre los dinosaurios del Jurásico Temprano es más bien pobre a nivel mundial (Pol *et al.*, 2020). Saurópodos del Jurásico Temprano son conocidos en África (*e.g.*, Cooper, 1984; Allain and Aquesbi, 2008; Nicholl *et al.*, 2018), Europa (*e.g.*, Upchurch and Martin, 2002; Stumpf *et al.*, 2015), India (*e.g.*, Kutty *et al.*, 2007; Bandyopadhyay *et al.*, 2010), China (*e.g.*, He *et al.*, 1988; Li *et al.*, 2010; McPhee *et al.*, 2016), y Sudamérica (*e.g.*, Bonaparte, 1979; Cúneo *et al.*, 2013; Holwerda *et al.*, 2020). Los registros más representativos de saurópodos del Jurásico Temprano de Sudamérica provienen de la Cuenca Cañadón Asfalto, en la región central de la Patagonia. Dentro de estos se encuentran el saurópodomorfo no saurópodo *Leoneosaurus taquetrensis* Pol *et al.* (2011) de la Formación Las Leoneras (Pliensbachiano; Pol *et al.*, 2011; Cúneo *et al.*, 2013), el saurópodo basal *Amygdalodon patagonicus* Cabrera 1947, de la Formación Cerro Carnerero (Pliensbachiano; Pol *et al.*, 2020), y aquellos provenientes de la Formación Cañadón Asfalto (Toarciano; Pol *et al.*, 2020). Esta formación no sólo preserva un buen registro de tetrápodos del Jurásico Temprano sino que también muestra evidencias de un cambio de flora y fauna (Cúneo *et al.*, 2013; Figari *et al.*, 2015), posiblemente causados por un cambio climático que ocurrió durante ese tiempo, el cual estuvo relacionado a un evento volcánico en el hemisferio sur durante el Pliensbachiano-Toarciano (180–185 Ma; Hesselbo *et al.*, 2000; Sell *et al.*, 2014; Burges *et al.*, 2015).

Los trabajos de colecta realizados en los últimos años en la Formación Cañadón Asfalto han resultado en la descripción de una gran diversidad de vertebrados tales como mamíferos (*e.g.*, *Asfaltomylos*, *Henosferus*, *Argentoconodon*), tortugas (*e.g.*, *Condorchelys*), pterosaurios (*e.g.*, *Allkaruen*), dinosaurios ornitiscuos (*e.g.*, *Manidens*), dinosaurios terópodos (*e.g.*, *Piatnitzkysaurus*, *Eoabelisaurus*), entre otros (ver Capítulo 2). Dentro del grupo de los saurópodos, en la Formación Cañadón Asfalto se han nominado tres especies, aunque se evidencia la presencia de una mayor diversidad (Rauhut, 2003a; Holwerda *et al.*, 2015; Becerra *et al.*, 2017; Carballido *et al.*, 2017a). Las dos primeras especies las nominó Bonaparte (1979) como *Volkheimeria*

chubutensis y *Patagosaurus fariasi*, las cuales han sido colectadas de las localidades de Cerro Cóndor Sur y Cerro Cóndor Norte, ubicadas estratigráficamente en secciones superiores de la Formación Cañadón Asfalto, datadas en unos 178 Ma, y actualmente asignadas a finales del Jurásico Temprano (Toarciano; Pol *et al.*, 2020). De estos dos taxones, *Patagosaurus* está representado por varios especímenes, aunque algunos de los mismos podrían pertenecer en realidad a otra especie, como es el caso del individuo juvenil MACN CH 934 (Rauhut, 2003a). Los análisis más recientes han recuperado a *Volkheimeria* como un saurópodo no eusaurópodo aunque su posición varía entre los nodos basales de Sauropoda (Pol *et al.*, 2011; Cerda *et al.*, 2017; Rauhut *et al.*, 2020). En cuanto a *Patagosaurus*, los análisis filogenéticos coinciden en identificarlo como un eusaurópodo basal (Upchurch, 1998; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). Por su parte el espécimen juvenil que no sería asignable al género *Patagosaurus* (MACN CH 934) no ha sido hasta el momento incluido en análisis filogenéticos, por lo que su posición y relación con los demás saurópodos de la Formación es incierta. El tercer taxón nominado ha sido recuperado en la localidad Cañadón Bagual, la cual se corresponde con los niveles inferiores de la Formación, datada en unos 179 Ma (Toarciano; Cúneo *et al.*, 2013; Pol *et al.*, 2020). Este taxón, recientemente erigido como *Bagualia alba* Pol, Ramezani, Gomez, Carballido, et al. 2020 fue recuperado en los análisis filogenéticos como un eusaurópodo basal (Gomez, 2015; Pol *et al.*, 2020). A estas tres especies descritas hasta el momento se han sumado nuevos materiales al registro de saurópodos de la Formación. Parte de ellos corresponden a dientes aislados (Becerra *et al.*, 2017; Carballido *et al.*, 2017a). Estos estudios concuerdan con la diversidad de morfotipos dentales descritos para la Formación Cañadón Asfalto (Holwerda *et al.*, 2015), demostrando que el contenido específico de la misma sería mayor al descrito hasta el momento.

La presente tesis tuvo como principal objetivo el estudio de los materiales colectados en la localidad Cañadón Bagual, los cuales actualmente forman parte del eusaurópodo *Bagualia alba*. Este objetivo pretendía analizar el total de los materiales colectados para comprender el tipo de asociación (mono o multiespecífica) y, en caso de ser una asociación monoespecífica identificar a nivel de especie el nuevo taxón. Para esto fue necesario conducir un estudio osteológico detallado de cada uno de los elementos preservados. Debe tenerse en cuenta que este taxón fue nominado durante el desarrollo de la tesis, y que por lo tanto, manteniendo los objetivos y metodología prevista (según fuera presentado en el plan de trabajo) se referirá a éste como ha sido

nominada por Pol et al. (2020). En el Capítulo 4 se discutirán las relaciones filogenéticas y aquellos caracteres que llevaron a poder interpretar a *Bagualia* como una nueva especie. Tanto la edad como las relaciones filogenéticas de *Bagualia* permiten entender la evolución de ciertos caracteres anatómicos del grupo y su importancia para comprender de manera más acabada el recambio faunístico ocurrido durante el Jurásico Temprano-Medio.

1.1 Objetivos

En la presente tesis se espera contribuir al conocimiento acerca de la evolución de los dinosaurios saurópodos, su anatomía y ecología. Uno de los principales objetivos es ampliar el conocimiento acerca de la evolución y diversificación temprana de los eusaurópodos, cuyo registro mundial es escaso, especialmente durante los comienzos del Jurásico. Para esto se realizaron estudios anatómicos descriptivos y comparativos del eusaurópodo *Bagualia alba*, proveniente de los niveles inferiores de la Formación Cañadón Asfalto, datados en el Jurásico Temprano (Toarciano) de la provincia de Chubut, Argentina. Las descripciones se realizaron sobre todos los elementos preservados del taxón mencionado (craneanos, axiales y apendiculares) en conjunto con comparaciones con otros taxones de Sauropodomorpha, poniendo énfasis en las formas filogenética y temporalmente cercanas a *Bagualia*. A partir de una descripción detallada de la anatomía axial de *Bagualia*, se pretende también aportar al conocimiento sobre la evolución de algunos caracteres que posibilitaron la presencia de un cuello extremadamente largo en los saurópodos. A su vez, los estudios anatómicos comparativos contribuyeron en el análisis filogenético, para el cual se muestrearon gran parte de los taxones que componen Sauropodomorpha o los principales representantes de los grupos más conocidos. Por último, se estudiaron los aspectos paleobiológicos de *Bagualia*, enfocándose en su alimentación. Para esto se realizó un estudio combinado de sus características dentales (morfología, desgaste, y reemplazo dentario) con su anatomía general (masa corporal y largo del cuello) para entender la ecología alimentaria y partición de nichos en los saurópodos durante el Jurásico Temprano. A continuación, se listan los objetivos e hipótesis (incluidas originalmente en el plan de tesis) con las trabajó:

1. Realizar un estudio osteológico en detalle de *Bagualia alba* y de todos los

restos óseos hallados en la localidad de Cañadón Bagual. El estudio detallado de todos los restos de saurópodo hallados en la localidad de Cañadón Bagual permitirá contrastar las siguientes hipótesis: **H1**, La asociación de restos de saurópodo en la localidad es monoespecífica; **H2**, Los restos craneanos y apendiculares presentan caracteres diagnósticos que posibilitan reforzar la diagnosis propuesta con elementos axiales (Gomez, 2015) para la nueva especie *Bagualia alba*. **H3**, Tanto la anatomía craneana como la apendicular de *Bagualia* presentan características derivadas propias de los Eusauropoda.

2. **Evaluar la posición filogenética de la fauna de eusaurópodos de la Formación Cañadón Asfalto dentro del contexto de Sauropoda.** La confección de una matriz con un amplio muestreo taxonómico y de caracteres donde se incluya a *Bagualia*, demás taxones de la misma formación, y aquellos representantes de los grupos principales de Sauropodomorpha, permitirá poner a prueba las siguientes hipótesis: **H1**, *Bagualia* es un eusaurópodo y por lo tanto el representante más antiguo (Toarciano medio) de este clado. **H2**, *Bagualia* presenta afinidades filogenéticas con *Spinophorosaurus* y *Nebulasaurus*. **H3**, La diversidad y afinidades filogenéticas de los saurópodos de los niveles inferiores de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Temprano) indica una radiación de la mayoría de los linajes de Eusauropoda previa al Jurásico Medio.
3. **Analizar la importancia del esqueleto axial como fuente de información sistemática y evolutiva durante la primera etapa evolutiva de los saurópodos.** Partiendo de la descripción y comparación osteológica, y los resultados del análisis filogenético, se pondrán a prueba las siguientes hipótesis: **H1**, El esqueleto axial de los saurópodos basales muestra una gran variedad morfológica en sus cuatro regiones (cervical, dorsal, sacra y caudal). **H2**, El incremento de complejidad en la morfología vertebral en la evolución temprana de Sauropoda está correlacionado con un evento de aumento de tamaño corporal y la evolución temprana del gigantismo. **H3**, El alargamiento del cuello en los saurópodos se debe tanto a la incorporación de nuevos elementos vertebrales como al alargamiento de elementos preexistentes. **H4**, Los sauropodomorfos basales mantienen una configuración plesiomórfica del cuello, y en los casos donde existe un cuello largo, este ocurre en ausencia de estructuras neumáticas sofisticadas manteniéndose un pequeño tamaño corporal. **H5**, Un cuello largo aparece en linajes cuyo tamaño corporal excede las 10 toneladas y existen

estructuras neumáticas. **H6**, Poseer un gran tamaño corporal no es requerimiento necesario para poseer un cuello excesivamente largo con estructuras neumáticas sofisticadas. **H7**, *Bagualia* revela la aparición temprana de ciertos caracteres axiales que posibilitaron un cuello largo, el cual dio ventajas a los Eusauropoda ante cambios en la flora ocurridos luego de un evento volcánico en el Pliensbachiano-Toarciano.

4. **Estudiar la ecología alimentaria de *Bagualia alba* a partir de sus características dentales y anatómicas.** El estudio combinado de las características dentales (morfología, desgaste y reemplazo de dientes) con la anatomía corporal de *Bagualia* permitirá contrastar las siguientes hipótesis: **H1**, Los dientes de *Bagualia* poseen características típicas de los Eusauropoda. **H2**, *Bagualia* posee al menos 3 dientes de reemplazo por alveolo tanto en la dentición superior como inferior, representando así la aparición temprana de esta característica. **H3**, Las características del microdesgaste en los dientes supone un movimiento de oclusión mandibular de tipo ortal, sin movimientos propalinales ni laterales. **H4**, Las rayas profundas son el tipo de microdesgaste dominante en las facetas de desgaste de los dientes, por lo que la vegetación que el animal consumía era muy dura. **H5**, Las características dentales y anatómicas de *Bagualia* combinadas indicarían una alimentación de mediana altura, con preferencia por vegetación dura como coníferas.
5. **Analizar la disparidad morfológica entre los saurópodos basales con el fin de reconocer diferentes usos de los espacios ecológicos.** La inclusión de todos los taxones y caracteres utilizados en el análisis filogenético en un análisis de morfoespacios permitirá contrastar las siguientes hipótesis: **H1**, En el plan corporal de los saurópodos basales se reconocen diferentes agrupaciones morfoespaciales para el Jurásico Temprano-Medio. **H2**, Las agrupaciones morfoespaciales están relacionadas con la utilización de diferentes nichos ecológicos. **H3**, La utilización del morfoespacio aumentó drásticamente en la transición Jurásico Temprano – Medio.

1.2 Organización de la Tesis

Para abordar los objetivos indicados anteriormente, la presente tesis se ha organizado en el mismo orden que éstos. En el primer capítulo se realiza una Introducción General a la temática abordada en la presente tesis. El segundo capítulo describe la Cuenca Cañadón Asfalto, sus formaciones, registro paleontológico, y localidades fosilíferas (principalmente de la Formación Cañadón Asfalto), con énfasis a la localidad de Cañadón Bagual (Capítulo 2). Una vez descripta la procedencia estratigráfica de *Bagualia*, se realiza una descripción completa de todos los restos hallados en la localidad Cañadón Bagual, incluidos aquellos tanto del material tipo como referido a este taxón (Capítulo 3). Con toda la información anatómica de *Bagualia*, se confecciona una matriz de caracteres con un amplio muestreo de taxones y caracteres, con el fin de realizar un análisis filogenético exhaustivo, con énfasis en los eusaurópodos basales (no neosaurópodos; Capítulo 4). Luego, con los resultados filogenéticos previos, se analiza la evolución de ciertos caracteres axiales, principalmente aquellos que se relacionan a dos características llamativas de los saurópodos: el gran tamaño corporal y el cuello extremadamente largo (Capítulo 5). Una vez analizados aquellos caracteres relevantes en la evolución axial de los saurópodos, se estudiará la ecología alimentaria de *Bagualia*, a partir del análisis de su anatomía corporal, combinado sus características craneales, axiales, y apendiculares, con el fin de inferir aquella vegetación que podría formar parte de su dieta. Estas características serán volcadas en un análisis de morfoespacios para estudiar la posible partición de nichos durante el Jurásico Temprano-Medio, surgida luego de un evento de cambio climático registrado al menos en el hemisferio sur (Capítulo 6).

CAPÍTULO 2:

CUENCA CAÑADÓN ASFALTO

2.1 Introducción

El mayor registro sedimentario del Jurásico de América del Sur se encuentra en la Cuenca Cañadón Asfalto, provincia de Chubut, Argentina, la cual representa sedimentos fluviales, lacustres y volcánicos continentales cargados de un amplio registro de fauna y flora, por lo que es de suma importancia para reconstruir la evolución de la vida mesozoica (Cúneo *et al.*, 2013). Numerosos trabajos han contribuido al conocimiento detallado sobre la estratigrafía, naturaleza del relleno y evolución tectónica de la Cuenca Cañadón Asfalto (*e.g.*, Page y Page, 1993; Lizuaín y Silva Nieto, 1996; Cabaleri y Armella, 1999; Silva Nieto *et al.*, 2002b, 2003, 2007; Cabaleri *et al.*, 2005; Figari, 2005; Escapa *et al.*, 2008a; Volkheimer *et al.*, 2008, 2009; Ranalli *et al.*, 2011; Cúneo *et al.*, 2013; Scasso *et al.*, 2013; Zaffarana *et al.*, 2013). La Cuenca Cañadón Asfalto se ubica entre el Macizo Nord patagónico y la Cuenca del Golfo San Jorge, y contiene varios depocentros sedimentarios (Figari *et al.*, 2015). Estos depósitos sedimentarios dentro de la cuenca se vincularon a diferentes fases evolutivas de una cuenca de *rift* (Homovc *et al.*, 1991; Figari y Courtade, 1993). Por sobre el basamento cristalino-metamórfico de la cuenca se disponen las megasecuencias sedimentarias que caracterizan a la misma, extendidas como secuencias genéticamente relacionadas y limitadas por discordancias regionales, principalmente de edad mesozoica, y una delgada cobertura cenozoica (Figari, 2005).

Existen dos grandes estadios para la Cuenca Cañadón Asfalto, uno que se basa en la formación de los depocentros principales donde durante el Jurásico Temprano y el Cretácico se depositaron los sedimentos de las principales formaciones que la componen, y el otro como estadio contraccional, donde existió una inversión tectónica y formación de pequeños depocentros rellenos principalmente con depósitos piroclásticos y lávicos durante el cenozoico (Figari *et al.*, 2015). Los depocentros que componen la cuenca se denominan Gastre, Gan Gan, Fossati, Valle de General Racedo, Gorro Frigio, y Paso de Indios, los cuales están limitados por bloques basamentales en zonas de transferencia (Figari *et al.*, 2015). Los primeros datos sobre las edades de las

diferentes unidades de la cuenca fueron proporcionados tanto por macrofósiles como por invertebrados, peces de agua dulce, dinosaurios y plantas (*e.g.*, Frenguelli, 1949; Bonaparte, 1979; Gallego *et al.*, 2011; Escapa *et al.*, 2010). En los últimos años estas edades fueron modificándose gracias a la datación secuencial que se fue realizando en distintos sitios y niveles. Nuevas dataciones se han realizado en base a radioisótopos (*e.g.*, Cabaleri *et al.*, 2010; Cúneo *et al.*, 2013; Pol *et al.*, 2020). Las dataciones radioisotópicas son factibles de realizar debido a que existe una gran abundancia de sedimentos primarios de ceniza volcánica (tobas) interestratificadas con los estratos lacustres y fluviales de la Cuenca Cañadón Asfalto (Cúneo *et al.*, 2013).

El presente capítulo tiene como objetivos describir la Cuenca Cañadón Asfalto y su registro paleontológico jurásico, particularmente el de los sauropodomorfos. También, en esta sección, se brindan los datos sobre la localidad Cañadón Bagual, de la cual surgieron los materiales estudiados en la presente tesis.

2.2 Geología de la Cuenca Cañadón Asfalto

Los depósitos jurásicos de la cuenca están constituidos por la Formación Las Leoneras, Cerro Carnerero, Formación Lonco Trapial, Formación Cañadón Asfalto, y la Formación Cañadón Calcáreo (Cúneo *et al.*, 2013; Figari *et al.*, 2015; Figura 2.1). Las primeras cuatro de estas formaciones se depositaron durante fines del Jurásico Temprano (Pliensbachiano-Toarciario) mientras que la Formación Cañadón Calcáreo se depositó a principios del Jurásico Tardío (Oxfordiano-Kimmeridgiano; Figari *et al.*, 2015) y no se extendería más allá del Kimmeridgiano o Tithoniano (Cúneo *et al.*, 2013). Por su parte los depósitos cretácicos se encuentran en el denominado Grupo Chubut (Aptiano-Cenomaniano; Krause *et al.*, 2020). La Formación Las Leoneras (Nakayama, 1972, 1973) se corresponde al Jurásico Temprano, y comprende depósitos fluviales y lacustres constituidos por conglomerados, areniscas, arcillitas, calizas y tobas (Figari *et al.*, 2015). La edad mínima de esta formación está dada por una datación U-Pb de 188±0,096 Ma (Pliensbachiano) en un flujo piroclástico de la transición con la Formación Lonco Trapial, y según varios autores no sería más antigua que Hettangiano (Cortés, 1990; Cúneo *et al.*, 2013; Scasso *et al.*, 2013).

Por encima de la Formación Las Leoneras se encuentra la Formación Lonco Trapial (Lesta y Ferello, 1972; Figura 2.1), compuesta por aglomerados, brechas

volcánicas con matriz arenosa gruesa, originados por coladas autobrechadas y flujos gravitatorios volcanoclásticos (Di Capua, 2014). Entre ellos se intercalan conglomerados y areniscas composicionalmente inmaduros acumulados en canales fluviales con pequeñas planicies de inundación donde sedimentaron fangolitas y tobas finas (Figari *et al.*, 2015). Las rocas de esta Formación provienen de fajas volcánicas intensamente activas (Uliana *et al.*, 1985; Zaffarana *et al.*, 2013) durante un lapso de 40 Ma a partir del Toarciano, cuyo espesor varía a lo largo de la cuenca, siendo mayor en los depocentros de la misma (Figari *et al.*, 2015). Sus facies de conglomerados y aquellas volcánicas han recibido diferentes nombres (e.g. Formación Taquetrén, Formación Cerro Carnerero y Cañadón Puelman), agrupados bajo el nombre del Grupo Lonco Trapial (e.g. Nullo y Proserpio, 1975; Musacchio, 1995). Si se los trata como miembros diferentes, la Formación Cerro Carnerero se corresponde a las facies de conglomerados basales del grupo Lonco Trapial, es decir por debajo de la Formación Lonco Trapial, por lo que su edad no sería más antigua que Pliensbachiana. Primeramente se dató a esta Formación Lonco Trapial como jurásica media a tardía (176 a 146 Ma) en base a geocronología K-Ar (Nullo, 1983; Pankhurst *et al.*, 1998; Silva Nieto, 2005; Salani, 2007), pero luego Cúneo *et al.* (2013) le asignó una edad jurásica inferior (U-Pb 188,94±0,096 Ma y 178,77 Ma: Pliensbachiano-Toarciano). La intercalación de andesitas, lavas, brechas y conglomerados basálticos de la Formación Lonco Trapial forman parte de la Provincia Ígnea de Chon Aike de la Patagonia y la Península Antártica (Figari *et al.*, 2015). Estos campos volcánicos han sido datados en unos 180-185 Ma (Pliensbachiano-Toarciano; Cúneo *et al.*, 2013; Figari *et al.*, 2015; Zaffarana *et al.*, 2013), momento en el cual también se encontraba activa la Provincia Ígnea Karoo-Ferrar en Sudáfrica, Antártida y Australia (Burges *et al.*, 2015; Sell *et al.*, 2014). Recientemente se ha datado el intervalo piroclástico masivo de la formación, en transición con la formación suprayacente Cañadón Asfalto, en unos 180,33±0,07 Ma (Pol *et al.*, 2020). Esta última datación para los niveles superiores de la Formación Lonco Trapial confirma la relación de su pico de actividad volcánica con la gran provincia ígnea de Karoo-Ferrar, indicando que podrían estar relacionadas a un evento volcánico masivo en el hemisferio sur de Gondwana (Pol *et al.*, 2020). La provincia de Karoo-Ferrar se ha considerado como la detonante inicial de las principales perturbaciones del ciclo del carbono (Burges *et al.*, 2015; Ruesbam *et al.*, 2020), el calentamiento global y el aumento del CO₂ atmosférico (Ruesbam *et al.*, 2020) registrados en conjunto con un

evento de extinción masiva marina asociada al evento anóxico oceánico del Toarciano temprano (T-OAE, por sus siglas en inglés; Burges *et al.*, 2015; Hesselbo *et al.*, 2000).

Suprayacente a la Formación Lonco Trapial, se encuentran los depósitos de la Formación Cañadón Asfalto (Stipanovic *et al.*, 1968; Figura 2.1). Esta formación (Stipanovic *et al.*, 1968) forma parte de los depósitos jurásicos tempranos de la cuenca del mismo nombre. Estos depósitos se intercalan en la base con los depósitos basálticos de la Formación Lonco Trapial, por lo que Nullo (1983) propuso incluirlos dentro de esta formación. Luego algunos autores (e.g. Figari, 2005; Cabaleri *et al.*, 2010) separaron a la Formación Cañadón Asfalto en dos secciones, una inferior (“Las Chacritas”) y una superior (parcialmente equivalente a la Formación Cañadón Calcáreo o “Estratos de Almada”). Estas dos secciones fueron luego reconocidas como dos miembros distintivos de la formación (Silva Nieto *et al.*, 2003; Cúneo *et al.*, 2013; Figari *et al.*, 2015), lo cual se adopta en el presente trabajo. En el área de Cerro Cóndor la transición con la Formación Lonco Trapial está marcada por varios flujos basálticos intercalados con estratos lacustres, dándole a la formación un espesor total de alrededor de 600 metros en esta zona (Figari *et al.*, 2015). Por encima la Formación Cañadón Asfalto está cubierta en suave discordancia angular por la Formación Cañadón Calcáreo (Scasso *et al.*, 2013). La Formación Cañadón Asfalto es una unidad heterogénea con gran desarrollo de fangolitas negras y calizas estromatolíticas lacustres, a veces apoyadas sobre coladas basálticas (Figari *et al.*, 2015). Esta Formación se distingue de la Formación Cañadón Calcáreo por poseer mayor cantidad de rocas carbonáticas, fangolitas oscuras con mayor contenido de materia orgánica, y un alto grado de deformación tectónica (Proserpio, 1987; Volkheimer *et al.*, 2009; Figari *et al.*, 2015). Los depósitos calcáreos presentes en el cañadón Las Chacritas se interpretan como un resultado de las variaciones en el nivel lacustre con períodos de exposición subaérea, desarrollo de prismas de nivel lacustre bajo con fuerte aporte terrígeno, y otros de nivel alto con crecimientos biohermales y depósitos de decantación (Cabaleri y Armella, 1999, 2005; Cabaleri *et al.*, 2005, 2006, 2008; 2010; Cabaleri y Benavente, 2013). Las fangolitas negras también son de origen lacustre y la presencia de varios ciclos de fangolita-arenisca de pocos metros de espesor indica ciclos de contracción y expansión del lago. A su vez existen delgadas capas de tobas producto de la caída de cenizas dentro del lago, así como también escasos flujos piroclásticos y coladas basálticas (Figari *et al.*, 2015). Estas fangolitas negras de gran contenido orgánico pueden correlacionarse con fangolitas negras del Toarciano de todo el planeta, formadas en

mares anóxicos durante un período cálido global, posiblemente debido a la composición atmosférica posterior a las grandes erupciones basálticas de Karoo-Ferrar y la liberación de metano (Hesselbo *et al.*, 2007; Suan *et al.*, 2008; Bodin *et al.*, 2010). A su vez, la gran cantidad de materia orgánica en los sedimentos de la Formación Cañadón Asfalto estaría generada por la profusión de vegetación en los márgenes de los sistemas lacustres, y la gran composición de algas de los mismos (Figari *et al.*, 2015).

Tanto las características sedimentológicas como la biota de la Formación Cañadón Asfalto (ver abajo) sugieren que ésta se generó bajo un clima cálido, estacionalmente húmedo en la sección inferior, y más seco hacia la parte superior (Volkheimer *et al.*, 2008). Tradicionalmente la Formación Cañadón Asfalto ha sido asignada al Jurásico Medio-Tardío (Calloviano+- Oxfordiano) en base a invertebrados fósiles de agua dulce (Tasch y Volkheimer, 1970) y plantas (Frenguelli, 1949). Dataciones posteriores con K-Ar (Salani, 2007) sobre una roca basáltica en la base de la Formación arrojaron una edad aaleniana+- bajociana (170,9+- 4,4 Ma). Nuevas dataciones de U-Pb realizadas por Cúneo *et al.* (2013) en circones obtenidos de tobas entre los dos flujos de basalto en la base de la Formación arrojaron una edad toarciana temprana-media (178,76+-0,092 Ma), pero recientemente nuevos análisis dieron una edad más precisa, de 179,17 +- 0,12Ma para el inicio de la depositación de la Formación Cañadón Asfalto (Pol *et al.*, 2020). Esta última medición fue realizada en la localidad de Cañadón Bagual, ubicada en la base de la formación (ver abajo). La edad máxima de depositación de esta formación ha sido datada en unos 176,15 +- 0,12 Ma (Aaleniano-Bajociano; Cúneo *et al.*, 2013), pero una nueva datación en los niveles superiores ha arrojado unos 178,07+- 0,21 Ma, lo que acota el intervalo fosilífero de ésta al Toarciano (Pol *et al.*, 2020).

La última secuencia Jurásica de la Cuenca Cañadón Asfalto está representada por la Formación Cañadón Calcáreo (Figura 2.1), la cual se compone de areniscas rojizas, conglomerados gruesos y pelitas con algunas intercalaciones de tobas acumulados en ambientes fluviales y lacustres (Proserpio, 1987; Rauhut, 2006; Figari *et al.*, 2015). Las últimas dataciones sugieren que posee una edad jurásica tardía (Oxfordiano-Kimmeridgiano o posiblemente Tithoniano Temprano; Cúneo *et al.*, 2013). Esta Formación cubre a la Formación Cañadón Asfalto y Lonco Trapial en suave discordancia angular (Figari, 2005), y se encuentra separada del suprayacente Grupo Chubut por una marcada discordancia angular (Figari *et al.*, 2015).

Las siguientes secuencias sedimentarias para la Cuenca Cañadón Asfalto comprenden sedimentos cretácicos de canales fluviales, llanuras de inundación y

depósitos tobáceos correspondientes a las Formaciones Los Adobes (Tasch y Volkheimer, 1970) y Cerro Barcino (Nakayama, 1973) que conforman el Grupo Chubut (Lesta, 1968; Codignotto *et al.*, 1978), y depósitos marinos y litorales de las formaciones Paso del Sapo, La Colonia y Lefipán (Lesta y Ferello, 1972; Figura 2.1). Estas secuencias estratigráficas cretácicas representan un período comprendido entre el Aptiano y Cenomaniano (Grupo Chubut) y Campaniano-Maastrichtiano para las Formaciones Paso del Sapo, La Colonia y Lefipán. Por otro lado, las secuencias cenozoicas, compuestas principalmente por depósitos volcánicos y volcánicoclásticos (Tuner, 1983; Ardolino *et al.*, 1999; Ranalli *et al.*, 2011), abarcan el lapso Eoceno-Mioceno inferior (Figari *et al.*, 2015). La descripción de estas secuencias cenozoicas no está contemplada dentro de los objetivos de la presente tesis.

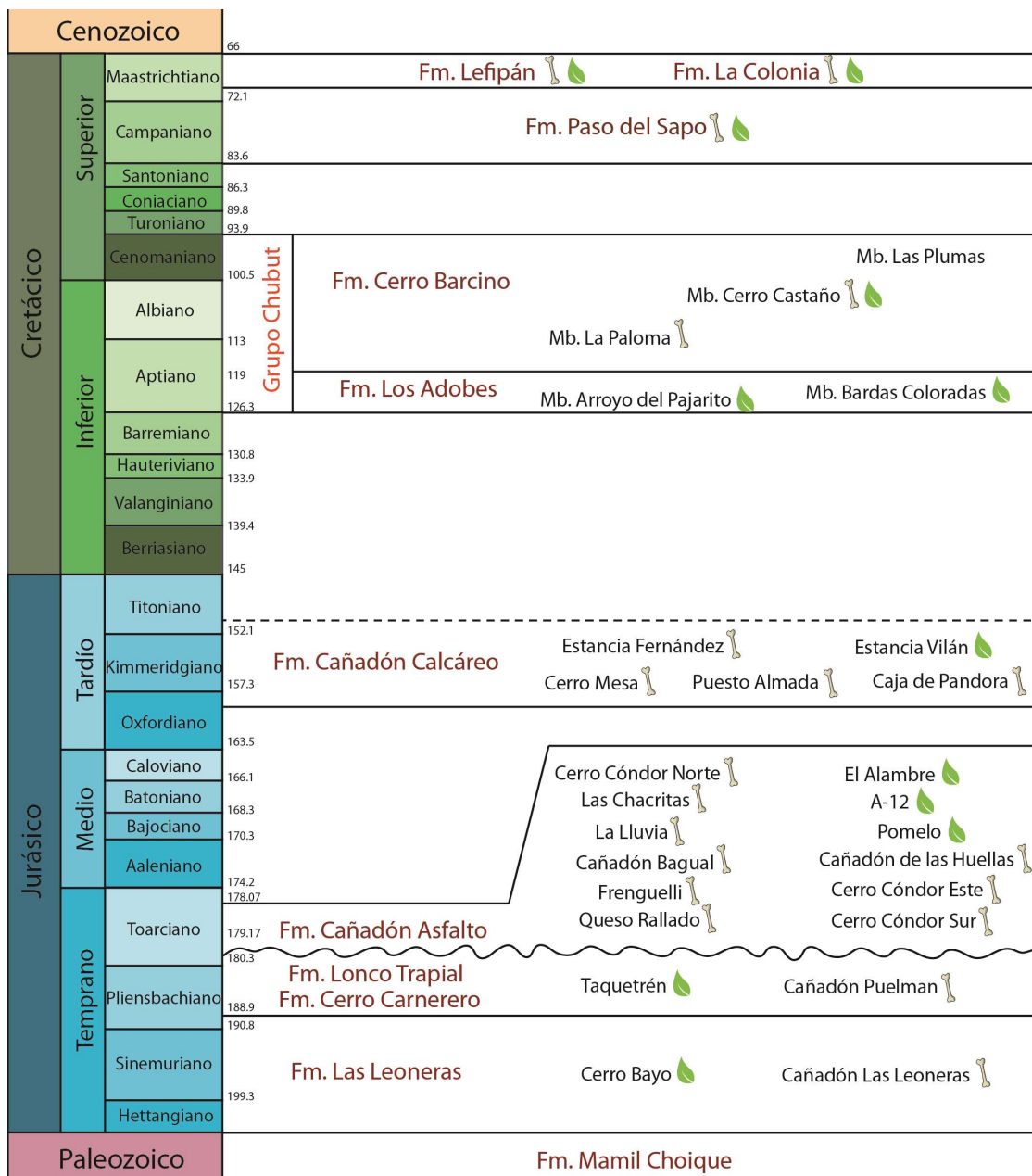


Figura 2.1. Estratigrafía general de la Cuenca Cañadón Asfalto de Chubut y sus localidades representativas.

2.3 Registro paleontológico de la Cuenca Cañadón Asfalto

La Cuenca Cañadón Asfalto posee un importante registro fósil, siendo éste el más diverso y conocido para el Jurásico de Gondwana (Figari *et al.*, 2015). En casi todas sus secuencias sedimentarias existen numerosos registros fósiles de flora y fauna desde el Jurásico Temprano hasta el Cenozoico, lo cual le dan una relevancia mundial. Las localidades fosilíferas son numerosas, de las cuales surgieron abundantes especies

tanto animales como vegetales que enriquecen notablemente el registro paleontológico global, y principalmente el acotado registro para el Jurásico poco representado mundialmente. Además de las abundantes localidades con registro de flora, existen varias con dinosaurios tanto terópodos como sauropodomorfos, los cuales serán tratados aquí.

El registro más antiguo proviene de la Formación Las Leoneras, donde se halló al sauropodomorfo basal *Leoneosaurus taquetrensis* Pol *et al.* 2011, el cual se caracteriza por poseer un sacro con cuatro vertebras, una condición derivada para un no Sauropoda, indicando un estadio temprano de esta característica en un animal de pequeño tamaño (Pol *et al.*, 2011). Este pertenece a los niveles por debajo de las rocas volcánicas de Lonco Trapial, y es asignado a una edad Pliensbachiana temprana (Figura 2.2; Cúneo *et al.*, 2013). Estudios de la flora en el área de Cerro Bayo, sugieren la presencia de bosques frondosos y cerrados de coníferas con un sotobosque de helechos y pteridospermas, lo que indicaría un clima cálido y húmedo para este período (Escapa *et al.*, 2008a, 2010, 2012, 2014; Elgorriaga *et al.*, 2015). Este clima sería similar al presente durante el período de depositación de los sedimentos de la Formación suprayacente Lonco Trapial, donde estudios en la localidad plantífera de Taquetrén han dado como resultado la presencia de coníferas, helechos, caytoniales, cicadas y esfenófilas (Bonetti, 1964; Herbst y Anzotegui, 1968; Escapa *et al.*, 2008b), también presentes en otras localidades del Jurásico Inferior de Argentina y Antártida (Escapa *et al.*, 2008a). Por su parte en la Formación Cerro Carnerero, cuyos afloramientos se encuentran a unos 80 km al sur de los afloramientos jurásicos de la localidad de Cerro Cóndor (ver abajo), se hallaron los restos del saurópodo *Amygdalodon patagonicus* Cabrera 1947. Este taxón fue el primer dinosaurio en ser descrito para el Jurásico de América del Sur (Cabrera, 1947), y los últimos análisis filogenéticos lo ubican como un saurópodo Gravisauria basal, cercano al origen de Eusauropoda (Rauhut, 2003a; Carballido y Pol, 2010; Pol *et al.*, 2020).

El registro de tetrápodos continentales del Jurásico más importante de América del Sur se encuentra en la Formación Cañadón Asfalto, de los cuales, los saurópodos serán tratados en la siguiente sección (ver abajo). En la localidad de Queso Rallado, perteneciente a los estratos más bajos de esta formación (Rougier *et al.*, 2007), es decir aquellos en transición con la subyacente Formación Lonco Trapial, se han descrito numerosos microvertebrados (Cúneo *et al.*, 2013). Dentro de estos existen los mamíferos sudamericanos más antiguos como *Asfaltomylos patagonicus* Rauhut *et al.*

2002, *Henosferos molus* Rougier *et al.* 2007a, *Argentonocodon fariasorum* Rougier *et al.* 2007b, y *Condorodon spanios* Gaetano y Rougier 2012. De esta localidad también surgieron otros vertebrados como el esfenodonte *Sphenocondor gracilis* Apestegui *et al.* 2012, la tortuga *Condorchelys antiqua* Sterli 2008, y el ornitisquio *Manidens condorensis* Pol *et al.* 2011. Este ornitisquio se halló en las localidades de Queso Rallado y sitio Frenguelli, y representa el único dinosaurio de tamaño reducido para la Formación Cañadón Asfalto. De una zona cercana a la localidad Cañadón Bagual (donde se halló a *Bagualia*) y niveles estratigráficamente cercanos a ésta (Toarciano), surgieron los restos craneanos y pos craneanos del anfibio *Notobatrachus reigi* Báez y Nicoli 2008. Por su parte, en la localidad La Lluvia, que es asignada entre el Jurásico Temprano y Medio (Cúneo *et al.*, 2013), se hallaron los restos del pterosaurio *Allkaruen koi* Codorníu *et al.* 2016, el cual revela la aparición temprana de ciertas características neuroanatómicas del grupo de los pterodáctilos (Codorníu *et al.*, 2016).

Dentro del grupo de los dinosaurios terópodos se han nominado cuatro especies en esta formación. Estas provienen de los estratos de la sección superior de la Formación Cañadón Asfalto, aquellos por encima de los flujos basálticos basales de la misma, actualmente considerados pertenecientes al Jurásico Temprano (Toarciano; Pol *et al.*, 2020). De esta sección proviene el abelisáurido *Eoabelisaurus mefi* Pol y Rauhut 2012, el cual representa el único registro de Ceratosauria para el Jurásico de América del Sur, y el abelisáurido más antiguo. De la localidad de Cerro Cóndor Sur (donde también se hallaron varios restos de saurópodos; ver abajo) y Las Chacritas, provienen los tetanuros *Piatnitzkysaurus floresi* Bonaparte 1979 y *Condorraptor currumili* Rauhut 2005, respectivamente, los cuales representan las formas más antiguas de la radiación inicial de los Tetanurae. Al noreste de la aldea de Cerro Cóndor, en sedimentos lacustres de la formación Cañadón Asfalto (Toarciano) se hallaron los restos del tetanuro *Asfaltovenator vialidadi* Rauhut y Pol 2019, los cuales comprenden un esqueleto bastante completo de lo que se considera una de las formas más tempranas del clado Allosauroidea. Cabe destacar que durante una campaña realizada a principios del año 2021, se hallaron restos de un dinosaurio terópodo de gran tamaño en cercanías de la localidad Las Chacritas de donde surgió el terópodo *Condorraptor*, los cuales aún no se han extraído en su totalidad (ver abajo). La flora de la sección de donde surgen estos terópodos está compuesta por maderas permineralizadas, e impresiones de plantas de las localidades como Pomelo, A-12 y El Alambre (Cúneo *et al.*, 2013; Bodnar *et al.*, 2013). Los restos representan coníferas de la familia Araucariaceae y Cupressaceae,

helechos con semillas, equisetales y cícadas, además de un diverso registro palinomorfo (Volkheimer *et al.*, 2008; Olivera *et al.*, 2012; Cúneo *et al.*, 2013; Olivera *et al.*, 2015).

El registro fosilífero para el Jurásico Tardío está representado en la Formación Cañadón Calcáreo, cuya sección tipo denominada Puesto El Quemado fue datada en unos 174.4 Ma (límite Oxfordiano-Kimmeridgiano, Cúneo *et al.*, 2013). Esta Formación contiene los niveles de peces denominados fauna de Almada (López-Arbarello *et al.*, 2008) en las secciones lacustres inferior-media (Oxfordiano; Cúneo *et al.*, 2013). En ella se ha descrito una abundante fauna de peces incluidos el coccolepido *Condorlepis groeberi* (Bordas, 1943; López-Arbarello *et al.*, 2013) y el teleósteo basal *Luisiella feruglioi* (Bordas, 1943; Bocchino, 1967; Sferco *et al.*, 2015). También de la localidad Puesto Almada proviene el crocodyliforme *Almadasuchus figarii* Pol *et al.* 2013, quien representa la supervivencia de los linajes de Crocodylimorpha hacia el Jurásico Tardío.

El registro de sauropodomorfos de esta formación está dado por dos especies de neosaurópodos. Uno de ellos es el camarasauomorfo *Tehuelchesaurus benitezii* Rich *et al.* 1999, el cual fue hallado en la localidad Estancia Fernández, cuyos niveles se corresponden a la sección media de la Formación Cañadón Calcáreo asignados al Oxfordiano-Tithoniano (Figura 2.2; Rich *et al.*, 1999; Carballido *et al.*, 2011). Por encima de este nivel, en la sección alta de la Formación Cañadón Calcáreo (Kimmeridgiano o Titoniano; Cúneo *et al.*, 2013) se encuentra el dicraeosaurio *Brachytrachelopan mesai* Rauhut *et al.* 2005 (Figura 2.2). Este taxón fue hallado en la localidad de Cerro Mesa, caracterizado principalmente por un cuello relativamente corto respecto a sus parientes cercanos y con espinas neurales inclinadas anteriormente (Rauhut *et al.*, 2005). Además de estas dos especies de saurópodos, se han hallado otros restos que incluyen un brachiosáurido no identificado (Rauhut, 2006) y un diplodócido (Rauhut *et al.*, 2015).

El registro de terópodos para esta formación está representado por *Pandoravenator fernandezorum* Rauhut y Pol 2017, el cual proviene de la localidad Caja de Pandora (Oxfordiano-Titoniano), y hasta el momento es considerado el primer terópodo conocido para el Jurásico Tardío de Argentina. Recientemente se ha reportado el hallazgo de un húmero de estegosaurio en esta formación, el cual representa el primer registro de estos ornitisquios en el Jurásico Superior de América del Sur (Rauhut *et al.*, 2021). El registro faunístico para esta etapa se completa con la presencia de abundante fauna de conchóstracos, ostrácodos, gastrópodos e insectos (Volkheimer *et al.*, 2009; Gallego *et al.*, 2011). Por su parte la flora está representada por compresiones de

equisetales, helechos y pteridospermas (Rich *et al.*, 1999; Escapa, 2009), como así también compresiones y permineralizaciones de coníferas de las familias Araucariaceae y Cheirolepidiaceae de la localidad Estancia Vilán (Escapa *et al.*, 2013).

El registro paleontológico cretácico de la cuenca está representado por el Grupo Chubut, compuesto por las Formaciones Los Adobes y Cerro Barcino, y los depósitos marinos y litorales de las formaciones Paso del Sapo, La Colonia y Lefipán (Lesta y Ferello, 1972; Figari *et al.*, 2015; Clyde *et al.*, 2021). La Formación Los Adobes fue originalmente descrita por Proserpio (1987), quien describió dos miembros para ésta, el inferior llamado Arroyo del Pajarito, y el superior Bardas Coloradas. Esta formación está compuesta por sedimentos fluviales de alta y baja energía, que a su vez son cubiertos por rocas piroclásticas de la Formación suprayacente Cerro Barcino (Codignotto *et al.*, 1978). Datos radiométricos actuales realizados en el miembro Arroyo del Pajarito indican que la Formación los Adobes es más vieja que 119 Ma, por lo tanto sería de edad Aptiano Temprano o más antigua (Krause *et al.*, 2020). De Los Adobes provienen registros florísticos como palinomorfos y maderas del Arroyo del Pajarito (Marveggio y Llorens, 2013; Vera *et al.*, 2020), y maderas de coníferas provenientes de Bardas Coloradas (Brea *et al.*, 2016). Por su parte la Formación Cerro Barcino es una sucesión de depósitos fluviales, aluviales y lacustres con frecuentes intercalaciones piroclásticas (Chebli *et al.*, 1976; Figari *et al.*, 2015), y contiene tres miembros, La Paloma, Cerro Castaño y Las Plumas. Esta formación recientemente ha sido asignada al Aptiano-Cenomaniano (Krause *et al.*, 2020). La mayor parte de los vertebrados tetrápodos de esta formación provienen de los miembros La Paloma y la base de Cerro Castaño, quedando comprendida entre el Aptiano-Albiano. Entre estos vertebrados se encuentra el crocodyliforme *Barcinosuchus gradilis* Leardi y Pol, 2009, proveniente de la base del miembro Cerro Castaño, y representante más antiguo de Peirosauridae en América del Sur (Leardi y Pol, 2009). De la base del mismo miembro proviene el esfenodonte *Priosphenodon minimus* Apestegui y Carballido, 2014, el cual es el registro más austral de su grupo. Del miembro La Paloma provienen las tortugas *Chubutemys copelloi* Gaffney *et al.*, 2007 y *Prochelidella cerrobarcinae* de la Fuente *et al.*, 2011, los cuales son los representantes más antiguos del grupo Meiolaniformes y Panchelidae respectivamente. El registro de dinosaurios cretácicos comprende tanto terópodos como saurópodos. Dentro de los Theropoda se encuentra el ceratosaurio *Genyodectessus* Woodward 1901, el cual fue el primer dinosaurio descrito para el Grupo Chubut y primer terópodo de Sudamérica, y proviene del miembro Cerro

Castaño (Rauhut, 2004). El otro terópodo del mismo miembro que el anterior es el tetanuro de gran tamaño *Tyrannotitan chubutensis* Novas *et al.*, 2005, el cual representa el taxon más antiguo de Carcharodontosaurinae. Dentro del grupo de saurópodos, existen dos especies nominadas para la Formación Cerro Barcino. El primero descrito fué *Chubutisaurus insignis*, el cual representa uno de los pocos titanosauriformes basales de América del Sur (Carballido *et al.*, 2011). El otro saurópodo es el titanosaurio *Patagotitan mayorum*, considerado hasta el momento el dinosaurio más grande que haya existido (Carballido *et al.*, 2017b). El registro paleontológico de Cerro Barcino del Grupo Chubut se completa con la presencia de grandes troncos petrificados, ostrácodos y carófitas (Musacchio y Chebli, 1975; Nunes *et al.*, 2018, 2019) y palinoflora (Codignotto *et al.*, 1978).

Por último, las formaciones Paso del Sapo, Lefipán y La Colonia están constituidas por depósitos estuarinos y marinos litorales del Campaniano-Paleoceno con amplia distribución en la provincia de Chubut (Figari *et al.*, 2015; Clyde *et al.*, 2021). En estas formaciones existe abundante registro paleobotánico y palinológico (Barreda *et al.*, 2012; Clyde *et al.*, 2021), así como también la presencia de moluscos (Medina *et al.*, 1990; Medina y Olivero, 1994; Scasso *et al.*, 2012), y vertebrados como plesiosaurios (Gasparini *et al.*, 2003), peces, tortugas y restos de hadrosáuridos (Apesteguía *et al.*, 2012).

2.4 Los saurópodos de la Formación Cañadón Asfalto

Como se describió anteriormente, el sauropodomorfo basal del Jurásico Temprano *Leonerasaurus* es el representante más antiguo de Sauropodomorpha dentro de la Cuenca Cañadón Asfalto, y pertenece a la Formación Las Leoneras (Pol *et al.*, 2011). Este sauropodomorfo se halló en el Cañadón Las Leoneras, ubicado aproximadamente a 80 km al noroeste de la aldea de Cerro Cóndor, al sudoeste de la Sierra de Taquetrén, muy alejado de los sedimentos de las demás localidades con restos de saurópodos. Por su parte en la Formación Cerro Carnerero, cuyos afloramientos se encuentran a unos 80 km al sur de los afloramientos jurásicos de la localidad de Cerro Cóndor, se hallaron los restos del saurópodo *Amygdalodon patagonicus* Cabrera 1947.

El resto de los sauropodomorfos del Jurásico Temprano provienen de la Formación Cañadón Asfalto, la cual posee un abundante registro fosilífero que comprende tanto

flora como fauna. Dentro del grupo de los dinosaurios, además de la presencia del ornitisquio *Manidens*, y varios terópodos (*e.g.*, *Asfaltovenator*, *Condorraptor*), se han hallado varios restos de saurópodos. Todos provienen de la zona lindante a la aldea escolar de Cerro Cóndor, Chubut, por lo que la posición de las localidades con saurópodos serán indicadas en referencia a ésta (Figura 2.3). Recientemente se ha reportado un diente de sauropodomorfo basal proveniente de la localidad de Queso Rallado, el cual indica que la diversidad de la formación es mayor de lo que se cree (Becerra *et al.*, 2017).

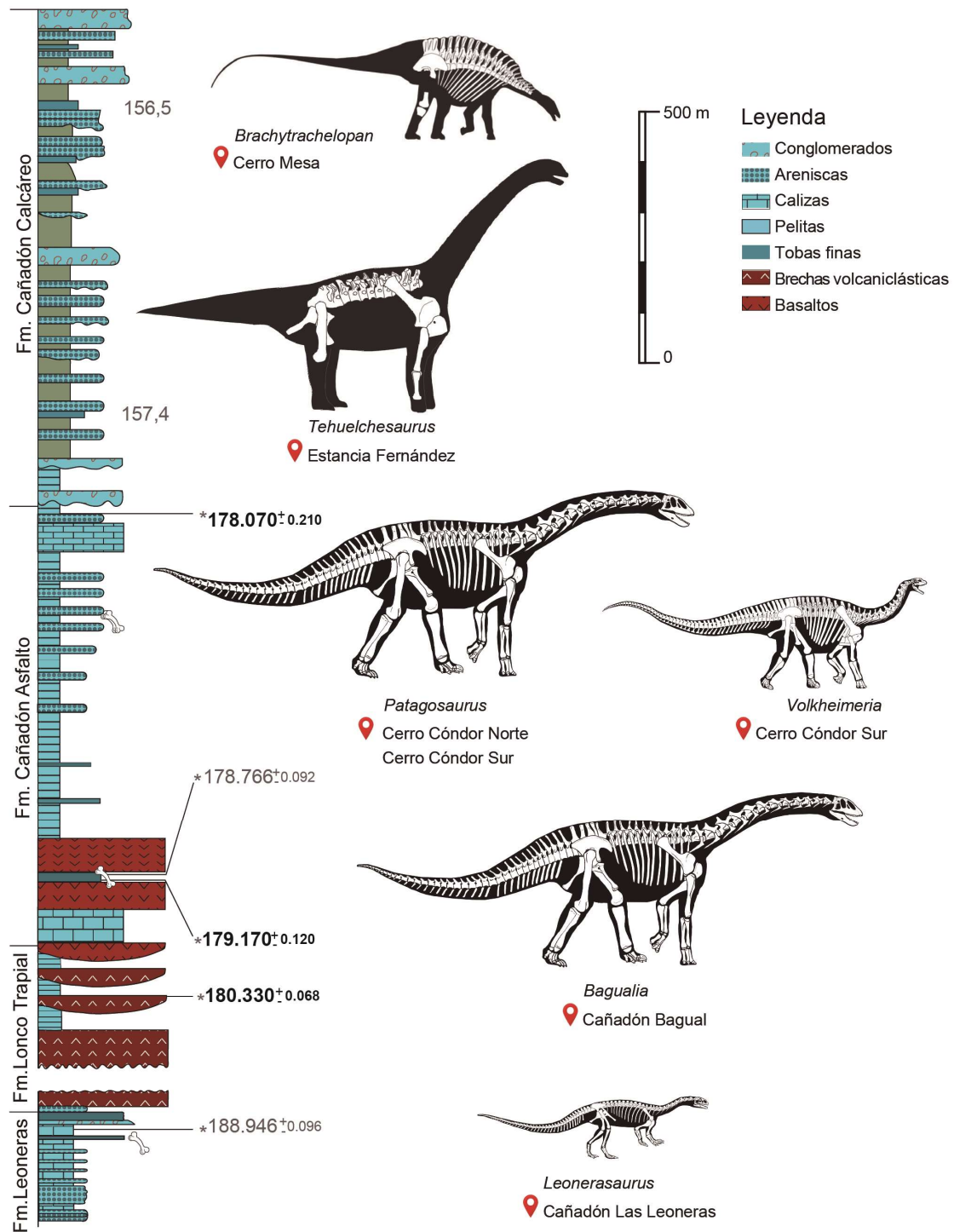


Figura 2.2. Columna estratigráfica de la Cuenca Cañadón Asfalto mostrando las dataciones radioisotópicas (nuevas dataciones en fuente negrita) y su registro de sauropodomorfos Jurásicos.

Sin duda las localidades más conocidas del área de Cerro Cóndor son aquellas descubiertas por el Dr. Bonaparte entre los años 1978 y 1980, de las cuales surgieron los

taxones *Patagosaurus fariasi* Bonaparte 1979 y *Volkheimeria chubutensis* Bonaparte, 1979. La primera localidad se encuentra a unos 2 km en línea recta al norte de Cerro Cóndor, por lo que fue bautizada como Cerro Cóndor Norte (Figura 2.3). De este depósito *bonebed* surgieron los restos incompletos y desarticulados de dos ejemplares adultos y tres juveniles de *Patagosaurus*, por lo que es considerada una acumulación de tipo monoespecífica (Bonaparte, 1986; Coria, 1994). La segunda localidad fue llamada Cerro Cóndor Sur (ya que se encuentra al sur de la localidad anterior) y se ubica a 1 km en línea recta en dirección noroeste de Cerro Cóndor (Figura 2.3). Este sitio es el mayor depósito *bonebed* descubierto por Bonaparte y de él surgieron más restos de *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986; Rauhut, 2003a), el saurópodo *Volkheimeria* (Bonaparte, 1979, 1986), y el terópodo *Piatnitzkysaurus* (Bonaparte, 1979), por lo que se lo considera como el sitio de mayor contenido fosilífero para el Jurásico de Sudamérica (Holwerda *et al.*, 2015). Además de estos taxones, existen restos dentro de esta acumulación que según Rauhut (2003a), en base a la morfología de dientes y restos post craneales, no pertenecerían a *Patagosaurus*, sino a otro taxón aún no nominado, lo cual es soportado en base a nuevos estudios sobre los dientes de estos especímenes (Holwerda *et al.*, 2015). Los sedimentos de estas dos localidades pertenecen a facies lacustres, pero con predominancia de depósitos fluviales (Rauhut, 2003a). Estos depósitos pertenecen a las secciones superiores de la Formación Cañadón Asfalto y han sido recientemente datados en unos 178,07±0,21 Ma (Pol *et al.*, 2020; Figura 2.3).

Entre los años 2007 y 2009 se realizaron varias campañas de prospección y extracción de fósiles en el área de Cerro Cóndor, y precisamente de la localidad de Cañadón Bagual. De esta localidad se extrajeron los restos del saurópodo que han sido estudiados en la presente tesis y se han asignado a una nueva especie llamada *Bagualia alba* Pol *et al.* 2020. La localidad de Cañadón Bagual de la cual se extrajeron los restos de *Bagualia* se ubica a unos 4,3 km en línea recta al suroeste de Cerro Cóndor (Figura 2.3). La extracción de estos materiales fue realizada por el MEF durante los años 2007 y 2009. En esta localidad, además de los restos de *Bagualia*, se han encontrado restos de coníferas de las familias Araucariaceae y Cupressaceae, éstas últimas representadas por brotes, semillas y conos de polen (Escapa, 2009). También se hallaron restos de tortugas y numerosos dientes de al menos cuatro taxones de terópodos (Ezcurra y Pol, 2009). Más de 200 restos del saurópodo bajo estudio, entre los que se encuentran craneales, axiales y apendiculares, fueron recuperados de la localidad Cañadón Bagual (ver Capítulo 3), y aún existen varios por preparar en el laboratorio del MEF, y en la

localidad por extraer. La acumulación de restos es de tipo *bonebed* (Rogers *et al.*, 2007) y en ella yacen al menos tres individuos de gran tamaño en base al número de elementos repetidos. Los restos acumulados se encontraban superpuestos y mezclados en una matriz pelítica de color gris oscuro con abundante carga de materia orgánica. A su vez los fósiles habían experimentado una gran deformación producto de fuerzas compresivas elásticas en diferentes direcciones, es por esto que se han encontrado, por ejemplo, restos comprimidos lateromedialmente, dorsoventralmente, anteroposteriormente, e incluso en sus variantes oblicuas. Si bien la tafonomía del lugar resulta interesante de estudiar, no es objetivo de la presente tesis. La localidad de Cañadón Bagual pertenece a los niveles inferiores de la Formación Cañadón Asfalto, justo entre las dos coladas basálticas en la base de la misma, y ha sido datada en unos $179,17 \pm 0,12$ Ma (Pol *et al.*, 2020; Figura 2.2).

Recientemente, durante el año 2018, como parte de los trabajos de campo realizados en el transcurso de mi doctorado, se ha descubierto una nueva localidad llamada como Cerro Cóndor Este, la cual posee numerosos restos de saurópodos, y se ubica unos 2 km en línea recta al este de Cerro Cóndor (Figura 2.3). Debido a la gran concentración de huesos en un área de alrededor de 50 metros cuadrados, es probable que se trate de un nuevo depósito de tipo *bonebed*, contabilizando entonces la existencia de cuatro depósitos de este tipo en el área de Cerro Cóndor. Aún no se ha realizado un estudio en detalle para datar el nivel de huesos de esta localidad, pero según observaciones preliminares se correspondería a secciones medias de la Formación Cañadón Asfalto, es decir, por encima de la localidad de Cañadón Bagual y por debajo de Cerro Cóndor Sur y Norte. De esta localidad se ha podido extraer un resto craneano correspondiente a un premaxilar izquierdo de saurópodo, el cual ha sido recientemente estudiado (ver Capítulo 6). El resto de materiales axilares y apendiculares descubiertos aún no han sido retirados del lugar.

Por último, durante el año 2020, también dentro de una de las campañas previstas en el marco de esta tesis, se halló una nueva localidad fosilífera ubicada a unos 1,8 km en línea recta al oeste de Cerro Cóndor (Figura 2.3). Esta localidad ha sido llamada Cañadón de las Huellas debido al gran número de huellas de saurópodo, y probablemente terópodo, expuestas como moldes en negativo sobre una de las paredes del cañadón. Durante una campaña en el año 2021 se han extraído restos tanto de saurópodo como terópodo de esta localidad, quedando aún numerosos materiales por extraer. Esta localidad se diferencia de las demás debido a que gran parte de los restos

se encuentran articulados y podrían representar al menos a un saurópodo y un terópodo de gran tamaño. De todas formas aún se requieren nuevas campañas de extracción en el lugar para determinar el contenido de ejemplares de la misma.

Todas estas localidades fosilíferas nombradas anteriormente sin duda demuestran que la zona de Cerro Cóndor es un área de importante contenido paleontológico. Cada año que se realizan campañas de prospección en el área resultan en el hallazgo de nuevos materiales fósiles o localidades que prometen ser de gran interés, lo que incrementa el registro paleontológico de la Formación Cañadón Asfalto, formación que es de gran importancia a nivel mundial debido a que representa uno de los pocos lugares en el mundo donde sedimentos del Jurásico Temprano aportan una gran variedad de flora y fauna.

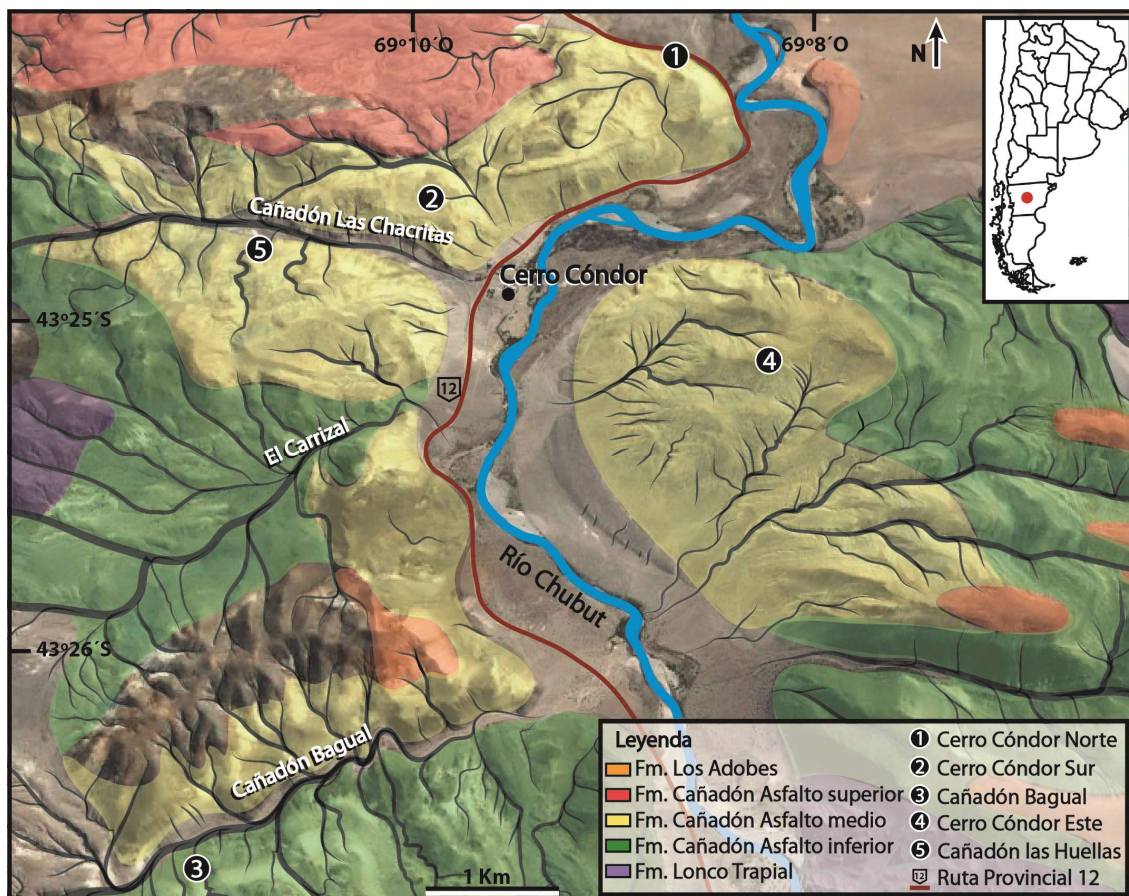


Figura 2.3. Área de Cerro Cóndor, Chubut, indicando las localidades con saurópodos en la Formación Cañadón Asfalto. Distribución de las formaciones tomada de Figari et al. (2015).

CAPÍTULO 3:

DESCRIPCIÓN OSTEOLÓGICA DE *BAGUALIA ALBA*

3.1. Introducción

Los restos de saurópodo provenientes de la localidad de Cañadón Bagual han sido estudiados en detalle en la presente tesis, y parte de los resultados preliminares de la misma han podido erigir una nueva especie nominada *Bagualia alba* Pol *et al.* 2020. Este taxón ha sido descrito en base a los materiales procedentes de la sección inferior de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Temprano: Toarciano; Cúneo *et al.*, 2013; Pol *et al.*, 2020). Como se describió anteriormente (Capítulo 1) la localidad Cañadón Bagual consiste en un depósito de tipo *bonebed* donde la mayoría de los restos se encontraban desarticulados, y algunos pocos articulados, entre ellos el material tipo MPEF-PV 3301. Un total de más de 200 huesos tanto craneales, axiales y apendiculares (Figura 3.1) han sido preparados e ingresados a la colección del MEF. El mayor número de elementos repetidos se da en la zona caudal. Por ejemplo, el espécimen MPEF-PV 11011 comprende, dentro de otros restos, una serie caudal desde la primera hasta la décima vértebra (ver abajo), mientras que existen varias vértebras caudales que representan la misma región caudal. Sin embargo, teniendo en cuenta la similitud morfológica y los cambios seriales transicionales entre elementos axiales, resulta imposible asegurar la duplicación de elementos de una misma posición axial. Por lo tanto, a pesar que el número de ejemplares representados por las vértebras caudales podría ser alto, no se puede establecer un número mínimo de especímenes de esta u otras muestras axiales. La zona que puede dar un número mínimo de especímenes es la apendicular, donde dentro de numerosos elementos repetidos, la presencia de tres húmeros derechos y tres escápulas derechas indica que al menos existen tres especímenes en la acumulación fosilífera. Aun así, teniendo en cuenta la cantidad de elementos caudales repetidos, la presencia de material no preparado, y la presencia de restos no excavados en la localidad tipo de *Bagualia*, se considera probable que el número de ejemplares en la excavación sea aún mayor.

En el presente capítulo se realiza una descripción y comparación osteológica exhaustiva de todos los elementos hallados en la localidad de Cañadón Bagual con otros taxones de Sauropodomorpha.

3.2. Paleontología Sistemática

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1887

Sauropoda Marsh, 1878

Eusauropoda Upchurch, 1995

Bagualia alba Pol *et al.*, 2020

3.3. Materiales y Métodos

Los restos de *Bagualia* fueron recuperados por personal del Museo Paleontológico Egidio Feruglio en la localidad Cañadón Bagual durante los años 2007 y 2010. La mayor parte del material aquí estudiado fue preparado por personal técnico del MEF, aunque algunos de los elementos debieron ser re-preparados, sobre todo con el fin de observar y evaluar mejor ciertos detalles de la morfología. En los casos en los que debieron realizarse preparaciones extras de vértebras caudales y cervicales, éstas se realizaron en el laboratorio de preparación mecánica del MEF, contando con la asistencia y asesoramiento de técnicos especializados en este tipo de trabajos. Por otra parte, algunos materiales, que no brindan información nueva, no han sido preparados completamente.

Cada elemento fue descrito y comparado con otros taxones, utilizando tanto la bibliografía publicada como la información obtenida en las visitas a colecciones, o fotos proporcionadas por los directores de la investigación (Tabla 3.1). En estas comparaciones se pondrá en énfasis las similitudes y diferencias con otros taxones de la Formación Cañadón Asfalto (*Patagosaurus* y *Volkheimeria*). De estos taxones solamente *Patagosaurus* cuenta con material craneano, restringido a un premaxilar, dentarios, y dientes aislados.

Terminología utilizada. Para la descripción de los materiales utilizamos los términos anterior y posterior para referirnos a las zonas craneal o caudal respectivamente, dorsal o ventral para las superior e inferior respectivamente, y proximal o distal para las zonas cercanas o lejanas del tronco respectivamente. En el caso de los dientes, la orientación y terminología de los mismos sigue la definida por Smith y Dodson (2003). Para mejor observación de las características como el número de denticulos y el grado de rugosidad del esmalte algunos dientes fueron cubiertos con humo de magnesio el cual resalta las ornamentaciones superficiales de los mismos. En la descripción axial las fosas y láminas siguen la nomenclatura propuesta por Wilson (1999) y Wilson et al. (2011). También utilizamos el término pleurocelo (*sensu* Carballido y Sander, 2014) para referirnos a la depresión lateral del centro vertebral con sus márgenes bien definidos, donde el posterior puede estar débilmente marcado.

Índices. En la descripción de los dientes se utilizó el Índice de Delgadez (SI por sus siglas en inglés), calculado como la longitud apicobasal de la corona del diente dividida por su ancho mesiodistal (Upchurch, 1998). Para medir la elongación de las vértebras utilizamos el Índice de Elongación (IE) *sensu* Wedel et al. (2000a), como la longitud anteroposterior del centro, dividida el alto de la cara articular posterior del mismo. En el caso de las vértebras deformadas, con aplastamientos tanto dorsoventrales como lateromediales, utilizamos el promedio del alto y ancho de la cara posterior del centro en la ecuación para calcular así el aIE (*sensu* Chure et al., 2010). En el caso de los elementos apendiculares, utilizamos el Índice de Robustez (IR) *sensu* Wilson y Upchurch (2003), como el promedio del mayor ancho lateromedial proximal, a la mitad de la diáfisis, y distal, dividido la longitud proximodistal del elemento.

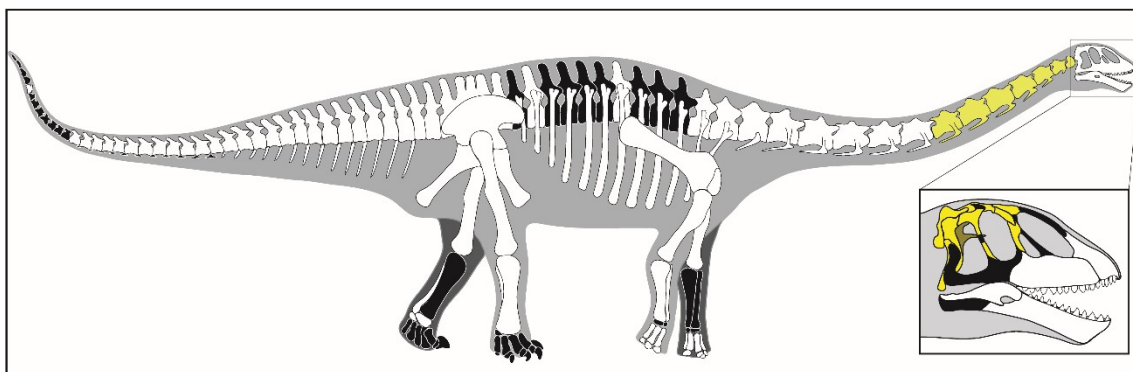


Figura 3.1. Reconstrucción del esqueleto de *Bagualia alba*. Se indican en amarillo el material holotipo, en blanco los elementos referidos, y en negro los faltantes.

Holotipo. MPEF-PV 3301, espécimen que consiste en restos craneanos asociados a una serie cervical articulada desde la primera hasta la séptima vértebra: neurocráneo completo (MPEF-PV 3301/1); cóndilo occipital del neurocráneo “soldado” a la superficie de articulación del cuadrado con el escamoso (MPEF-PV 3301/2); frontales articulados (MPEF-PV 3301/3); cuadrado derecho (MPEF-PV 3301/4); proatlas (MPEF-PV 3301/5); prefrontal izquierdo (MPEF-PV 3301/6); escamoso izquierdo (MPEF-PV 3301/7); parietal izquierdo (MPEF-PV 3301/8); escamoso derecho (MPEF-PV 3301/9); postorbital derecho (MPEF-PV 3301/10); lacrimal izquierdo (MPEF-PV 3301/11); tercera vértebra cervical (MPEF-PV 3301/12); axis (MPEF-PV 3301/13); quinta vértebra cervical (MPEF-PV 3301/14); sexta vértebra cervical (MPEF-PV 3301/15); séptima vértebra cervical (MPEF-PV 3301/16); cuarta vértebra cervical (MPEF-PV 3301/17); naurapófisis del atlas (MPEF-PV 3301/18); varios fragmentos de huesos asociados al atlas (MPEF-PV 3301/19-22).

Material Referido. El material referido consiste en restos tanto craneanos, axiales y apendiculares de varios individuos, algunos articulados, pero la mayoría aislados: dos arcos neurales dorsales, dos iliones, un pubis, fragmentos de las últimas cuatro vértebras sacras, y las primeras diez vértebras caudales (MPEF-PV 11011); dos escapulo-coracoides derechos (MPEF-PV 3385/ 3386); premaxilar izquierdo (MPEF-PV 3305); maxilar izquierdo (MPEF-PV 3304); maxilar izquierdo (MPEF-PV 3341); maxilar derecho (MPEF-PV 3204); nasal derecho (MPEF-PV 3340); cuadrado izquierdo (MPEF-PV3342); ambos dentarios y surangular derecho (MPEF-PV 3202); surangular derecho (MPEF-PV 3339); pterigoide izquierdo (MPEF-PV 11017); y varios dientes aislados (MPEF-PV 3146/ 3174-3176/ 3203/ 3205/ 3207-3209/ 11030-11039/ 11041-11047/ 11050); dos vértebras cervicales medias incompletas (MPEF-PV11040); vértebra cervical media-posterior completa (MPEF-PV 3408); centro vertebral cervical (MPEF-PV 3327); vértebra cervical posterior incompleta (MPEF-PV 3349); vértebra cervical posterior (MPEF-PV 3348); vértebra cervical media incompleta y fragmentos cervicales asociados (MPEF-PV 11048); dos vértebras cervicales posteriores articuladas y parcialmente completas (MPEF-PV 11051); vértebra dorsal anterior (quizás primera o segunda dorsal; MPEF-PV 11023); centro vertebral dorsal (MPEF-PV 11012); centro vertebral dorsal con pequeña porción de arco neural (MPEF-PV 3343); centro vertebral dorsal con porción de arco neural (MPEF-PV 3405); centro vertebral dorsal (MPEF-PV 3403); porción de arco neural de una vértebra dorsal media-posterior asociada a caudal

posterior (MPEF-PV 11027); dos arcos neurales dorsales posteriores pertenecientes (MPEF-PV 11051); vértebra dorsal posterior incompleta (MPEF-PV 11000); Vértebras dorsales adicionales aún en preparación y se encuentran en el bochón (MPEF-PV 11007); numerosos restos de costillas, siendo las más completas MPEF-PV 11052 y 11058; segmento de tres vértebras caudales anteriores articuladas (MPEF-PV11044); segmento de tres vértebras caudales anteriores articuladas (MPEF-PV3316); vértebras caudales anteriores aisladas (MPEF-PV 3314/ 3315/ 3402/ 3406/ 3407/ 3325/ 11026/ 3389/ 3409/ 3300); vértebras caudales medias aisladas (MPEF-PV 3345/ 3346/ 3344/ 3329/ 3324/ 3317-3321/3401/ 3404/ 3326); vértebras caudales posteriores aisladas (MPEF-PV 3330/ 3323/ 3179/ 3328/ 3322/ 11027/ 3331); procesos transversos caudales (MPEF-PV 11001-11005) y arcos hemales aislados (MPEF-PV 11025/ 3351-3359/11008-11010/3390); coracoides derecho (MPEF-PV 11015); coracoides izquierdo (MPEF-PV 3387); escápula derecha (MPEF-PV 3383); dos escápulas izquierdas (MPEF-PV 3382/ 3384); tres húmeros derechos (MPEF-PV 3311/ 3338/ 3381) ; dos húmeros izquierdos (MPEF-PV 3380/ 11020); un radio (MPEF-PV 3313); dos ulnas derechas (MPEF-PV 3379/ 3312); dos metacarpales (MPEF-PV 3332/ 3334); ílion izquierdo (MPEF-PV 3369); dos pubis (MPEF-PV 11019/ 11051); dos isquiones (MPEF-PV3337/ 11016); dos fémures izquierdos (MPEF-PV 3303/ 11024); un fémur derecho (MPEF-PV 3371); dos fragmentos de fémures (MPEF-PV 11021/ 11022); una tibia derecha (MPEF-PV 3374); dos fibulas (MPEF-PV 3376/ 3306); dos astrágalos derechos (MPEF-PV 3307/ 3308); un calcáneo (MPEF-PV 11018); dos metatarsales (MPEF-PV 3333/ 3309); tres falanges no ungueales (MPEF-PV 3335/ 11028/ 11049); dos falanges ungueales (MPEF-PV 3310/ 3410).

3.4. Diagnosis

La diagnosis actualizada de *Bagualia* ha sido recientemente publicada por Gomez *et al.* (2021), donde a la diagnosis presentada por Pol *et al.* (2020) se le añadieron nuevos caracteres resultantes del análisis filogenético presentado (ver Capítulo 4). En base a esta diagnosis, *Bagualia* es un eusaurópodo basal caracterizado por la siguiente combinación de caracteres (autapomorfias indicadas con *, y caracteres resultantes del análisis filogenético se indican con ⁺): proceso en forma de pico en el

extremo anteroventral del premaxilar y anterodorsal del dentario*; margen anterior del premaxilar sin un escalón marcado*; margen orbital del frontal en forma de V con el vértice medialmente orientado, resultando en una reducida contribución del frontal a la órbita*; yugal excluido de la fenestra antorbital por la articulación entre el maxilar y el lacrimal⁺; fenestra supratemporal tan larga anteroposteriormente como ancha lateromedialmente*; facetas proatlantales muy marcadas en los márgenes laterodorsales del foramen magnum*; foramen magnum más alto dorsoventralmente que ancho transversalmente⁺; margen ventral distal cóncavo del proceso cultriforme*; axis con el extremo distal anterior de la espina neural extendido anteriormente como un proceso*; vértebras cervicales medias con lámina accesoria verticalmente orientada debajo de la PCDL*; EPRL presente en vértebras cervicales medias; vértebras cervicales con una lámina accesoria debajo de la EPRL, dentro de la SDF*; vértebras dorsales sin pleurocelos⁺; vértebras dorsales con una lámina prespinal simple⁺; vértebras dorsales medias y posteriores algo comprimidas dorsoventralmente, con una relación alto/ancho entre 0.8 y 1⁺; canal neural de vértebras dorsales posteriores de forma circular⁺; PRDL en las vértebras caudales más anteriores⁺; tubérculo redondeado por encima del proceso transversal en vértebras caudales anteriores y medias⁺; cóndilo radial del húmero no dividido en su superficie anterior⁺; tibia con el cóndilo proximal expandido transversalmente⁺; forámenes pequeños en la base del proceso ascendente del astrágalo⁺.

3.5. Localidad y horizonte

Cañadón Bagual, 5 km al sur de la aldea escolar Cerro Cóndor, provincia de Chubut, Argentina. Los sedimentos donde se encontraron los restos de *Bagualia* se corresponden a la sección inferior de la Formación Cañadón Asfalto, y fueron datados con precisión en unos 179.12±0.24 Ma. (Jurásico Inferior; Toarciano).



Figura 3.2. Vista general de la excavación, en sus comienzos, en la localidad de Cañadón Bagual (año 2008).

3.6. Descripción

3.6.1. Elementos craneales

Alrededor de veinte elementos craneales han sido recuperados de la localidad Cañadón Bagual, de los cuales la mitad pertenecen al material tipo. Éste representa la zona posterior del cráneo, mientras que el material craneano referido principalmente se compone de los elementos rostrales y mandibulares. Siendo que los materiales craneales no estaban claramente asociados, y dentro de la excavación se hallaron restos de al menos dos cráneos, los elementos más rostrales no pueden ser asociados inequívocamente al holotipo.

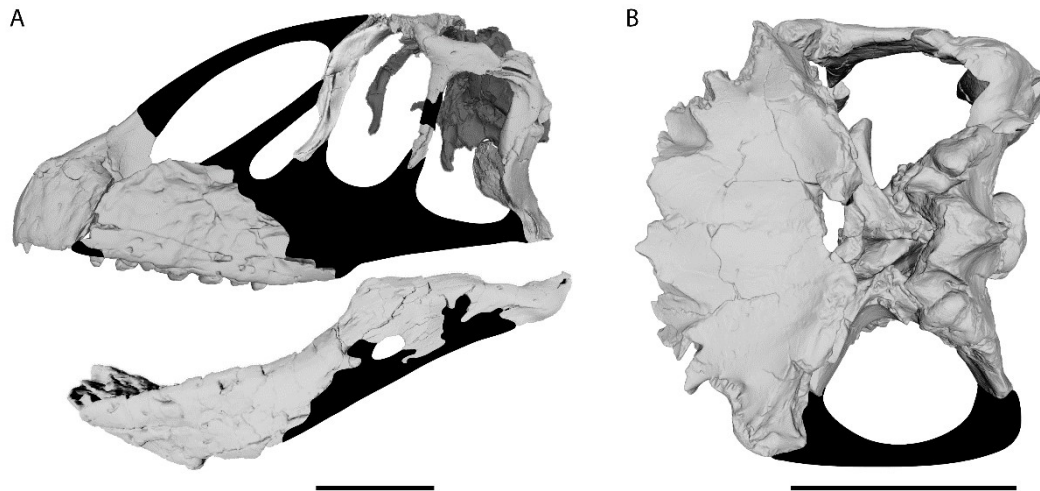


Figura 3.3. Reconstrucción del cráneo de *Bagualia alba* en vista lateral izquierda (A) y dorsal (B). Las partes faltantes se indican en negro. Escala de 10 cm.

Premaxilar

Se recuperó un premaxilar izquierdo incompleto de la localidad Cañadón Bagual (MPEF-PV 3305; Figura 3.4). Este elemento sólo carece de la porción distal del proceso ascendente, y está comprimido de forma lateromedial. Su superficie lateral posee varios forámenes de los cuales los más grandes se encuentran en el cuerpo central del premaxilar, mientras que los más pequeños están restringidos cerca de los márgenes anterior y ventral.

El cuerpo principal del premaxilar es anteroposteriormente más corto que dorsoventralmente alto, siendo similar al de otros eusaurópodos basales (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Patagosaurus*; Chatterjee y Zheng, 2002:fig. 4 D, 5 A; Bonaparte, 1986:fig. 29) y macronarios basales como *Camarasaurus* (Madsen *et al.*, 1995:fig. 1) o *Europasaurus* (Marpmann *et al.*, 2015). En contraste los sauropodomorfos basales poseen premaxilares alargados y bajos, como en el caso de *Plateosaurus* (Galton, 2001:fig. 3) y *Anchisaurus* (Yates, 2010:fig. 1). El cuerpo principal del premaxilar es robusto, indicando que, dentro de Eusauropoda, *Bagualia* retiene el estado plesiomórfico, diferenciándose del estado derivado presente en Diplodocoideos, donde el premaxilar es elongado y transversalmente ancho (*e.g.*, Upchurch, 1998, 1999; Upchurch *et al.*, 2004). El borde anterior del premaxilar es convexo en vista lateral con una prolongación anterior corta, diferente a la extensión anterior alargada presente en los braquiosauridos (*e.g.*, *Giraffatitan*; Janensch, 1936: abb 38). En el extremo anteroventral existe un proceso en forma de pico (Figura 3.4), el cual también se

encuentra en un dentario (ver más abajo). Esta característica no se ha observado en otros saurópodos por lo que se la considera como un rasgo autapomórfico de *Bagualia*. Numerosos y pequeños poros se concentran en el borde ventral del premaxilar. Estos se concentran en el proceso en forma de pico y se extienden hasta la superficie de articulación con el maxilar. En este punto el margen ventral del premaxilar se curva hacia arriba, formando con el maxilar una pequeña muesca (Figura 3.4). Esta discontinuidad entre la línea premaxilar-maxilar también está presente en *Melanorosaurus* (Yates, 2007:fig. 6), y difiere de otros saurópodos cuyo margen ventral es recto a lo largo de la unión de ambos huesos (e.g., *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Jobaria*; Zheng, 1996:fig. 6; Ouyang y Ye, 2002:fig. 3; Sereno *et al.*, 1999:fig. 2 A).

Posterodorsalmente, la superficie lateral del cuerpo del premaxilar se vuelve cóncava formando una fosa narial anteroposteriormente alongada y muy profunda, lo cual está exagerado debido al aplastamiento del hueso (Figura 3.4 A). En la parte más posterior de esta fosa se encuentra el margen anterior del foramen subnarial localizado en la superficie de articulación con el maxilar. Este foramen se extiende ventralmente y se abre dentro de la placa premaxilar, tal como se describe en otros dinosaurios saurisquios (Sereno y Novas, 2003).

Al igual que la mayoría de los saurópodos el premaxilar posee cuatro alveolos (Upchurch *et al.*, 2004) de los cuales sólo el primero preserva su diente erupcionado. Una delgada placa lateral se extiende ventralmente para cubrir al menos dos tercios de la corona de este diente. La presencia de esta placa lateral es característico de Eusauropoda (Upchurch, 1995; Upchurch *et al.*, 2004). En todos los huesos de *Bagualia* (premaxilar, maxilares, y dentarios), los dientes funcionales no tienen sus raíces expuestas labialmente, al igual que otros sauropodomorfos no eusaurópodos (e.g., *Melanorosaurus*, *Tazoudasaurus*; Yates, 2007:fig. 1, 2; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 6, 7). En cambio, en otros saurópodos, las raíces de los dientes están muy expuestas (e.g., *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Euhelopus*, *Giraffatitan*; Chatterjee y Zheng, 2002:fig. 9; Ouyang y Ye, 2002:fig. 9, 10; Salakka, 2014:fig. 4, 7; cráneo T1), por lo que podrían haber tenido un tejido de soporte gingival (Wiersma y Sander, 2016).

El proceso nasal está aplastado lateromedialmente y se inclina posterodorsalmente. Su ancho lateromedial se reduce hacia la porción más distal preservada en forma de lámina. La base del proceso nasal se extiende por casi toda la longitud anteroposterior dorsal del cuerpo del premaxilar hasta la porción más distal preservada del proceso dorsomedial. Otros sauropodomorfos tienen un proceso nasal

anteroposteriormente más corto que el de *Bagualia* (e.g., *Melanorosaurus*, *Mamenchisaurus*; Yates, 2007:fig. 6; Ouyang y Ye, 2002:fig. 3). Como resultado de un proceso nasal anteroposteriormente largo, el margen posterior de éste se encuentra muy por detrás del nivel de la articulación premaxilar-maxilar. El proceso dorsomedial se adelgaza posteriormente y su eje principal forma un ángulo casi recto con la articulación maxilar del premaxilar (Figura 3.4 B) tal como se observa en *Jobaria* (MNN TIG 5). Este proceso es de forma triangular en sección transversal siendo más ancho en su margen ventral. El proceso ventromedial es más corto y laminar que el dorsomedial. Este se diferencia del proceso ventromedial delgado en forma de varilla presente en los macronarios *Camarasaurus* (Madsen *et al.*, 1995:fig. 7) y *Europasaurus* (Marpmann *et al.*, 2015:fig. 2). Si estuviera en articulación con el maxilar cubriría el margen anterior de la superficie medial de éste, justo por encima de la fila de dientes.

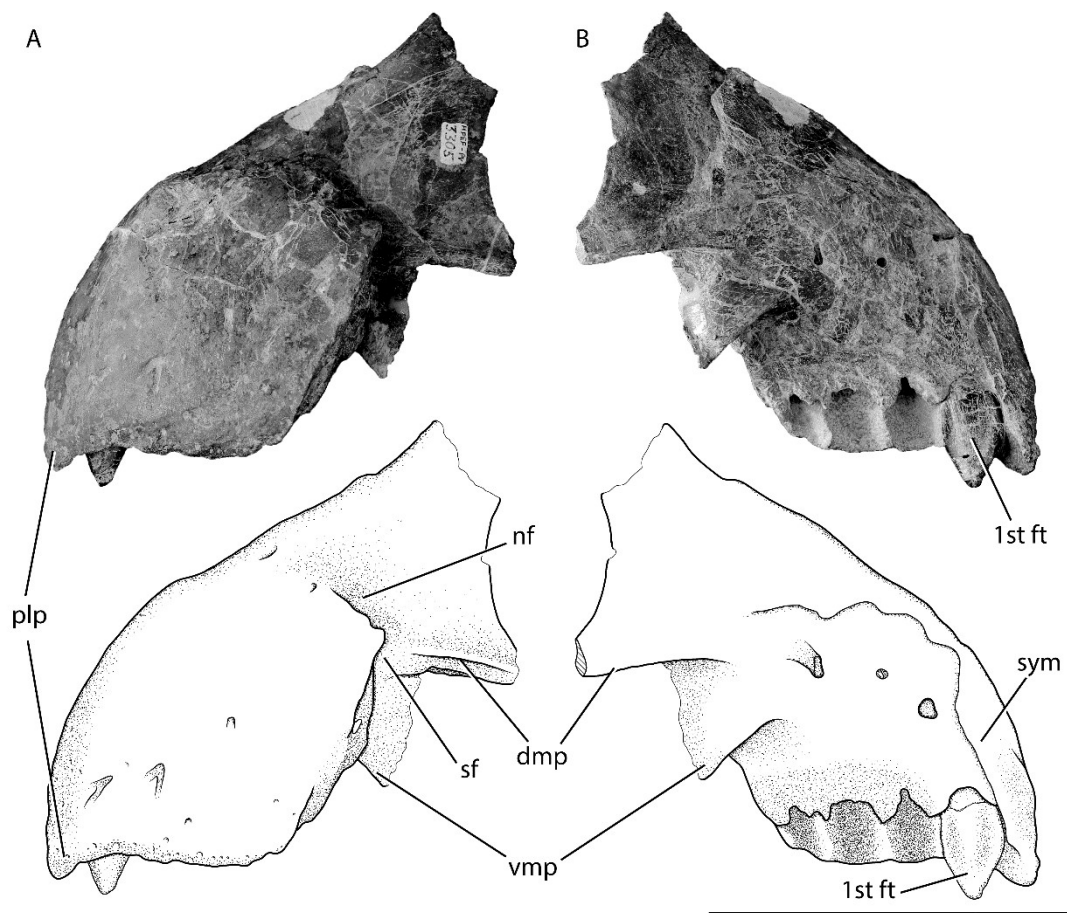


Figura 3.4. Premaxilar izquierdo de *Bagualia alba*(MPEF-PV 3305) en vista lateral (A) y medial (B). **Abreviaturas:** 1st ft, primer diente funcional; **dmp**, proceso dorsomedial;

nf, fosa narial; **plp**, proceso en forma de pico; **sf**, foramen subnarial; **sym**, sínfisis; **vmp**, proceso ventromedial. Escala de 10 cm.

Maxilar

Existen un total de tres maxilares, de los cuales dos son izquierdos (MPEF-PV 3304, MPEF-PV 3341a) y uno derecho (MPEF-PV 3204). El maxilar MPEF-PV 3341a está comprimido lateromedialmente (Figura 3.5) mientras que el MPEF-PV 3304 está fuertemente aplastado dorsoventralmente (Figura 3.6). El tercer maxilar MPEF-PV 3204 está pobremente preservado y solo representado por un fragmento anterodorsal del cuerpo principal. Los maxilares MPEF-PV 3341a y MPEF-PV 3304 están casi completos careciendo solo del proceso nasal. En ambos maxilares se contabilizan 13 alveolos con diez dientes funcionales preservados en el maxilar MPEF-PV 3341a y ninguno funcional pero sí tres parcialmente erupcionados en el MPEF-PV 3304. Al igual que en la mayoría de los saurópodos, los dientes de *Bagualia* muestran un arreglo de tipo “en-echelon” (*sensu* Galton y Upchurch, 2004), es decir, éstos están muy próximos entre sí por lo que el margen distal de uno se superpone o cubre en vista lateral al margen mesial del diente posterior a él.

La superficie lateral del maxilar es lisa y está perforada por varios forámenes neurovasculares. Siete forámenes han sido contabilizados en el maxilar MPEF-PV 3304 (Figura 3.6 B) y nueve en el maxilar MPEF-PV 3341a (Figura 3.5 A). El foramen más posterior es el más grande de todos y se orienta posteroventralmente mientras que el resto tiene una orientación ventral o anteroventral. Este gran foramen posterior es interpretado como el foramen maxilar y se ubica ventralmente y algo posterior al margen anterior de la fenestra antorbital. Un desarrollo y posición similar posee la fenestra preantorbital, una característica sinapomórfica de *Jobaria* + Neosauropoda (Wilson and Sereno, 1998; Wilson, 2002). Sin embargo, como fue indicado por Wilson and Sereno (1998), la fenestra preantorbital se abre con una orientación anterior en lugar de posterior, por lo que el foramen observado en *Bagualia* es sin duda un foramen maxilar y no una fenestra preantorbital.

Aunque todos los maxilares están deformados, basándonos en el espécimen MPEF-PV 3341a interpretamos que la rama anterior del maxilar es tan larga anteroposteriormente como alta, siendo rectangular en vista lateral (Figura 3.5 A). Sin embargo, es preciso notar que el alto del maxilar MPEF-PV 3341a está exagerado

debido al aplastamiento lateromedial del elemento. La superficie de articulación con el premaxilar es plana en MPEF-PV 3304, donde se observa compacta y no deformada (Figura 3.6 B). En la superficie medial del maxilar, desde la base del proceso nasal, existe un prominente proceso premaxilar dirigido anteriormente hasta alcanzar la línea de sutura premaxilar-maxilar (Figura 3.5 B; Figura 3.6 A). Este proceso presenta un surco longitudinal profundo sobre él, el cual sirve para recibir el proceso dorsomedial del premaxilar. El foramen subnarial en el maxilar está rodeado por el proceso premaxilar (Figura 3.6 C-D). Este foramen, que continúa posteriormente en el premaxilar, ocupa alrededor de tres veces más superficie dentro del maxilar que dentro del premaxilar, y posee una forma elíptica con su mayor eje orientado anteroposteriormente. No se puede identificar claramente el foramen maxilar en ninguno de los maxilares preservados, aunque es evidente que éste se encontraría bien separado del foramen subnarial como en otros saurópodos no diplodocoideos.

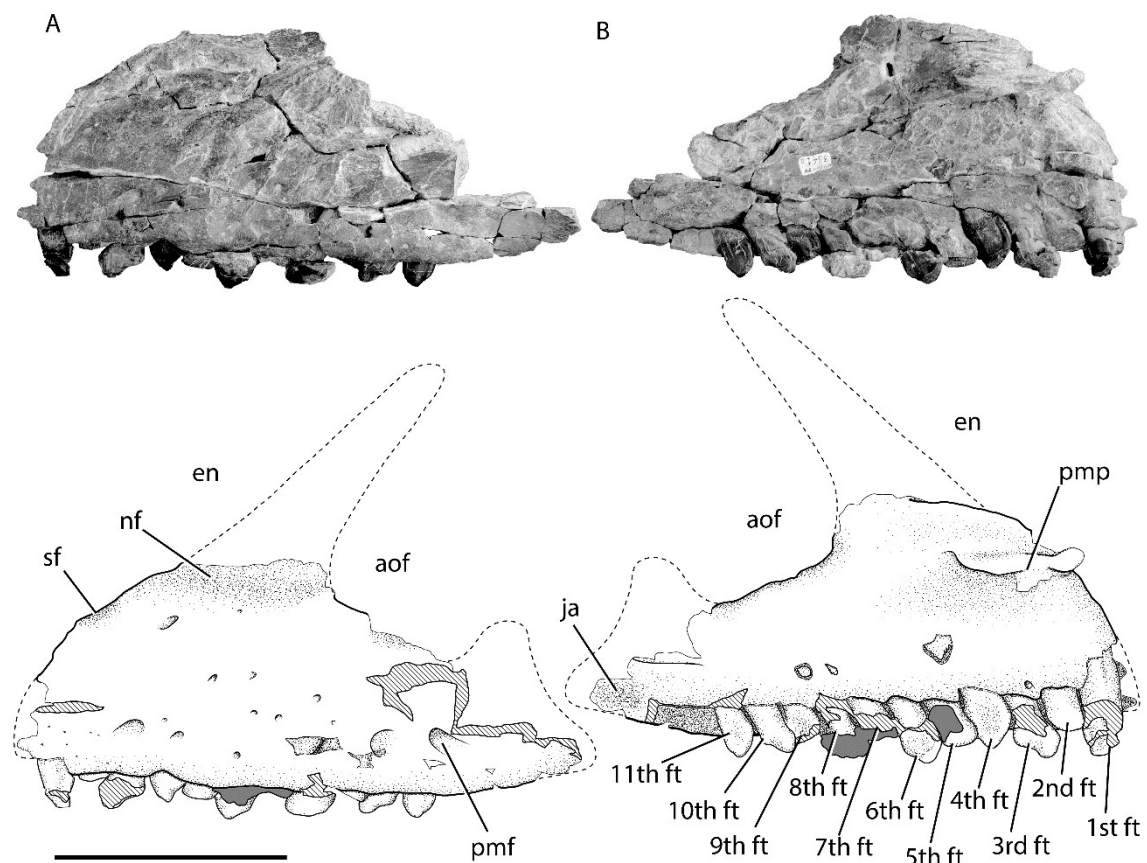


Figura 3.5. Maxilar izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3341a) en vistas lateral (A) y medial (B). **Abreviaturas:** aof, fenestra antorbital; en, naris externa; ft, diente funcional; ja, articulación para el yugal; la, articulación para el lacrimal; nf, fosa narial;

np, proceso nasal; **pmf**, foramen maxilar posterior; **pmp**, proceso premaxilar; **sf**, foramen subnarial; **sym**, sínfisis. Escala de 10 cm.

La fosa narial, bien preservada en el premaxilar, se continúa dentro del maxilar, pero su forma está exagerada en los maxilares debido a la deformación de ellos. La porción ventral de la fosa narial está presente en MPEF-PV 3204, y parece estar menos deformada que en los maxilares MPEF-PV 3341a y MPEF-PV 3304. Esta fosa ocupa la superficie anterior del maxilar (Figura 3.6 C). El proceso nasal no se ha preservado en ninguno de los maxilares pero su base se puede distinguir en el maxilar MPEF-PV 3341a y MPEF-PV 3304. El margen ventral de la fenestra antorbital está delimitado en los dos maxilares más completos y está mejor expuesto lateralmente en MPEF-PV 3304 donde ocupa alrededor de 2,5 centímetros inmediatamente por detrás del proceso nasal y anterior al proceso lacrimal (no preservado en MPEF-PV 3341a). El proceso lacrimal se ubica en la parte más posterior del maxilar, pero se encuentra incompleto en todos los especímenes. El margen anterior del proceso lacrimal forma el borde posteroventral de la fenestra antorbital.

Posteromedialmente al proceso lacrimal hay un surco en forma de V y dirigido anteroposteriormente, el cual es el sitio de articulación con la porción dorsal del yugal (Figura 3.6 A). También el maxilar articula con el yugal a lo largo de su superficie posteroventral que ocupa al menos la extensión de sus últimos tres dientes. El proceso descendente del lacrimal se articula con el proceso lacrimal del maxilar por lo que el margen anterior del yugal quedaría excluido de la fenestra antorbital, al igual que sucede en algunos sauropodomorfos basales (e.g., *Yizhousaurus*, *Jingshanosaurus*; Zhang *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2020) y saurópodos derivados (e.g., *Turiasaurus*, *Mierasaurus*, *Camarasaurus*, *Europasaurus*; Royo Torres y Upchurch, 2012:fig. 17 A; Royo Torres *et al.*, 2017:fig. 2 C; Madsen *et al.*, 1995; Marpmann *et al.*, 2015). La fenestra antorbital se ubica por delante del último diente maxilar, al igual que en otros saurópodos (e.g. *Melanorosaurus*; *Shunosaurus*, *Omeisaurus*).

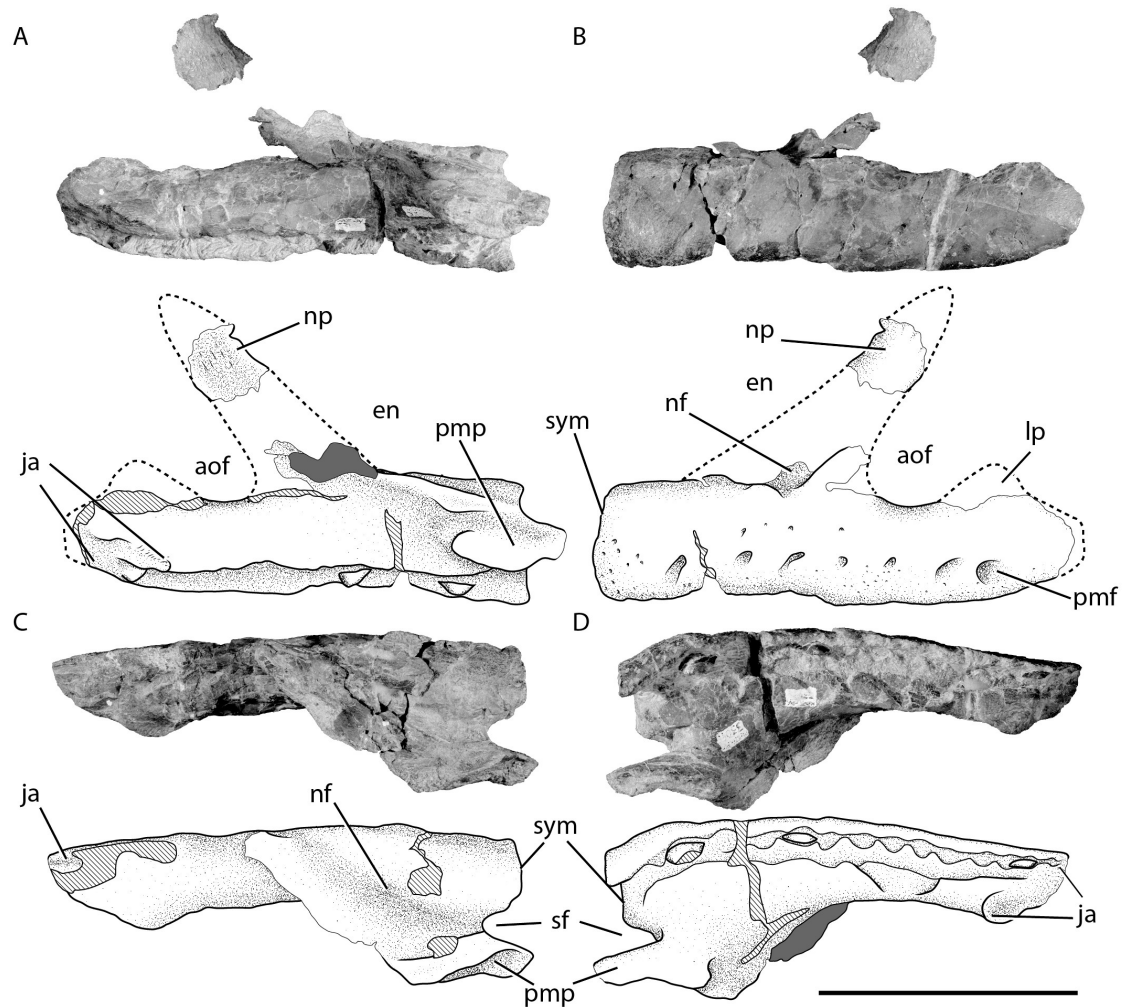


Figura 3.6. Maxilar izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3304) en vista medial (A), lateral (B), dorsal (C), y ventral (D). **Abreviaturas:** aof, fenestra antorbital; en, naris externa; ja, articulación para el yugal; la, articulación para el lacrimal; lp, proceso lacrimal; nf, fosa narial; np, proceso nasal; pmf, foramen maxilar posterior; pmp, proceso premaxilar; sf, foramen subnarial; sym, sínfisis. Escala de 10 cm.

Nasal

Sólo se ha recuperado un nasal derecho del cual se preserva su cuerpo principal el cual es ventralmente cóncavo y dorsalmente convexo (MPEF-PV 3340; Figura 3.7). Los procesos anteromedial y lateroventral que se articulan con premaxilar, lacrimal y maxilar no se preservan. El nasal preservado es similar al de otros saurópodos como *Camarasaurus* (Madsen *et al.*, 1995:fig. 12 B) y *Mamenchisaurus* (Ouyang y Ye, 2002:fig. 5 A). La articulación con el frontal está dañada y es dorsoventralmente tan ancha como la articulación con el prefrontal. La articulación con el prefrontal es rugosa en sus bordes dorsal y ventral y forma un ángulo recto con el margen anterolateral

preservado, que forma parte de las narinas externas. El sitio de articulación con el nasal izquierdo es muy delgado y está roto, por lo que no podemos ver el verdadero contacto entre ambos huesos. La superficie ventral del cuerpo principal del nasal es rugosa y tiene una concavidad lateral y medial siendo la última más profunda.

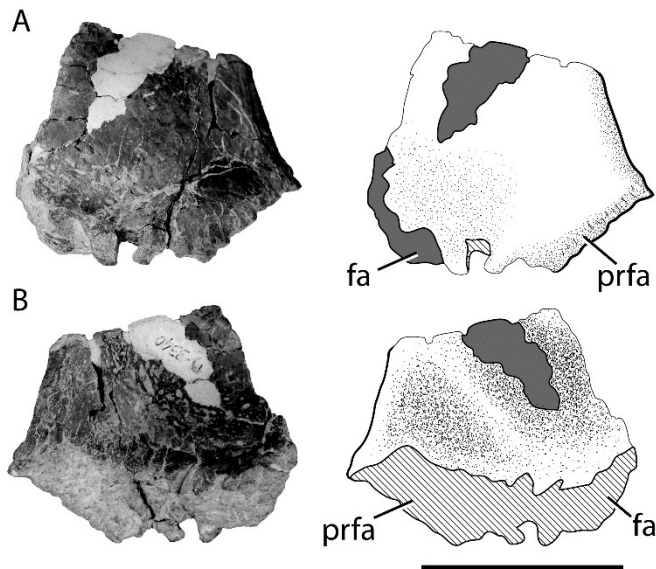


Figura 3.7. Nasal derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3340) en vistas dorsal (A) y ventral (B). **Abreviaturas:** **fa**, articulación para el frontal; **prfa**, articulación para el prefrontal. Escala de 5 cm.

Lacrimal

El único lacrimonal preservado corresponde a un elemento izquierdo del cual sólo falta una pequeña porción distal del proceso ventral (MPEF-PV 3301-11; Figura 3.8). Como en otros saurópodos, el lacrimonal es un hueso dorsoventralmente largo que separa la fenestra antorbital de la órbita. En *Bagualia*, el lacrimonal tiene una apariencia robusta, similar al de otros sauropodomorfos (*e.g.*, *Lufengosaurus*, *Mussaurus*, *Turiasaurus*, *Camarasaurus*; Barret *et al.*, 2005:fig. 1; Pol and Powell, 2007:fig. 1; Royo Torres y Upchurch, 2012:fig. 4 I-K; Madsen *et al.*, 1995:fig. 16), difiriendo de los lacrimales gráciles en forma de varilla presentes en algunos saurópodos basales (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Mierasaurus*, *Mamenchisaurus*, ZG65430; Royo Torres *et al.*, 2017:fig. 2 H; Ouyang y Ye, 2002:fig. 3). Se pueden distinguir claramente tres procesos principales, un proceso yugal o ventral cuyo extremo distal sirve para la articulación con el yugal (posteroventralmente) y el maxilar (ventral a posteroventral), un proceso dorsal que se articula con el prefrontal (posterodorsalmente) y el nasal (anteriormente), y un proceso anterior ligeramente desarrollado que articula con el proceso nasal del maxilar (anteriormente).

Cuando se articula con el complejo prefrontal-frontal, el lacrimonal se orienta anteroventralmente con un ángulo de aproximadamente 70 ° respecto al plano horizontal

del techo craneano. Entre los sauropodomorfos, el lacrimal tiene diferentes orientaciones, estando inclinado anterodorsalmente en la mayoría de los sauropodomorfos no eusaurópodos (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Lufengosaurus*, *Coloradisaurus*, *Saraksaurus*, *Mussaurus*, *Anchisaurus*, *Leyesaurus*, *Melanorosaurus*; Prieto y Norell, 2011:fig. 2; Barret *et al.*, 2005:fig.1; Apaldetti *et al.*, 2014:fig. 8; Marsh and Rowe, 2018:fig. 46; Pol y Powell, 2007:fig.1; Yates, 2010:fig.1; Apaldetti *et al.*, 2011:fig.3; Yates, 2007:figs.1, 2, 6) y vertical o ligeramente posterodorsalmente dirigido en Eusauropoda y taxones más derivados (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*, *Camarasaurus*, *Giraffatitan*; Zheng, 1996:fig. 5; He *et al.*, 1988:fig. 9; Ouyang y Ye, 2002:fig. 3; Madsen *et al.*, 1995:fig. 6; Wilson y Sereno, 1998:fig.8). Por lo tanto, la inclinación del lacrimal en *Bagualia* se asemeja a la de los eusaurópodos. El cuerpo del lacrimal es más ancho anteroposteriormente que transversalmente, especialmente en la mitad proximal (Figura 3.8 A-B). En la mitad del cuerpo, justo debajo de la superficie para la articulación con el prefrontal, hay una fosa lacrimal ventrodorsalmente larga y ovoide expuesta posteriormente (hacia la órbita), aunque su entrada es visible en vista lateral (Figura 3.8 B, D). Esto se debe a que el margen posterior de la pared medial de la fosa está más posterior que el del lateral. Esta fosa lacrimal es una concavidad profunda que ocupa, en vista posterior, alrededor de la mitad de la longitud total del lacrimal. Esta fosa parece estar ausente en algunos sauropodomorfos basales donde puede ser visible esta zona (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Saraksaurus*; Prieto y Norell, 2011:fig. 10 B, 11 B; Marsh and Rowe, 2018:fig. 46). Dentro de los saurópodos, la fosa posterior se puede reconocer en *Mamenchisaurus* (Ouyang y Ye, 2002:fig. 3), *Camarasaurus* (Madsen *et al.*, 1995:fig. 16 D, H, L) y *Giraffatitan* (MB.R.2180), y está ausente en *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2004:fig. 7 A, B).

En la zona más profunda de esta fosa, un pequeño foramen lacrimal redondeado perfora el hueso, abriéndose anteriormente justo por debajo del proceso lacrimal anterior (Figura 3.8 A, C, D), en la esquina posterodorsal del margen de la fenestra antorbital, al igual que lo observado en la mayoría de los sauropodomorfos. El foramen a su vez se encuentra algo desplazado medialmente, haciendo que el mismo sea visible en vista medial. En contraste en algunos titanosaurios este foramen se ubica por encima del nivel del proceso anterior y posterior a él, penetrando al hueso de manera transversal (*e.g.*, *Rapetosaurus*, *Abydosaurus*; Curry Rogers y Forster, 2004:fig. 7 A, B; Chure *et al.*, 2010).

Ventralmente al proceso anterior del lacrimal se encuentran dos láminas (una medial y otra lateral) que corren desde el extremo distal de éste proceso hasta al menos el primer tercio de la longitud dorsoventral del proceso ventral (Figura 3.8 B). La lámina medial se encuentra más desarrollada y extendida anteriormente que la lateral, por lo que es visible en vista lateral. Estas dos láminas están delimitando una fosa profunda que demarca el extremo posterodorsal de la fenestra antorbital. La lámina lateral está presente en algunos sauropodomorfos basales (e.g., *Massospondylus*, *Plateosaurus*, *Thecodontosaurus*, *Lufengosaurus*, *Adeopposaurus*; Sues *et al.*, 2004:fig.3C; Prieto y Norell, 2011:fig. 10, 11; Yates, 2003; Barret *et al.*, 2005; Martínez, 2009) con mayor extensión anterior por lo que la fosa debajo del proceso anterior no está expuesta lateralmente. Esta lámina está ausente en varios taxones (e.g., *Yunnanosaurus*, *Melanorosaurus*, *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus*; Barret *et al.*, 2007; Yates 2007; ZG65430; Ouyang y Ye, 2002:fig. 3). La fosa restringida debajo del proceso anterior del lacrimal y expuesta lateralmente en MPEF-PV 3301-11 se encuentra también en *Anchisaurus* (Yates, 2004:fig. 7), pero dada la distancia filogenética con este taxón, se considera a esta característica como una autapomorfía local de *Bagualia*. El lacrimal de *Bagualia* no posee una fosa antorbital en el extremo de la rama ventral, el cual sí está presente en los sauropodomorfos no eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998).

El proceso dorsal tiene una faceta subtriangular cóncava del lado lateral para la recepción del prefrontal con su eje mayor orientado dorsoventralmente (Figura 3.8 B). Esta superficie articular está definida anteriormente por una lámina vertical de aproximadamente 27 mm que se curva posterolateralmente, de modo que es visible tanto en la vista lateral como posterior. En la superficie medial del proceso dorsal hay una concavidad ancha y verticalmente orientada para recibir el nasal (Figura 3.8 C). Este surco se extiende ventralmente unos 37 mm. Anteriormente a esta superficie articular hay un surco poco profundo cerca del margen anterior del lacrimal, que corresponde al sitio de articulación para el proceso ascendente del maxilar (Figura 3.8 C). La unión del lacrimal, tanto con el maxilar como con el nasal excluiría al lacrimal de la narina externa, al igual que sucede en otros sauropodomorfos.

Wilson y Sereno (1998) consideraron la ausencia del proceso anterior del lacrimal como producto de la retracción narial en Eusauropoda, con una reversión a la condición ancestral (es decir, presencia de un proceso anterior) en titanosaurios derivados (e.g., *Tapuiasaurus*, *Rapetosaurus*, *Nemegtosaurus*; Zaher *et al.*, 2011:fig.1; Curry Rogers y Forster, 2004:fig.7; Nowinski, 1971:fig.1). De manera diferente, Yates

(2004) definió un carácter que comprende la longitud del proceso anterior del lacrimal con respecto a la longitud del proceso ventral, siendo mayor que la mitad del último el estado primitivo. Siguiendo a Yates (2004), consideramos que el proceso anterior siempre está presente pero que tiene un grado diferente de desarrollo entre los sauropodomorfos. El proceso lacrimal anterior ligeramente desarrollado se observa en varios eusaurópodos, aunque en algunos esta condición puede que no sea fácil de observar debido a la articulación del lacrimal con el maxilar y nasal (*e.g.*, *Mamenchisaurus*, *Omeisaurus*; Ouyang y Ye, 2002; He *et al.*, 1988). En la mayoría de los sauropodomorfos basales, el proceso lacrimal anterior está bien desarrollado y se ubica en el extremo dorsal del lacrimal por lo que éste tiene una forma de L invertida (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Thecodontosaurus*, *Lufengosaurus*, *Anchisaurus*, *Mussaurus*, *Melanorosaurus*; Prieto y Norell, 2011; Yates, 2003; Barret *et al.*, 2005; Yates, 2010; Pol y Powell, 2007; Yates, 2007:fig.1), similar a la forma del lacrimal de los titanosaurios derivados (*e.g.*, *Tapuiasaurus*, *Rapetosaurus*; Wilson *et al.*, 2016:fig.11; Curry Rogers y Forster, 2004:fig. 7 A, B). En *Bagualia*, el proceso anterior es muy corto, como en algunos sauropodomorfos no neosaurópodos (*e.g.*, *Lufengosaurus*, *Anchisaurus*, *Mussaurus*, *Melanorosaurus*, *Shunosaurus*; Barret *et al.*, 2005; Yates, 2004; Pol y Powell, 2007:fig. 5; Yates, 2007; ZG65430), y dentro de Neosauropoda, en formas basales de Macronaria (*e.g.*, *Camarasaurus*, *Giraffatitan*, *Abydosaurus*; Madsen *et al.*, 1995:fig.16; HMN SII, SI; Chure *et al.*, 2010:fig. 3 D, E). El proceso lacrimal anterior está orientado en sentido anterior y ligeramente ventral. Este proceso recibe al proceso nasal del maxilar, el cual debió articularse por encima de él en una superficie rugosa continua hasta el borde dorsal del lacrimal a través de un surco poco profundo (Figura 3.8 A). Esta superficie rugosa parece también estar presente en *Camarasaurus* (Madsen *et al.*, 1995:fig. 16 A). *Bagualia* comparte con algunos neosaurópodos (*e.g.*, *Camarasaurus*, *Giraffatitan*, *Abydosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Diplodocus*; Sereno *et al.*, 1999:fig. 2 A; Madsen *et al.*, 1995:fig. 16; Janensch, 1936:fig. 17, 18; Chure *et al.*, 2010:fig. 3, 4 B; Nowinski, 1971:fig. 1; Wilson y Sereno, 1998:fig. 6 A) la ubicación del proceso anterior (o margen ventral del mismo) en la mitad de la longitud dorsoventral del lacrimal (Figura 3.8 B). Esto hace que la fenestra antorbital sea marcadamente más pequeña que la órbita y su margen dorsal esté por debajo del margen dorsal de ésta en esos taxones. Por el contrario, en los sauropodomorfos basales y en titanosaurios derivados el proceso anterior del lacrimal se encuentra en el extremo dorsal del mismo (dando al lacrimal una forma de L invertida como ya se ha descrito) lo

que provoca que la fenestra antorbital sea de un tamaño mayor a los taxones nombrados anteriormente, pero en todos los casos no supera el tamaño de la órbita.

El proceso ventral tiene forma de varilla y es el más largo del lacrimal. Este está algo curvado por lo que su margen anterior es algo cóncavo y su posterior convexo en vista lateral (Figura 3.8 B). Este proceso tiene un surco posterior en su extremo distal para recibir al proceso lacrimal del maxilar (Figura 3.8 D). Esta superficie articular cóncava profunda para el maxilar está expuesta en vista posterior, y ligeramente lateral. Tiene una forma subtriangular en sección transversal con su eje principal orientado anteroposteriormente y es alrededor de dos veces más alta dorsoventralmente que ancha transversalmente. Medialmente a este surco hay surco poco profundo y orientado verticalmente donde articularía el yugal (Figura 3.8 D). Según lo interpretado, el lacrimal cierra por completo la fenestra antorbital con el maxilar, excluyendo de ésta al yugal. Esto coincide con algunos sauropodomorfos (*e.g.*, *Yizhousaurus*, *Jingshanosaurus*, *Mierasaurus*, *Turiasaurus*, *Europasaurus*; Zhang *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2020; Royo Torres *et al.*, 2017:fig. 2 C; Royo Torres y Upchurch, 2012:fig. 8 B; Marpmann *et al.*, 2015), y contrasta con la mayoría de los taxones conocidos de Sauropodomorpha, los que posee un yugal que contribuya a la fenestra antorbital, ya sea en menor o mayor grado (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Lufengosaurus*, *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Omeisaurus*, *Abydosaurus*, *Rapetosaurus*, *Nigersaurus*). También el proceso ventral del lacrimal de *Bagualia* mantiene su grosor a lo largo de toda su longitud, incluso en su extremo distal, lo que contrasta con aquellos lacrimales expandidos ventralmente presentes en otros sauropodomorfos (*e.g.*, *Yizhousaurus*, *Leyesaurus*, *Lufengosaurus*, *Omeisaurus*, *Camarasaurus*; Zhang *et al.*, 2018:fig. 3; Apaldetti *et al.*, 2011:fig. 3; Barret *et al.*, 2005:fig. 1, 2; He *et al.*, 1988:fig. 9; Madsen *et al.*, 1995:fig. 5 A).

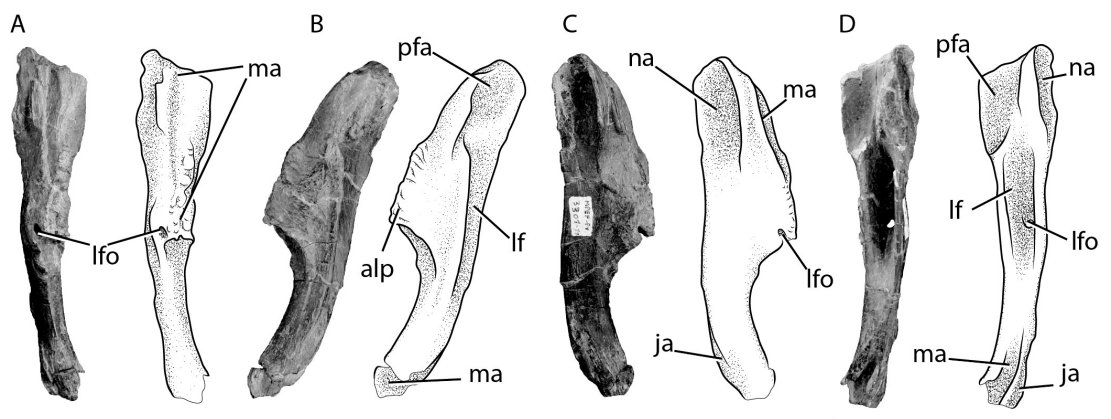


Figura 3.8. Lacrimal izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-11) en vista anterior (A), lateral (B), medial (C), y posterior (D). **Abreviaturas:** **alp**, proceso lacrimal anterior; **ja**, articulación para el yugal; **lf**, fosa lacrimal; **lfo**, foramen lacrimal; **na**, articulación nasal; **ma**, articulación para el maxilar; **pfa**, articulación para el prefrontal. Escala de 10 cm.

Prefrontal

El prefrontal izquierdo (MPEF-PV 3301-6; Figura 3.9) posee facetas articulares bien marcadas, que se articulan anteriormente con el lacrimal, medialmente con el nasal y posteriormente con el frontal, formando el margen anterodorsal de la órbita. El prefrontal es un elemento simple y alargado, siendo anteroposteriormente tres veces más largo que el ancho lateromedial. Esto es similar a lo observado en otros taxones (*e.g.*, *Anchisaurus*, *Shunosaurus*, *Giraffatitan*; Yates, 2010:fig. 1B; Chatterjee y Zheng, 2002:fig. 6A; Wilson y Sereno, 1998:fig. 8C) y diferente a aquellos con prefrontales bastante más anchos (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Melanorosaurus*, *Thecodontosaurus*, *Camarasaurus*; Galton, 1984; Yates, 2007:fig. 3; Yates, 2003:fig. 2 C; Madsen *et al.*, 1995:fig.13). En sección transversal, el prefrontal tiene forma triangular con su borde ventral agudo. Al igual que en los eusaurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Jobaria*, *Camarasaurus*, *Giraffatitan*) el prefrontal es un elemento único sin el proceso anterior (Wilson y Sereno, 1998), el cual está presente en saurodomorfos basales (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Leyesaurus*, *Anchisaurus*; *Thecodontosaurus*, *Lufengosaurus*, *Melanorosaurus*, *Lamplughsauro*; Prieto y Norell, 2011:fig. 9; Apaldetti *et al.*, 2011:fig.3; Yates, 2010:fig.1; Yates, 2003:fig. 2A; Barret *et al.*, 2005:fig.2; Yates, 2007:fig.6; Kutty *et al.*, 2007:fig.3, 5, 6). En lugar de este proceso, el extremo anterior del prefrontal tiene forma de cuña en vista lateral, orientado y estrechado anteriormente para contactar con la superficie lateral del lacrimal (Figura 3.9 A). La superficie lateral, que contribuye al borde medial de la órbita, es lisa y plana, convirtiéndose en convexa hacia sus extremos anterior y posterior. El borde dorsal del prefrontal, que forma la superficie dorsal de la órbita, está ligeramente ornamentado por pequeñas y poco profundas rugosidades dirigidas dorsoventralmente. La superficie medial del prefrontal es rugosa y ligeramente cóncava, lo que da soporte al lacrimal (anteromedialmente) y al nasal (medialmente) (Figura 3.9 B). El nasal se articula en la superficie medial del prefrontal, donde hay dos surcos, uno más grande en forma de V con el vértice

orientado posteroventralmente, y el otro más pequeño orientado posteriormente (Figura 3.9 B). Cerca del margen dorsal del lado medial hay dos crestas delgadas que corren anteroposteriormente y definen otro surco poco profundo que delimita el sitio de articulación dorsal para el nasal.

En el extremo posterior hay un proceso delgado en punta con una leve curvatura medial (Figura 3.9 C, D), la cual es menos pronunciada que la observada en *Diplodocus* (Berman y McIntosh, 1978:fig. 3A, D). Upchurch (1998) asignó a este proceso en forma de gancho como un estado derivado presente en diplodócidos (*Apatosaurus* y *Diplodocus*), *Shunosaurus*, *Omeisaurus* y *Euhelopus*, pero nuevas observaciones indican que esta condición solo se limita a Diplodocidae (Wilson, 2002; Whitlock, 2011b). Esto podría indicar que *Bagualia* representaría un estado previo al proceso en forma de gancho observado en los diplodócidos. Este proceso posterior de *Bagualia* se inserta en el frontal en una hendidura profunda, similar a la descrita en *Europasaurus* (Marpmann *et al.*, 2015:fig.6). En el sauropodomorfo basal *Leyesaurus*, los prefrontales no solo se articulan a los frontales por medio de una incisión sino que también se superponen sobre éstos (Apaldetti *et al.*, 2011:fig. 4B). En otros sauropodomorfos, el proceso posterior del prefrontal se articula al frontal sólo por superposición, ubicándose en una superficie cóncava triangular (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Thecodontosaurus*, *Shunosaurus*, *Camarasaurus*; Prieto y Norell, 2011:fig. 25A, C; Yates, 2003:fig. 4A; Chatterjee y Zheng, 2002; Madsen *et al.*, 1995:fig. 14A) o redondeada del frontal (*e.g.*, *Lufengosaurus*, *Omeisaurus*; Barret *et al.*, 2005:fig. 3B; He *et al.*, 1988:fig. 8).

La superficie articular lateral en el proceso posterior del prefrontal es lisa y cóncava, y posee una pequeña cavidad circular en la parte más profunda de esta concavidad, es decir, cerca de su margen lateroventral. Esta concavidad está limitada lateralmente por un pequeño pico orientado posteriormente.

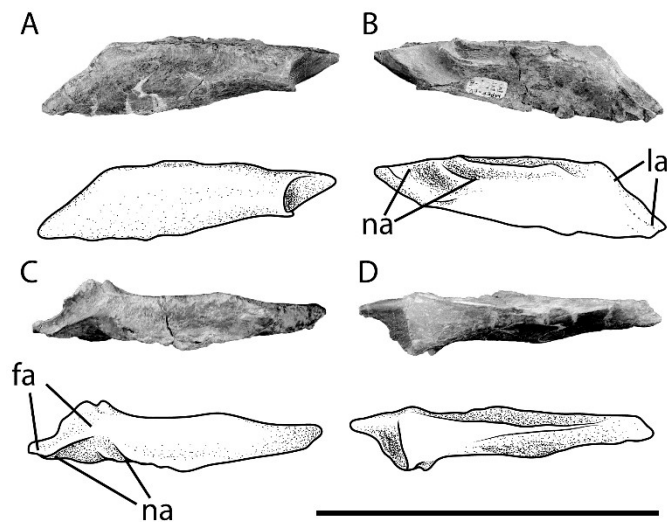


Figura 3.9. Prefrontal izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-6) en vista lateral (A), medial (B), dorsal (C), y ventral (D). Abreviaturas: **fa**, articulación para el frontal; **na**, articulación para el nasal; **la**, articulación para el lacrimal. Escala de 10 cm.

Frontal

Dos frontales casi completos y fusionados entre sí forman parte del holotipo (MPEF-PV 3301-3; Figura 3.10). Los frontales se articulan posteriormente con los parietales y postorbitales, y anteriormente con los nasales (medialmente) y los prefrontales (lateralmente). La sutura interfrontal es visible en las superficies ventral y dorsal, y tiene forma de serrucho (Figura 3.10 A, D). La superficie dorsal es convexa en la línea media y a cada lado de la sutura interfrontal se vuelve ligeramente cóncava, algo ampliamente distribuido en otros sauropodomorfos (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Yunnanosaurus*, *Lufengosaurus*, *Mussaurus*, *Melanorosaurus*, *Shunosaurus*; Prieto y Norell, 2011; Barret et al. al., 2007; Barret *et al.*, 2005; Pol y Powell, 2007; Yates, 2007:fig.7; Zheng, 1996).

Ambos frontales son más cortos transversalmente que anteroposteriormente y tienen una forma romboidal, algo característico de Eusauropoda (Gauthier, 1986; Upchurch *et al.*, 2004), lo cual difiere de los frontales más largos anteroposteriormente que anchos transversalmente presentes en sauropodomorfos (*e.g.*, *Mussaurus*, *Leyesaurus*, *Lufengosaurus*; Pol y Powell, 2007:fig. 6; Apaldetti *et al.*, 2011:fig.4; Barret *et al.*, 2005:fig.3).

La faceta de articulación para el nasal está bien definida en ambos frontales y casi completa, excepto en la zona media, la cual está rota (Figura 3.10 A). La superficie articular nasal está bien marcada por una profunda concavidad triangular en la que articula el borde posterior de los nasales. Lateralmente a la articulación nasal hay una muesca más profunda y estrecha que sirve para la articulación con los prefrontales (Figura 3.10 A). Estas muescas poseen una orientación anterolateral. En el margen

posterior de cada frontal hay dos superficies articulares, una para el postorbital y la otra para el parietal (Figura 3.10 B). La superficie articular para el parietal y el postorbital (o borde posterior del frontal) está fuertemente orientada anterolateralmente, formando un ángulo de unos 30° con respecto a la sutura interfrontal. Este borde posterior del frontal orientado anterolateralmente se observa en pocos sauropodomorfos (*e.g.*, *Melanorosaurus*, *Europasaurus*), estando en la mayoría prácticamente perpendicular a la línea de la sutura frontal-frontal. La superficie articular para el postorbital es dorsoventralmente más alta cerca del margen lateral posterior del frontal y se va adelgazando dorsomedialmente (Figura 3.10 B). Esta superficie articular es visible en vista dorsal ya que se encuentra algo inclinada anterodorsalmente, aunque se observa completa en vista posterior (Figura 3.10 B). La superficie de articulación para el parietal se encuentra por debajo de la del postorbital, tiene forma de surco alargado y ocupa casi toda la longitud lateromedial del borde posterior del frontal (Figura 3.10 B). Por lo tanto, el parietal y el postorbital se contactan entre sí a lo largo del borde anterior de la fenestra supratemporal. Debido al contacto mencionado entre el parietal y el postorbital, los frontales están excluidos de la fenestra supratemporal. La exclusión de los frontales de la fenestra supratemporal es un carácter común entre los saurópodos y taxones derivados con la excepción de *Shunosaurus* (Upchurch *et al.*, 2004). Como en otros eusaurópodos (Upchurch, 1998), la fenestra supratemporal no está limitada por una fosa supratemporal, lo cual difiere de la condición presente en la mayoría de los sauropodomorfos basales donde esta fosa sí existe. Debido al desplazamiento ventral de la barra temporal en relación con el techo del cráneo, el borde medial de la fenestra supratemporal es visible en vista lateral, lo cual es sinapomórfico de Eusauropoda (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch *et al.*, 2004).

La contribución de los frontales al margen de la órbita en *Bagualia* es pequeña como en los sauropodomorfos basales *Lufengosaurus* (Barret *et al.*, 2005:fig. 3) y *Melanorosaurus* (Yates, 2007:fig. 3, 7), pero diferente a la gran contribución presente en la mayoría de los sauropodomorfos, incluidas las formas más derivadas (*e.g.*, *Adeopposaurus*, *Leyesaurus*, *Anchisaurus*, *Omeisaurus*, *Spinophorosaurus*, *Abydosaurus*; Martínez, 2009:fig.3 A; Apaldetti *et al.*, 2011:fig. 4; Yates, 2010:fig.1 A; He *et al.*, 1988:fig.6; Knoll *et al.*, 2012:fig.1 B, E; Chure *et al.*, 2010:fig.3). Debido a que el frontal es muy corto anteroposteriormente y su borde posterolateral está orientado anterolateralmente, el borde dorsal de la órbita es una muesca en forma de V con su vértice medialmente dirigido en vista dorsal (Figura 3.10 A, C). Los bordes de la órbita,

en ambos lados, están bien conservados y muy ornamentados con crestas verticales anchas y separadas por surcos profundos. Esta ornamentación es similar en desarrollo a la observada en *Jobaria* (MNN TIG3) y *Nigersaurus* (MNN GAD512). En contraste, la mayoría de los saurópodos con frontales ornamentados tienen una sutil superficie rugosa (e.g., *Abydosaurus*, *Massospondylus*, *Shunosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Rapetosaurus*, *Camarasaurus*; Chure *et al.*, 2010; Sues *et al.*, 2004; ZG65430; GCP-CV 4229; Curry Rogers y Forster, 2004). En vista ventral se reconocen tres concavidades marcadas (Figura 3.10 D). La primera concavidad es la más anterior y ocupa ambos frontales. Esta concavidad es la más grande y profunda de las presentes, y se corresponde a la zona que ocupaban los bulbos olfatorios. La segunda concavidad, es una concavidad par, ubicada una en cada frontal, y se ubica en la superficie lateral de cada uno. Esta concavidad es menos profunda y conforma el techo de la órbita (concavidad orbital). Entre la cavidad orbital y la cavidad olfatoria hay una leve cresta que separa ambas, la cual está fuertemente marcada en *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012:fig. 1 F, 3 D). La tercera concavidad se ubica posteriormente a la cavidad olfatoria, y también está formada por ambos frontales. Esta cavidad representa el espacio que ocupaba la porción anterior de los hemisferios cerebrales. Las concavidades para el hemisferio cerebral y los bulbos olfatorios están unidas por una zona cóncava poco profunda que ocupaba el tracto olfatorio. Esta zona del tracto tiene un pequeño pico seguido de una pequeña pero profunda fosa en la línea media. Allí es donde el tracto olfatorio se dividía en dos antes de unir los hemisferios con los bulbos olfatorios por separado. La porción posterior medial de los frontales unidos se encuentra rota, por lo que no podemos establecer la existencia de un foramen pineal (= foramen frontoparietal), el cual está presente en eusaurópodos como *Shunosaurus* (Zheng, 1996:fig. 8, 9) y *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009; Knoll *et al.*, 2012), y algunos taxones más derivados (e.g., *Amargasaurus*, *Europasaurus*; Paulina Carabajal *et al.*, 2014:fig.2; Marpmann *et al.*, 2015:figs 1 B, C, 13A). Si bien en la superficie medial de los frontales existe una concavidad pequeña justo entre ambos, y ubicada en la mitad anteroposterior de los mismos, no podemos asegurar que ésta sea un foramen pineal cerrado por su ubicación más anterior que la observada en otros saurópodos como *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012:fig. 3C).

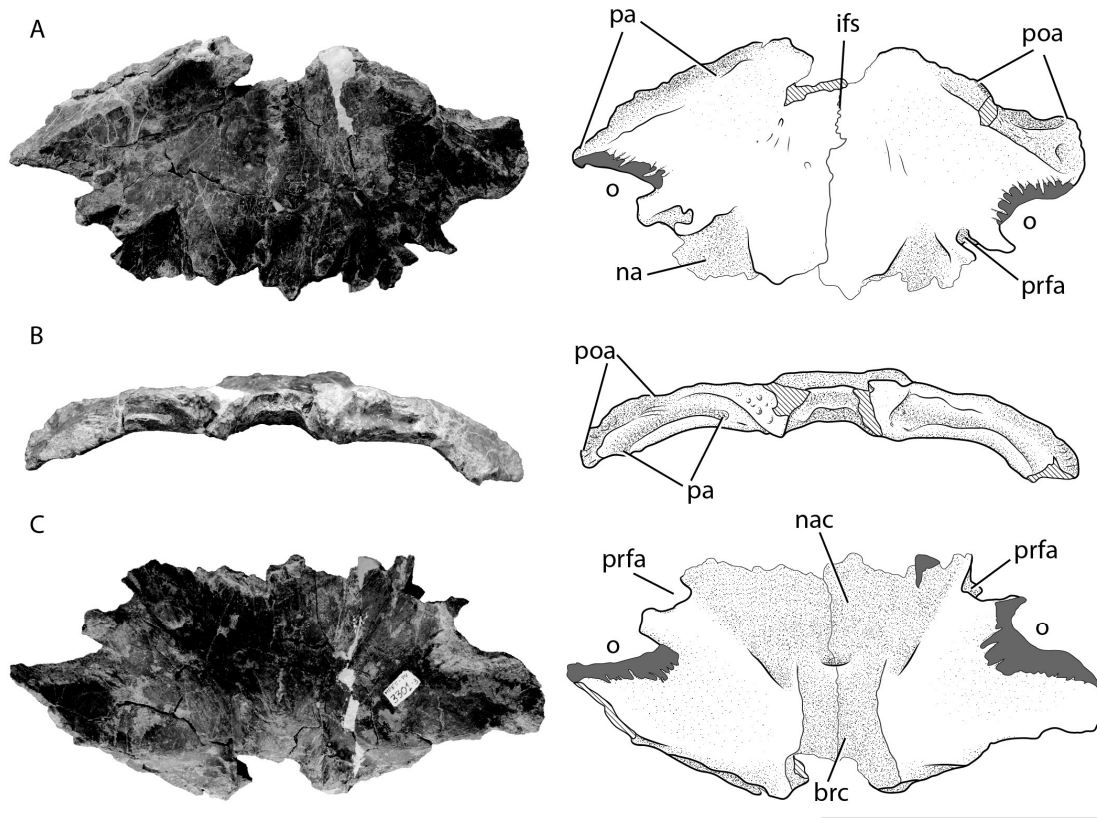


Figura 3.10. Frontales de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-3) en vista dorsal (A), posterior (B), y ventral (D). **Abreviaturas:** brc, cavidad cerebral; ifs, sutura interfrontal; la, articulación para el lacrimal; na, articulación para el nasal; nac, cavidad nasal; o, órbita; pa, articulación para el parietal; poa, articulación para el postorbital. Escala de 10 cm.

Parietal

Sólo se ha encontrado un parietal izquierdo (MPEF-PV 3301-8; Figura 3.11) el cual está casi completo, careciendo de una pequeña porción de su superficie dorsal a nivel de la articulación con el otro parietal, el extremo distal del proceso anterior, y el margen ventral del proceso posterior (occipital). El proceso anterolateral del parietal (o proceso frontal) es más corto que el posterolateral, y ambos forman un ángulo casi recto. El proceso anterolateral es triangular en sección transversal y se adelgaza distalmente. La superficie anteroventral de este proceso es cóncava ya que se articula con el proceso postorbital del laterosfenoides (Figura 3.11 C). Por su parte el margen anterior que articula con el frontal tiene forma de cuña. Este proceso anterolateral es largo, ocupando casi toda la superficie posterolateral del frontal (ver arriba). Por lo

tanto, el parietal junto con el proceso anterolateral del postorbital forma la pared anterior de la fenestra supratemporal, excluyendo así al frontal de ésta.

Cuando el parietal se articula con el frontal, la fenestra supratemporal posee sus márgenes anterior y posterior divergentes desde el centro de la fenestra con un ángulo de 30° y 45° respectivamente (Figura 3.11 D). Esto provoca que la fenestra sea más amplia anteroposteriormente que aquellos donde sólo el margen posterior de la fenestra se desplaza hacia atrás respecto del eje transversal de los parietales (e.g., *Plateosaurus*, *Lufengosaurus*, *Adeopposaurus*, *Leyesaurus*, *Anchisaurus*, *Mussaurus*, *Aardonyx*; Prieto y Norell, 2011. fig. 25 A, B; Barret *et al.*, 2005:fig. 3 A; Yates, 2010:fig. 1 B; Pol y Powell, 2007; Yates *et al.*, 2010:fig. 2 C ; Chatterjee y Zheng, 2002:fig.6 A), o taxones derivados donde estos márgenes divergen poco entre sí (e.g., *Spinophorosaurus*, *Omeisaurus*, *Europasaurus*, *Giraffatitan*; Remes *et al.*, 2009:fig.2 A; He *et al.*, 1988:fig.8; Marpmann *et al.*, 2015:fig.1C; Wilson y Sereno, 1998:fig.8C). De todas formas la fenestra supratemporal de *Bagualia* es tan larga anteroposteriormente como ancha lateromedialmente (Figura 3.3).

La superficie de articulación con el supraoccipital es la más amplia dentro del parietal, siendo plana en la porción posterior del cuerpo principal del parietal, y cóncava en el proceso posterolateral (Figura 3.11 C). La articulación para el escamoso está representada por una concavidad más pequeña que se ubica distalmente a la articulación con el supraoccipital en el proceso posterolateral del parietal (Figura 3.11 C). La superficie anterior del proceso posterolateral, que forma la pared posterior de la fenestra supratemporal, es plana, mientras que la mitad proximal de la superficie posterior es cóncava (Figura 3.11 B). Esta última concavidad es continua con la observada en el supraoccipital, las cuales en su conjunto sirven como sitio de anclaje muscular.

En la porción medial del cuerpo principal del parietal (justo en la base del proceso anterolateral) hay una pequeña concavidad con su margen ventral ancho y rugoso. Esta concavidad podría ser el sitio que ocupaba la glándula pineal (Figura 3.11 C). Ventralmente, la porción medial del parietal forma el techo de la parte posterior de la cavidad cerebral (Figura 3.11 C).

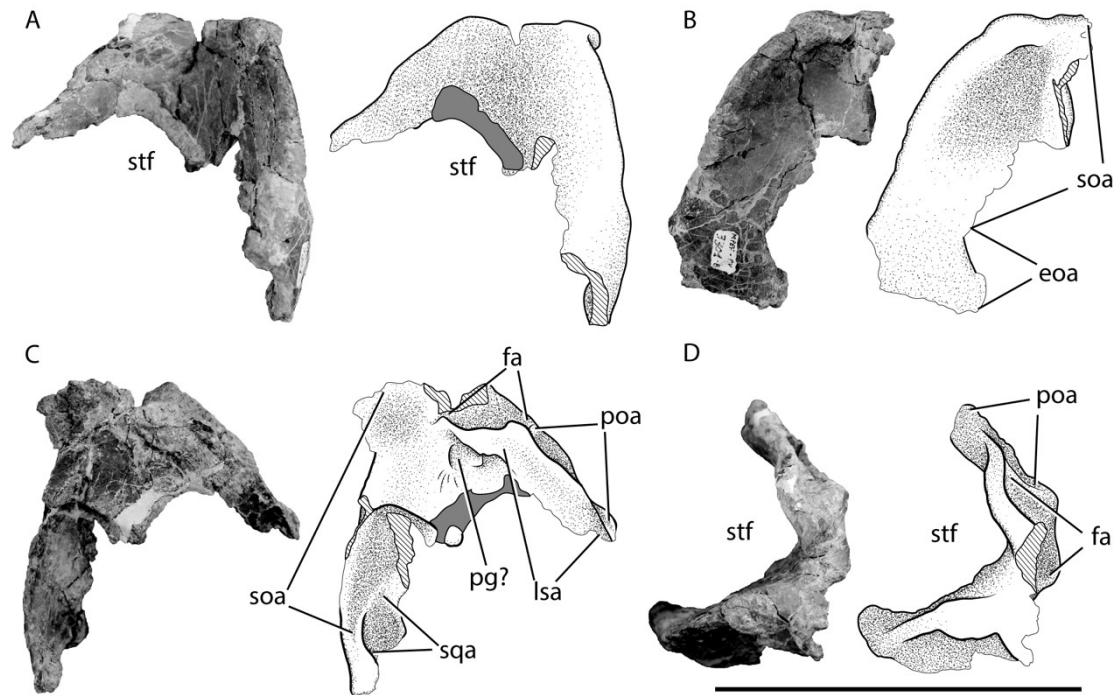


Figura 3.11. Parietal izquierdo de *Bagualia alba*(MPEF-PV 3301-8) en vista lateral (A), posterior (B), medial (C), y dorsal (D). **Abreviaturas:** **brc**, cavidad cerebral; **fa**, articulación para el frontal; **lsa**, articulación para el lateroesfenoides; **pg?**, cavidad para la glándula pineal; **poa**, articulación para el postorbital; **soa**, articulación para el supraoccipital; **sqa**, articulación para el escamoso; **stf**, fenestra supratemporal. Escala de 10 cm.

Postorbital

Sólo se ha encontrado un postorbital derecho casi completo (MPEF-PV 3301-10; Figura 3.12), el cual carece de una porción de su proceso ventral (yugal) a la mitad de éste por lo que se encuentra en dos partes. Como en otros saurópodos, este hueso forma el margen posterior y posterodorsal de la órbita, el margen anterior de la fenestra infratemporal y la barra temporal superior, dividiendo a ésta de la fenestra supratemporal. El postorbital es un elemento trirradiado con el proceso ventral más delgado y más largo que los procesos anterior (parietal-lateroesfenoides) y posterior (escamoso). El proceso ventral grácil del postorbital es diferente del proceso ventral robusto y más amplio presente en la mayoría de los saurópodomorfos basales (Pol y Powell, 2007). Este proceso está desviado ligeramente hacia delante (Figura 3.12 A). Como el proceso ventral está partido en dos, no podemos saber la longitud exacta de éste pero sí que al menos sería más del doble de largo que el proceso anterior. El

margen anterior del proceso ventral forma la mayor parte del borde posterior de la órbita. En la superficie posterior de la porción distal de este proceso, hay un surco longitudinal profundo rodeado por una delgada lámina lateral y medial, el cual corresponde al sitio de articulación con el proceso ascendente del yugal (Figura 3.12 A).

Al igual que en no neosaurópodos, el proceso descendente no se expande transversalmente (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Yates, 2004). Excepciones a esto son *Anchisaurus* (Yates, 2004) y *Leyesaurus* (Apaldetti *et al.*, 2011) que tienen un proceso descendente más ancho lateromedialmente que anteroposteriormente. La superficie lateral del cuerpo principal del postorbital posee al menos cinco pequeños forámenes (Figura 3.12 A), siendo el central más grande que los otros tal como se describe en *Leyesaurus* (Apaldetti *et al.*, 2011). El proceso anterior es el más ancho de todos y posee una superficie ventral cóncava (Figura 3.12 B) al igual que en *Spinophorosaurus* (NMB-1698-R), la cual forma el borde posterodorsal de la órbita. La rama medial de éste proceso está ausente.

Por su parte, el proceso posterior es lateromedialmente el más delgado, con forma laminar, similar al presente en *Spinophorosaurus* (NMB-1698-R), pero menos robusto que el visto en el saurópodo *Tazoudasaurus* (Allain *et al.*, 2004:fig. 2 K; Allain y Aquesbi 2008:fig. 5 A, B; Peyer y Allain 2010:fig.4). Este proceso está dirigido posteriormente y termina distalmente con una forma de cuña en vista lateral (Figura 3.12 A, B). Esta morfología difiere de los sauropodomorfos basales como *Leyesaurus* (cuyo proceso está dirigido posteromedialmente; Apaldetti *et al.*, 2011), o *Melanorosaurus* (cuya superficie lateral es cóncava con su punta distal orientada lateralmente antes de unirse con el escamoso; Yates, 2007). Su extremo distal se articula con el proceso anterior del escamoso definiendo así el margen dorsal de la fenestra infratemporal (Figura 3.12 B).

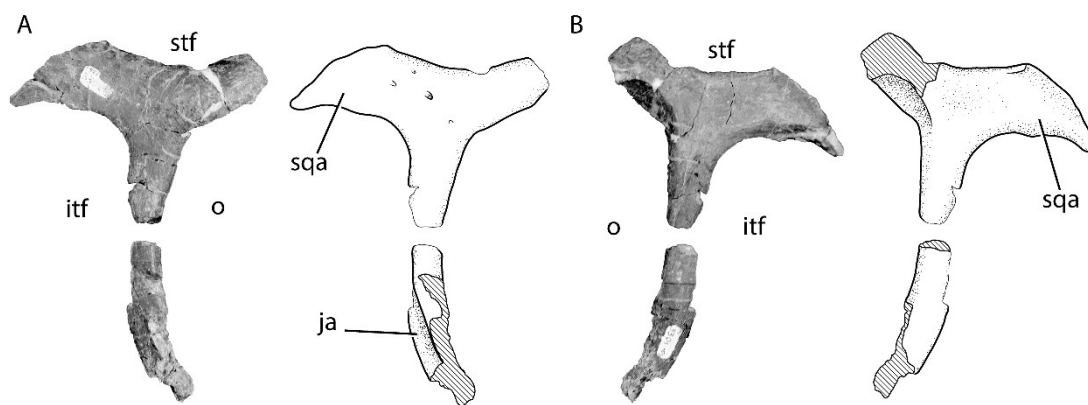


Figura 3.12. Postorbital derecho de *Bagualia alba*(MPEF-PV 3301-10) en vista lateral (A) y medial (B). **Abreviaturas:** **itf**, fenestra infratemporal; **ja**, articulación para el yugal; **o**, órbita; **sqa**, articulación para el escamoso; **stf**, fenestra supratemporal. Escala de 10 cm.

Escamoso

Se recuperaron tanto el escamoso derecho como el izquierdo (MPEF-PV 3301-9, MPEF-PV 3301-7). El escamoso izquierdo sólo preserva su cuerpo principal y proceso descendente, por lo que la descripción se basa principalmente en el escamoso derecho que está casi completo (Figura 3.13). El cuerpo principal del escamoso es robusto al igual que el presente en otros taxones (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Spinophorosaurus*; Chatterjee y Zheng, 2002:fig. 5A; NMB-1698-R). Como en otros sauropodomorfos, el escamoso tiene cuatro procesos que se articulan con diferentes elementos del cráneo. La longitud del proceso anterior, que se articula con el postorbital, es alrededor de la mitad de la longitud del proceso ventral que es el proceso más largo en este hueso (Figura 3.13 A, B). En la superficie lateral del proceso anterior del escamoso hay un surco profundo orientado anteroposteriormente que se extiende desde su extremo distal hasta el cuerpo principal del escamoso, donde se desvanece. Este surco es el sitio de la articulación con el proceso posterior del postorbital, formando así barra temporal que separa las fenestras infra y supratemporal (Figura 3.13 B). Es así que el escamoso forma parte de la fenestra supratemporal como sucede en otros sauropodomorfos (Upchurch, 1998; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004), con la excepción de algunos titanosaurios (*e.g.*, *Nemegtosaurus*, *Quaesitosaurus*; Wilson, 2005).

El proceso ventral (o descendente) es el proceso más largo y delgado del escamoso, cuyo grosor se agudiza distalmente. Aunque el extremo distal de este proceso está roto, el mismo no sería mucho más largo de lo que hay preservado. El proceso ventral está ligeramente curvado hacia atrás, por lo que junto con el proceso anterior, le da al escamoso una forma de S sigmoidal en vista lateral (Figura 3.13 B). Este proceso tiene forma triangular en sección transversal con su margen anterior liso y plano. El borde anterior del proceso ventral y el borde ventral del proceso anterior definen el margen posterior y dorsal de la fenestra infratemporal. En la superficie posterior del proceso ventral hay un surco profundo dorsoventralmente orientado que sirve de articulación con el cuadrado (Figura 3.13 C, D).

El ángulo recto entre el proceso anterior y el proceso descendente de *Bagualia* se observa en otros saurópodos (e.g., *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Camarasaurus*; Chatterjee y Zheng, 2002:fig. 5 A; He *et al.*, 1988:fig. 5; Madsen *et al.*, 1995:fig. 21) pero este ángulo es variable entre los taxones. Ejemplos de esto son *Mussaurus*, que tiene un ángulo de 40° (Pol y Powell, 2007) o *Leyesaurus* que tiene un ángulo de 45° entre estos procesos (Apaldetti *et al.*, 2011).

El proceso posterior es el más pequeño de todos los procesos. Es laminar orientado hacia abajo con un borde afilado (Figura 3.13 B-D). Esta forma de proceso orientado posteroventralmente es similar a la presente en otros saurópodos (e.g., *Bellusaurus*; Moore *et al.*, 2018:fig. 12B). La superficie ventral de este proceso es cóncava y recibe la cabeza del cuadrado.

El proceso medial es muy delgado anteroposteriormente y contacta con el proceso posterolateral del parietal a lo largo de su margen dorsal (el cual no está preservado), y con el complejo exoccipital-opistótico a través de todo su margen posteroventral. La superficie anterior entre el proceso medial y anterior es cóncava y profunda (Figura 3.13 A), ya que sirve como sitio de inserción del *M. adductor mandibular* (Upchurch *et al.*, 2004).

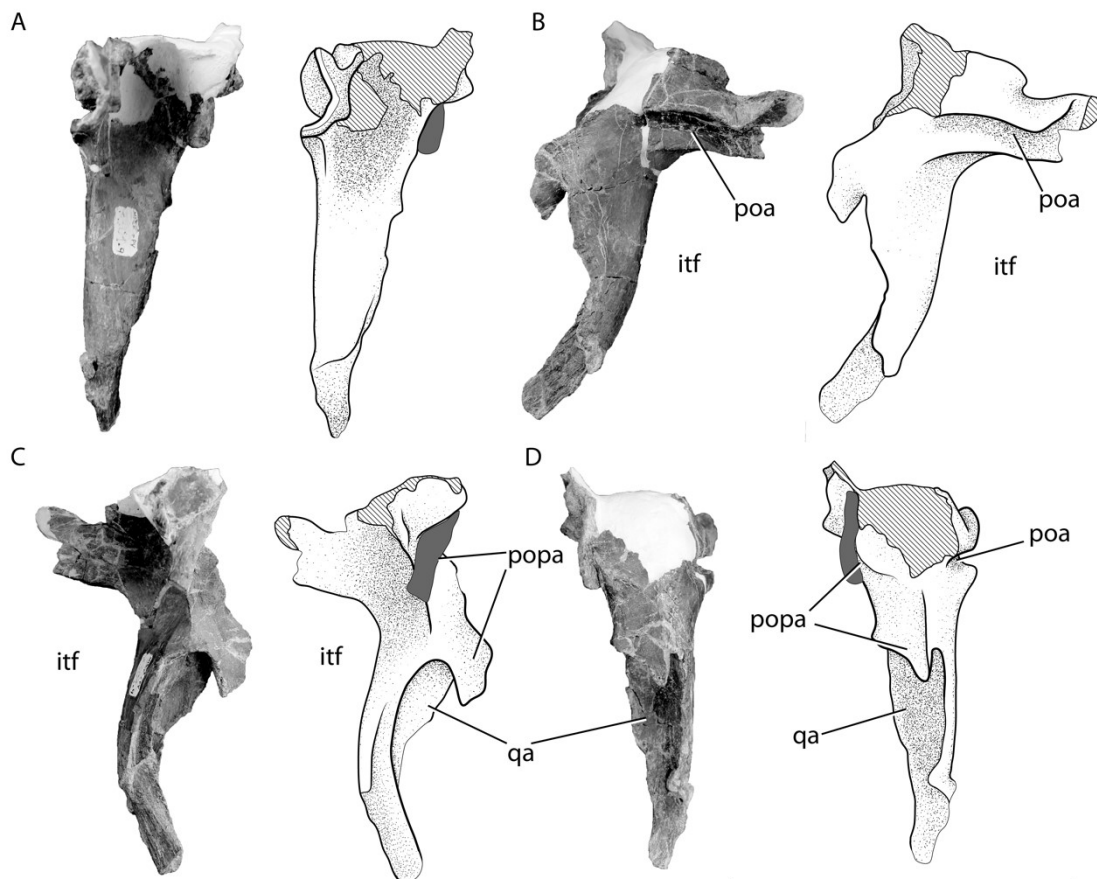


Figura 3.13. Escamoso derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-9) en vista anterior (A), lateral (B), medial (C), y posterior (D). **Abreviaturas:** **itf**, fenestra infratemporal; **poa**, articulación con el postorbital; **popa**, articulación para el proceso paroccipital; **qa**, articulación para el cuadrado; **qja**, articulación para el cuadradoyugal. Escala de 10 cm.

Cuadrado

En total se recuperaron dos cuadrados, uno derecho casi completo y perteneciente al holotipo (MPEF-PV 3301-4; Figura 3.14), y uno izquierdo que se encontraba separado del material holotipo, por lo que se lo considera como perteneciente a un espécimen diferente (MPEF-PV 3342). MPEF-PV 3342 está fuertemente deformado de modo que en vista lateral el eje axial es recto debido al aplastamiento sufrido en sentido anteroposterior, mientras que MPEF-PV3301-4 posee una leve deformación del ala pterigoidea, por lo que la descripción se basa principalmente en este último.

El cuerpo del cuadrado es de forma sinuosa en vista lateral y posterior. La superficie articular proximal para el escamoso (basado en la réplica del MPEF-PV

3301-2) es triangular en sección transversal y tiene un surco profundo en la superficie dorsal. Este surco está orientado lateromedialmente conectando las superficies lateral y medial (Figura 3.14 C, D). El ala pterigoidea se proyecta anteromedialmente y cubre más del 70% de la longitud dorsoventral del cuadrado (Figura 3.14 A, B) al igual que lo observado en otros sauropodomorfos (*e.g.*, *Thecodontosaurus*, *Leyesaurus*, *Tazoudasaurus*, *Omeisaurus*, *Camarasaurus*). El ala pterigoidea es laminar y tiene la forma de un semicírculo en vista posterior con su mayor ancho transversal en su línea media (aproximadamente 50 mm). Debido a la poca preservación del margen medial del ala pterigoidea, la superficie de articulación con el pterigoides no es visible.

El cuadrado de *Bagualia* carece de la fosa cuadrada, que cuando está presente se encuentra en la superficie lateroposterior del elemento (Figura 3.14 D). La presencia de esta fosa es una sinapomorfia de Eusauropoda (Wilson y Sereno, 1998; Wilson 2002), pero las reversiones a la condición plesiomórfica (es decir, ausencia de la fosa) también están presentes en *Tazoudasaurus* (Allain y Aquesbi, 2008), *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009:fig. 2 D) y diplodocidos (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004).

La placa lateral del cuadrado (o margen lateral) es un proceso laminar que se extiende desde el contacto con el escamoso hasta la superficie articular con el cuadradoyugal (Figura 3.14 A, D). La longitud máxima anteroposterior de este proceso en forma de cresta es de 20 mm en su punto medio y es menos extenso dorsoventralmente que el ala pterigoidea.

En la superficie proximal de la placa lateral se reconoce una superficie apenas marcada que sería el sitio de articulación con el escamoso (Figura 3.14 A). Esta superficie articular se extiende hacia abajo y parece terminar ligeramente por encima de la superficie articular del cuadradoyugal (Figura 3.14 A). La superficie articular para el cuadradoyugal se encuentra debajo de la placa lateral y se extiende hacia arriba curvándose medialmente hasta cerca del extremo distal de la articulación escamosa. Esta articulación para el cuadradoyugal está definida por tres crestas, dos anteriores y una lateral (Figura 3.14 A, D). La cresta superior anterior es una lámina corta y delgada, y se extiende desde la base de la placa lateral hacia abajo donde desaparece. La otra cresta anterior se encuentra ventral a la última, es más corta y delgada. Esta pequeña cresta aparece inmediatamente luego de que la cresta superior se desvanece, y se extiende ventralmente hasta el borde de la superficie articular mandibular del cuadrado. Esta cresta forma, en conjunto con la cresta superior, el margen anterior de la articulación con el cuadradoyugal (Figura 3.14 A). Por último la cresta lateral corre a lo

largo de la superficie distal del cuadrado hacia la superficie articular con las mandíbulas. Esta cresta es delgada y es la más larga de todas las descritas. A su vez existe una pequeña cresta accesoria que se encuentra entre las anteriores y la lateral, y también está orientada dorsoventralmente, aunque es baja y menos marcada que las otras. Este sitio de articulación es variable entre los taxones en cuanto a la cantidad y disposición de crestas, pero en la mayoría se observa al menos una (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Moabosaurus*, *Camarasaurus*, *Europasaurus*; Allain y Aquesbi, 2008:fig.5 F; Britt *et al.*, 2017.fig. 7F; Madsen *et al.*, 1995:fig. 20; Marpmann *et al.*, 2015:fig.11 A, C). Basado en las texturas articulares para el escamoso y cuadradoyugal, es probable que estos dos huesos hayan tenido un contacto cuando se articulaban con el cuadrado, por lo que un pequeño borde anterior del cuadrado pudo haber quedado libre en vista lateral. Esto pudo haber permitido que, en vista lateral, el cuadrado contribuya al borde posterior de la fenestra infratemporal, como sucede en *Jobaria* y otros saurópodos derivados (Wilson, 2002), pero no podemos confirmar esto debido a que no poseemos un cuadradoyugal preservado y articulado con el cuadrado.

La porción distal del cuadrado está curvada en vista posterior, por lo que la superficie posteromedial es convexa y la superficie de articulación con las mandíbulas inferiores tiene un ángulo de 45° con respecto al eje vertical del hueso (Figura 3.14 B). De esta manera, esta superficie de articulación es visible solo en vista lateral. La superficie articular para las mandíbulas inferiores se expande anteroposteriormente y tiene un perfil cóncavo en vista lateral, un carácter común en la mayoría de los saurópodomorfos (*e.g.*, *Adeopapposaurus*, *Spinophorosaurus*, *Camarasaurus*). En el lado medial, cerca del cóndilo posteromedial hay una protuberancia redondeada de aproximadamente 10 mm de diámetro (Figura 3.14 B). También en la superficie ventral posterolateral del cuadrado hay una protuberancia que no es tan marcada como la anterior (Figura 3.14 D).

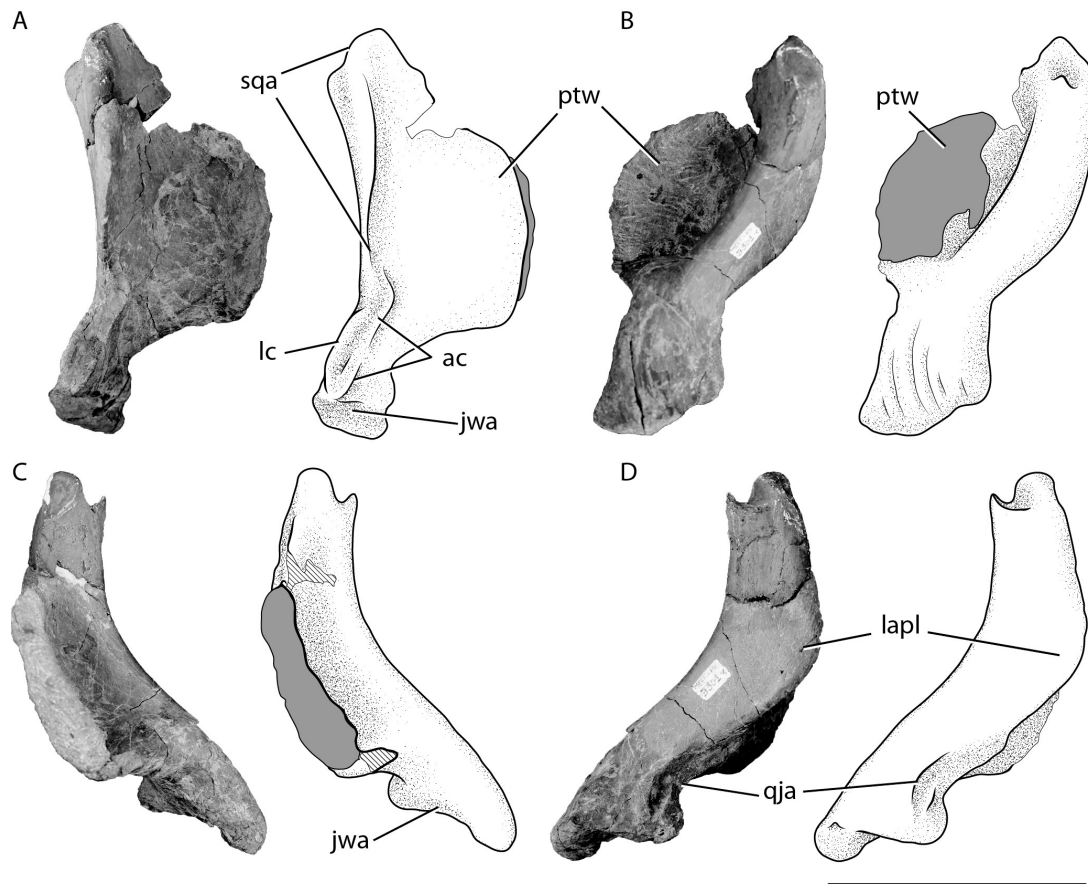


Figura 3.14. Cuadrado derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-4) en vista anterolateral (A), posteromedial (B), anteromedial (C), y posterolateral (D). **Abreviaturas:** ac, cresta anterior; jwa, articulación para la mandíbula; lc, cresta lateral; lapl, placa lateral; ptw, ala pterigoidea; qja, articulación para el cuadradoyugal; sqa, articulación para el escamoso. Escala de 10 cm.

Neurocráneo

El neurocráneo de *Bagualia* está casi completo y levemente deformado (MPEF-PV 3301-1; Figura 3.15, 3.16). Este elemento está formado por el complejo supraoccipital, exoccipital-opistótico, basioccipital, complejo basiesfenoides-paraesfenoides, proótico, lateroesfenoides y orbitoesfenoides.

Supraoccipital

El supraoccipital es un hueso romboidal en forma de placa que contacta anterodorsalmente con el parietal y lateroventralmente con los exoccipitales (Paulina Carabajal, 2015). Este elemento se orienta anterodorsalmente con un ángulo de 45 °

respecto a la superficie dorsal del cóndilo occipital (Figura 3.15 A). La contribución del supraoccipital al margen dorsal del foramen magnum es de alrededor del 25%, como en algunos sauropodomorfos (*e.g.*, *Lamplughsaura*, *Nebulasaurus*, *Mamenchisaurus*). En el saurópodo basal *Melanorosaurus* y el eusaurópodo *Nebulasaurus* los exoccipitales están muy próximos entre sí, por lo que la contribución del supraoccipital es alrededor del 10% del margen completo del foramen magnum (Yates, 2007:fig. 8; Xing *et al.*, 2015:fig. 2 B). En *Spinophorosaurus* se observa una contribución ligeramente mayor (30%; Knoll *et al.*, 2012:fig. 1 D, 3 B), mientras que en *Turiasaurus* la participación es casi nula ya que los exoccipitales están en contacto entre sí por encima del foramen magnum (Royo Torres y Upchurch, 2012:fig. 5 A, 8 A). En *Bagualia*, el supraoccipital es más ancho que alto (aproximadamente 92 mm en su parte más ancha y 60 mm de alto en la mitad; Figura 3.15 A). En contraste con la condición de *Bagualia*, varios saurópodos poseen supraoccipitales que son más altos que anchos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Nebulasaurus*, *Turiasaurus*; Zheng, 1996; fig. 9, 11; Xing *et al.*, 2015:fig. 2 B; Royo Torres y Upchurch, 2012:fig. 5 A, 8 A). La altura del supraoccipital es más del doble de la altura del foramen magnum (24.4 mm), lo cual es una morfología generalizada en sauropodomorfos (*e.g.*, *Anchisaurus*, *Spinophorosaurus*, *Mamenchisaurus*; Fedak y Galton 2007:fig. 3 A, 8 B; Knoll *et al.*, 2012:fig. 3 B; Ouyang y Ye, 2002:fig. 4). La protuberancia supraoccipital está bien desarrollada, siendo alta y ancha, como una marcada proyección posterior (Figura 3.15 A). La distancia que separa la protuberancia supraoccipital del foramen magnum es igual a la longitud dorsoventral de la misma. La protuberancia supraoccipital en *Bagualia* es dorsoventralmente más baja que en *Nebulasaurus* (Xing *et al.*, 2015:fig. 2 B) pero más alta que la presente en *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012:fig. 3 B). A ambos lados de la protuberancia el supraoccipital es cóncavo, lo que define el sitio de inserción del *M. splenius capitis* (Button *et al.*, 2014). En el margen dorsal del supraoccipital se encuentra el foramen para la vena cerebral medial caudal (*capitis dorsalis*), representada como un corte profundo en forma de muesca (Figura 3.15 A).

Complejo exoccipital-opistótico

El complejo exoccipital-opistótico (= otoccipital) está compuesto por los exoccipitales y los opistóticos. Este complejo forma la mayor parte del proceso paraoccipital y las paredes del foramen magnum (Paulina Carabajal, 2015). El proceso paraoccipital se proyecta posterolateralmente (al igual que en los eusaurópodos; Wilson,

2002) y se dirige ligeramente ventralmente (Figura 3.15 A, B), lo cual está ampliamente distribuido en Sauropodomorpha (e.g., *Anchisaurus*, *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Camarasaurus*, *Nemegtosaurus*; Fedak y Galton, 2007:fig. 3 A; Chatterjee y Zheng, 2002:fig.5 B; He *et al.*, 1988:fig.6; Madsen *et al.*, 1995:fig.2; Nowinski, 1971:fig.5). En contraste con *Bagualia*, los procesos paraoccipitales de algunos sauropodomorfos como *Plateosaurus* (Prieto y Norell, 2011:fig. 30B), *Melanorosaurus* (Yates, 2007:fig. 8), *Lamplughsauro* (Kutty *et al.*, 2007:fig. 6) y *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012:fig. 1 B, D, 3 B) están orientados horizontalmente hacia sus laterales. El margen dorsal es cóncavo en la mitad de su longitud, lo que le da al extremo distal la apariencia de estar expandido dorsalmente (Figura 3.15 A). Mientras que el margen dorsal distal del proceso paroccipital se expande, el margen ventral es recto en toda su longitud. La expansión dorsal también se observa en *Turiasaurus* (Royo Torres y Upchurch, 2012:fig. 5 A, 8 A) y *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012:fig. 1B, 3 B). Algunos taxones presentan ambos márgenes dorsal y ventral expandidos (e.g., *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*, *Omeisaurus*; Allain y Aquesbi, 2008, figura 5 C; Ouyang y Ye, 2002:figura 4; He *et al.*, 1988:fig.6), otros sólo su margen ventral (e.g., *Melanorosaurus*; Yates, 2007:fig.4 B, 8), y otros no tienen una expansión marcada (e.g., *Anchisaurus*, *Lamplughsauro*, *Cetiosaurus*; Fedak y Galton, 2007 :fig. 3 A; Kutty *et al.*, 2007:fig. 6; Galton y Knoll, 2006:fig. 1 C). Los procesos paraoccipitales en *Bagualia* son planos y de forma elíptica en sección transversal con su eje principal orientado dorsoventralmente.

En el borde dorsal del proceso paroccipital hay una pequeña concavidad que corresponde al margen ventral del foramen posttemporal, que está encerrado por el parietal, exoccipital y el escamoso (Figura 3.15 A). Este foramen posttemporal también se observa en *Melanorosaurus* (Yates, 2007:fig. 8) y saurópodos más derivados (e.g., *Camarasaurus*, *Diplodocus*, *Giraffatitan*; Madsen *et al.*, 1995:fig. 5 E; CM 11161; MB.R.2180.22). En *Nebulasaurus* este foramen está encerrado solo por los exoccipitales y el escamoso (Xing *et al.*, 2015:fig. 3 B). La superficie posterior del extremo distal de ambos procesos paraoccipitales es levemente cóncava así como también la superficie proximoventral cercana al foramen magnum, los cuales son sitios para la inserción del *M. iliocostalis* (Button *et al.*, 2014). Los opistóicos se unen a los proóticos en la cara lateral del neurocráneo delimitando así a la fenestra ovalis por medio de la crista proótica (Figura 3.15 B).

La sutura entre el exoccipital-opistótico y el basioccipital está marcada. En la unión entre los exoccipitales y el supraoccipital existen unas marcadas y rugosas facetas proatlantales a cada lado del margen dorsal del foramen magnum (Figura 3.15 A), las cuales están presentes también en el sauropodomorfo basal *Lufengosaurus* (Barret *et al.*, 2005:fig. 5) y dentro de Eusauropoda están solamente desarrolladas en *Shunosaurus* (cráneo ZG65430), estando ausentes en otros eusaurópodos basales con ésta región preservada (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Nebulasaurus*, *Mamenchisaurus*, *Omeisaurus*). Dado la distancia filogenética entre *Shunosaurus* y *Bagualia* (ver Capítulo 4) y que este último posee un desarrollo mayor de las facetas, éstas son interpretadas como una autapomorfía local de *Bagualia*. A su vez, debajo de estas facetas existe otra pequeña y puntiaguda protuberancia no observada en otros sauropodomorfos, por lo que éstas podrían ser autapomórficas de *Bagualia*.

El foramen magnum tiene una forma elíptica con el eje principal orientado dorsoventralmente (Figura 3.15 A), por lo que éste es más alto que ancho (24,4 mm y 16 mm respectivamente), al igual que algunos sauropodomorfos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Turiasaurus*, *Camarasaurus*; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 5 J; Royo Torres y Upchurch, 2012:fig. 3 C, 5 A, 8 A; Madsen *et al.*, 1995:fig. 2). Esta forma elíptica contrasta con el foramen magnum circular presente en la mayoría de los sauropodomorfos basales (*e.g.*, *Melanorosaurus*, *Lamplughsauro*; Yates, 2007:fig. 8; Kutty *et al.*, 2007:fig. 6) y algunos eusaurópodos basales (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*; Zheng, 1996:fig. 11; Chatterjee y Zheng, 2002; He *et al.*, 1988:fig. 6 B; Ouyang y Ye, 2002:fig. 4). Además, algunos sauropodomorfos basales tienen un foramen magnum más ancho que alto (*e.g.*, *Anchisaurus*, *Lufengosaurus*; Fedak y Galton, 2007:fig. 3 A, 8 B; Barret *et al.*, 2005:fig. 5), un carácter ampliamente extendido entre los saurópodos más derivados (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Nebulasaurus*, *Apatosaurus*; Remes *et al.*, 2009:fig. 2 B; Xing *et al.*, 2015:fig. 2 B; Berman y McIntosh 1978:fig. 11).

Lateralmente al cóndilo occipital, en el complejo exoccipital-opistótico, hay un foramen simple y pequeño para el nervio hipogloso XII, y los nervios IX-XI (foramen Metótico) (Figura 3.15 B). En contraste, en otros sauropodomorfos se reconocen dos forámenes para el nervio XII (*e.g.*, *Anchisaurus*, *Shunosaurus*, *Nebulasaurus*; Fedak y Galton, 2007:fig. 3 C; Zheng, 1996:fig. 13; Xing *et al.*, 2015:fig. 2 A, 3). Al igual que los saurópodos, y a diferencia de los terópodos, el foramen Metótico está expuesto lateralmente. Esta abertura única para los nervios IX-XI y la vena yugular interna anteriormente está limitada únicamente por la delgada y bien desarrollada crista

interfenestralis la cual la separa de la fenestra ovalis (Figura 3.15 B), estando ausente la crista tuberalis posteriormente (como en *Shunosaurus*, Zheng, 1996), lo cual contrasta con algunos saurópodos derivados donde ésta se desarrolla como una lámina corta (e.g., *Cetiosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Nebulasaurus*, *Turiasaurus*; Galton y Knoll, 2006:fig. 2 A; Knoll *et al.*, 2012; Xing *et al.*, 2015:fig. 3 B). En algunos casos como el sauropodiforme *Melanorosaurus*, el foramen Metótico está compuesto por tres forámenes separados para cada nervio IX-XI (Yates, 2007:fig. 10 B). En *Bagualia* la crista interfenestralis es larga, extendiéndose desde la unión del basiesfenoides con el proótico, hasta más de la mitad del margen ventral del proceso paraoccipital (Figura 3.15 B).

Basioccipital

El basioccipital se articula dorsalmente con el complejo exoccipital-opistótico y anteriormente con el basiesfenoides. La porción dorsal del basioccipital forma la mayor parte del cóndilo occipital y su cuello, mientras que su porción ventral forma los tubérculos basales. Sus superficies dorsal y lateral son ligeramente cóncavas, algo que se observa más marcado en *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009:fig. 2 C; Knoll *et al.*, 2012:fig. 1 A, B; 3 A, D). El cóndilo occipital de *Bagualia* es más grande que el foramen magnum, siendo aproximadamente dos veces más ancho que éste (Figura 3.15 A), lo cual es una característica ampliamente distribuida entre los eusaurópodos basales (e.g., *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Turiasaurus*; Chatterjee y Zheng, 2002:fig. 5; He *et al.*, 1988:fig. 6; Royo Torres y Upchurch, 2012:fig.5 A, 8 A) y taxones más derivados (e.g., *Camarasaurus*, *Nemegtosaurus*; Madsen *et al.*, 1995:fig. 2; Nowinski, 1971:fig. 5 A). En otros eusaurópodos la relación entre el tamaño del cóndilo y el foramen magnum es inferior al doble, siendo el ancho del cóndilo alrededor de 1,5 veces el ancho del foramen magnum (e.g., *Spinophorosaurus*, *Nebulasaurus*, *Mamenchisaurus*; Knoll *et al.*, 2012:fig. 3 A; Xing *et al.*, 2015:fig. 2 B; Ouyang y Ye, 2002:fig. 4). Otros sauropodomorfos poseen cóndilos occipitales mucho más pequeños que el foramen magnum (e.g., *Anchisaurus*, *Melanorosaurus*, *Lamplughsauro*; Fedak y Galton, 2007:fig. 3 A; Yates, 2007:fig. 4, 8; Kutty *et al.*, 2007:fig. 6).

El basioccipital y el basiesfenoides están fuertemente fusionados pero poseen una sutura visible (Figura 3.15 B). Ambos huesos contribuyen igualmente en la formación de los tubérculos basales, y aquí ambos están separados por una muesca transversal de textura rugosa, la cual es común en Sauropodomorpha (e.g.,

Lufengosaurus, *Melanorosaurus*, *Turiasaurus*; Yates, 2004:fig. 3; Barret *et al.*, 2005; Yates, 2007:fig.5, 9; Royo Torres y Upchurch, 2012). Entre los tubérculos basales se observa un foramen craniofaríngeo redondeado y profundo (Figura 3.15 A). A su vez, no existe una cresta transversal entre los tubérculos basales, al igual que en otros sauropodomorfos (*e.g.*, *Nebulasaurus*, *Omeisaurus*; Yates, 2004:fig. 3; Xing *et al.*, 2015; Dong *et al.*, 1983:fig. 18). Los tubérculos basales poseen forma de dedo con su longitud anteroposterior alrededor del doble de la altura dorsoventral, un carácter compartido con la mayoría de los saurópodos, pero diferente a los tubérculos aplanados dorsoventralmente (más anchas que altos) de algunos titanosaurios derivados (*e.g.*, *Saltasaurus*, *Nemegtosaurus*; Powell, 1992:fig.1; Nowinski, 1971:fig.5 A). El ancho lateromedial de los tubérculos basales es menor al del cóndilo occipital (Figura 3.15 A), tal como ocurre en *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009. fig. 2 B, C) y *Nebulasaurus* (Xing *et al.*, 2015:fig. 2 E), pero diferente a los tubérculos basales más anchos presentes en otros eusaurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*; Zheng, 1996:fig. 11; Dong *et al.*, 1983:fig. 18, 19; Ouyang y Ye, 2002:fig. 4). Las superficies posteroventrales de ambos tubérculos basales son rugosas con estrías que se continúan hacia la base de los procesos basipterigoideos, ya que ambos conforman el sitio de unión para los músculos craneocervicales como el *M. rectis capitis ventralis* y *M. longissimus capitis profundus* (Button *et al.*, 2014).

Complejo basiesfenoides-paraesfenoides

El complejo basiesfenoides-paraesfenoides (= parabasiesfenoides) está completo y posee un proceso cultriforme (proceso paraesfenoidal) orientado anteriormente y algo ventralmente (Figura 3.15 B), aunque este está algo deformado como el neurocráneo en general. El proceso cultriforme posee unos 65 mm de largo y forma un ángulo recto con ambos procesos basipterigoideos en vista lateral. Este proceso tiene forma de hoja de cuchillo con una sección transversal triangular. Su superficie anterior posee un surco profundo que lo recorre en su totalidad (Figura 3.16 A), mientras que su margen posterior es recto hacia la porción distal donde se vuelve cóncavo en vista lateral (Figura 3.15 B). Esta concavidad ocupa más de un tercio de la longitud total del proceso cultriforme (alrededor de 19,4 mm de longitud) y no se ha observado en ningún otro taxón con esta estructura preservada (*e.g.*, *Adeopapposaurus*, *Mamenchisaurus*, *Europasaurus*), por lo que es considerada una autapomorfia de *Bagualia*. El basiesfenoides forma el piso de la cavidad endocraneana y se contacta posteriormente

con el basioccipital, dorsalmente con el proótico y el lateroesfenoides, y anteriormente con el paraesfenoides. En la superficie lateral del basiesfenoides se encuentra la crista preótica (“preotic pendant” en inglés) en forma de ala como en *Nebulasaurus* (Xing *et al.*, 2015:fig. 2 A), la cual está formada por el proótico y se extiende ventralmente (Figura 3.15 B). Esto es diferente a *Spinophorosaurus*, donde esta estructura está poco desarrollada (Knoll *et al.*, 2012). Esta crista posee una superficie lateral totalmente rugosa conformada por estrías oblicuas en dirección posteroventral, las cuales sirven como sitio de inserción del *M. levator pterygoideus* y *M. protractor pterygoideus* (Holliday, 2006). En ambas cristas preóticas existe un hueco pequeño pero profundo sobre la superficie lateral que podría ser también parte de la superficie de unión de los músculos mencionados.

Anteroventralmente a la crista preótica hay un pequeño foramen para el nervio craneal VI (ver más abajo; Figura 3.16 A), y medialmente (o debajo) se abre el foramen para la rama cerebral de la arteria carótida interna (Figura 3.15 B). La arteria carótida interna está presente en ambos lados del basiesfenoides y se conserva mejor en el lado izquierdo. Este foramen es perfectamente circular y profundo, y se ubica en la base de los procesos basipterigoideos. Ambos forámenes para la arteria carótida interna se abren en el extremo ventral de la pituitaria. La entrada de la carótida interna es continua a un surco profundo sobre el basiesfenoides, que recorre gran parte de la superficie posterior de los procesos basipterigoideos, y está definido anteriormente por una cresta que ocupa casi toda la superficie lateral de los mismos (Figura 3.15 B). Los procesos basipterigoideos están comprimidos lateromedialmente y la mitad distal de los mismos se proyecta ligeramente hacia atrás (Figura 3.15 B), a diferencia de los procesos de *Spinophorosaurus* que están muy curvados posteriormente (Knoll *et al.*, 2012:fig. 1 B). En el saurodomorfo basal *Leyesaurus*, los procesos basipterigoideos se proyectan ligeramente hacia delante (Apaldetti *et al.*, 2011), mientras que en los eusaurópodos *Shunosaurus* (Zheng, 1996:fig. 13) y *Chebsaurus* (Lang y Mahammed, 2010:fig. 4 B) están orientados verticalmente hacia abajo. Los procesos basipterigoideos divergen entre sí con un ángulo de alrededor de 40° (Figura 3.15 A), lo cual hace que la distancia lateromedial entre ambos sea mayor que la de los tubérculos basales. Aunque no se puede saber cuánto de la separación entre ambos procesos es la real debido a la deformación general del neurocráneo, se estima que en condiciones normales no estarían más separados de lo observado. En otros eusaurópodos el ángulo de divergencia de los procesos basipterigoideos es mayor, como por ejemplo en *Chebsaurus* (Lang y

Mahammed, 2010:fig. 4 A) y *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012), donde divergen entre sí con un ángulo de 60 °, y *Turiasaurus* donde lo hacen con un ángulo de 45 ° (Royo Torres y Upchurch, 2012). Las longitudes anteroposterior y lateromedial de los procesos basipterigoideos son 56 y 10 mm respectivamente. Estas medidas son proporcionalmente similares en otros eusaurópodos (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Mamenchisaurus*; Knoll *et al.*, 2012:fig. 1, 3; Ouyang y Ye, 2002:fig. 4). Otros sauropodomorfos poseen procesos basipterigoideos más cortos (*e.g.*, *Lamplughsaura*, *Omeisaurus*; Kutty *et al.*, 2007:fig.7; Dong *et al.*, 1983:fig.18). La sección transversal de los procesos basipterigoideos de *Bagualia* posee forma elíptica con su eje principal orientado anteroposteriormente, lo que difiere con la forma circular presente en *Lufengosaurus* (Barret *et al.*, 2005) y *Shunosaurus* (Zheng, 1996), o la triangular observada en *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012). También *Bagualia* posee procesos basipterigoideos no expandidos distalmente, algo que difiere de aquellos con diferentes grados de expansión presentes en otros sauropodomorfos (*e.g.*, *Melanorosaurus*, *Lamplughsaura*, *Spinophorosaurus*, *Turiasaurus*; Yates, 2007; Kutty *et al.*, 2007:fig. 7; Knoll *et al.*, 2012:fig.3 B; Royo Torres y Upchurch, 2012). La superficie entre los procesos basipterigoideos es anteroposteriormente cóncava y posee una fosa posterior profunda. Algunos sauropodomorfos poseen una cresta transversal que separa que delimita anteriormente esta fosa (*e.g.*, *Melanorosaurus*; Yates, 2007).

Proótico

El proótico se contacta posteriormente con el opistótico, ventralmente con el basiesfenoides, anteriormente con el lateroesfenoides, y dorsalmente con el parietal y frontal. Las suturas entre estos huesos son fácilmente reconocibles en el neurocráneo de *Bagualia*. En el contacto ventral entre el lateroesfenoides y el proótico, existe un gran foramen para el nervio trigémino V por debajo del nivel del foramen para el nervio VII (que se encuentra posterior a este), y ventralmente al foramen de la vena cerebral media rostral (Figura 3.15 B). El foramen para el nervio trigémino V es circular y uno de los de mayor calibre en el neurocráneo. Este foramen está externamente separado de un pequeño foramen anterior por medio de un delgado puente óseo, pero ambos están conectados internamente (Figura 3.15 B). Esto indicaría que el foramen pequeño podría tratarse del pasaje para la rama oftálmica del nervio trigémino (V1), mientras que el foramen más grande se correspondería a la salida conjunta de las ramas maxilar y mandibular del nervio trigémino (V2 y V3; Paulina Carabajal, 2015). El foramen para la

vena cerebral media rostral es mayor que los del nervio trigémino y se encuentra en la base del proceso postorbital del lateroesfenoides donde entra en contacto con el proótico (Figura 3.15 B). Esta zona, entre el lateroesfenoides y proótico, forma una gran concavidad ya que es la superficie de unión de la musculatura de la mandíbula (Holliday, 2006). En *Bagualia* la crista proótica se encuentra muy desarrollada y se divide ventralmente en dos láminas que encierran al único foramen para el nervio VII, tal como se observa en *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012), y diferente al doble foramen para el nervio VII presente en *Shunosaurus* VII (Zheng, 1996). Esta crista se extiende desde la sutura entre el proótico y el basiesfenoides hacia más de la mitad de la superficie anteroventral del proceso paroccipital (Figura 3.15 B). En contraste, en *Nebulasaurus* la crista proótica es corta y no se extiende hacia el proceso paraoccipital (Xing *et al.*, 2015:fig.2 A, 3).

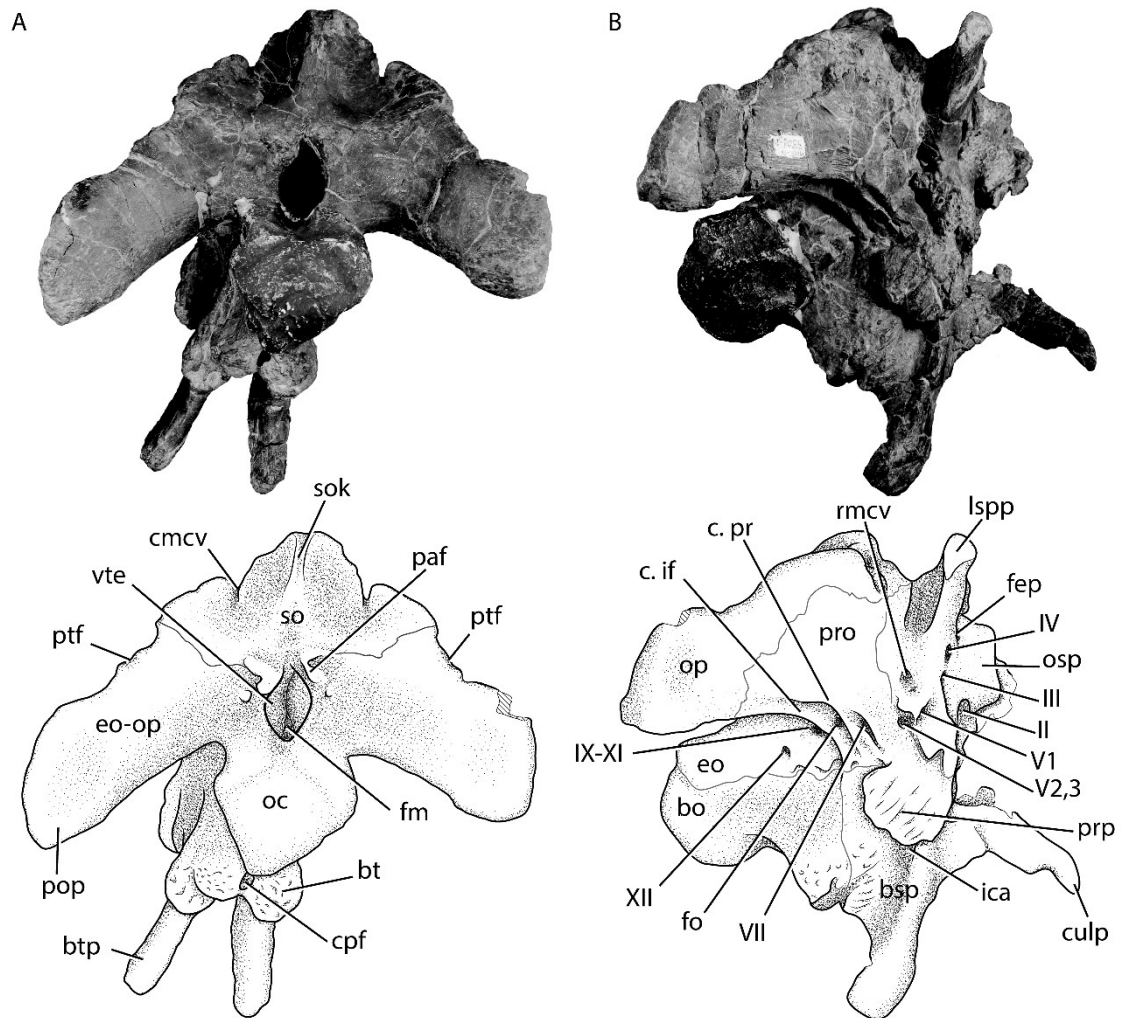


Figura 3.15. Neurocráneo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-1) en vista posterior (A) y lateral derecha (B). **Abreviaturas:** **bo**, basioccipital; **bsp**, basiesfenoides; **bt**, tubérculo basal; **btp**, proceso basipterigoideo; **c. if**, crista interfenestralis; **c. pr**, crista proótica; **cmcv**, pasaje para la vena cerebral medial caudal; **cpf**, fosa craneofaríngea; **culp**, proceso cultriforme; **eo**, exoccipital; **eo-op**, complejo exoccipital-opistótico; **fep**, fenestra epióptica; **fm**, foramen magnum; **fo**, fenestra ovalis; **ica**, entrada de la arteria carótida interna; **II**, foramen para el nervio óptico; **III**, foramen para el nervio oculomotor; **IV**, foramen para el nervio troclear; **IX-XI**, foramen Metótico; **lspp**, proceso del lateroesfenoides; **oc**, cóndilo occipital; **osp**, orbitoesfenoides; **paf**, facetas proatlantales; **pit**, espacio para la glándula pituitaria; **pop**, proceso paroccipital; **pro**, proótico; **prp**, crista preótica (“preotic pendat”); **ptf**, foramen posttemporal; **rmcv**, pasaje para la vena cerebral medial rostral; **so**, supraoccipital; **sok**, protuberancia supraoccipital; **V1**, rama oftálmica del nervio trigémino; **V2,3**, rama maxilar y mandibular del nervio trigémino; **VI**, foramen para el nervio abducens; **VII**, foramen

para el nervio facial; **vte**, eminencia vestibular; **XII**, foramen para el nervio hipogloso. Escala de 10 cm.

Lateroesfenoides

El lateroesfenoides se ubica en la región anterodorsal del neurocráneo contactándose dorsalmente con el parietal y frontal, posteriormente con el proótico, ventralmente con el basiesfenoides, y anteriormente con el orbitoesfenoides. El proceso postorbital del lateroesfenoides (o crista antótica) se proyecta lateralmente y ligeramente posteroventralmente (Figura 3.16 A), aunque no se puede saber cuánto afecta la deformación a esta orientación. Los procesos postorbitales del lateroesfenoides son alrededor de dos veces más largos que su ancho anteroposterior y son aplanados con una sección transversal triangular con su mayor eje orientado posteroventralmente. Ambos procesos no se expanden hacia sus extremos distales, mientras que en *Shunosaurus* sí (Zheng, 1996:fig. 14; Chatterjee y Zheng, 2002:fig. 7). En *Spinophorosaurus* estos procesos se expanden ligeramente y son de sección transversal ovoide (Knoll *et al.*, 2012:fig. 3 D). En la unión anteroventral entre el lateroesfenoides y el orbitoesfenoides hay un foramen único (en el lado derecho) que es mayor que el foramen para el nervio trigémino V (aproximadamente el doble), y se corresponde a la salida para la vena orbitocerebral.

A su vez, dos pequeños forámenes se ubican anterodorsalmente a la vena cerebral media rostral, por delante del proceso postorbital del lateroesfenoides. Estos forámenes son las salidas de los nervios craneales III y IV (oculomotor y troclear respectivamente; Figura 3.15 B, 3.16 B). El foramen para el nervio IV se ubica dorsalmente al III y su apertura está marcada por una larga concavidad que se extiende alrededor de 7 milímetros hacia arriba sobre la superficie anterior del proceso postorbital del lateroesfenoides (Figura 3.16 B).

Orbitoesfenoides

Ambos orbitoesfenoides están aplastados lateromedialmente y desplazados de tal manera que el orbitoesfenoides izquierdo se superpone algo por encima del derecho (Figura 3.16 B). La unión de ambos orbitoesfenoides forma una larga concavidad endocraneana en forma de V, la cual es el área por donde transcurre el nervio olfatorio I (Figura 3.15 A). En la superficie posteroventral externa de los orbitoesfenoides se abre

un enorme foramen único y medial formado por ambos huesos, correspondiente al nervio óptico II (Figura 3.16 B). En algunos taxones este nervio se abre en dos forámenes separados por una delgada lámina en la unión entre ambos orbitoesfenoides (e.g., *Camarasaurus*, *Diplodocus*; Dong *et al.*, 1983). Posteriormente al foramen para el nervio óptico se encuentra expuesta la fosa pituitaria, la cual se encuentra desplazada hacia la derecha debido a la deformación general del neurocráneo (Figura 3.16 A, B). A su vez, a cada lado de la fosa pituitaria se encuentran los forámenes para el nervio craneal VI, separados de la misma por una delgada lámina (Figura 3.16 B).

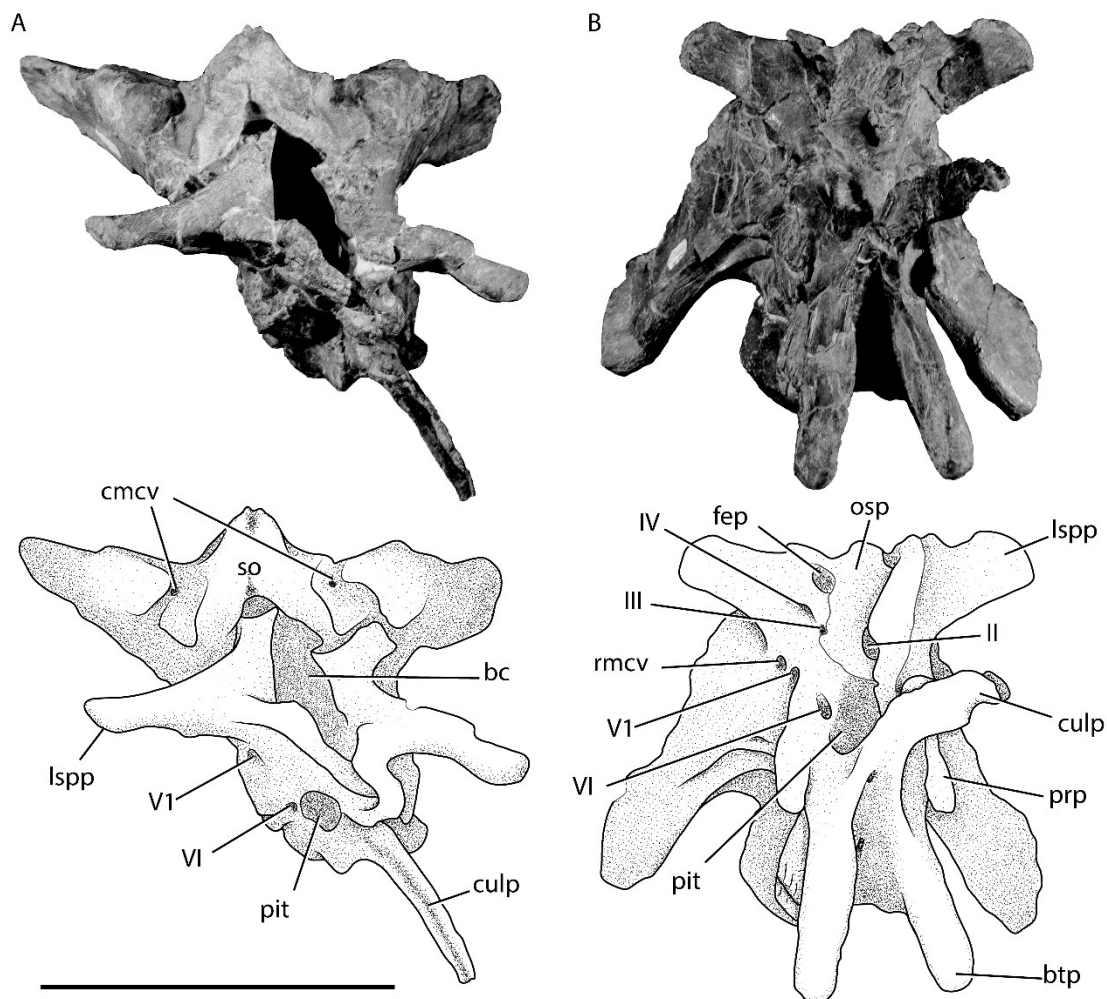


Figura 3.16. Neurocráneo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-1) en vista anterior (A) y ventral (B). **Abreviaturas:** **bc**, cavidad cerebral; **bt**, tubérculo basal; **btp**, proceso basipterigoideo; **cmcv**, pasaje para la vena cerebral medial caudal; **culp**, proceso cultriforme; **fep**, fenestra epióptica; **II**, foramen para el nervio óptico; **III**, foramen para el nervio oculomotor; **IV**, foramen para el nervio troclear; **lspp**, proceso del lateroesfenoides; **osp**, orbitoesfenoides; **pit**, espacio para la clándula pituitaria; **rmcv**,

pasaje para la vena cerebral medial rostral; **so**, supraoccipital; **VI**, rama oftálmica del nervio trigémino; **VI**, foramen para el nervio abducens. Escala de 10 cm.

Pterigoides

El pterigoides de *Bagualia* (MPEF-PV 11017; Figura 3.17) es un hueso orientado dorsomedialmente en el paladar, formado por tres procesos: anterior, lateroventral y posterior. El borde medial del proceso anterior (o ala anterior) del pterigoideo contacta con el otro pterigoideo en la línea media del paladar en un ángulo de aproximadamente 60°. Este es el proceso más largo del pterigoideo. Su margen dorsal tiene una elevación acentuada en la longitud media y se curva hacia abajo hasta el extremo anterior redondeado (Figura 3.17 A). Esta elevación en el margen dorsal también se observa en otros taxones (*e.g.*, *Europasaurus*, *Giraffatitan*; Marpmann *et al.*, 2015:fig. 12; MBR 2181). En contraste, otros sauropodomorfos tienen un proceso anterior con un margen dorsal recto en toda su longitud (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Thecodontosaurus*, Prieto y Norell, 2011:fig. 19 CF; Yates, 2003:fig. 2 A), o convexo (*e.g.*, *Spinophorosaurus*; Remes *et al.*, 2009:fig. 2 D, E). La superficie lateral de este proceso anterior es plana o ligeramente cóncava, mientras que la medial es ligeramente convexa.

Este proceso anterior es grande y dorsoventralmente bajo como en *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009:fig. 2 D, E), mientras que en otros taxones existen procesos anteriores más robustos, siendo cortos anteroposteriormente y lateromedialmente más anchos (*e.g.*, *Camarasaurus*, *Giraffatitan*; Madsen *et al.*, 1995:fig. 36; MBR 2181). La articulación para el vómer es visible en el extremo anterolateral del proceso anterior como una suave depresión definida posteriormente por una cresta de orientación posteroventral (Figura 3.17 A).

El proceso lateroventral contacta con el ectopterigoides, el cual a su vez contacta con el maxilar. Este proceso es anteroposteriormente corto y dorsoventralmente bajo, siendo estas medidas similares a las observadas en otros sauropodomorfos (*e.g.*, *Lufengosaurus*, *Adeopapposaurus*, *Lamplughsauro*; Barret *et al.*, 2005:fig. 4; Martínez, 2009:fig. 4; Kutty *et al.*, 2007:fig. 6/2). Procesos laterales alargados del pterigoides están presentes en algunos taxones (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Camarasaurus*, *Bellusaurus* (Prieto y Norell, 2011:fig. 19 C, D; Remes *et al.*, 2009:fig. 2 D, E; Madsen *et al.*, 1995:fig.36; Moore *et al.*, 2018:fig.14). Este proceso está separado del proceso anterior por una muesca profunda (Figura 3.17 A). El margen

posterior del proceso lateroventral es cóncavo y hacia su extremo distal se extiende hacia atrás en forma de punta (Figura 3.17 A, B), lo cual es una condición presente en algunos taxones (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Camarasaurus*, *Giraffatitan*, *Europasaurus*; Prieto y Norell, 2011:fig. 19 E, F; Remes *et al.*, 2009:fig. 2 D, E; Madsen *et al.*, 1995:fig.36 J, K; Janensch, 1936:fig.27, 28; DFMMh / FV100.2). Otros taxones no poseen esta extensión, sino que el margen posterior del proceso lateroventral es recto hacia su extremo distal (*e.g.*, *Melanorosaurus*, *Adeopapposaurus*, *Lamplughsaura*, *Shunosaurus*, *Bellusaurus*, *Mamenchisaurus*; Yates, 2007:fig.9; Martínez, 2009:fig.5 C, 9 A; Kutty *et al.*, 2007:fig.3, 4; Chatterjee y Zheng, 2002:fig.4 L; Moore *et al.*, 2018:fig.14; Ouyang y Ye, 2002:fig.5 B). La articulación para el ectopterigoides está definida por un surco sobre el margen anteromedial del proceso lateroventral (Figura 3.17 A). La superficie dorsal del proceso lateroventral posee una protuberancia cerca del margen lateral, la cual se eleva alrededor de 5 mm, lo cual es una característica no observada en otros sauropodomorfos (Figura 3.17 A).

El proceso posterior del pterigoides se contacta con el basipterigoides y el ala pterigoidea del cuadrado. El sitio de articulación con el cuadrado es fuertemente cóncavo en el lado medial y convexo lateralmente (Figura 3.17 A, B). No existe una constricción que separe a este proceso del resto del cuerpo del pterigoides, algo que sí sucede en otros taxones (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Massospondylus*, *Spinophorosaurus*; Prieto y Norell, 2011:fig. 19 C; Sues *et al.*, 2004; Remes *et al.*, 2009:fig. 2 D, E). En la superficie medial se encuentra un proceso pequeño plano que es el sitio de articulación con el basipterigoides (Figura 3.17 B), el cual está separado de la fosa basipterigoidea, y es similar al presente en *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009:fig. 2 D, E). En otros sauropodomorfos este proceso se curva hacia arriba, rodeando al extremo distal del proceso basipterigoideos cuando está en articulación con este (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Adeopapposaurus*, *Melanorosaurus*, *Shunosaurus*, *Camarasaurus*, *Dicraeosaurus*; Prieto y Norell, 2011:fig. 19; Martínez, 2009; Yates, 2007; Upchurch *et al.*, 2004; Madsen *et al.*, 1995:fig. 36; Janensch, 1936). Este proceso en forma de gancho, además de estar ausente en *Bagualia*, también no se observa en otros taxones (*e.g.*, *Thecodontosaurus*, *Massospondylus*, *Lamplughsaura*; *Europasaurus*, *Nemegtosaurus*; Yates, 2003; Sues *et al.*, 2004; Kutty *et al.*, 2007; Marpmann *et al.*, 2015; Nowinski, 1971:fig. 5 A).

A pesar de estar incompleto, se deduce que el proceso posterior del pterigoides no es bifurcado, como sí sucede en algunos sauropodomorfos (*e.g.*, *Plateosaurus*,

Lufengosaurus, *Adeopapposaurus*, *Melanorosaurus*, *Shunosaurus*; Prieto y Norell, 2011:fig. 19; Barret *et al.*, 2005:fig. 4; Martínez, 2009; Yates, 2007; Zheng, 1996). La ausencia de un proceso posterior bifurcado es similar a lo observado en otros eusaurópodos (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Camarasaurus*, *Europasaurus*; Remes *et al.*, 2009. fig. 2 D, E; Madsen *et al.*, 1995:fig. 36; Marpmann *et al.*, 2015:fig.12). La superficie lateral del proceso posterior es lisa y se vuelve ligeramente rugosa posteroventralmente. Esta cara se articula con la superficie medial del ala pterigoidea del cuadrado (Figura 3.17 B).

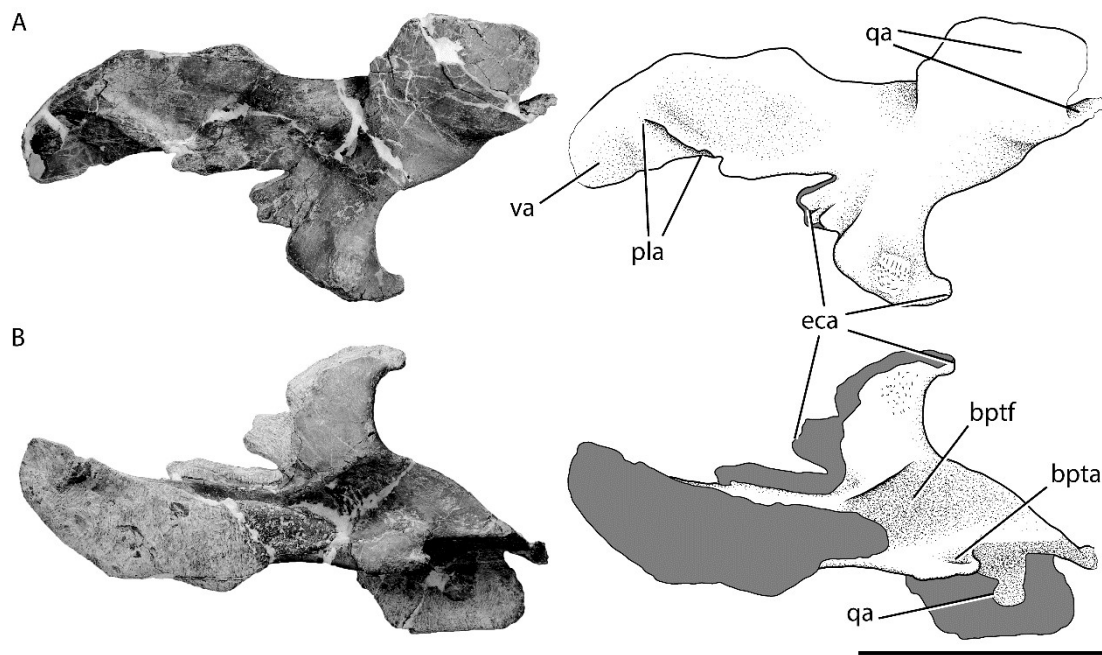


Figura 3.17. Pterigoides izquierdo de *Bagualia alba*(MPEF-PV 11017) en vista laterodorsal (A) y ventromedial (B). **Abreviaturas:** **bpta**, articulación para el proceso basipterigoideo; **bptf**, fosa basipterigoidea; **eca**, articulación para el ectopterigoidea; **pla**, articulación para el palatino; **qa**, articulación para el cuadrado; **va**, articulación para el vómer. El gris indica sedimento. Escala de 10 cm.

Dentarios

En la localidad Cañadón Bagual se recuperaron dos dentarios, uno derecho (MPEF-PV 3302-3; Figura 3.18) y otro izquierdo (MPEF-PV 3302-1; Figura 3.19), ambos en asociación con un surangular derecho (MPEF-PV 3302-2; Figura 3.20) y pertenecientes al mismo espécimen MPEF-PV 3302. El dentario MPEF-PV 3302-3 está casi completo, se encuentra comprimido lateromedialmente, y posee al menos 16

alvéolos reconocibles (Figura 3.18 A). En él se puede observar un diente parcialmente erupcionado pero aún no funcional dentro del segundo alveolo. Por su parte el otro dentario (MPEF-PV 3302-1) carece del extremo posterior distal y del extremo anterodorsal de la sínfisis. Este dentario tiene 14 alvéolos preservados y se observan 5 dientes parcialmente erupcionados en los alvéolos 1, 6, 9, 12 y 13 (Figura 3.19 A). En los prosaurópodos y eusaurópodos basales el número de dientes en el dentario ronda entre 20 y 30 (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch *et al.*, 2004). La reducción en el número de dientes es una sinapomorfía de *Omeisaurus* + Neosauropoda donde existen 17 o menos dientes (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). La presencia de al menos 16 dientes en los dentarios *Bagualia* es menor que la observada en algunos sauropodomorfos no eusaurópodos como *Tazoudasaurus* que posee 18 (Allain y Aquesbi, 2008) o *Chinshakiangosaurus* que tiene al menos 19 dientes (Upchurch *et al.*, 2007). En contraste, en *Patagosaurus*, el número de dientes en el dentario más completo (MACN-CH 933) podría ser de 13, aunque este dentario corresponde a un ejemplar juvenil (Bonaparte, 1986).

Los dentarios de *Bagualia*, si estuvieran articulados, reflejarían que la forma de la mandíbula inferior sería en U en vista dorsal (Figuras 3.18 A, 3.19 A), carácter generalizado entre los saurópodos y que difiere de las mandíbulas en forma de V de los sauropodomorfos basales, y las mandíbulas rectangulares presentes en diplodocideos y titanosaurios. El margen anteroventral de ambos dentarios está suavemente redondeado, es decir, carece de una esquina puntiaguda presente en algunos eusaurópodos y grupos más derivados (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus*, Flagellicaudata; Chatterjee; Zheng, 2002:fig. 4 F, G, H, I; Ouyang y Ye, 2002:fig.3; Wilson 2002). En el extremo anterodorsal preservado del dentario MPEF-PV 3302-3 existe un proceso en forma de pico, al igual que aquel descrito en el premaxilar (Figura 3.18 A, E). La presencia de un proceso similar en el extremo anterior del dentario ha sido descrita en algunos sauropodomorfos no saurópodos (*e.g.*, *Mussaurus*; Pol y Powell, 2007) pero éste no se ha registrado en otros saurópodos, por lo que se lo considera como una autapomorfía local de *Bagualia*, dado su contexto filogenético (ver Capítulo 4).

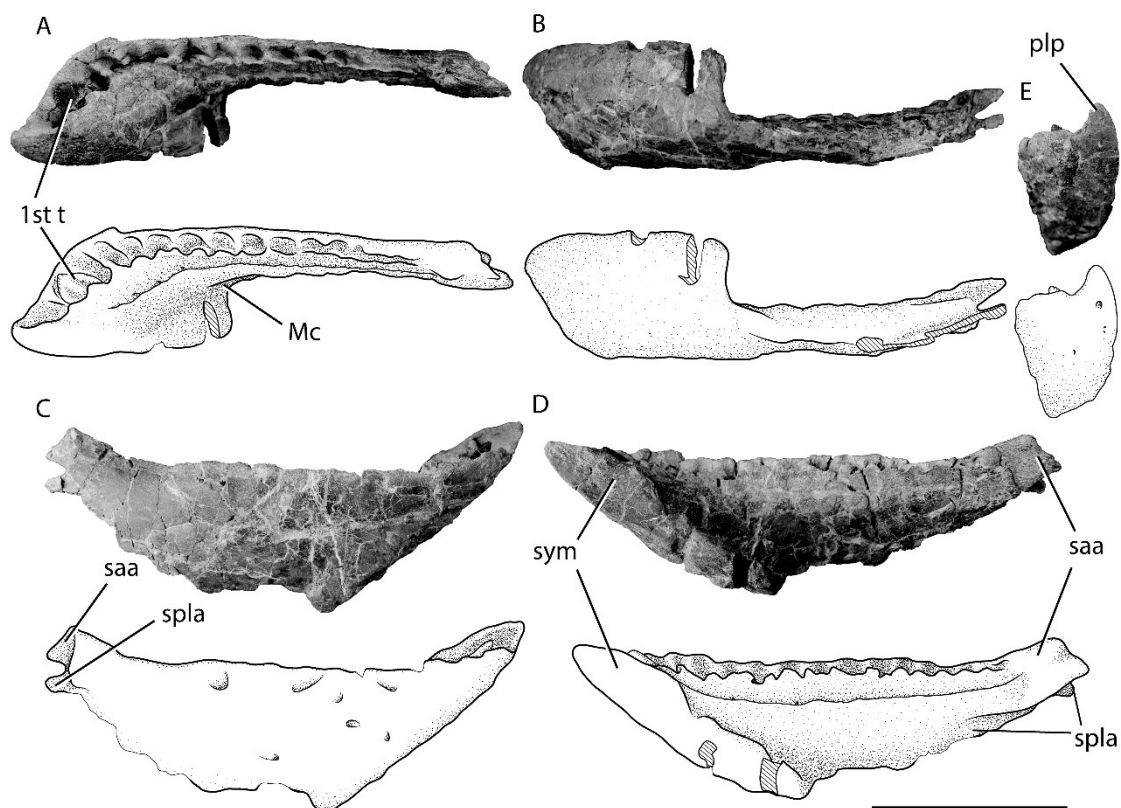


Figura 3.18. Dentario derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3302-3) en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C), medial (D), y anterior (E). **Abreviaturas:** 1st et, primer diente erupcionado; mc, canal meckeliano; plp, proceso en forma de pico; saa, articulación para el surangular; spla, articulación para el splenial; sym, sínfisis. Escala de 10 cm.

Al igual que en Eusauropoda, ambos dentarios tienen un extremo anterior alto (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch, 1998) siendo éste alrededor del doble de la altura mínima del hueso (Figuras 3.18 C-D, 3.19 C-D). La superficie de la sínfisis es plana, tiene forma de hoja en sección transversal, y no es perpendicular al eje longitudinal del dentario (Figuras 3.18 D, 3.19 D). La superficie lateral de los dentarios es lisa y posee numerosos forámenes nutricios (Figuras 3.18 C, 3.19 C). Lateralmente a los alveolos existe una placa lateral, también presente en el premaxilar y maxilares preservados, la cual es considerada una sinapomorfía de Eusauropoda. Medialmente, los dientes están bordeados lingualmente por placas interdentes bien fusionadas que tienen forámenes nutricios debajo de la fila de dientes, los cuales disminuyen de tamaño posteriormente.

El borde de la fenestra mandibular externa no es visible en ninguno de los dentarios debido a la mala preservación de sus márgenes posteroventrales. El proceso

ventral del extremo posterior del dentario está totalmente ausente en MPEF-PV 3302-3 y solo la base de este se conserva en MPEF-PV 3302-1. Por otro lado, el proceso dorsal se encuentra completo en MPEF-PV 3302-3, estando subdividido en dos pequeños procesos, uno lateral, y otro medial (Figura 3.18 C-D). El proceso lateral es muy delgado y se ubica por debajo del proceso medial. Este proceso se separa del medial por un surco poco profundo que se extiende sobre la superficie ventromedial del dentario aproximadamente 3 cm, formando así el sitio de unión con el esplenial. Por su parte el proceso medial es más robusto y plano, siendo su margen dorsal continuo con la fila de dientes, y su margen posterior cóncavo en vista lateral (Figura 3.18 C). La concavidad posterior del proceso medial le da una forma de cola de pez en vista lateral, la cual articula perfectamente con la superficie medial de la porción anterodorsal del surangular (Figura 3.18 D). En MPEF-PV 3302-1 el canal Meckeliano está bien desarrollado, siendo muy profundo en la porción posterior, desvaneciéndose anteriormente hasta desaparecer a unos 2 cm detrás de la sínfisis (Figura 3.19 D). En MPEF-PV 3302-3 solo está presente la porción anterior del canal Meckeliano, la cual es muy profunda debido a la compresión lateromedial del hueso (Figura 3.18 A, D).

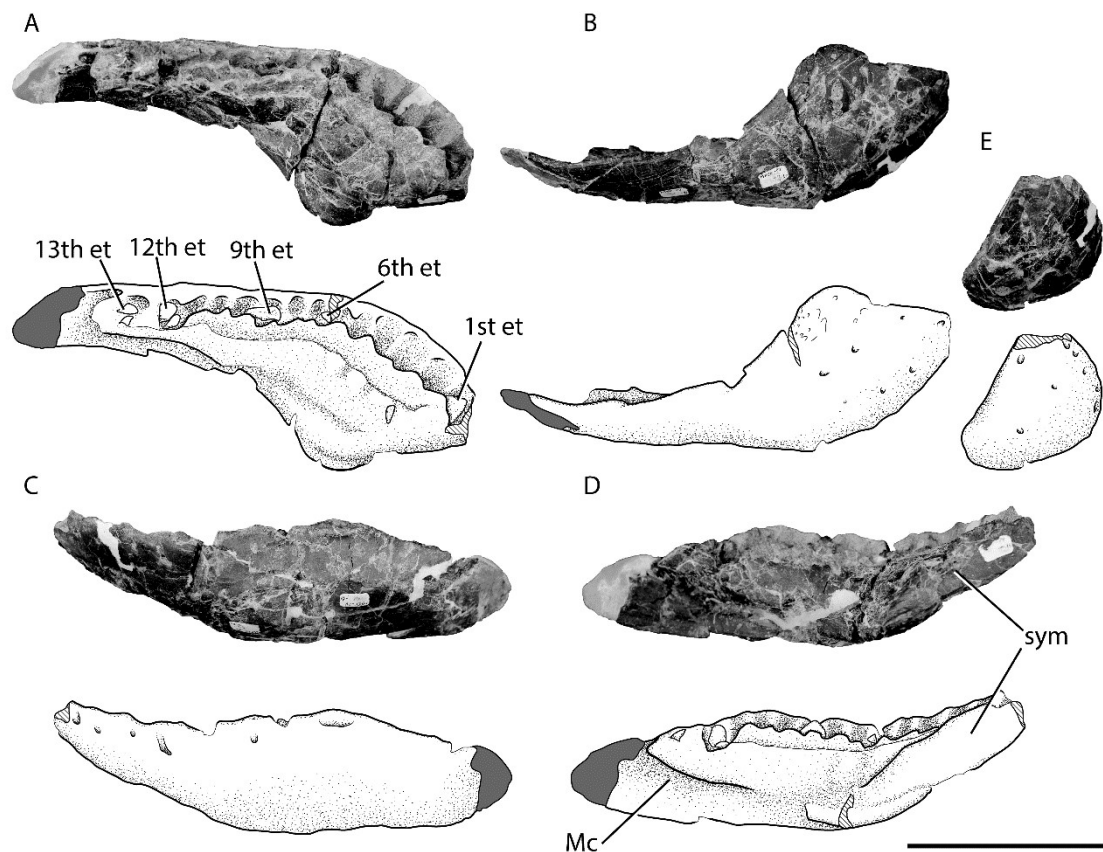


Figura 3.19. Dentario izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3302-1) en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C), medial (D), y anterior (E). **Abreviaturas:** **12th et**, diente erupcionado 12; **13th et**, diente erupcionado 13; **1st et**, diente erupcionado 1; **6th et**, diente erupcionado 6; **9th et**, diente erupcionado 9; **mc**, canal meckeliano. Escala de 10 cm.

Surangular

Se han hallado dos surangulares derechos (MPEF-PV 3302-2, MPEF-PV 3339) de los cuales el más completo y menos deformado es el asociado a los dentarios MPEF-PV 3302 (Figura 3.20). El surangular MPEF-PV 3339 carece de su porción anterior, margen ventral y extremo posterior distal, además de estar fuertemente comprimido dorsoventralmente, por lo que la descripción se basa principalmente en MPEF-PV 3302-2 que solo carece de parte de su margen ventral en su longitud media. El surangular es un hueso muy delgado con su margen dorsal sigmoide, siendo convexo desde su extremo anterior hasta el foramen surangular posterior, y cóncavo desde el último hasta el extremo distal posterior. La superficie lateral es lisa y suavemente convexa, con dos forámenes bien desarrollados (ver abajo; Figura 3.20 A). El margen dorsal de la porción posterior de ambos surangulares posee una protuberancia delgada elevada alrededor de tres milímetros (Figura 3.20), la cual también está presente en algunos saurópodos (*e.g.*, *Mussaurus*, *Plateosaurus*, *Lamplughsaura*; Pol y Powell, 2007:fig. 8; AMNH 6810; Kutty *et al.*, 2007:fig. 4/9, 6/3), y probablemente representa el límite anterior de la articulación craneomandibular (Pol y Powell, 2007). La eminencia coronoidea es baja y se encuentra por encima del nivel de la fenestra mandibular externa. Esta eminencia confiere el ancho y la altura máximos al surangular. Dentro de los eusaurópodos, *Shunosaurus* no tiene un coronoide alto (Zheng, 1996:fig. 5 D, 6) a diferencia del proceso sobresaliente presente en otros taxones (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Omeisaurus*, *Camarasaurus*; Galton, 1984; He *et al.*, 1988:fig. 13; Wilson y Sereno, 1998). El foramen surangular anterior es redondeado y se abre hacia delante. Este se encuentra en la superficie lateral cerca del margen dorsal del surangular, cerca del proceso coronoide (Figura 3.20A). A diferencia de los neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998), excepto *Nigersaurus* (Sereno y Wilson, 2005:fig. 5.1), la fenestra mandibular externa se encuentra abierta, de modo que su margen posterior y dorsal lo forma el surangular, el ventral lo forma el angular, y el anterior el dentario. Casi a la mitad del hueso y cerca del margen dorsal, se encuentra el foramen surangular posterior

que se abre lateralmente con forma elíptica y es más grande que el foramen surangular anterior (Figura 3.20 A). Este foramen también se observa en MPEF-PV 3339 y perfora al surangular medialmente justo por encima de la cresta medial (ver abajo).

En la superficie medial del surangular también se encuentran los sitios de articulación con los demás huesos mandibulares. La articulación para el proceso medial dorsal del dentario ocupa la superficie dorsal anterior del surangular. Esta es de forma ligeramente cóncava y triangular, y se encuentra en la superficie medial del surangular, por lo que la porción posterior distal del dentario queda oculto lateralmente por éste (Figura 3.20B). A su vez en la zona anterior de esta articulación existen dos pequeños surcos poco profundos (Figura 3.20B) similares a los observados en *Camarasaurus* (Madsen *et al.*, 1995:fig. 45 K). En estos surcos se articula perfectamente la “cola de pez” del proceso del dentario descrita anteriormente por lo que indudablemente este surangular y el dentario MPEF-PV 3302-3 pertenecen al mismo individuo.

El resto de la superficie medial del surangular es cóncava, y se divide en dos fosas por medio de una cresta larga que se extiende anteroventralmente desde el margen dorsal de zona media del surangular hasta la esquina anteroventral de la ventana mandibular externa (Figura 3.20B). La fosa anterior o la fosa aductora se define posteroventralmente por esta cresta, y dorsalmente por el margen ventral de la articulación con el dentario. La fosa posterior tiene dos sitios de articulación para el prearticular y el articular. El anterior es cóncavo y de mayor tamaño, de modo que una gran parte de la porción dorsal del prearticular (si estuviera presente) quedaría oculta lateralmente por el surangular. El sitio de articulación posterior se corresponde al lugar donde se contacta el articular (Figura 3.20B). Este sitio es plano y ocupa todo el borde ventral del lado medial en la zona posterior del surangular.

En la superficie lateral sólo se observa la articulación para el angular, la cual ocupa una porción ventral alargada que se extiende desde el extremo distal posterior del surangular hasta casi la mitad de la longitud del mismo (Figura 3.20A).

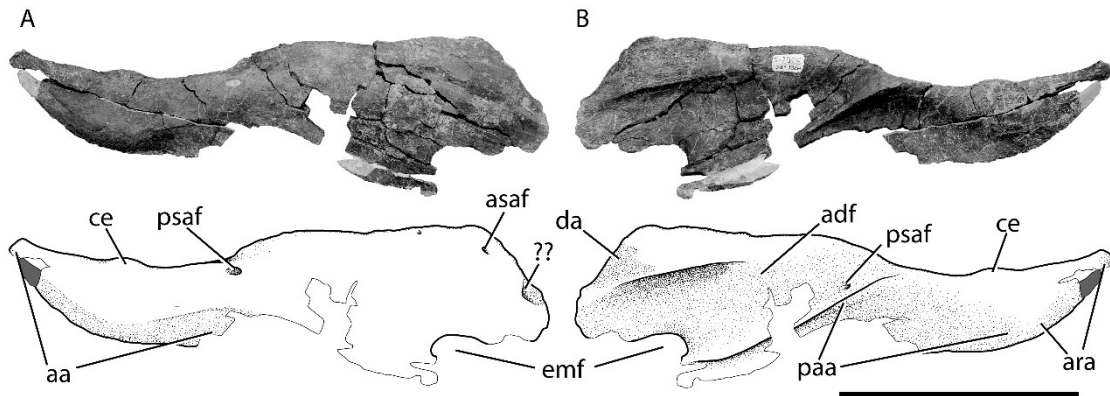


Figura 3.20. Surangular derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3302-2) en vista lateral (A) y medial (B). **Abreviaturas:** **aa**, articulación para el angular; **adf**, fosa aductora; **ara**, articulación para el articular; **asaf**, foramen surangular anterior; **ce**, eminencia coronoide; **da**, articulación para el dentario; **emf**, fenestra mandibular externa; **paa**, articulación para el prearticular; **psaf**, foramen surangular posterior. Escala de 10 cm.

Dientes

La morfología dental se estudió tanto en base a dientes aislados como in situ en los huesos craneanos preservados de *Bagualia*. Fueron analizados un total de 28 dientes aislados y por ende considerados especímenes diferentes por no existir clara asociación con algunos huesos craneanos. Debido al estado de preservación, no todos ellos fueron figurados (Figura 3.21, 3.22). Por su parte los dientes in situ observados son aquellos expuestos en el premaxilar MPEF-PV 3305 (izquierdo; Figura 3.4), los maxilares MPEF-PV 3341a (izquierdo; Figura 3.5) y MPEF-PV 3304 (izquierdo; Figura 3.6), y los dentarios MPEF-PV 3302-3 (derecho; Figura 3.18) y MPEF-PV 3302-1 (izquierdo; Figura 3.19). De los dientes se tomaron diferentes medidas siempre y cuando fue posible según el estado de preservación de los mismos: alto de la corona; ancho mesiodistal y labiolingual máximo; índice de delgadez (SI). También se describieron los tipos de facetas de desgaste y el grado de desarrollo de las mismas, los cuales son útiles para determinar la ecología alimentaria de *Bagualia* (ver Capítulo 6).

Los dientes poseen forma de cuchara como la mayoría de los sauropodomorfos (Upchurch *et al.*, 2004; Galton y Upchurch, 2004) con un lado labial convexo y una superficie lingual cóncava, lo que da una forma de D en sección transversal. El ápice de las coronas está ligeramente curvado lingualmente. Los márgenes mesial y distal son asimétricos, siendo el margen mesial más convexo que el margen distal, el cual tiene

una ligera concavidad cerca del ápice. Esta morfología está presente en la mayoría de los taxones de saurópodos con coronas espatuladas (Carballido y Pol, 2010). Ambas superficies, lingual y labial, tienen un área convexa que se extiende desde la base de la corona hasta cerca del ápice, la cual está definida por un surco poco profundo orientado dorsoventralmente a cada lado. En la superficie labial, el surco distal es ligeramente más profundo que el mesial. Los dientes de los dentarios y maxilares muestran una disposición procumbente como en la mayoría de los saurópodos (Yates, 2004), es decir, poseen un arreglo de tipo “en-echelon”, donde el margen distal de un diente cubre el margen mesial del siguiente, lo cual es considerado sinapomórfico de Eusauropoda (Wilson, 2002) o Gravisauria (Allain y Aquesbi, 2008), pero también está presente en los saurópodos basales *Amygdalodon* y *Mussaurus*, por lo que la distribución de este carácter es más amplia (Carballido y Pol, 2010). El SI de los dientes no desgastados in situ en los huesos de *Bagualia* oscila entre 1.1 y 1.7, con un promedio de 1.4 (ver Tablas 6.1-6.2 en Capítulo 6). Por su parte los dientes aislados de *Bagualia* tienen un promedio de SI de 1,3. Esto ubica a los dientes de *Bagualia* como de tipo corona ancha según lo definido por Barret y Upchurch (2005). Comparando posiciones de diente homólogas entre dentición superior e inferior, observamos que el SI de la dentición erupcionada inferior es algo mayor al de la dentición superior sólo al comparar una posición de dientes donde ambos están preservados (diente 1 del premaxilar: 1,5; diente 1 del dentario izquierdo: 1,7; Tablas 6.1-6.2 del Capítulo 6). Pero observando los valores de SI en los dientes de reemplazo, no existen diferencias significativas en similares posiciones de diente (Tabla 6.2 del Capítulo 6). Lo mismo ocurre al comparar los promedios de SI entre denticiones superior e inferior. Por otro lado, dentro de una misma serie de dientes se observa que el SI se reduce posteriormente tanto en la dentición superior como en la inferior. Esto se debe a que posteriormente la altura de los dientes disminuye en un grado mayor al de su ancho mesiodistal. Debido a que el SI es variable dentro de una misma serie de dientes y entre dentición superior e inferior, a la hora de comparar taxones se debe tener en cuenta qué huesos y qué posiciones de dientes estamos comparando. El uso de los promedios no parece ser útil a modo de comparación, pero sí se pueden tener en cuenta los rangos de SI, o el valor máximo de SI medido por hueso de cada taxón. Los valores de SI inferiores a 3 están presentes en los saurópodos basales (Becerra *et al.*, 2017). Estos valores son similares a algunos especímenes referidos por Holwerda *et al.* (2015) a *Patagosaurus* (MACN-CH 2008, MACN-CH 2009; 1.2-1.4) e inferiores al espécimen MACN-CH 1670 (SI: 2.6).

Además, el rango de valores de SI de los dientes de *Bagualia* es similar al de *Amygdalodon* (1.34-1.49; Carballido y Pol, 2010). Este parámetro ha sido medido en otros especímenes de la Formación Cañadón Asfalto y son comparados en el Capítulo 6. Al igual que otros saurodomorfos las coronas son más anchas que sus raíces, existiendo una expansión de la corona por encima del límite de la raíz al igual que la mayoría de los saurópodos (Yates, 2003). En esta zona, el esmalte termina abruptamente formando un escalón, al contrario de lo que sucede en algunos saurópodos donde el esmalte se vuelve más delgado y desaparece sutilmente hacia la raíz (e.g., *Amygdalodon*, *Patagosaurus*; Carballido y Pol, 2010; MPEF-PV 1670). El margen inferior de la corona se encuentra por debajo del margen del lado labial, como sucede en otros eusaurópodos (e.g., *Shunosaurus*, *Turiasaurus*; Chatterjee y Zheng, 2002; Royo Torres y Upchurch, 2012:fig.7). También este límite se extiende ventralmente en los márgenes mesial y distal (respecto al margen lingual y labial), estando algo más ventral en el último, lo cual también sucede en los dientes de *Amygdalodon* (Carballido y Pol, 2010:fig. 1).



Figura 3.21. Dientes aislados de *Bagualia alba*. A, MPEF-PV 3146 en vista lingual, mesial, y labial; B, MPEF-PV 3174 en vista lingual, mesial, y labial; C, MPEF-PV 3175

en vista lingual, mesial, y labial; **D**, MPEF-PV 3176 en vista lingual, distal, y labial; **E**, MPEF-PV 3207 en vista lingual, distal, y labial; **F**, MPEF-PV 3302-1 en vista lingual, mesial, y labial; **G**, MPEF-PV 3203 en vista lingual, mesial, y labial; **H**, MPEF-PV 3205 en vista lingual, mesial, y labial; **I**, MPEF-PV 3209 en vista lingual, mesial, y labial; **J**, MPEF-PV 11033 en vista lingual, mesial, y labial; **K**, MPEF-PV 11034 en vista lingual, distal, y labial; **L**, MPEF-PV 3208 en vista lingual, distal, y labial. Escala de 5 cm.

La altura de las coronas de los dientes disminuye posteriormente a lo largo de la serie, tal como se observa en el maxilar MPEF-PV 3341, donde la altura del diente más posterior preservado (undécimo) es aproximadamente dos tercios de la altura del primer diente. Tal como sucede en Eusauropoda, los dientes tienen esmalte rugoso (Upchurch, 1998; Wilson, 2005). El esmalte tiene crestas y surcos orientados apicobasalmente más desarrollados en la región basal de la superficie lingual de la corona. Estas características del esmalte fueron previamente descritas por Holwerda et al. (2015), quien clasificó a los dientes de la localidad Cañadón Bagual como dentro de un morfotipo diferente al de los dientes referidos a *Patagosaurus*. Las facetas de desgaste tienen forma de V y están presentes tanto en los márgenes mesiales como distales, y en el ápice de las coronas, al igual que en otros saurópodos no neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch y Barret, 2000). Ambos márgenes de las coronas poseen dentículos, una característica presente en los no neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). Como en todos los sauropodomorfos con dentículos, los dientes de *Bagualia* poseen dentículos orientados aproximadamente unos 45 ° respecto margen del diente (Benton et al., 2000). En todos los dientes, los dentículos son más numerosos en el margen mesial que el margen distal de las coronas. En los dientes no funcionales de los dentarios MPEF-PV 3302-3 y MPEF-PV 3302-1 (y diente aislado MPEF-PV 3302-1a), los dentículos se extienden cerca de la mitad de la altura dorsoventral de la corona. En contraste, en los dientes maxilares no desgastados los dentículos están restringidos a la región apical (Tabla 6.1). En *Bagualia* el grosor del esmalte tiene un rango de entre 0,58 y 0,76 mm en el maxilar MPEF-PV 3341, siendo éste mucho más grueso que el presente en los sauropodomorfos basales (Tabla 6.9 en Capítulo 6). El grosor del esmalte se tendrá en cuenta para definir estrategias alimenticias en el Capítulo 6.



Figura 3.22. Dientes aislados de *Bagualia alba*. **A**, MPEF-PV 11035 en vista lingual, mesial, y labial; **B**, MPEF-PV 11036 en vista lingual, distal, y labial; **C**, MPEF-PV 11037 en vista lingual, distal, y labial; **D**, MPEF-PV 11038 en vista lingual, mesial, y labial; **E**, MPEF-PV 11039-1 en vista lingual, distal, y labial; **F**, MPEF-PV 11041 en vista lingual, distal, y labial; **G**, MPEF-PV 11039-2 en vista lingual, mesial, y labial; **H**, MPEF-PV 11049 en vista lingual, distal, y labial; **I**, MPEF-PV 11045 en vista lingual, mesial, y labial; **J**, MPEF-PV 11046 en vista lingual, distal, y labial. Escala de 5 cm.

2.6.2. Elementos axiales

Vértebras cervicales

Un total de doce vértebras cervicales han sido recuperadas de la localidad de Cañadón Bagual, de las cuales las primeras siete incluido un proatlas, pertenecen al holotipo (MPEF-PV 3301/5/18/12-16), mientras que las restantes cinco son consideradas de especímenes diferentes porque no se ha encontrado una clara

asociación entre ellas (MPEF-PV 3327, MPEF-PV 3348; MPEF-PV 3349, MPEF-PV 3408, MPEF-PV 11040). El espécimen holotipo provee información de la zona anterior y media de la anatomía vertebral cervical. Aunque la posición exacta de los especímenes referidos no es conocida, sabemos que todos los especímenes aquí descritos proveen información desde la sección anterior hasta la más posterior del cuello, por lo que la anatomía del cuello de *Bagualia* puede ser conocida en base a todos los especímenes recuperados.

La descripción es realizada siguiendo un sentido de anterior a posterior en la serie cervical, primero describiendo en detalle el holotipo, seguido de los especímenes referidos. Un espécimen, compuesto por dos vértebras cervicales (MPEF-PV 11040), se superpone en posición con el holotipo, pero es descrito a continuación de éste. Todas las vértebras cervicales son opistocélicas (una sinapomorfia de *Amygdalodon* y saurópodos más derivados; Carballido y Sander, 2014) con ambas caras articulares tan altas como anchas. Estas tienen centros muy elongados (con un IE de entre 2 y 4.6), quillas ventrales, y pleurocelos marcados. A su vez la laminación está bien desarrollada (Tabla 3.2) al igual que todos los saurópodos más derivados que *Vulcanodon* (Wilson, 1999).

Proatlas

Sólo un proatlas ha sido hallado (MPEF-PV 301/5). En vista lateral, el proatlas es robusto y de forma romboidal (Figura 3.23 A-D) como en *Adeopapposaurus* (Martínez, 2009:fig. 14), pero difiere del proatlas subtriangular presente en *Leyesaurus* (Apaldetti *et al.*, 2011:fig. 6A) o el alargado y grácil proatlas de *Camarasaurus* (Madsen *et al.*, 1995:fig. 50). Este elemento se vuelve más delgado hacia la parte posterior y más grueso en la parte anterior donde es medialmente plano y lateralmente convexo, adquiriendo una forma de D en sección transversal. La superficie anterior es plana, ligeramente inclinada medialmente y orientada anterodorsalmente. En *Camarasaurus*, la superficie articular anterior no es visible en vista medial (Madsen *et al.*, 1995:fig. 50). Esta superficie contacta con el exoccipital y el supraoccipital a lo largo del margen lateral y dorsal del foramen magnum, respectivamente. Cerca del extremo dorsal de la superficie anterior hay un surco corto y orientado anterodorsalmente. El borde anteroventral es redondeado y de forma bulbosa.

El extremo más anterior (margen anterodorsal) es más delgado que el ventral y está por encima del nivel del margen dorsal de la postzigapófisis (Figura 3.23 C). En contraste, *Leyesaurus* tiene un extremo anterior que se ubica en la mitad dorsoventral

del cuerpo principal del proatlas, debajo del margen dorsal del mismo (Apaldetti *et al.*, 2011:fig. 6A). Este margen es recto y probablemente contacta, o casi, con el otro proatlas para formar el techo del canal neural (Apaldetti *et al.*, 2011). La superficie lateral del margen anterior del proatlas es rugosa con estrías cortas y delgadas orientadas anteroposteriormente. En vista lateral, el margen ventral es recto y el margen dorsal de la postzigapófisis es convexo, posteroventralmente orientado y termina de forma punteaguda. Esta terminación aguda del extremo posterior de la postzigapófisis también se ve en otros saurópodos basales (*e.g.*, *Riojasaurus*, *Adeopapposaurus*; Bonaparte y Pumares, 1995:fig. 5C-D; Martínez, 2009:fig. 14). La superficie lateral de la postzigapófisis es convexa y la medial es ligeramente cóncava para la articulación con la prezigapófisis del atlas.

Atlas

Solo están presentes las neuroapófisis del atlas, que claramente no estaban fusionadas al intercentro (MPEF-PV 3301/18; Figura 3.23 E-J). El arco neural está alargado anteroposteriormente, siendo aproximadamente dos veces más largo que alto (medido desde el extremo anterior de la prezigapófisis hasta el extremo posterior de la postzigapófisis). Como en otros saurópodos, las neuroapófisis tienen forma de ala y se dirigen posterodorsalmente (Figura 3.23 E). Ambas neuroapófisis están fusionadas anterodorsalmente, una morfología poco común, ya que en los saurópodos ambas neuroapófisis quedan en general separadas entre sí como dos unidades independientes (Harris, 2006). Se interpreta la fusión dorsal de las neuroapófisis como consecuencia de un proceso diagenético en lugar de natural. Mientras que el pedicelo izquierdo está roto, el derecho está casi completo. Aunque el pedicelo tiene la superficie articular distal ligeramente dañada, ésta tenía una forma de V en vista lateral, como en otros sauropodomorfos (*e.g.*, *Leyesaurus*, Apaldetti *et al.*, 2011:fig. 6D) pero con un ángulo más abierto que el de otros sauropodomorfos, tal como *Thecodontosaurus* (Yates, 2003:fig. 10C), *Europasaurus* (Carballido y Sander, 2014:fig. 1), y *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009:fig. 6). En cambio, en otros sauropodomorfos la forma de la superficie articular del pedicelo es variable, teniendo una forma redondeada como en *Adeopapposaurus* (Martínez, 2009:fig. 14A) o una forma plana como en *Anchisaurus* (Galton, 1976:fig. 15A-B).

Las prezigapófisis se extienden anteriormente (alrededor de 2,4 cm) desde el margen anterior del pedicelo, siendo diferentes a las prezigapófisis anteroposteriormente

cortas de otros sauropodomorfos, las cuales se ubican posteriores respecto al pedicelo (e.g., *Adeopapposaurus*; *Leyesaurus*, *Europasaurus*, *Camarasaurus*, *Apatosaurus*; Apaldetti *et al.*, 2011:fig. 6D; Martínez, 2009:fig. 14A; Carballido y Sander, 2014:fig. 1H; GMNH 101; Gilmore, 1936:fig. 6).

Los procesos de las postzigapófisis están bien desarrollados, teniendo sus superficies articulares una forma elíptica con su eje más largo orientado anteroposteriormente a lo largo del proceso. Como en *Adeopapposaurus* y *Leyesaurus*, las prominentes epipófisis se dirigen posteriormente desde la altura media de las postzigapófisis y terminan como una punta delgada (conservada en la neuroapófisis derecha; Figura 3.23 H-J). La epipófisis derecha está separada de la superficie articular de la postzigapófisis por un surco largo y profundo que se extiende posteriormente alrededor de 2 cm desde el margen posterior de la articulación. Por lo tanto, la epipófisis es casi tan larga anteroposteriormente como la postzigapófisis, siendo relativamente más corta que la de *Thecodontosaurus* (Yates, 2003:fig. 10C).

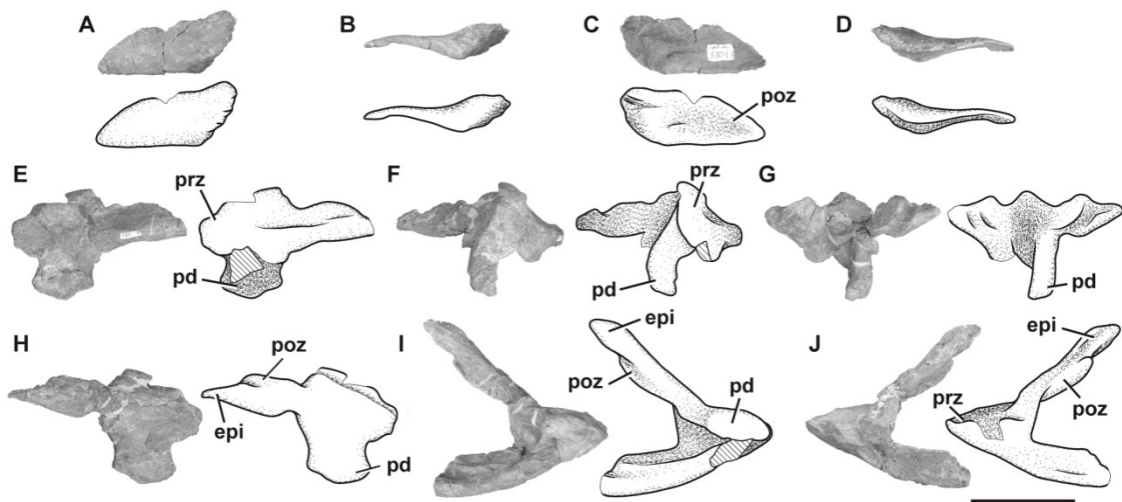


Figura 3.23. Proatlans y atlas de *Bagualia alba*. **A-D**, proatlans derecho (MPEF-PV 3301-5) en vista lateral (**A**), ventral (**B**), medial (**C**), y dorsal (**D**). **E-J**, atlas (MPEF-PV 3301-10) en vista lateral izquierda (**E**), anterior (**F**), ventral (**G**), lateral derecha (**H**), posterior (**I**), y dorsal (**J**). **Abreviaturas:** **epi**, epipófisis; **pd**, pedicelo; **poz**, postzygapófisis; **prz**: prezygapófisis. Escala de 5 cm.

Axis

El axis preservado (MPEF-PV 3301/13) está deformado como producto de una fuerza de sentido dorsoventral, por lo que su superficie ventral queda expuesta en vista

lateral derecha (Figura 3.24 C). Su IE es de 2,3 (ver Tabla 3.3), similar al de otros taxones (e.g., *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*; Allain *et al.*, 2004:fig. 8A-B; MACN-CH 936). En contraste, otros eusaurópodos tienen IEs más bajos (e.g., *Cetiosaurus*, *Omeisaurus*, *Jobaria*; Upchurch y Martin, 2002:fig. 2A; He *et al.*, 1988:fig. 18; MNN TIG 3-5). El centro tiene pleurocelos muy profundos separados entre sí por una delgada placa ósea (de aproximadamente un milímetro de espesor). Mientras que los márgenes anterior, dorsal y ventral del pleurocelo están bien marcados, el posterior es sutil como en *Tazoudasaurus* (Allain y Aquesbi, 2008:fig. 8A-B). Esta morfología es claramente diferente a la observada en varios saurópodos que tienen pleurocelos completamente delimitados por márgenes profundos (e.g., *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Jobaria*; Upchurch y Martin, 2002:fig. 2A; Holwerda *et al.*, 2021; Sereno *et al.*, 1999:fig. 3, MNN TIG 3-5). Como en la mayoría de los saurópodos, el pleurocelo de *Bagualia* es simple, en lugar de estar dividido por una lámina oblicua como en los eusaurópodos derivados como *Omeisaurus* (He *et al.*, 1988:fig. 18). En vista lateral, el margen ventral del centro es ligeramente cóncavo en toda su longitud. En la superficie ventral del centro hay una quilla ventral, que está ligeramente marcada en la porción anterior, y parece volverse más alta y más gruesa hacia el margen posterior, pero esto probablemente se deba a una deformación tafonómica (Figura 3.24 E). La quilla ventral es una característica común presente en los sauropodomorfos basales (e.g., *Sarhsaurus*, *Yizhousaurus*, *Leyesaurus*; Marsh y Rowe, 2018, Zhang *et al.*, 2018; Apaldetti *et al.*, 2011), retenida en saurópodos y eusaurópodos basales (e.g., *Amygdalodon*, *Tazoudasaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Jobaria*; Rauhut, 2003b; Allain y Aquesbi, 2008; Remes *et al.*, 2009; Holwerda *et al.*, 2021; MNN TIG3), y pocos neosaurópodos (e.g., *Dicraeosaurus*, *Demandasaurus*; Upchurch *et al.*, 2004; Torcida *et al.*, 2011). La distribución de la quilla ventral es variable tanto entre taxones como dentro de una misma serie axial. Así, en algunos sauropodomorfos, la quilla está ausente en las vértebras cervicales anteriores y medias (e.g., *Riojasaurus*, *Plateosaurus*, *Lessemsaurus*; Apaldetti *et al.*, 2011), mientras que en otros se encuentra en todos los elementos del cuello, incluido el axis (e.g., *Sarhsaurus*, *Yizhousaurus*, *Adeopapposaurus*, *Leyesaurus*; Marsh y Rowe, 2018, Zhang *et al.*, 2018; Martínez, 2009; Apaldetti *et al.*, 2011). En el sauropodomorfo basal *Yunnanosaurus* la quilla aparece a partir de la tercera cervical en adelante (Lu *et al.*, 2007), mientras que en *Xingxiulong* aparece entre la cuarta y novena vértebra (e.g, Wang *et al.*, 2017), y en *Thecodontosaurus* sólo se observa en la décima, es decir, en su última vértebra del

cuello (Yates, 2003). En el eusaurópodo basal *Cetiosaurus*, la quilla ventral está presente en las vértebras 1-3 (LCM G468.1968) y en la cervical 12 (Upchurch y Martin, 2002). La presencia restringida de una quilla ventral también se observa en *Jobaria*, donde está presente en la tercera cervical y desde la novena en adelante (Upchurch y Martin, 2003). Aunque las parapófisis se encuentran mal preservadas en el axis de *Bagualia*, estas son relativamente más pequeñas que las presentes en *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986:fig. 35), y su ubicación también es diferente ya que en este último se ubican en la mitad dorsoventral del centro y se dirigen lateroposteriormente desde la superficie articular anterior del centro.

El arco neural ocupa toda la longitud anteroposterior del centro, y existe una sutura neurocentral marcada que indicaría que el axis pertenece a un individuo subadulto (Carballido y Sander, 2014). Las prezigapófisis son anteroposteriormente cortas y de superficie lisa (Figura 3.24 B), y no se extienden más allá de la cara articular anterior del centro. La PRDL es delgada y corre desde la prezigapófisis hasta la diapófisis (Figura 3.24 C), como también se observa en otros saurópodos, incluido *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986:fig. 35).

Las postzigapófisis son planas con su eje más largo orientado anteroposteriormente e inclinado lateroventralmente, por lo que son visibles en vista lateral, a diferencia de *Tazoudasaurus* donde éstas son horizontales (Allain y Aquesbi, 2008). Las postzigapófisis están más desarrolladas que las prezigapófisis y tienen una epipófisis en forma de cresta en su superficie dorsal, que se extiende alrededor de 0,5 cm desde su margen posterior (Figura 3.24 A, C). La TPOL (Wilson, 1999; Janensch, 1929b; Osborn y Mook, 1921) es corta y se une a las postzigapófisis formando el techo del canal neural, mientras que las CPOL están ausentes (Figura 3.24 D). Los procesos transversos están bien desarrollados y son anteroposteriormente cortos. En contraste con *Tazoudasaurus*, la ACDL está presente y es más grande que la PCDL, la cual no llega al margen posterior de la superficie articular del centro. La presencia de láminas centrodiapofisarias es similar a lo observado en otros saurópodos como *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986:fig. 35).

En vista lateral, el margen dorsal de la espina neural es ligeramente cóncavo, lo cual es similar pero no tan profundo como el de *Omeisaurus* (He *et al.*, 1988:fig. 18B), *Cetiosaurus* (Upchurch y Martin, 2002:fig. 2A) y *Mamenchisaurus* (Young y Zhao, 1972). Esto es diferente a la espina neural plana o convexa presente en *Tazoudasaurus* (Allain y Aquesbi, 2008:fig. 8B), *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986:fig. 35) y *Jobaria*

(MNN TIG 3-5). Las SPRLs son delgadas y forman el techo del canal neural. En el extremo distal anterior de la espina neural, justo por encima de la unión de ambas SPRLs, hay un proceso anterior (apns) que también se observa en el sauropodomorfo basal *Anchisaurus* (Galton, 1976:fig. 15D), el eusaurópodo *Jobaria* (MNN TIG 3-5), y en algunos neosaurópodos (i.e., *Europasaurus*, *Erketu*; Carballido y Sander, 2014:fig. 2; Ksepka y Norell, 2006:fig. 3), aunque en todos estos es un proceso puntiagudo, mientras que en *Bagualia* es alto y redondeado. El sauropodomorfo basal *Sarawsaurus* también tiene este proceso, pero solo en las vértebras cervicales medias y posteriores, y también tiene otro proceso proyectado en el extremo posterior de la espina neural (Marsh y Rowe, 2018). Por lo tanto, la presencia de un apns parece ser un carácter que fue adquirido de forma convergente por algunos sauropodomorfos, tanto basales como derivados. Este proceso es considerado como parte de la PRSL por Tschopp et al. (2015:ch 151), lo cual también es descrito por Carballido y Sander (2014) en *Europasaurus*. La porción distal de la espina neural se ensancha (Figura 3.24 F) y en su superficie dorsal hay surcos y pequeños huecos. En contraste con *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986), en *Bagualia* el extremo posterior de la espina neural no sobrepasa la superficie articular posterior del centro (Figura 3.24 A, C).

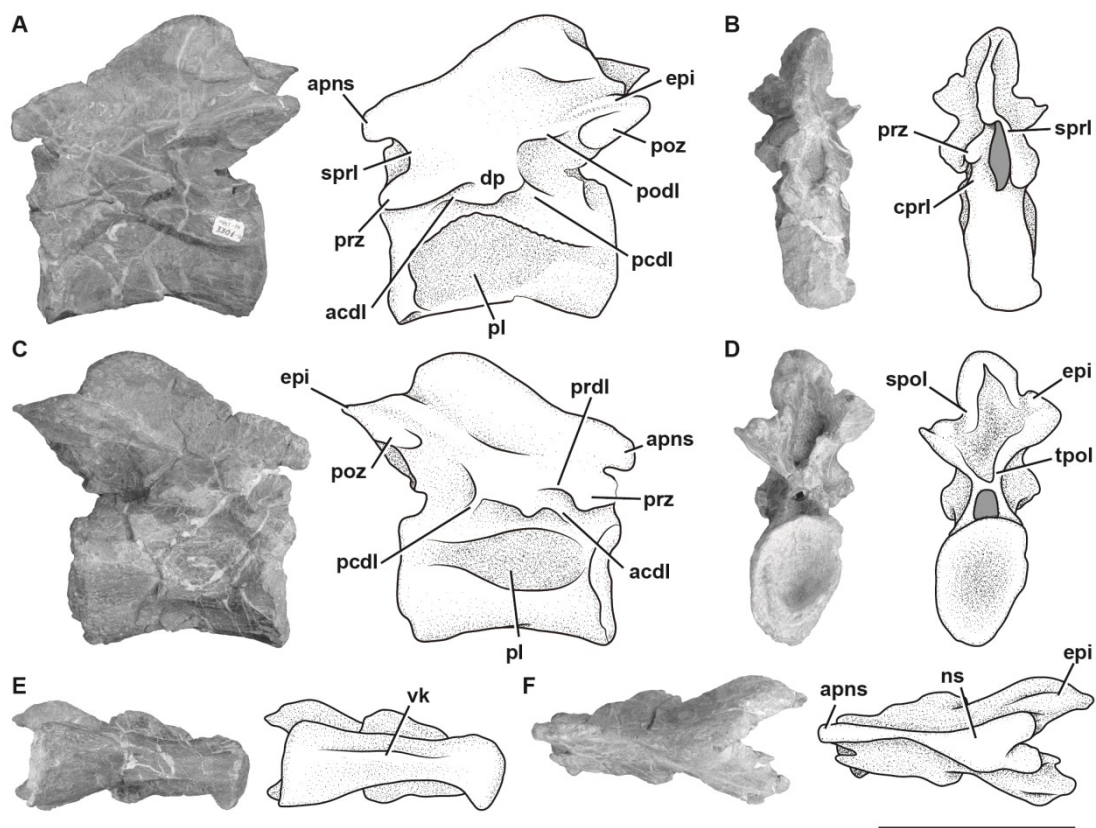


Figura 3.24. Axis de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-13) en vista lateral izquierda (A), anterior (B), lateral derecha (C), posterior (D), ventral (E), y dorsal (F). **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiafosal anterior; **apns**, proceso anterior de la espina neural; **cpri**, lámina centroprezygapofisial; **dp**, diapófisis; **epi**, epipófisis; **ns**, espina neural; **pcdl**, lámina centrodiafosal posterior; **podl**, lámina postzygodiafosal; **poz**, postzygapófisis; **prdl**, lámina prezygodiafosal; **prz**, prezygapófisis; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **spri**, lámina espinoprezygapofisial; **tpri**, lámina intrapostzygapofisial; **vk**, quilla ventral. Escala de 10 cm.

Tercera vértebra cervical

Esta vértebra (MPEF-PV 3301/12) está completa pero deformada, de tal forma que se inclina 45° hacia el lado derecho con respecto al eje longitudinal, de modo que las apófisis y zigapófisis derechas están por encima del nivel de las izquierdas por aproximadamente unos 2 cm (Figura 3.25). El centro tiene un IE de 3,6 (Tabla 3.3). La superficie ventral es plana y posee una quilla que ocupa la mitad anterior de la longitud anteroposterior del centro, y se desvanece posteriormente (Figura 3.25 E). Una única quilla ventral está presente en muchos sauropodomorfos (*e.g.*, *Adeopapposaurus*, *Amygdalodon*, *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*; Martínez, 2009; Rauhut, 2003b; Allain y Aquesbi, 2008; Holwerda *et al.*, 2021), con algunas excepciones donde existe una quilla bifurcada posteriormente (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Barapasaurus*; GCP-CV-4229; Bandyopadhyay *et al.*, 2010). En las superficies laterales hay pleurocelos bien marcados extendidos anteroposteriormente a lo largo de casi toda la longitud del centro (Figura 3.25 A, C). El septo que separa los pleurocelos izquierdo y derecho es muy delgado, y al igual que el axis presenta una textura rugosa y no se comunica con cámaras internas ni con otras cavidades neumáticas. Las superficies rugosas son típicas de especímenes que no han crecido completamente (Varricchio, 1997) ya que indican un tejido de rápido crecimiento (*e.g.*, Marpmann *et al.*, 2015), que en el caso del espécimen holotipo de *Bagualia* también coincide con la sutura neurocentral aún visible en sus vértebras cervicales conservada. El centro tiene parapófisis bien desarrolladas y de forma ovoide. Como en el axis, el margen ventral de los pedicelos del arco neural se reconoce fácilmente (en ambos lados) debido a la presencia de la sutura neurocentral rugosa y con un cierre de tipo zig zag. Sobre el margen dorsal de la superficie articular posterior no existe ninguna muesca, como la presente en *Europasaurus* (Sander *et al.*, 2006) y otros camarasaurodomorfos como *Giraffatitan* (HMN-MB SII) y *Euhelopus* (PMU 233)

(Carballido y Sander, 2014). En vista lateral, en la base posterior del arco neural hay un receso en forma de U (Figura 3.25), el cual se considera una autapomorfia de *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009). Los procesos transversos están bien desarrollados. La diapófisis derecha tiene forma elíptica, carácter común en otros saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 9A-B; Holwerda *et al.*, 2021:fig. 4).

En la superficie lateral del proceso prezygapofisial, tanto en el lado derecho como en el izquierdo, hay numerosas y pequeñas estrías horizontales (Figura 3.25 A, C). Estas se extienden hasta el proceso transverso, cerca del borde anterior de la PRDL. Además, en la superficie dorsal del proceso transverso se desarrolla una pequeña protuberancia horizontal, la cual podría estar relacionada con las estrías mencionadas. En la superficie lateral derecha se desarrolla una EPRL (Figura 3.25 C). Esta lámina está más desarrollada en las vértebras medias y posteriores (ver abajo).

La PCDL se extiende con un ángulo de aproximadamente 10° desde la diapófisis hacia casi el margen dorsal de la superficie articular posterior del centro, como en *Jobaria* (MNN TIG 3-5) y *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229). La ACDL es más corta que la PCDL, pero alcanza el margen anterior del centro. Estas láminas definen una CDF poco profunda debajo del proceso transverso. El canal neural es semicircular en la parte anterior, y está aplastado dorsoventralmente en su parte posterior. Las prezigapófisis están bien preservadas con sus superficies planas y superficies laterales convexas. Ambas superficies de las prezigapófisis se dirigen dorsomedialmente y sobrepasan la superficie articular anterior del centro aproximadamente 2 cm. Esta característica también se observa en otros saurópodos (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Jobaria*; GCP-CV 4229, MNN TIG 3-5). En la superficie lateral del proceso prezygapofisial, cerca del margen anteroventral, hay una cresta corta y baja orientada anteroposteriormente. Esta pequeña cresta no contacta con la CPRL y parece ser homóloga a las pre-epipófisis (*sensu* Wilson y Upchurch, 2009; ver abajo). Las CPRLs son cortas y están divididas dorsalmente. Solo la rama medial del CPRL (mdCPRL) contacta con la TPRL y define una CPRF profunda (Wilson *et al.*, 2011; Figura 3.25 B), característica ampliamente distribuida en los saurópodos (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Europasaurus*; GCP-CV 4229; Carballido y Sander, 2014). La TPRL es corta y contacta directamente con el canal neural, formando el techo del mismo (Figura 3.25 B). La PRDL está bien desarrollada (especialmente en el lado derecho) y se extiende desde el borde lateroventral del proceso prezigapofisial hasta el margen anterior de la diapófisis.

Las postzigapófisis están por encima de las prezigapófisis, como ocurre en otros saurópodos (Bonaparte, 1999; McPhee *et al.*, 2015). Debido a la deformación, la postzigapófisis derecha está aproximadamente 2 cm por encima del nivel de la izquierda. Como en la mayoría de los sauropodomorfos, en la superficie laterodorsal de las postzigapofisis hay epipófisis altas y marcadas (Figura 3.25 F). En contraste, en algunos sauropodomorfos basales las epipófisis son planas y bajas (*e.g.*, *Thecodontosaurus*; Yates, 2003). La epipófisis en *Bagualia* se extiende posteriormente sobrepasando el margen posterior de la postzigapófisis como en otros saurópodos (*e.g.*, *Thecodontosaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Turiasaurus*, *Jobaria*, *Euhelopus*; Yates, 2003; PVL 4170; Remes *et al.*, 2009; CPT 1220; MNN TIG 3-5; Wilson y Upchurch, 2009). Las epipófisis están separadas de la SPOL, aunque esto puede estar relacionado con la posición de la vértebra en la serie cervical (ver más abajo). En esta vértebra, las postzigapófisis tienen un ángulo mayor que en el axis, lo que resulta en una TPOL más larga (Figura 3.25 D). La TPOL es larga y desciende hasta el canal neural a través de una sTPOL corta. Por lo tanto, a diferencia del axis, el margen dorsal del canal neural deja de estar en contacto con la TPOL. Las CPOLs se consideran ausentes en esta vértebra, ya que no se puede rastrear una lámina clara, excepto por las paredes delgadas del canal neural como en *Tazoudasaurus* (Allain y Aquesbi, 2008:fig. 9I-J). Las PODLs están muy desarrolladas y se extienden desde la diapófisis hasta el margen laterodorsal de la faceta postzigapofisiaria. Debajo de la PODL hay una POCDF triangular, y más profunda que la presente en el axis.

La espina neural no está bifurcada y es 5 veces más larga anteroposteriormente que ancha lateromedialmente, y su longitud anteroposterior es aproximadamente el 43% de la longitud del centro. La espina neural es baja, con su borde dorsal ligeramente más alto que las postzigapófisis. Su ancho no varía a lo largo de su longitud anteroposterior. Su altura es la mitad de la altura del centro (en la superficie articular posterior). El margen dorsal de la espina neural es plano y casi horizontal. La mitad anterior del margen dorsal es ligeramente convexa y la posterior ligeramente cóncava. Las láminas espinales (SPRL, SPOL) son delgadas y encierran fosas profundas (SPRF, SPOF). En el extremo distal anterior de la espina neural, ambas SPRLs se extienden anteriormente como un proceso en vista lateral. Ambas SPRLs se unen dorsalmente (tal vez como resultado de la preservación), por lo que la SPRF está cerrada dorsalmente por ellas. Esta morfología también está presente en las vértebras cervicales medias y posteriores de *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229) y *Patagosaurus* (MACN-CH 936). A diferencia

de *Bagualia*, *Spinophorosaurus* tiene extensiones laterales distales de la espina neural, que parecen ser los extremos distales de las láminas espinodiapofisiales (SPDLs).

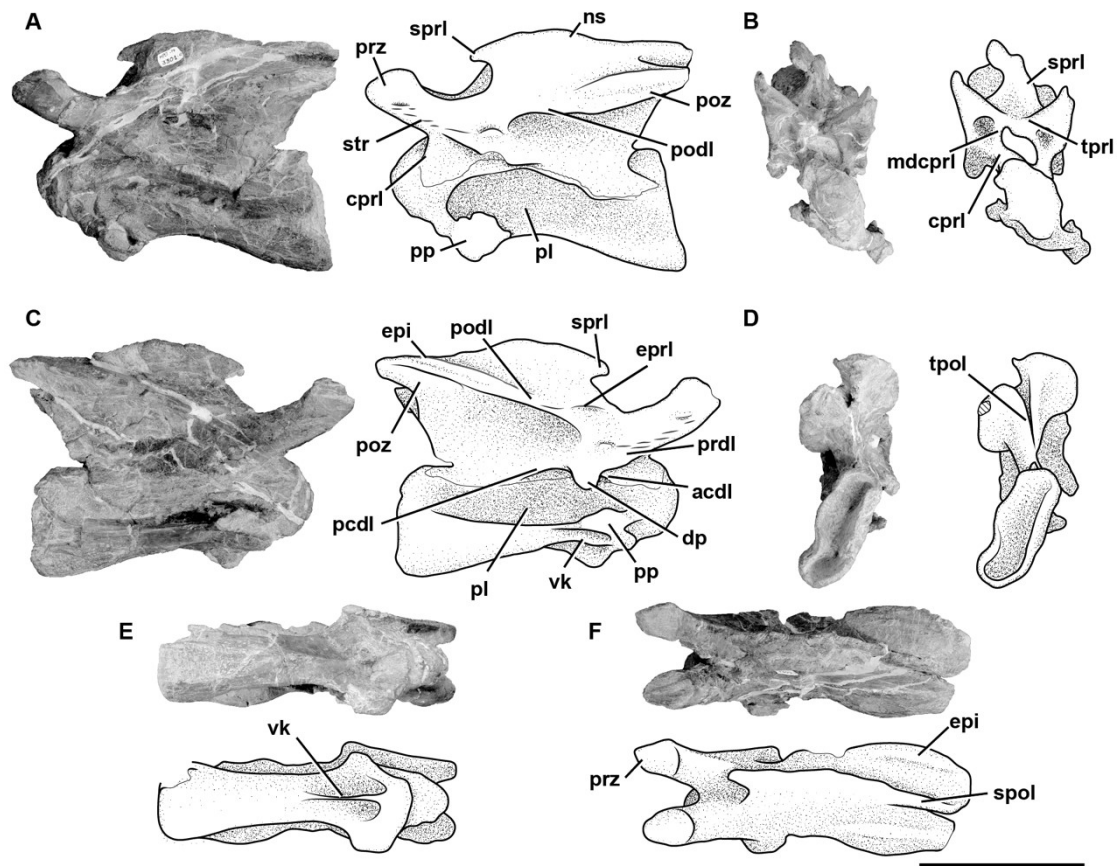


Figura 3.25. Tercera vértebra cervical de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-12) en vista lateral izquierda (A), anterior (B), lateral derecha (C), posterior (D), ventral (E), y dorsal (F). **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **apns**, proceso anterior de la espina neural; **cpri**, lámina centroprezygapofisial; **dp**, diapófisis; **e**pi, epipófisis; **epri**, lámina epipofisial-prezygapofisial; **mdcpri**, lámina centroprezygapofisial medial; **ns**, espina neural; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pl**, pleurocelo; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapófisis; **pp**, parapófisis; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prz**, prezygapófisis; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **sprl**, lámina espinoprezygapofisial; **stk**, estriás; **tpol**, lámina intrapostzygapofisial; **tprl**, lámina intrapostzygapofisial; **vk**, quilla ventral. Escala de 10 cm.

Cuarta vértebra cervical

La cuarta vértebra cervical (MPEF-PV 3301/11) está comprimida y deformada lateromedialmente, de modo que se inclina lateralmente en un ángulo de aproximadamente 45 ° respecto a la base de su centro (Figura 3.26). Esta deformación hace que ambas zigapófisis derechas se encuentren con ángulos desiguales entre sí, y la cara ventral del centro sea visible en vista lateral derecha. Esta vértebra es más alargada que las vértebras anteriores (IE: 4.1; Tabla 3.3).

Como en la mayoría de los saurópodos, ambos lados del centro tienen pleurocelos bien marcados (Wilson y Sereno, 1998) que ocupan casi toda su longitud, similar a la condición descrita en las vértebras cervicales más anteriores (Figura 3.26 A, C). Estos pleurocelos tienen una zona anterior algo más profunda. Mientras que los márgenes dorsal, ventral y anterior están bien marcados, el margen posterior está ausente, por lo que el pleurocelo se desvanece posteriormente como en *Patagosaurus* (Holwerda *et al.*, 2021:fig. 5) y *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009:fig. 3A). El septo que separa los pleurocelos es extremadamente fino y tiene una textura rugosa. Los pleurocelos no están conectados con cámaras internas u otras estructuras neumáticas, como es común en la mayoría de los saurópodos no neosaurópodos, con pocas excepciones, como algunos mamenquisáuridos con cavidades internas de tipo cameladas (e.g., *Mamenchisaurus*; Wedel, 2003, 2005). Las parapófisis están bien desarrolladas y tienen una forma elíptica con el eje mayor orientado anteroposteriormente. Están situadas en la esquina anteroventral del centro. En la superficie ventral del centro hay una quilla marcada que se extiende posteriormente alrededor de un tercio de la longitud total del centro (Figura 3.26 E) como ocurre en otros saurópodos (e.g., *Tazoudasaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*; Allain y Aquesbi, 2008; GCP-CV 4229; MACN-CH936). A cada lado de la quilla ventral hay una fosa profunda que se desvanece hacia la parte posterior del centro, como se observa en otros saurópodos (e.g., *Amygdalodon*, *Tazoudasaurus*, *Jobaria*; Rauhut, 2003b:fig. 1D; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 9E – F; MNN TIG 3-5). La sutura neurocentral en forma de zig zag también es visible en esta vértebra. Los procesos transversos están bastante desarrollados y dirigidos lateroventralmente. El desarrollo de láminas diapofisiarias es mayor que en la tercera cervical. La PCDL se extiende posteroventralmente desde la diapófisis hasta su contacto con el centro. En el margen posterior del proceso transversal hay un proceso triangular (Figura 3.26 A, C) que también está presente en otros saurópodos (e.g., *Shunosaurus*, *Cetiosaurus*,

Spinophorosaurus, *Omeisaurus*, *Turiasaurus*; ZDM T5401; LCM G468.1986; Remes *et al.*, 2009; He *et al.*, 1988, figuras 20-21; CPT 1220). En cambio, *Patagosaurus* no presenta este proceso triangular en el holotipo PVL 4170, aunque se encuentra en las vértebras cervicales referidas a este taxón (MACN-CH 936). En ambos lados, la PCDL se extiende casi hasta la cara articular posterior del centro. Esta lámina atraviesa la vértebra con una inclinación apenas mayor que la observada en la cervical anterior, lo cual resulta de la posición más alta de la diapófisis. Las ACDLs están bien marcadas y definen junto con la PRDL una PRCDF profunda. Debajo del proceso transversal hay una CDF delimitada por la ACDL (anteriormente), la PCDL (posteriormente) y el borde dorsal del pleurocelo (ventralmente). Además, entre la PCDL y la PODL, se desarrolla una profunda POCDF. La PODL tiene un ángulo mayor que el de las vértebras cervicales más anteriores. El proceso prezygapofisial sobrepasa el extremo anterior del centro y su superficie articular es plana, mientras que la superficie lateral es convexa. El proceso prezygapofisial derecho se dirige dorsalmente con un ángulo de 30° respecto al proceso izquierdo, el cual es horizontal. Al igual que en la vértebra anterior, se pueden reconocer pequeñas estrías horizontales en la superficie lateral del proceso prezygapofisial y una protuberancia rugosa en la superficie dorsal del proceso transversal (Figura 3.26 A). En el margen ventral distal del proceso prezygapofisial hay una pre epipófisis bien desarrollada, la cual alcanza el extremo anterior del proceso pero sin sobrepasarlo. Las pre epipófisis se describieron inicialmente como un carácter diagnóstico de *Jobaria* (Serenó *et al.*, 1999; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004) pero también están presente en otros eusaurópodos no neosaurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Turiasaurus*; IVPP V 9065; GCP-CV-4229; PVL 4170, MACN CH 936; Ouyang y Ye, 2002:fig. 17; CPT 1220) y taxones derivados (*e.g.*, *Camarasaurus*, *Apatosaurus*; BYU 9047, CM 84) por lo que su distribución es mayor de lo que se pensaba. En algunos taxones, las pre epipófisis se extienden también sobre la superficie lateral del proceso prezygapofisial hacia la diapófisis, como una cresta rugosa alta (*e.g.*, *Klamelisaurus*, *Moabosaurus*, *Euhelopus*, *Kaatedocus*; Moore *et al.*, 2020; Britt *et al.*, 2017:fig. 16B; Wilson y Upchurch, 2009:fig. 9; Tschopp *et al.*, 2015:fig. 51A), o estrías bajas, como se observa en *Bagualia* y otros taxones (*e.g.*, *Turiasaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Malawisaurus*; CPT 1220; GCP-CV-4229 / HB1 ; MACN-CH 936; Gomani, 2005:fig. 9). Estas estrías laterales descritas en *Bagualia* coinciden con el sitio de inserción de la musculatura epaxial (Wedel y Sanders, 2002; Tsuihiji, 2005).

Las CPRLs son cortas y definen, junto con las paredes laterales del canal neural y la TPRL, unas CPRFs profundas (Figura 3.26 B). Las TPRLs se contactan medialmente, cerca del techo del canal neural. Sólo se conservan las porciones proximal y distal (en el extremo distal de la espina neural) de las delgadas SPRLs. La postzigapófisis derecha está aproximadamente 2 cm por encima de la izquierda debido a la deformación. Ambas postzigapófisis tienen un ángulo de aproximadamente 30° con respecto al plano horizontal del centrum, lo cual es común en los saurópodos, y hace que siempre se ubiquen por encima de las prezigapófisis y excedan la cara posterior del centro (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Spinophorosaurus*; Zhang, 1988:figs. 24-27; Remes *et al.*, 2009:fig. 3A). En contraste, los sauropodomorfos basales tienen postzigapófisis con un ángulo bajo, por lo que se ubican a la misma altura o ligeramente más arriba que las prezigapófisis (*e.g.*, *Yizhousaurus*, *Adeopapposaurus*, *Leyesaurus*; Zhang *et al.*, 2018:fig. 4A; Martínez, 2009:fig. 15; Apaldetti *et al.*, 2011:fig. 7). Al igual que en las vértebras anteriores, no hay CPOs. La TPOL es delgada y debido a la falta de la porción entre esta lámina y el techo del canal neural, no es posible decir con certeza si existe un sTPOL (Figura 3.26 D). Finalmente, las SPOLs están bien marcadas y se fusionan en el extremo posterior de la espina neural.

La epipófisis en forma de dedo se extiende posteriormente desde el margen posterior de la postzigapófisis (Figura 3.26 C, F). La epipófisis derecha supera en aproximadamente 0,5 cm el margen posterior de la postzigapófisis, mientras que ésta no se preserva en el otro lado. En el lado lateral derecho se conserva una porción proximal de la EPRL (Figura 3.26 C). Esta lámina está más desarrollada en las cervicales medias y posteriores (ver más abajo). En el lado izquierdo hay una lámina vertical que se extiende desde la PODL hasta el margen anterior de la espina neural, aunque esto puede deberse a una asimetría en la vértebra.

A pesar de que la espina neural está mal conservada, es claramente baja, más larga anteroposteriormente que medialmente, y tiene alrededor del 30% de la longitud del centro. También es alrededor de tres veces más larga anteroposteriormente que alta dorsoventralmente. Su ancho lateromedial es constante a lo largo de su longitud anteroposterior, mientras que aumenta aproximadamente cuatro veces más en la porción dorsal respecto al ancho de su base. La longitud dorsoventral de la espina neural es igual a la mitad de la altura del centro vertebral.

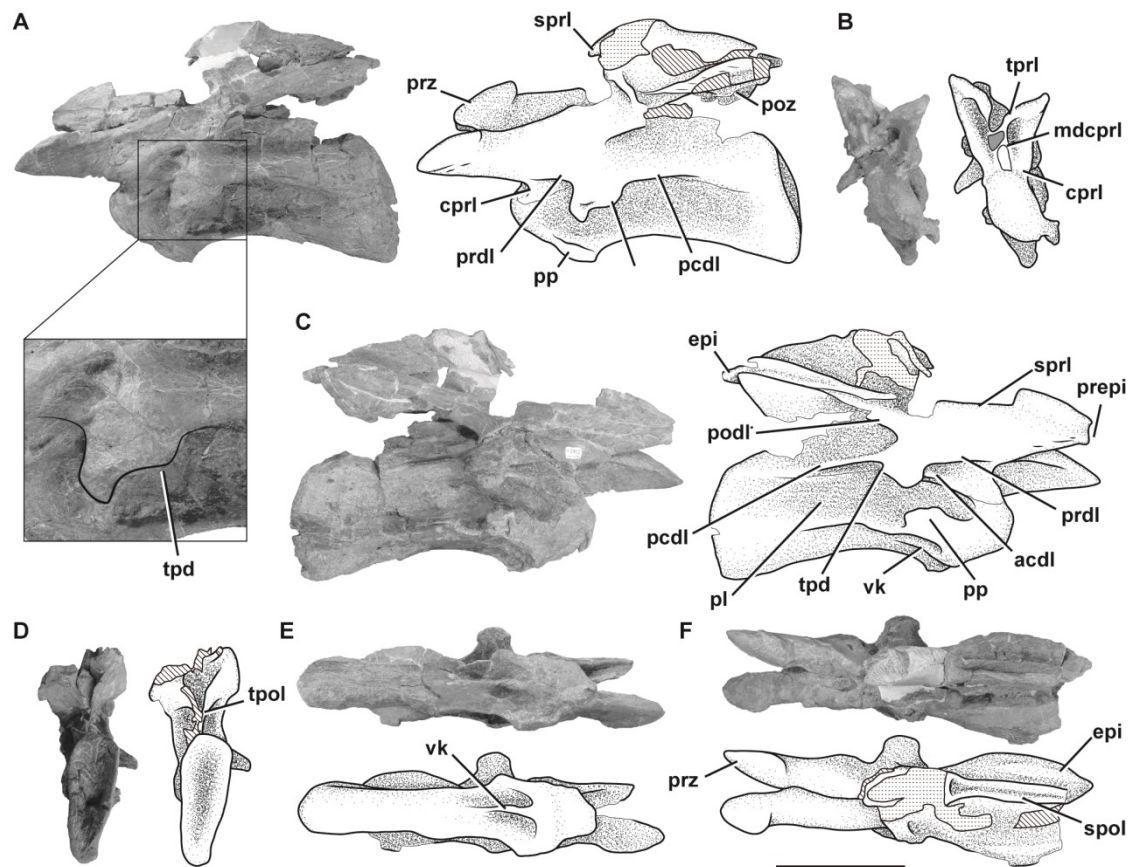


Figura 3.26. Cuarta vértebra cervical de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-11) en vista lateral izquierda (A), anterior (B), lateral derecha (C), posterior (D), ventral (E), y dorsal (F). **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **cprl**, lámina centroprezygapofisial; **dp**, diapófisis; **epi**, epipófisis; **mdcprl**, lámina centroprezygapofisial medial; **ns**, espina neural; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pl**, pleurocelo; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapófisis; **pp**, parapófisis; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prz**, prezygapófisis; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **sprl**, lámina espinoprezygapofisial; **tpd**, proceso triangular de la diapófisis; **stk**, estrías; **tpol**, lámina intrapostzygapofisial; **tprl**, lámina intraprezygapofisial; **vk**, quilla ventral. Escala de 10 cm.

Quinta vértebra cervical

Esta vértebra (MPEF-PV 3301/14) está incompleta y fuertemente deformada por fuerzas de compresión lateromedial durante el proceso diagenético (Figura 3.27). Como resultado de esta deformación, la porción posterior del centro, la espina neural y las postzygapófisis están ligeramente inclinadas hacia la derecha. Esta vértebra tiene un centro alargado con un IE de 3.8 (Tabla 3.3). La superficie ventral del centro tiene una

quilla corta (Figura 3.27 E) que está restringida a la porción anterior del centro, siendo relativamente más corta que la de las vértebras cervicales más anteriores. Este acortamiento de la quilla en una vértebra cervical media también ocurre en *Spinophorosaurus* (GCP-CV-4229), pero no ocurre en *Patagosaurus*, donde la quilla ventral excede la mitad de la longitud del centro (MACN-CH 936; Holwerda *et al.*, 2021:fig. 6E). Un pleurocelo bien marcado ocupa casi toda la longitud del centro (Figura 3.27 A, C). El septo que separa los pleurocelos izquierdo y derecho es más ancho que el de las vértebras cervicales anteriores, aunque mantiene la textura rugosa descrita anteriormente. Al igual que en las cervicales más anteriores, los pleurocelos no se comunican con cavidades neumáticas internas. En la esquina posteroventral del centro hay una profundización triangular, separada del pleurocelo por una cresta baja y delgada que corre posterodorsalmente desde el margen ventral del centro hasta la superficie articular posterior (Figura 3.27 A, C). Las parapófisis son bajas y ligeramente proyectadas ventralmente.

La altura máxima del arco neural es similar a la altura máxima de la cara articular posterior del centro. Como en las vértebras cervicales anteriores, la base del arco neural es triangular en vistas anterior o posterior, y el canal neural es semicircular (más alto que ancho), lo que parece ser un artefacto de preservación debido a la compresión lateromedial. En este elemento aún se observa la sutura neurocentral, pero en comparación con las vértebras cervicales más anteriores está ligeramente marcada en su porción anterior. Este patrón se interpreta como una mayor fusión con el centro que en las vértebras anteriores y un patrón de cierre de posterior a anterior tanto en la serie cervical como en cada vértebra, característica típica de los saurópodos (Irmis, 2007). Al igual que en la tercera vértebra cervical, hay un receso posterior en el extremo posteroventral del arco neural, siendo éste mayor en la quinta vértebra. Sólo se conserva el proceso transversal izquierdo, el cual está lateroventralmente orientado, pero en un ángulo menor que el de las vértebras cervicales más anteriores. La ACDL es una lámina corta y vertical ubicada justo debajo del proceso transversal, tal como se observa en *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229). La PCDL se extiende desde el margen posterior del proceso transversal hasta la superficie articular posterior del centro. Como en la cuarta vértebra cervical, hay un proceso triangular en el margen posterior del proceso transversal. Los procesos prezygapofisiales se dirigen anterior y horizontalmente, sobrepasando en 7 cm. la cara articular anterior del centro. Las prezygapófisis son ligeramente convexas y se inclinan laterodorsalmente en un ángulo de alrededor de 45°.

Las CPRLs son robustas y simples. La delgada TPRL corre medialmente desde ambas prezigapófisis (Figura 3.27 B), y no es posible reconocer una sTPRL debido a la mala preservación de esta zona. La PRDL se preserva en el lado izquierdo de esta vértebra y está bien desarrollada, extendiéndose posteroventralmente desde el margen ventral de la prezigapófisis con un ángulo menor que el de la cuarta vértebra cervical. Como se describió anteriormente, en la superficie lateral del proceso prezigapofisiario, cerca del margen anterior de la PRDL, existen numerosas y pequeñas estrías horizontales. Las PODLs se dirigen dorsalmente con un ángulo de 30°. Desde la PODL izquierda parece extenderse una EPRL suave hacia la SPRL, aunque esta zona está muy dañada. Las postzigapófisis son planas y sus superficies dorsolaterales tienen epipófisis levemente marcadas que se extienden posteriormente sin prolongarse más allá del margen posterior de las mismas (Figura 3.27 A). Por lo tanto, las epipófisis de esta vértebra no están tan desarrolladas posteriormente como las de las vértebras cervicales más anteriores, sino que son dorsoventralmente más altas. Ambas postzigapófisis están conectadas medialmente entre sí a través de una TPOL delgada. La sTPOL se extiende desde el techo del canal neural hasta la TPOL, y es más larga que la presente en la tercera vértebra cervical (Figura 3.27 D). El alargamiento de la sTPOL a través de la serie es común en otros saurópodos (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Camarasaurus*, *Apatosaurus*; Carballido y Sander, 2014).

La espina neural está muy dañada, careciendo de la mayor parte de su mitad anterior y su margen dorsal. Las SPOLs son delgadas y están próximas entre sí debido a la compresión lateromedial de la vértebra (Figura 3.27 F).

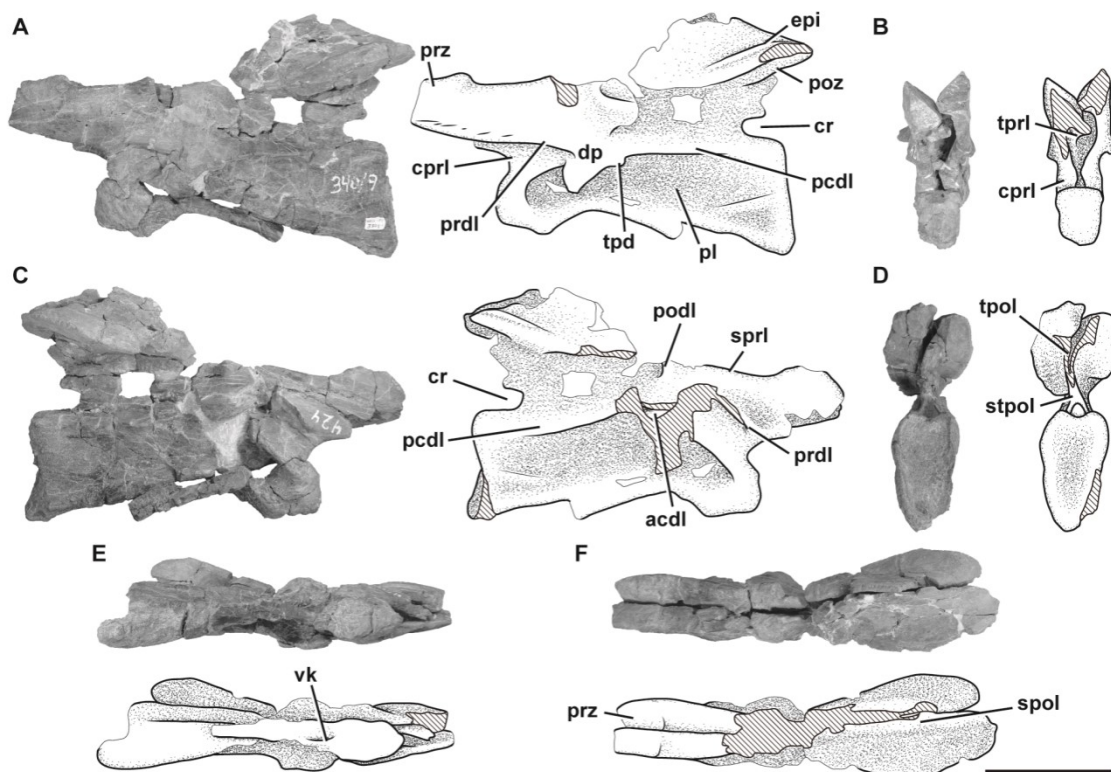


Figura 3.27. Quinta vértebra cervical de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-14) en vista lateral izquierda (A), anterior (B), lateral derecha (C), posterior (D), ventral (E), y dorsal (F). **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **cprl**, lámina centroprezygapofisial; **cr**, receso caudal; **dp**, diapófisis; **epi**, epipófisis; **mdeprl**, lámina centroprezygapofisial medial; **ns**, espina neural; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pl**, pleurocelo; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapófisis; **pp**, parapófisis; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prz**, prezygapófisis; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **sprl**, lámina espinoprezygapofisial; **tpd**, proceso triangular de la diapófisis; **stk**, estrías; **stpol**, lámina intrapostzygapofisial simple; **tpol**, lámina intrapostzygapofisial; **tprl**, lámina intraprezygapofisial; **vk**, quilla ventral. Escala de 10 cm.

Sexta vértebra cervical

La sexta vértebra cervical (MPEF-PV 3301/15) está incompleta, debido a que carece de la mitad anterior de su centro, por lo que las parapófisis y la quilla ventral (si estaba presente) no se preservaron (Figura 3.28). Como sucede con las vértebras cervicales anteriores, ésta vértebra también está comprimida lateromedialmente. La deformación también provocó que tanto la prezygapófisis como postzygapófisis derechas estén 3 cm por debajo del nivel de las izquierdas. Ambos lados del centro tienen

pleurocelos bien marcados. Los pleurocelos carecen de su mitad anterior mientras que su mitad posterior se extiende hasta cerca del margen posterior del centro (Figura 3.28 A, C). Como en la quinta vértebra cervical, en la esquina posteroventral del centro hay una profundización triangular que está separada anterodorsalmente del pleurocelo por una delgada y baja lámina. Esta profundización es menos marcada que en la quinta vértebra cervical. Esta característica también se ha visto en *Amygdalodon* (MLP 46-VIII-21-1 / 8) y *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229), mientras que está ausente en la mayoría de los saurópodos (e.g., *Cetiosaurus*, *Haplocantosaurus*, *Comarasaurus*, *Giraffatitan*). El septo que separa los pleurocelos es más grueso que el de la quinta vértebra cervical, observándose también la textura rugosa lateral presente en los demás elementos del holotipo.

La sutura neurocentral, reconocida en la vértebras anteriores, no es visible en este elemento, pero tampoco se conserva su porción anterior para observar si presenta una sutura en esa zona. Al igual que en la tercera y quinta vértebras cervicales, existe un receso posterior en la base del arco neural. Los procesos transversos se dirigen lateroventralmente, con las diapófisis visible ventralmente. El proceso transverso está sostenido ventralmente por una ACDL vertical y corta, ligeramente más desarrollada que en la vértebra anterior. La PCDL se extiende desde la diapófisis hasta cerca del margen dorsal de la cara posterior del centro. Esta lámina es más larga que las presentes en las vértebras cervicales medias de otros saurópodos como *Volkheimeria* (PVL4077), *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229) y *Patagosaurus* (PLV 4170).

Los procesos prezygapofisiales se dirigen horizontalmente hacia la parte anterior, y las prezigapófisis son superficies planas con forma de hoja que están orientadas dorsomedialmente con un ángulo de entre 75° (la izquierda) y 45° (la derecha). Como en la cuarta vértebra cervical, hay una pre epipófisis en el margen ventral distal del proceso prezygapofisial. En este caso la pre epipófisis está más desarrolladas que las de la cuarta vértebra cervical, como protuberancias dirigidas anteroventralmente que superan levemente el extremo anterior de las prezigapófisis. La superficie lateral del proceso prezygapofisial tiene numerosas estrías horizontales que son continuas con la pre epipófisis. Las PRDLs están mal preservadas en ambos lados. La TPRL es delgada y larga (Figura 3.28 B). Debido a la mala preservación de la porción anteroventral del arco neural, no es posible reconocer la presencia de una sTPRL. La ACDL y PCDL encierran una pequeña CDF, que se encuentra justo debajo del proceso transverso. Al igual que en las vértebras anteriores, hay un proceso

triangular en el margen posterior del proceso transversal (Figura 3.28 A). La PODL se dirige posterodorsalmente desde la diapófisis con un ángulo de 50°, para entrar en contacto con la postzigapófisis. Esta lámina es recta en vista dorsal, lo cual es característico de la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Cetiosaurus*, *Jobaria*, *Nigersaurus*; Allain y Aquesbi, 2008, figura 9; Upchurch y Martin, 2002, figura 2; MNN TIG 3-5; MNN GAD 512). En contraste, la PODL es cóncava en vista dorsal en las vértebras cervicales medias de otros taxones (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Euhelopus*; GCP-CV 4229; MACN-CH 936; Ouyang y Ye, 2002, figura 15; Wilson y Upchurch, 2009, figura 11). La PODL delimita dorsalmente una profunda POCDF. Como se describió en la cuarta vértebra cervical, la EPRL se proyecta anteriormente desde el margen lateral de la postzigapófisis, dentro de la SDF, convergiendo con la SPRL (Figura 3.28 A, C). La EPRL se identificó inicialmente como una característica sinapomórfica de Rebbachisauridae (*e.g.*, *Nigersaurus*, *Demandasaurus*, *Zapalasaurus*; Sereno *et al.*, 2007; Torcida *et al.*, 2011; Salgado *et al.*, 2006), pero esta lámina presenta una distribución más amplia, y fue también reconocida en los macronarios basales *Camarasaurus* (BYU 9047) y *Euhelopus* (Wilson y Upchurch, 2009, figuras 9-10), y el titanosaurio *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009). Dentro de los sauropodomorfos no neosaurópodos, una lámina similar a la observada en *Bagualia* está presente en algunos eusaurópodos (*e.g.*, *Moabosaurus*, *Klamelisaurus*; Britt *et al.*, 2017, figuras 13G, 14B, 16B, 17B; Moore *et al.*, 2020). A diferencia de *Bagualia* y los taxones mencionados, las vértebras cervicales posteriores de *Patagosaurus* presentan una lámina corta y lisa restringida dentro de la SDF y sin contacto con ninguna otra estructura (MACN-CH 936), por lo que esta lámina no se interpreta en este taxón como una verdadera EPRL. Además, en *Bagualia* existe una segunda lámina dentro de la SDF, justo debajo de la EPRL, la cual es menos marcada y más curva. Ambas láminas son lisas y definen pequeñas subfosas dentro del SDF (Figura 3.28 A, C). Las postzigapófisis son planas y visibles lateralmente. No se han desarrollado CPOLs, ya que las paredes laterales del canal neural son delgadas y están conectadas dorsalmente a la sTPOL. La sTPOL forma el techo del canal neural y lo comunica con el margen ventral de las TPOL (Figura 3.28 D). Las TPOLs se dirigen ventromedialmente desde las postzigapófisis con un ángulo de unos 80°. La epipófisis izquierda (la cual está completa) se extiende posteriormente como un dedo alrededor de 0,5 cm desde el extremo posterior de la postzigapófisis.

La espina neural es rectangular, con bordes anterior y posterior redondeados en vista lateral. Su longitud anteroposterior es tres veces su ancho lateromedial. La altura dorsoventral es menor que la altura dorsoventral del centro vertebral (medida en su superficie articular posterior). Las SPRLs están bien desarrolladas y se unen a la mitad de la altura de la espina neural (Figura 3.28 E). En esta vértebra parece que las SPRLs no están extendidas anteriormente como en la tercera cervical. Por su parte la SPOL es delgada y alcanza el extremo distal posterior de la espina neural.

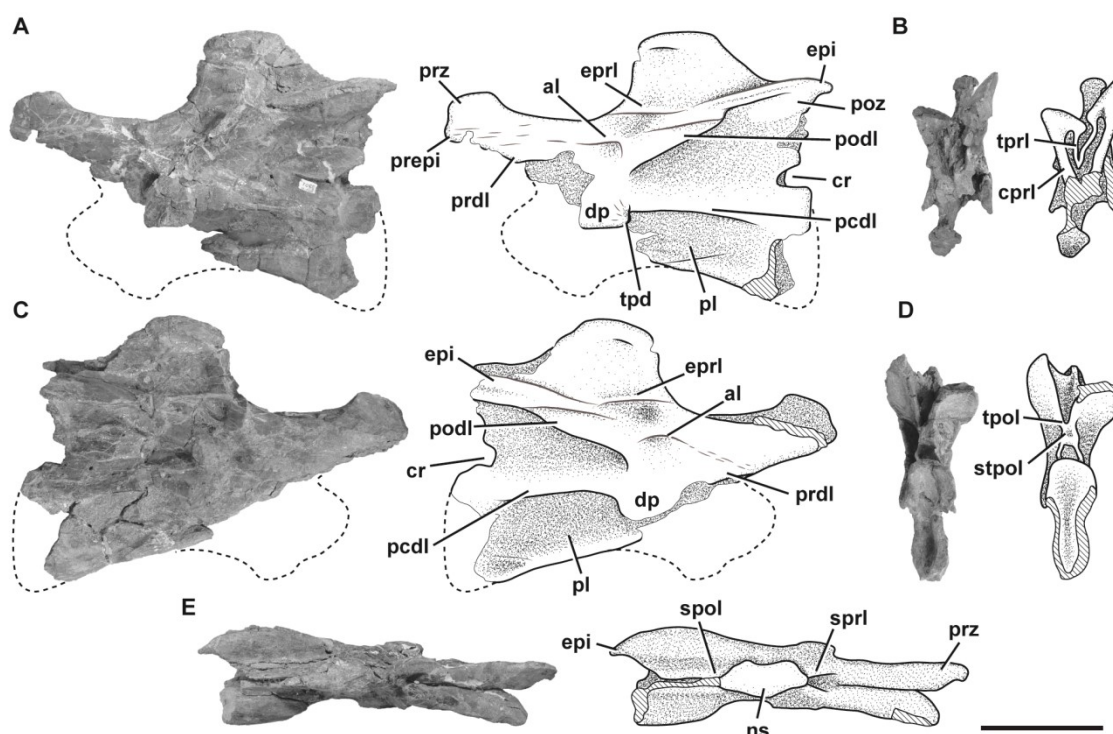


Figura 3.28. Sexta vértebra cervical de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-15) en vista lateral izquierda (A), anterior (B), lateral derecha (C), posterior (D), y dorsal (E). **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **cprl**, lámina centroprezygapofisial; **cr**, receso caudal; **dp**, diapofisis; **eipi**, epipofisis; **eprl**, lámina epipofisial-prezygapofisial; **ns**, espina neural; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pl**, pleurocelo; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapofisis; **pp**, parapofisis; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prepi**, pre-epipofisis; **prz**, prezygapofisis; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **sprl**, lámina espinoprezygapofisial; **tpd**, proceso triangular de la diapofisis; **stk**, estrías; **tpol**, lámina intrapostzygapofisial; **tprl**, lámina intraprezygapofisial; **vk**, quilla ventral. Escala de 10 cm.

Séptima vértebra cervical

La vértebra MPEF-PV 3301/16 está deformada debido a una compresión lateromedial que provocó que el lado derecho quedara por encima del izquierdo (Figura 3.29). La vértebra está casi completa, sin su postzigapófisis izquierda y un fragmento de la porción ventral media de su centro. El centro tiene el mayor índice de elongación de la serie cervical del holotipo MPEF-PV 3301 (aEI: 4.6; Tabla 3.3). La superficie ventral del centro tiene dos quillas bien marcadas, una anterior y otra posterior (Figura 3.29 F). La anterior mide 4,5 cm de largo y siendo ligeramente más larga que la posterior, y se ubica al nivel de las parapófisis, entre dos fosas poco profundas. La quilla ventral posterior se extiende anteriormente unos 3 cm desde la superficie articular posterior del centro. Esta quilla accesoria también se ve en otra vértebra cervical media-posterior de los especímenes referidos (ver abajo) y también está presente en *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229), y ausente en *Patagosaurus* (MACN-CH 936; Holwerda *et al.*, 2021, figura 8C). Ambos lados del centro tienen pleurocelos bien marcados que ocupan casi toda la longitud anteroposterior del mismo (Figura 3.29 A, D). El septo que separa los pleurocelos es más grueso que en la sexta vértebra cervical, siguiendo la tendencia del ensanchamiento posterior, y presenta una textura rugosa similar a la de las vértebras cervicales más anteriores de este espécimen. Al igual que en las vértebras anteriores, hay una fosa triangular en la esquina posteroventral del centro, aunque en esta vértebra es menos profunda y la cresta anterodorsal es baja. La parapófisis derecha está casi completa e inclinada lateroventralmente, mientras que la izquierda es más corta, redondeada y dorsolateralmente dirigida. Estas diferencias son el resultado de la deformación tafonómica. Como en las vértebras cervicales más anteriores, las costillas cervicales no estaban fusionadas con el centro.

La base del arco neural tiene forma triangular en vista anterior, mientras que el canal neural es ovoide y comprimido lateromedialmente. La sutura neurocentral está débilmente marcada en el extremo anterior de esta vértebra. El proceso transversal derecho y su diapófisis están completos, mientras que los derechos están rotos, conservando únicamente algunas de las láminas que conectan la diapófisis con el centro y el arco neural. La ACDL es una lámina corta y orientada ligeramente en sentido anteroventral justo debajo del proceso transversal. La PCDL es más larga que la ACDL y se extiende desde el margen posterior del proceso transversal hasta la superficie posterodorsal del centro. Al igual que en las vértebras anteriores, existe un proceso triangular en el margen posterior del proceso transversal, el cual que está presente en

otras vértebras cervicales medias de otros especímenes referidos (ver abajo). Debajo del proceso transversal hay una CDF triangular y profunda, definida anterodorsalmente por la ACDL, posterodorsalmente por la PCDL y ventralmente por el centro. Debajo de la PCDL hay una lámina accesoria corta (Figura 3.29 A). Se trata de una lámina poco común que se describió únicamente en el rebbachisáurido *Nigersaurus* (MNN GAD 512) y el macronario *Europasaurus*, donde en este último taxón se denomina ACDL accesoria (Carballido y Sander, 2014, figuras 4D, 7E).

La CPRL es larga y forma las paredes laterales del canal neural, mientras que la delgada y corta TPRL se dirige ventralmente contactando directamente con el techo del canal neural (Figura 3.29 B). Las prezigapófisis son planas y de forma de hoja. Ambos procesos prezigapofisiales se dirigen hacia delante sobrepasando el cóndilo unos 4 cm. Al igual que en la cuarta y sexta vértebras cervicales, hay una pre epipófisis, aunque está menos desarrollada y no llega al extremo anterior del proceso prezigapofisial. La superficie lateral del proceso prezigapofisial posee pequeñas estrías horizontales como se describe en las vértebras anteriores. La PRDL también tiene un mayor ángulo de inclinación que en las vértebras anteriores. La postzigapófisis derecha está completa y bien preservada, mientras que la izquierda está rota. La postzigapófisis se dirige horizontalmente hacia atrás sin superar la superficie posterior del centro. Su borde lateral es convexo, y la epipófisis está presente y bien marcada, siendo robusta y dorsoventralmente alta. Mientras que las epipófisis de las vértebras cervicales más anteriores se dirigen hacia atrás, superando a las postzigapófisis, en esta vértebra el borde posterior de la epipófisis está al mismo nivel de la postzigapófisis. Por debajo de las postzigapofisis no es posible reconocer las TPOL o sTPOL. Como se ha descrito en las vértebras anteriores, en esta vértebra existe una EPRL (Figura 3.29 A, D). Esta lámina es larga y define el margen dorsal de una pequeña fosa dentro de la SDF. Debajo de esta pequeña fosa hay una lámina accesoria que no se conecta con ninguna otra lámina y que delimita una fosa muy profunda en la superficie dorsal del proceso transversal, aunque es probable que esta esté acentuada por el aplastamiento de la vértebra.

La espina neural está orientada ligeramente hacia delante y es corta anteroposteriormente, siendo alrededor de una sexta parte de la longitud del centro. Por lo tanto, como se señaló anteriormente, la espina neural de las vértebras cervicales sigue una tendencia de acortamiento anteroposterior en la serie cervical. El extremo distal de la espina neural es aproximadamente dos veces más ancho lateromedialmente que su

base, y es 1,5 veces más largo anteroposteriormente que lateromedialmente ancho. Su longitud dorsoventral es menor que la longitud dorsoventral del centro vertebral. La SPRL se extiende desde la superficie dorsal de la prezigapófisis hasta el extremo distal de la espina neural (Figura 3.29 E). Como en la tercera vértebra cervical, las SPRLs se extienden anteriormente desde el extremo distal de la espina. Las SPOs son delgadas y se extienden desde la poszigapófisis hasta el margen distal posterior de la espina neural (Figura 3.29 C). Tanto en la superficie anterior como en la posterior, fosas profundas están encerradas entre las SPRLs y SPOs, respectivamente. No hay PRSLs ni POSLs y las superficies anteriores y posteriores son rugosas. Como en *Patagosaurus* (Holwerda *et al.*, 2021), la SPDL no está presente en ninguna vértebra cervical de *Bagualia*.

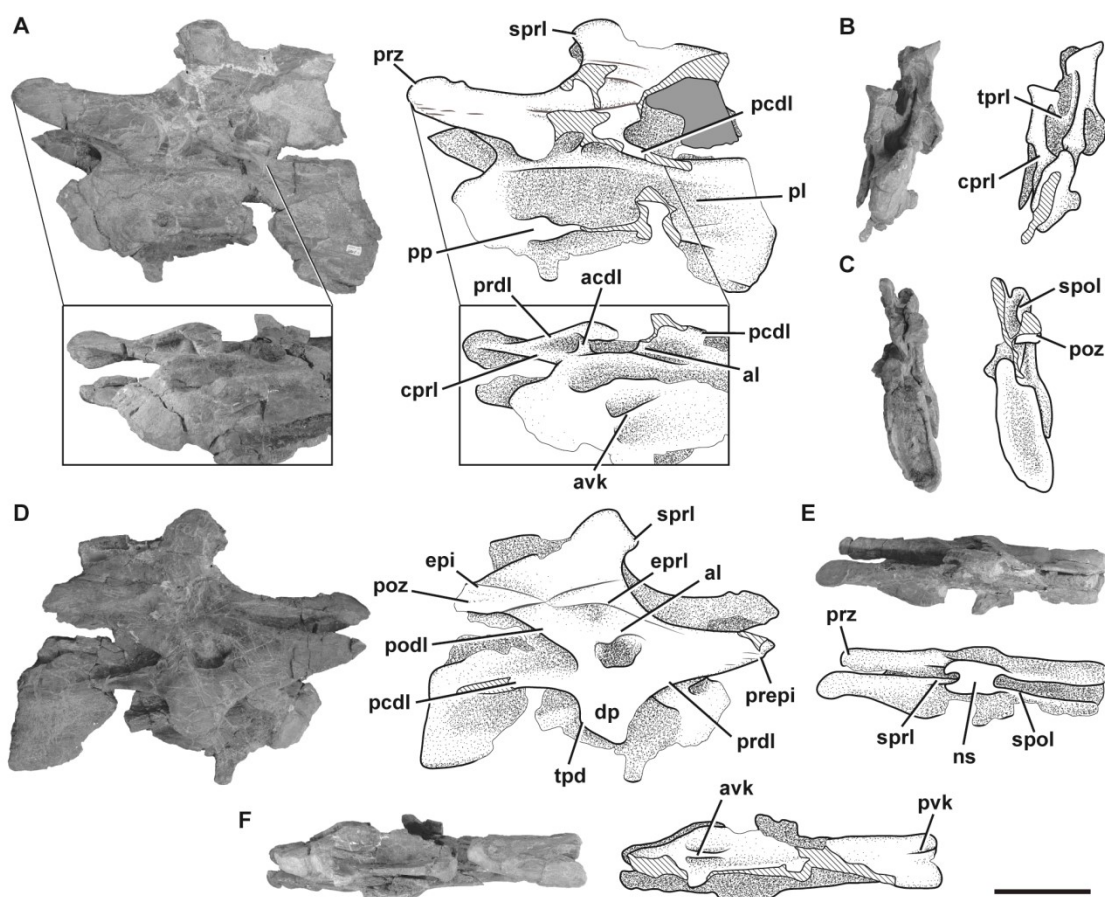


Figura 3.29. Séptima vértebra cervical de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-16) en vista lateral izquierda (A), anterior (B), posterior (C), lateral derecha (D), dorsal (E), y ventral (F). **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **al**, lámina accesorio; **avk**, quilla ventral anterior; **cpri**, lámina centroprezygapofisial; **cr**, receso caudal; **dp**, diapófisis; **epi**, epipófisis; **epri**, lámina epipofisial-prezygapofisial; **mcpri**, lámina centroprezygapofisial medial; **ns**, espina neural; **pcdl**, lámina centrodiapofisial

posterior; **pl**, pleurocelo; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapófisis; **pp**, parapófisis; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prz**, prezygapófisis; **pvk**, quilla ventral posterior; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **sprl**, lámina espinoprezygapofisial; **tpd**, proceso triangular de la diapófisis; **stk**, estrías; **tpol**, lámina intrapostzygapofisial; **tprl**, lámina intraprezygapofisial; **vk**, quilla ventral. Escala de 10 cm.

MPEF-PV 11040

Este espécimen consta de dos vértebras cervicales medias (que en comparación con el holotipo se interpretan como la cuarta y quinta o quizás la quinta y sexta vértebra cervical). Dado que este espécimen se superpone a dos de las vértebras cervicales descritas anteriormente (cervical 4-cervical 5 o cervical 5-cervical 6) se proporciona aquí una breve descripción.

La vértebra más anterior (MPEF-PV 11040-1) es un arco neural incompleto (incluida la espina neural) que carece de su porción anterior, incluidas las prezigapófisis y los procesos transversos (Figura 3.30). Ambas postzigapófisis se conservan, y la delgada TPOL corre ventralmente desde ellas para entrar en contacto con el techo del canal neural (Figura 3.30 C). Por encima de las postzigapófisis hay epipófisis ligeramente desarrolladas y, aunque están incompletas, se proyectan posteriormente a las postzigapófisis (como se describió en MPEF-PV 3301-13 / 11/15; Figura 3.30 A, D, E). En esta vértebra se conserva una EPRL dentro de la SDF, la cual se extiende desde el PODL hacia la SPRL y parece tener un contacto ligeramente marcado con la epipófisis (Figura 3.30 A, D).

Las espinas neurales de la cuarta y quinta vértebras cervicales del holotipo no se conservaron, por lo que es imposible comparar directamente este espécimen con el holotipo. La espina neural es cuatro veces más larga anteroposteriormente que ancha lateromedialmente. Según la tendencia de acortamiento descrita para la espina neural y las proporciones de la tercera y sexta vértebras, esta espina neural puede interpretarse como una cuarta o quinta posición. El borde anterodorsal y la porción posterior de la espina neural están incompletos. Por lo tanto, no es posible distinguir la presencia de una extensión anterior de las SPRLs (Figura 3.30 B), lo cual se observaba en la tercera, cuarta y séptima vértebras cervicales de MPEF-PV 3301. Una SPOL delgada se extiende desde la postzigapófisis hasta la extremo posterodorsal de la espina neural (Figura 3.30 E). La espina neural se ensancha lateromedialmente hacia su extremo distal

(alrededor del doble que su base). La superficie dorsal es convexa y rugosa con pequeñas estrías orientadas anteroposteriormente.

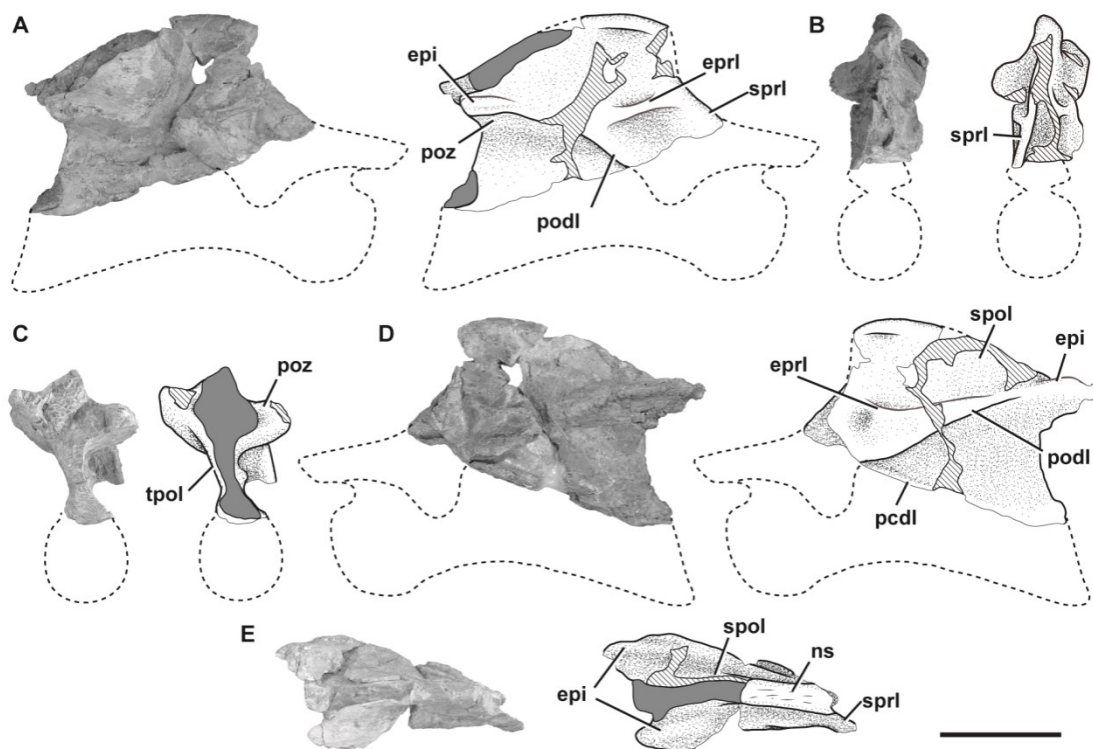


Figura 3.30. Vértebra cervical media de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11040-1) en vista lateral derecha (A), anterior (B), posterior (C), lateral izquierda (D), y dorsal (E). **Abreviaturas:** epi, epifósis; epri, lámina epifisial-prezygapofisial; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; podl, lámina postzygodiapofisial; poz, postzygapofis; spol, lámina espinopostzygapofisial; sprl, lámina espinoprezygapofisial; tpol, lámina intrapostzygapofisial. Escala de 10 cm.

La siguiente vértebra cervical de este espécimen (MPEF-PV 11040-2) está casi completa (Figura 3.31). El centro es opistocélico y alargado, con un IE de 3.1 (Tabla 3.3), aunque este es estimado dado que el centro está incompleto. La superficie ventral es plana en sección transversal y tiene dos quillas, una en la zona anterior, al nivel de la parapofis, y la otra en el tercio posterior, como se observó en la séptima vértebra cervical de MPEF-PV 3301 (Figura 3.31 F). Ambas quillas tienen la misma extensión (alrededor de 7 cm) hacia la longitud media del centro donde se desvanecen. A cada lado de la quilla anterior hay una fosa profunda que se vuelve más profunda anteriormente. En el lado izquierdo (donde se puede observar) existe una concavidad

posterior a la parapófisis, que es casi continua con el pleurocelo pero está separada de éste por una zona elevada (Figura 3.31 D). En *Spinophorosaurus*(GCP-CV 4229) y *Patagosaurus*(MACN-CH 936, PVL 4170) también se observan parapófisis excavadas dorsalmente sin un tabique que las separe de los pleurocelos. Por el contrario, en los neosaurópodos hay un tabique marcado (Upchurch, 1998). Ambos procesos transversos están incompletos pero el derecho conserva su margen posterior donde se observa una porción del proceso triangular descrito en MPEF-PV 3301 (Figura 3.31 A). La ACDL se encuentra anterior y debajo del proceso transversal, y orientada anteroventralmente para contactar con la CPRL antes de llegar al centro. Como en la séptima vértebra cervical, en el lado izquierdo hay una corta lámina accesoria debajo de la PCDL que corre anteroventralmente hasta donde es posible de ver (Figura 3.31 D). Sólo se conserva la base del proceso prezygapofisial izquierdo. Como se ve en MPEF-PV 3301, la CPRL se bifurca en una mdCPRL que conecta el centro con la sTPRL (Figura 3.31 B). La mdCPRL forma las paredes del canal neural y también está presente en la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Europasaurus*; GCP-CV 4229; Carballido y Sander, 2014). El techo del canal neural está conectado con la TPRL a través de un sTPRL delgada. Tanto las CPRLs como las TPRLs están delimitando una CPRF profunda debajo del proceso prezygapofisial, a cada lado del canal neural. Esta fosa es más profunda que la presente en la vértebra cervical anterior (que conserva esta zona) en MPEF-PV 3301. Esta diferencia se interpreta como producto de la posición más posterior del elemento cervical aquí descrito. Como se describió en las vértebras anteriores, hay una EPRL dentro de la SDF que se extiende desde el margen lateral de la poszigapófisis hasta la SPRL (Figura 3.31 A, D). Esta lámina forma el margen dorsal de una subfossa profunda dentro de la SDF. Además, hay una lámina accesoria debajo de la EPRL que no conecta con ninguna otra lámina y define una subfossa marcada tanto dorsal como ventralmente.

Desde el borde medial de la poszigapófisis, las TPOLs corren ventromedialmente hasta el techo del canal neural (Figura 3.31 C). Las epipófisis están poco desarrolladas en la superficie dorsal de las poszigapófisis. La porción preservada de la epipófisis izquierda se extiende posteriormente desde la postzigapófisis, sobrepasando ligeramente la superficie articular posterior del centro. Desde la superficie dorsomedial de la postzigapófisis, la SPOL se orienta anterodorsalmente con un ángulo de 45° hacia el margen posterior del extremo distal de la espina neural. La SPOF es tan profunda como la SPRF y también ocupa la longitud total de la espina neural. La espina

neural se ensancha lateromedialmente hacia su extremo distal, siendo 2,7 veces más larga anteroposteriormente que ancha lateromedialmente (como en la sexta cervical) y tres veces más corta que la longitud anteroposterior total del centro (Figura 3.31 E). Como en la sexta vértebra cervical, las SPRLs no se extienden anteriormente desde el extremo distal de la espina neural.

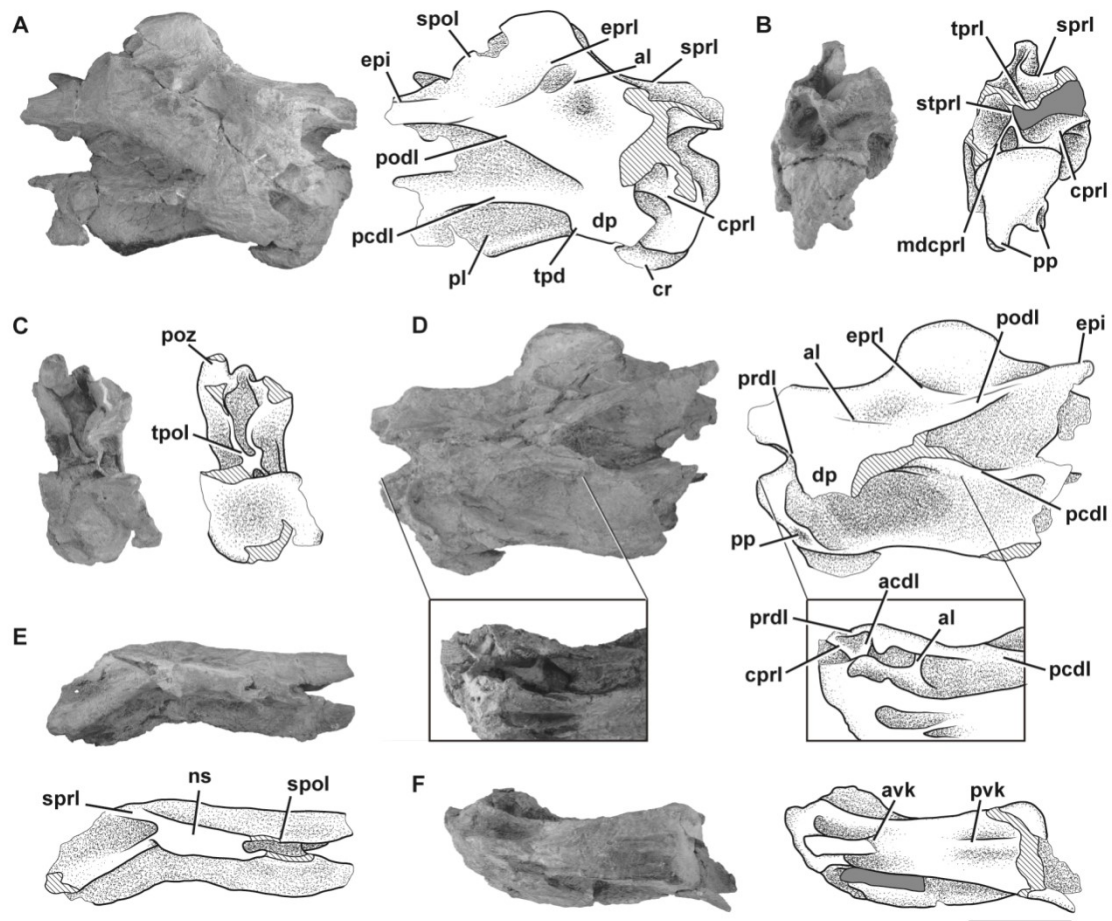


Figura 3.31. Vértebra cervical media de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11040-2) en vista lateral derecha (A), anterior (B), posterior (C), lateral izquierda (D), dorsal (E), y ventral (F). **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiafosal anterior; **al**, lámina accesoria; **cpri**, lámina centroprezygapofisial; **dp**, diapófisis; **eipi**, epipófisis; **epri**, lámina epipofisial-prezygapofisial; **mdcpri**, lámina centroprezygapofisial medial; **ns**, espina neural; **pcdl**, lámina centrodiafosal posterior; **pl**, pleurocelo; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapófisis; **pp**, parapófisis; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prz**, prezygapófisis; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **sprl**, lámina espinoprezygapofisial; **tpd**, proceso triangular de la diapófisis; **tpol**, lámina intrapostzygapofisial; **tprl**, lámina intraprezygapofisial; **vk**, quilla ventral. Escala de 10 cm.

MPEF-PV 3408

Esta vértebra cervical está casi completa, aunque fuertemente aplastada dorsoventralmente (Figura 3.32). Dado su bajo índice de elongación (IE: 2.5) y su morfología general, se la considera como una vértebra cervical posterior. El centro es opistocélico y tiene una quilla ventral larga (Figura 3.32 E) cuya altura disminuye posteriormente desde la mitad de la longitud del centro. En la parte anterior del centro, al nivel de las parapófisis, la quilla está delimitada por pares de fosas, como se describió para las vértebras cervicales medias (ver arriba). En sección transversal, la superficie ventral es plana en toda la mitad posterior. Las parapófisis son bajas y se limitan a la esquina anteroventral del centro. Estas tienen forma ovoide y se dirigen ventrolateralmente. Los pleurocelos son grandes y sin divisiones óseas, y ocupan la mayor parte de la superficie lateral del centro (Figura 3.32 A, D). Como en el resto de las vértebras cervicales, los pleurocelos se definen por sus márgenes anterior, dorsal y ventral, estando bien excavados en la parte anterior y menos profunda en la posterior. Ambos procesos transversos están casi completos y carecen de su margen posterior. Estos procesos son planos, siendo lateromedialmente más largos que dorsoventralmente altos (debido a la compresión dorsoventral), y están orientados lateral y ligeramente ventralmente. El proceso transversal está sostenido ventralmente por una ACDL corta y gruesa, y una larga PCDL. La ACDL se ubica ventralmente al proceso transversal y alcanza dorsalmente la PCDL en el extremo distal de la diapófisis. La PCDL es tan ancha como la ACDL y se extiende casi horizontalmente desde el margen ventral del proceso transversal hasta el margen posterodorsal del centro sin llegar a la superficie articular posterior. La ACDL, PCDL y el borde dorsal del pleurocelo forman los bordes anterodorsal, posterodorsal y ventral de la CDF, respectivamente. La CDF es triangular y aplastada dorsoventralmente. En el lado derecho hay una lámina accesoria debajo del proceso transversal, anterior a la PCDL (Figura 3.32 D). Esta lámina parece ser homóloga a la lámina accesoria que se ve en las vértebras cervicales medias (MPEF-PV 3301/16, MPEF-PV 11040-2), pero a diferencia de éstas está orientada posteroventralmente. Además, esta lámina solo se ve en un sólo lado, por lo que se considera como una variación particular (o asimetría) en la laminación de esta vértebra.

La PRDL se extiende horizontalmente desde la superficie ventrolateral de la prezigapófisis hasta la diapófisis. En vista lateral, los procesos prezygapofisiales son horizontales y se extienden anteriormente, sobrepasando la superficie articular anterior

del centro. Las prezigapófisis son planas y de forma ovalada y están orientadas dorsomedialmente (Figura 3.32 F). En la superficie ventrolateral de la prezigapófisis hay una pre epipófisis marcada que también se describió en las vértebras cervicales anteriores y medias. Ambas prezigapófisis están unidas por TPRLs muy delgadas que corren ventralmente (Figura 3.32 B). No se ve la sTPRL debido al daño del material. El canal neural está aplastado, es pequeño y de forma ovoide. La CPRL es robusta y se extiende verticalmente desde la base ventral del proceso prezigapofisial, hasta la esquina laterodorsal del centro. La CPRL define, con la ACDL y la PRDL, una profunda y triangular PRCDF. Esta fosa tiene la forma de un triángulo invertido con su base orientada dorsalmente. Anteriormente, la TPRL y la CPRL definen una CPRF de orientación dorsoventral que se extiende a lo largo de toda la superficie ventral del proceso prezigapofisial. Las postzigapófisis se orientan lateralmente y no sobrepasan la superficie articular posterior del centro, diferenciándose así de las vértebras cervicales más anteriores (Figura 3.32 C). A pesar de estar muy deformadas, las postzigapófisis de este elemento están inclinadas dorsalmente y no alcanzan la superficie articular posterior del centro como también ocurre en la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*; PVL 4170; Ouyang y Ye, 2002, figura 13). Al igual que en las vértebras cervicales anteriores y medias no se reconocen CPOs. La PODL izquierda se extiende desde el margen posterior de las diapófisis hasta la superficie ventrolateral de la postzigapófisis. Esta lámina está orientada posterodorsalmente definiendo el borde dorsal de la POCDF, la cual está aplastada dorsoventralmente.

La espina neural está aplastada dorsoventralmente y carece de la porción anterolateral izquierda del extremo distal. El acortamiento de la espina neural sigue teniendo esta tendencia de acortamiento a lo largo de la serie cervical, lo que da como resultado una espina neural que es lateromedialmente más ancha que anteroposteriormente larga (Figura 3.32 F). Las prezigapófisis están vinculadas con la espina neural por largas SPRLs. Estas láminas están orientadas dorsomedialmente hacia arriba desde el borde dorsomedial de las prezigapófisis hasta el extremo distal de la espina neural donde se ensanchan lateralmente. Ambas SPRLs delimitan una SPRF, en la que no se observa una PRSL. Las SPOLs están ligeramente dirigidas anterodorsalmente y son tan largas como las SPRLs, entendiéndose desde la postzigapófisis hasta el extremo distal de la espina neural. Ambas son paralelas entre sí y forman las paredes laterales de la SPOF, la cual se extiende sobre toda la superficie

posterior de la espina neural. Al igual que con la PRSL, la POSL también está ausente. La superficie posterior de la columna neural es rugosa.

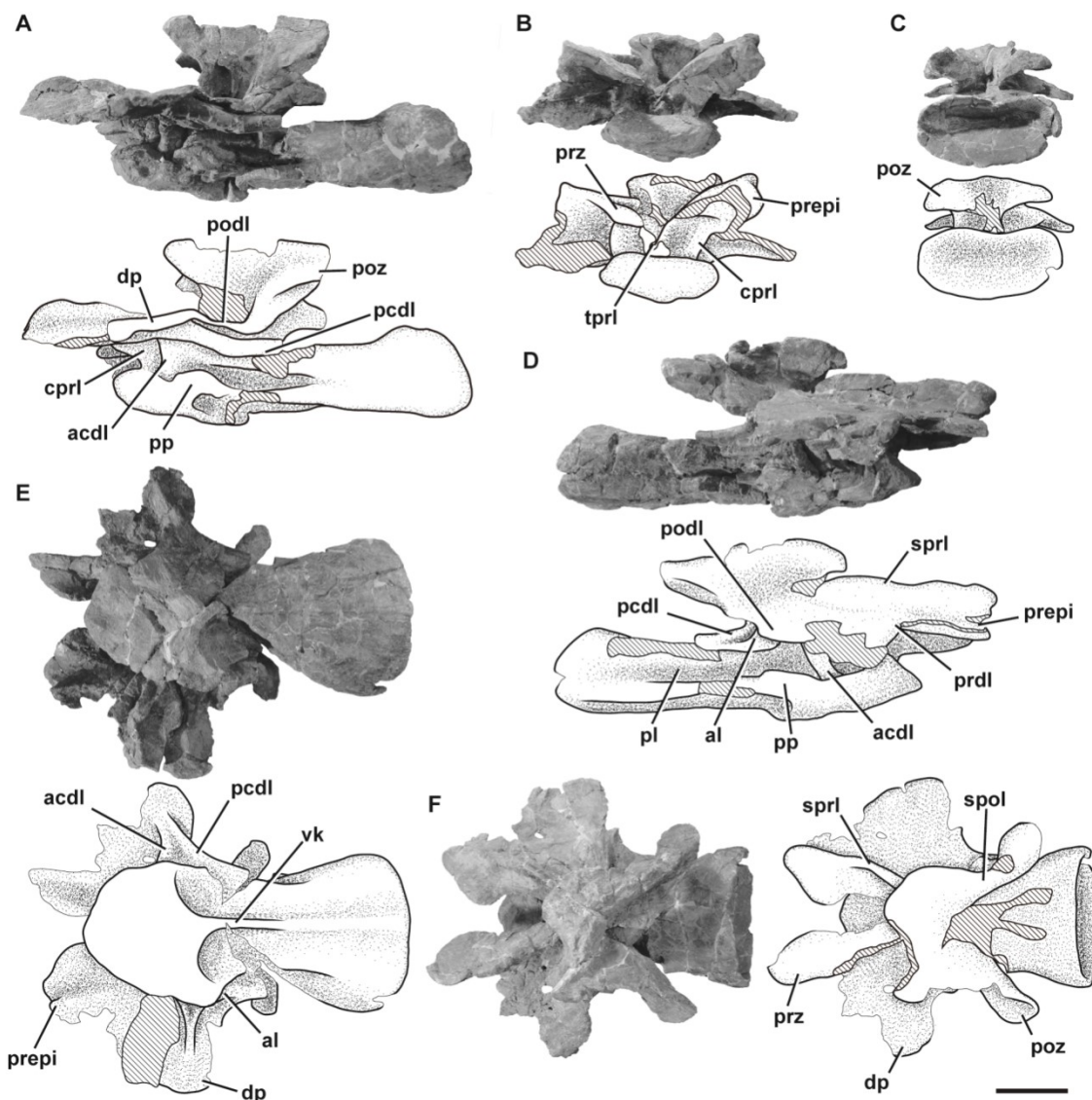


Figura 3.32. Vértebra cervical media-posterior de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3408) en vista lateral izquierda (A), anterior (B), posterior (C), lateral derecha (D), ventral (E), y dorsal (F). **Abreviaturas:** acdl, lámina centrodiapofisial anterior; al, lámina accesoria; cpri, lámina centroprezygapofisial; dp, diapofisis; ns, espina neural; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; pl, pleurocelo; podl, lámina postzygodiapofisial; poz, postzygapofisis; pp, parapofisis; prdl, lámina prezygodiapofisial; prepi, prepi; spri, lámina espinoprezygapofisial; spol, lámina espinopostzygapofisial; sprl, lámina espinoprezygapofisial; tpri, lámina intraprezygapofisial; vk, quilla ventral. Escala de 10 cm.

MPEF-PV 3327

Este elemento está mal preservado y muy deformado. En vista anterior, la vértebra está inclinada hacia la izquierda unos 45°. La vértebra conserva una parte de su centro y el proceso transversal derecho. En la superficie ventral del centro hay una quilla restringida a la zona anterior (donde está más marcada) que se desvanece hacia atrás, ocupando dos tercios de la longitud del centro. A ambos lados de la parte anterior del centro hay dos concavidades profundas a cada lado de la quilla. Los pleurocelos son profundos y no poseen división. El septo que separa los pleurocelos es rugoso y no se comunica con cámaras internas. El proceso transversal está inclinado hacia abajo, quizás por la deformación general de la vértebra.

MPEF-PV 3349

Esta vértebra está incompleta (Figura 3.33). El centro es opistocélico con su superficie articular posterior fuertemente cóncava. A pesar de su deformación, el centro es relativamente más corto que las vértebras anteriores (EI: 2; Tabla 3.3), lo que concuerda con la posición posterior asignada a este elemento. En la superficie ventral del centro hay una quilla que ocupa casi la mitad anterior de la longitud del centro y se desvanece posteriormente (Figura 3.33 E). Solo se conserva la base de cada parapófisis. Estas son redondeadas y están restringidas a la esquina anteroventral del centro (Figura 3.33 D). Las superficies laterales presentan pleurocelos bien marcados que son similares en forma a los presentes en las vértebras cervicales más anteriores, es decir, con los bordes anterior, dorsal y ventral bien marcados y el posterior ausente (Figura 3.33 A, D). En vista posterior el canal neural tiene forma triangular y en vista anterior tiene forma de hendidura, lo que se debe a la compresión lateromedial de la vértebra (Figura 3.33 C). El proceso transversal derecho está casi completo. Los procesos transversales están ubicados más arriba que en las vértebras cervicales más anteriores. Estos están soportados ventralmente por una ACDL ancha y orientada verticalmente, y una PCDL posteroventralmente dirigida (con un ángulo de 45°). La ACDL se extiende hacia abajo desde el margen anterior de la diapófisis hasta la esquina anterodorsal del centro. La PCDL se extiende desde el borde posterior de la diapófisis y alcanza la superficie articular posterior del centro. El proceso triangular de la diapófisis, presente en las vértebras cervicales anteriores-medias, está incompleta pero bien desarrollado. Tanto la ACDL como la PCDL definen una CDF triangular y profunda.

Solo se preserva el proceso prezigapofisial izquierdo. Este proceso prezigapofisial es casi horizontal, medialmente plano y posee una pequeña porción de la prezigapófisis. La PRDL se extiende desde la superficie lateral del proceso prezigapofisial hasta el margen anterodorsal del proceso transversal con un ángulo similar al de la PCDL. En la superficie lateral del extremo distal del proceso prezigapofisial hay una fosa pequeña y profunda sobre la PRDL. La CPRL izquierda es gruesa y corre ventromedialmente desde la superficie ventral de la prezigapófisis hasta la superficie anterodorsal del centro, donde alcanza la ACDL (Figura 3.33 B). Aunque ambas postzigapófisis están ausentes, es posible reconocer algunas láminas postzigapofisiarias. Solo se conserva la base de la PODL. La porción anterior izquierda de la PODL es delgada. Las CPOLs, que no se desarrollaron en las vértebras cervicales anteriores y medias, se pueden reconocer en esta cervical posterior. Las CPOLs corren dorsalmente desde cada lado del techo del canal neural hacia arriba. Justo encima del techo del canal neural hay un sTPOL delgada y vertical (Figura 3.33 C). Esta lámina y las CPOLs definen una CPOF pequeña y de forma elíptica por encima del canal neural. Entre la PODL, PCDL y CPOL hay una POCDF profunda en el lado lateral izquierdo. La porción proximal de la SPRL izquierda se extiende horizontalmente hacia atrás y define con la PRDL y PODL, una SDF profunda por encima del proceso transversal. La SPDL está ausente en esta vértebra.

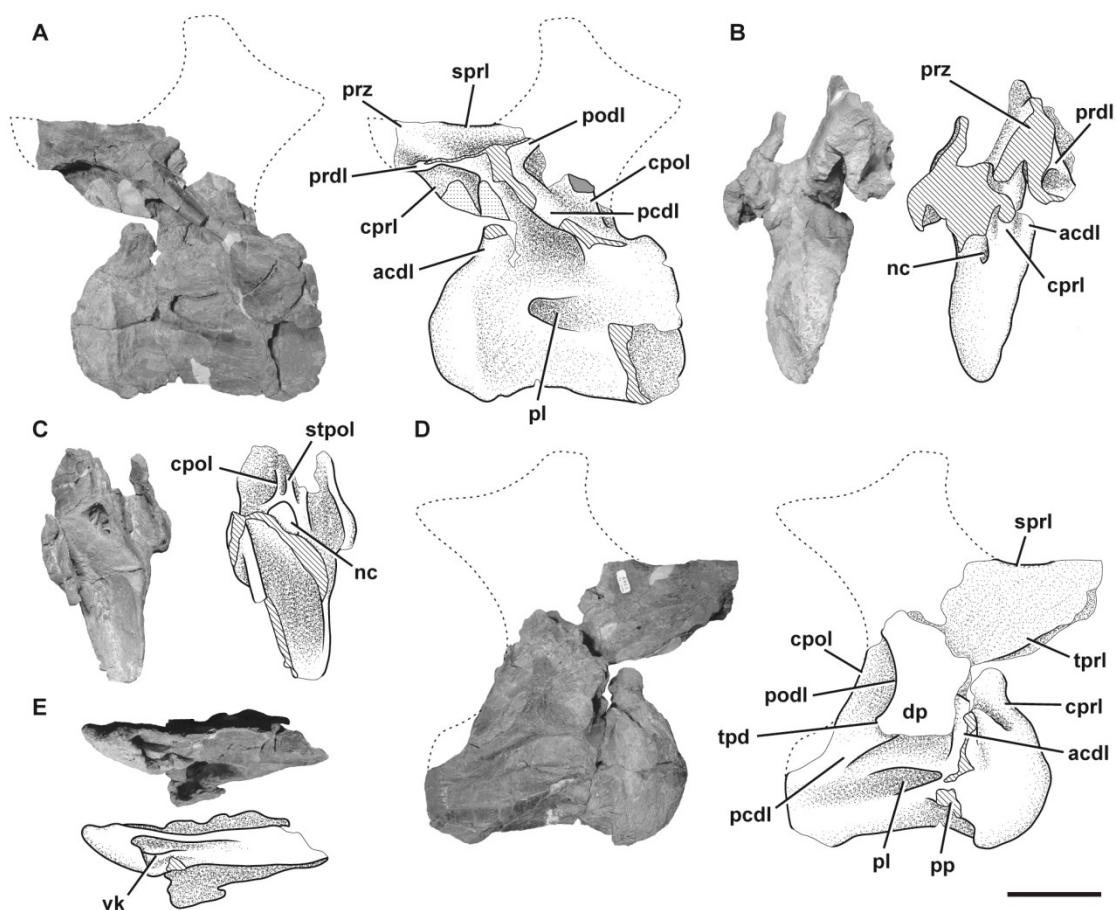


Figura 3.33. Vértebra cervical posterior de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3349) en vista lateral izquierda (A), anterior (B), posterior (C), lateral derecha (D), y ventral (E). **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **cpol**, lámina centropostzygapofisial; **cpri**, lámina centroprezygapofisial; **dp**, diapófisis; **epi**, epipófisis; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pl**, pleurocelo; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapófisis; **pp**, parapófisis; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prz**, prezygapófisis; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **sprl**, lámina espinoprezygapofisial; **tpol**, lámina intrapostzygapofisial; **tpri**, lámina intrapostzygapofisial; **vk**, quilla ventral. Escala de 10 cm.

MPEF-PV 3348

Esta vértebra está muy deformada y fragmentada. En vista anterior, la parapófisis izquierda está orientada anteroventralmente y la porción posterior de la vértebra está curvada hacia la derecha. Esta deformación fue causada por una fuerza de compresión en el lado anterolateral derecho de este elemento. El centro está completo y tiene un IE bajo (0,9; Tabla 3.3). Ambos lados del centro tienen pleurocelos bien

marcados que ocupan casi toda su longitud y no se conectan con cámaras internas u otras cavidades neumáticas. El septo que separa los pleurocelos es liso, diferenciándose de los del holotipo en donde son rugosos. Las parapófisis están bien desarrolladas, de las cuales la derecha tiene la porción proximal de su costilla cervical fusionada a ella, lo que indica un cierto grado de madurez de este espécimen. Como en MPEF-PV 11040-2, la superficie dorsal de la parapófisis tiene una concavidad separada del pleurocelo por una ligera elevación del hueso. La porción proximal de la costilla tiene el capítulo y tubérculo formando un ángulo de casi 180°, lo que indica la posición posterior de esta vértebra en el cuello, donde la diapófisis se vuelve más alta en el arco neural. El canal neural tiene forma triangular en la parte anterior y posterior, lo cual es producto de la deformación. Las diapófisis están bien desarrolladas con sus ACDLs largas que llegan a la cara articular anterior del centro, mientras que las PCDLs conectan la diapófisis con la superficie articular posterior. El proceso transversal derecho tiene el proceso triangular de la diapófisis descrito en las vértebras cervicales más anteriores. Este proceso está más desarrollado en este espécimen que en cualquiera de las vértebras cervicales más anteriores descritas. Debajo del proceso transversal hay una CDF profunda. La PRDL está bien marcada y desarrollada, y define una PRCDF profunda, junto con la ACDL y la CPRL. Debajo de la PODL derecha hay una POCDF profunda. Ambas prezigapófisis están bien conservadas aunque muy deformadas. Las CPRLs están bien desarrolladas, son largas y forman las paredes del canal neural. La TPRL es más ancha que las vértebras anteriores, contacta con el techo del canal neural, y forma con la CPRL una CPRF profunda. Las postzigapófisis están muy desarrolladas. Sus superficies articulares son planas y con forma de hoja. En la superficie dorsal del proceso postzigapofisial derecho hay una epipófisis bien desarrollada como una extensión de la SPOL, la cual alcanza el margen posterior de la postzigapófisis sin sobrepasarlo. Observando esto, podemos inferir el desarrollo de la epipófisis a lo largo de la serie cervical. Como se describió, el axis de *Bagualia* tiene una epipófisis que ocupa toda la superficie dorsal de la postzigapófisis y se extiende más allá del margen posterior de la misma como un proceso en forma de dedo (*sensu* D'Emic, 2012). Esta epipófisis está separada de la SPOL, la cual se encuentra medial a la postzigapófisis. En las cervicales anteriores y medias la epipófisis continúa desarrollándose en la superficie dorsal de la postzigapófisis, pero existe una ligera unión entre ésta y la SPOL que ahora toma una posición más lateral. Hacia las cervicales posteriores, la SPOL se vuelve más lateral y se extiende sobre la superficie dorsal de las postzigapófisis, formando una

epipófisis. En estos elementos no existe esa cresta (epipófisis) en la superficie dorsal de la postzigapófisis que se observa en las vértebras anteriores, ya que ahora la epipófisis está formada por la SPOL en la superficie dorsal de la postzigapófisis. En las últimas cervicales la epipófisis ya es una extensión posterior laminar de la SPOL justo por encima de la postzigapófisis sin tener contacto con ella, lo que se observa en otros saurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Jobaria*; ZDM T5401; PVL 4170; GCP-CV 4229, NMB 1699 R; MNN TIG 3-5). Esto indicaría que la epipófisis muestra mayor desarrollo en la superficie dorsal de la postzigapófisis en los elementos anteriores del cuello, mientras que posteriormente en la serie se desarrolla como un dedo desde el margen de la postzigapófisis y migra dorsalmente para restringirse como una extensión posterior de la SPOL en las últimas cervicales.

La espina neural es lateromedialmente más ancha que anteroposteriormente larga (alrededor de 6 veces). Aunque esta relación puede verse exagerada por la deformación de esta vértebra, está claro que las espinas neurales de las vértebras cervicales posterior-media y posteriores son más anchas que largas. Esta característica y el índice de elongación del centro indicarían que la vértebra podría pertenecer a una posición más posterior en la serie cervical. Por otro lado, la altura de la espina es menor que la del centro. La SPOL derecha está completa y expuesta en ambas vistas laterales debido a la mala preservación de la SPOL izquierda. Esta lámina es ancha y se extiende desde el margen dorsal de la postzigapófisis hasta el borde posterior distal de la espina neural.

Costillas cervicales

Se han recuperado numerosas costillas cervicales en la localidad de Cañadón Bagual, las cuales se encontraron aisladas y sin una clara asociación con las vértebras descritas. Debido a que gran parte de las costillas cervicales están representadas por fragmentos de diferentes tamaños, la descripción se basa principalmente en los elementos más completos (Figura 3.34). Teniendo en cuenta que el ángulo entre el capítulo y el tubérculo (y sus longitudes) varía a lo largo del cuello (siguiendo la separación entre parapófisis y diapófisis; Carballido y Sander, 2014) algunos elementos pueden identificarse como costillas cervicales anteriores (MPEF-PV 11058, MPEF -PV 11054) y costillas cervicales posteriores (MPEF-PV 55, MPEF-PV 11056, MPEF-PV 11057). Las costillas son tetraradiadas proximalmente, con un tubérculo, un capítulo, un proceso anterior bien desarrollados, y un eje largo y delgado dirigido hacia atrás, una

característica típica de Sauropoda (Upchurch *et al.*, 2004). La costilla cervical más completa es MPEF-PV 11058, la cual es más larga que cualquier centro cervical preservado (Figura 3.34 A). Por lo tanto, las costillas cervicales de *Bagualia* tenían al menos el doble de longitud que el centro cervical, como sucede en la mayoría de los saurópodos, excepto los diplodocoideos (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch *et al.*, 2004). La costilla MPEF-PV 11058 tiene su porción proximal bien preservada. En esta costilla el proceso anterior está incompleto, evidenciando una forma triangular en sección transversal con el eje mayor orientado dorsoventralmente. El tubérculo está orientado verticalmente, tiene forma de hoja (aplanado lateromedialmente) y carece de la superficie articular con la diapófisis. El capítulo es más robusto que el tubérculo y tiene la misma longitud que éste. Este proceso está orientado anteriormente, sobrepasando ligeramente el margen anterior del tubérculo. En sección transversal, el capítulo tiene forma de semicírculo, siendo plano ventralmente y convexo dorsalmente. La superficie articular para la parapófisis es circular y ligeramente cóncava. El ángulo entre los procesos capítulo y tubérculo es de unos 60°, similar al presente en las costillas cervicales anteriores de otros saurópodos (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Camarasaurus*; GCP-CV 4229; McIntosh *et al.*, 1996). En la mayoría de las costillas cervicales posteriores, este ángulo aumenta a unos 90° (Figura 3.34 B-E). En la base del tubérculo hay una concavidad alargada subdividida por una lámina corta y orientada posteroventralmente. Esta concavidad y su división también está presente en MPEF-PV 11054 (Figura 3.34 B) y podría ser una estructura neumática incipiente, pero no verdadera. El eje de la costilla mide unos 37 cm de largo. La superficie ventral del mismo es proximalmente plana y se vuelve cóncava formando un surco que se desvanece cerca de la mitad de la longitud anteroposterior de la costilla. Distalmente, el eje es circular en sección transversal.

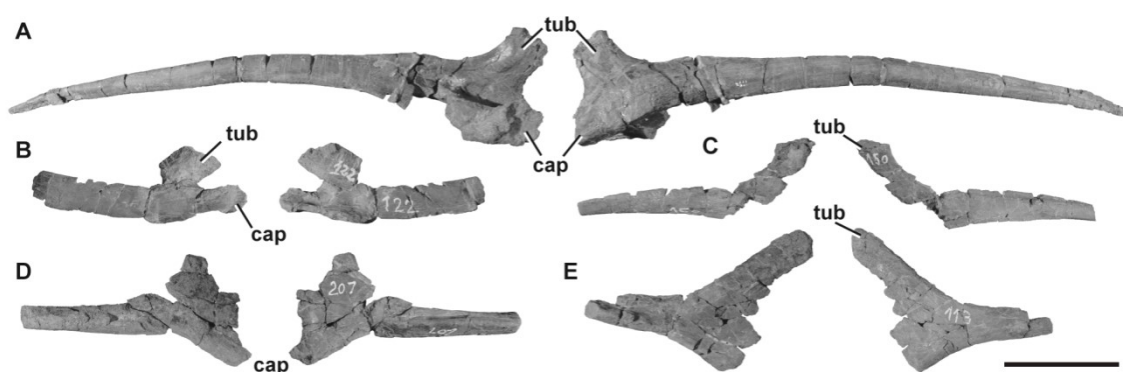


Figura 3.34. Costillas cervicales de *Bagualia alba*. **A**, MPEF-PV 11058 en vista medial y lateral; **B**, MPEF-PV 11054 en vista lateral y medial; **C**, MPEF-PV 11057 en vista

medial y lateral; **D**, MPEF-PV 11056 en vista lateral y medial; **E**, MPEF-PV 11055 en vista medial y lateral. **Abreviaturas:** **cap**, capítulo; **tub**, tubérculo. Escala de 10 cm.

Vértebras dorsales

Un total de nueve vértebras dorsales han sido halladas en la localidad de Cañadón Bagual, descritas como ocho especímenes diferentes, siete de los cuales están representados por elementos aislados (MPEF-PV 11023; MPEF-PV 11012; MPEF-PV 3343; MPEF-PV 3405; MPEF-PV 3403; MPEF-PV 11027; MPEF-PV 11000) y uno por dos vértebras dorsales posteriores, que a su vez forman parte de un único espécimen representado también por un sacro incompleto con pubis y las diez primeras vértebras caudales (MPEF-PV 11011). Las vértebras dorsales preservadas representan las secciones anterior, media y posterior de la serie dorsal. Al igual que en las vértebras cervicales, la descripción sigue una dirección anatómica en sentido anteroposterior. Las vértebras dorsales tienen un mayor desarrollo de sus zigapófisis y apófisis que las vértebras cervicales, así como de las láminas óseas que las unen (Tabla 3.2). En las vértebras dorsales las parapófisis ascienden desde la longitud dorsoventral media del centro en las vértebras dorsales más anteriores (Carballido y Sander, 2014), hasta ubicarse completamente en el arco neural a partir de la tercera dorsal en adelante. Este cambio en la posición de las apófisis se encuentra en todos los saurópodos y es especialmente importante para reconocer la posición de las vértebras dorsales (Upchurch *et al.*, 2004). Las espinas neurales son más altas que en las vértebras cervicales, por lo que las SPRLs y SPOLs tienen un mayor ángulo.

MPEF-PV 11023

Debido a la posición baja de las parapófisis y la falta del complejo hipósfero-hipántro, esta vértebra se interpreta como la primera o segunda dorsal (Carballido y Sander, 2014; Figura 3.35). El centro es fuertemente opistocélico, lateromedialmente comprimido debido a la deformación, y al igual que en la mayoría de los saurópodos, carece de la quilla ventral (*e.g.*, *Spinophorosaurus*; GCP-CV-4229). La quilla ventral está presente en algunos eusaurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*; Holwerda *et al.*, 2021) y taxones derivados (*e.g.*, *Diplodocus*, *Haplocanthosaurus*; Upchurch *et al.*, 2004). El IE es de alrededor de 1,9 (Tabla 3.4). La forma de los pleurocelos se asemeja a los presentes en las vértebras cervicales (ver arriba). Las parapófisis se encuentran en el

centro, en la esquina anterodorsal de los pleurocelos (Figura 3.35 A, E). Son circulares y cóncavas para recibir el capítulo de la costilla dorsal. Como las parapófisis están ubicadas en el centro, las láminas parapofisiales (ACPL, PCPL, PRPL y PDDL) no están presentes. En vista anterior, las prezigapófisis están inclinadas ventromedialmente con un ángulo de 45°. La superficie articular de éstas es plana y de forma elíptica, con el eje mayor orientado algo posteromedialmente con respecto al plano sagital. La CPRL es una lámina larga y robusta que se extiende desde el extremo anteroventral de las prezigapófisis hasta la superficie anterodorsal del centro. El extremo ventral de la CPRL está conectado con el extremo anterior de la ACDL. Al igual que en las vértebras cervicales posteriores, existe una sTPRL que conecta ambas TPRLs con el techo del canal neural, aunque es más larga que el de las vértebras cervicales debido a la mayor altura dorsoventral del arco neural (Figura 3.35 B). La presencia de una TPRL es común en las vértebras dorsales más anteriores de los saurópodos que carecen del hipantro (Wilson, 1999; Carballido y Sander, 2014). Entre la CPRL y la TPRL + sTPRL hay una CPRF profunda. Una PRDL robusta se extiende desde la superficie lateral de la prezigapófisis hasta la diapófisis. En ambos procesos prezigapofisiales existe una cresta que se extiende anteriormente desde la PRDL, la cual parece estar presente en al menos las dos primeras vértebras dorsales de otros eusaurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Mierasaurus*, *Tendaguria*; IVPP V 9065; MACN-CH 936; Royo Torres *et al.*, 2017:fig AB; Mannion *et al.*, 2019a, figura 19) y el titanosauriforme *Euhelopus* (PMU 233). Esta extensión anterior de la PRDL parece ser homóloga a la pre epipófisis presente en las vértebras cervicales, o un relicto de la misma dentro de las vértebras dorsales más anteriores. Este rasgo no está presente en el resto de las vértebras dorsales de *Bagualia*, las cuales corresponden a la región media y posterior de la serie axial, por lo que puede considerarse como una estructura que generalmente aparece en las vértebras cervicales medias y alcanza su máximo desarrollo hacia las cervicales posteriores, y persiste hasta la primera vértebra dorsal.

Las postzigapófisis tienen forma elíptica y están orientadas ventromedialmente. Ambas TPOLs son más largas que las TPRLs (Figura 3.35 D). Debido a la mala preservación, se desconoce la presencia de una sTPOL. La CPOL sólo se conserva en el lado izquierdo como una lámina corta lateral a la TPOL, como en *Patagosaurus* (MACN-CH 936). La PODL es tan larga como la PRDL y corre paralela a la SPRL desde el margen anterior de la postzigapófisis hasta la superficie dorsal de la diapófisis. La PODL, PCDL y TPOL definen una profunda POCDF como en otros saurópodos

(e.g., *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*). En la esquina anterodorsal de esta fosa hay, al menos, dos concavidades poco profundas separadas por una delgada lámina que también está presente en *Moabosaurus* (Britt *et al.*, 2017, figura 19G). Al igual que en las vértebras cervicales posteriores, existe una epipófisis, aunque en esta vértebra se trata de una extensión de la SPOL por encima de la postzigapófisis sin sobrepasar su margen posterior (Figura 3.35 D, E). Además, esta lámina se curva lateralmente por encima de la postzigapófisis. La presencia de epipófisis en las vértebras dorsales más anteriores es rara, estando presente en las primeras vértebras dorsales de unos pocos taxones (e.g., *Yunnanosaurus*, *Moabosaurus*, NHMUK 1871, *Euhelopus*; Lu *et al.*, 2007; Britt *et al.*, 2017, figura 19; Mannion, 2019; Wilson y Upchurch, 2009), y ausente en otros saurópodos como por ejemplo *Patagosaurus* (PVL 4170; MACN-CH 936). El proceso transversal está casi completo en el lado izquierdo, siendo grande y orientado anteroventralmente. La superficie dorsal del proceso transversal es plana y lisa. Este proceso carece de fosas en su superficie anteroventral, las cuales sí se ven en *Moabosaurus* (Britt *et al.*, 2017). La diapófisis es redondeada y rugosa. La ACDL es casi vertical y se extiende desde la superficie ventral del proceso transversal hasta la superficie anterodorsal del centro, donde se fusiona con la CPRL. Entre la CPRL, ACDL y PRDL hay una profunda PRCDF. La PCDL se extiende desde el margen posterior del proceso transversal hasta la superficie posterodorsal del centro, cerca de la superficie articular. Tanto la ACDL como la PCDL encierran una CDF triangular y profunda que está separada de su homóloga opuesta por un tabique óseo delgado como en *Patagosaurus* (Holwerda *et al.*, 2021). Como en *Spinophorosaurus* (CP-CV-4229) y *Patagosaurus* (MACN-CH 936), entre el proceso transversal y la espina neural hay una SDF redondeada y muy profunda, que no se divide. Una SDF dividida está presente en algunos saurópodos (e.g., *Mamenchisaurus*, *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*; Wilson *et al.*, 2011).

La espina neural es vertical y alrededor de 2,6 veces más ancha lateromedialmente que anteroposteriormente larga (Figura 3.35 C). Su longitud anteroposterior es el 13% de la longitud anteroposterior total del centro. La SPOL se extiende hasta el extremo posterior distal de la espina y encierra una profunda y elongada dorsoventralmente SPOF. Por su parte la SPRL se extiende al menos hasta la mitad de la longitud dorsoventral de la espina. Los márgenes laterales de la espina neural están ligeramente expandidos cerca del extremo distal de la espina, lo que le da

una forma convexa en las vistas anterior o posterior. Esta morfología difiere claramente de la de otros taxones que tienen un proceso aliforme (ver más abajo).

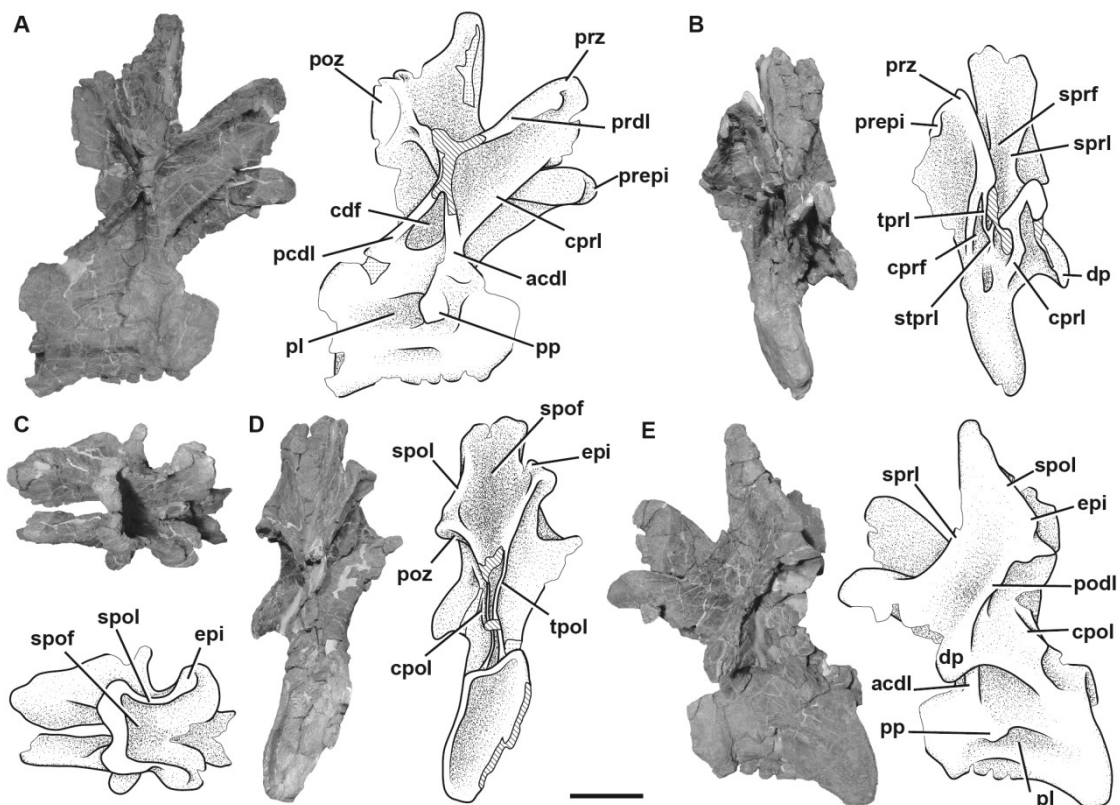


Figura 3.35. Vértebra dorsal anterior de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11023) en vista lateral derecha (A), anterior (B), dorsal (C), posterior (D), y lateral izquierda (E). **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **cdf**, fosa centrodiapofisial; **cpol**, lámina centropostzygapofisial; **cprf**, fosa centroprezygapofisial; **cpri**, lámina centroprezygapofisial; **dp**, diapófisis; **epi**, epipófisis; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pl**, pleurocelo; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapófisis; **pp**, parapófisis; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prepi**, pre-epipófisis; **prz**, prezygapófisis; **spof**, fosa espinopostzygapofisial; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **sprf**, fosa espinoprezygapofisial; **sprl**, lámina espinoprezygapofisial; **stprl**, lámina intraprezygapofisial simple; **tpol**, lámina intrapostzygapofisial; **tpri**, lámina intraprezygapofisial. Escala de 10 cm.

MPEF-PV 11012

Centro dorsal aislado, comprimido dorsoventralmente (debido a procesos tafonómicos) de modo que ambas superficies articulares son exageradamente cóncavas. Este centro conserva una pequeña porción de la base del arco neural. El centro no tiene

quilla ventral. La fosa lateral es de forma elíptica con su eje mayor orientado anteroposteriormente, y a diferencia de la vértebra dorsal anterior, sólo está marcado el margen ventral, por lo que no es considerada como un verdadero pleurocelo. Esta fosa se encuentra un poco más cerca de la superficie articular anterior que de la posterior.

MPEF-PV 3343

Centro dorsal aislado con una pequeña porción del arco neural. Esta vértebra está aplastada dorsoventralmente de modo que la superficie articular posterior y las fosas laterales son exageradamente más profundas debido a la deformación tafonómica. Como en las otras vértebras dorsales, no hay una quilla ventral. Las fosas laterales tienen forma elíptica con su eje mayor orientado anteroposteriormente.

MPEF-PV 3405

Centro con una pequeña porción del arco neural aplastado lateromedialmente. El centro es anficélico y carece de quilla ventral. La fosa lateral izquierda tiene forma ovoide y se ubica cerca de la esquina anterodorsal del centro.

MPEF-PV 3403

Centro comprimido dorsoventralmente. Este centro tiene una superficie articular posterior más profunda que la anterior y no tiene una quilla ventral.

MPEF-PV 11027

Se trata de un arco neural aislado y fragmentado de una vértebra dorsal media-posterior (Figura 3.36). Esta vértebra se halló en asociación con una vértebra caudal posterior que lleva el mismo número de colección, aunque no puede afirmarse que pertenezcan al mismo espécimen. Este elemento dorsal está representado únicamente por la porción ventral izquierda del arco neural. El hipósfeno-hipantro, si estuviera presente, no se conserva. La parapófisis tiene una superficie articular semicircular y estaba separada del margen dorsal del centro. La PCPL se curva y se adelgaza posteroventralmente, mientras que la ACPL no es reconocible (Figura 3.36 B, D). Como la parapófisis se localiza en el arco neural, la lámina que se extiende anteroventralmente desde la diapófisis es la PPD, que conecta la diapófisis y la parapófisis con un ángulo de unos 12°. La prezigapófisis derecha tiene una superficie

plana y de forma ovalada, con su margen lateral inclinado anteroventralmente (Figura 3.36 C). En vista anterior, las prezigapófisis están inclinadas ventromedialmente formando un ángulo de aproximadamente 45°. La PRPL es corta y gruesa, y se proyecta posteroventralmente desde la base de la prezigapófisis hasta el margen anterodorsal de la parapófisis (Figura 3.36 B).

Como en MPEF-PV 11023, no hay fosas en la superficie anteroventral del proceso transversal. La diapófisis es 3,4 veces anteroposteriormente más larga que dorsoventralmente alta (Figura 3.36 A, C). Tanto en sus márgenes anterior como posterior, la diapófisis se expande dorsoventralmente, dando a su margen dorsal una forma cóncava. La PRCDF es ovalada, larga, y se orienta anteroposteriormente por debajo de la PRDL. Cerca de su longitud media, la PRDL se divide en dos láminas, una lámina dorsal muy delgada y una ventral más gruesa, las cuales contactan a la prezigapófisis con el margen anteromedial y la superficie ventral del proceso transversal, respectivamente (Figura 3.36 D). La PCDL surge debajo del proceso transversal como una corta y única lámina. La PPDL y la PCDL encierran anterior y posteriormente una CDF triangular respectivamente (Figura 3.36 D). La SPDL, común en muchos otros saurópodos (e.g., *Tazoudasaurus*, *Omeisaurus*, *Mierasaurus*, *Moabosaurus*; Allain y Aquesbi, 2008; He *et al.*, 1988, figura 28; Royo Torres *et al.*, 2017; Britt *et al.*, 2017) está ausente en las vértebras dorsales de *Bagualia* (Figura 3.36 C). El eusaurópodo *Spinophorosaurus* posee una lámina espinal lateral posterior a la SPRL que podría ser una SPDL reducida, la cual ha sido observada por Tschopp *et al.* (2015) en el espécimen NMB-1699-R. Esta lámina también parece estar presente en las vértebras cervicales del material tipo de *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229), donde se ve marcada en la superficie lateral de la espina neural y forma distalmente una protuberancia (GCP-CV 4229 / HB 4–7).

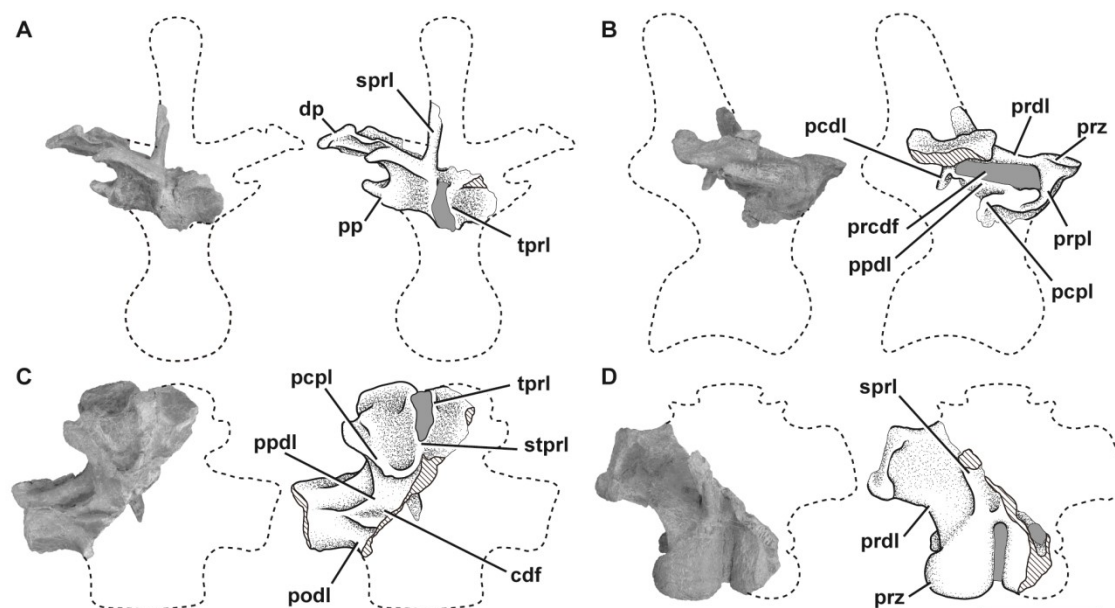


Figura 3.36. Vértebra dorsal media-posterior de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11027) en vista anterior (A), lateral derecha (B), ventral (C), y dorsal (D). **Abreviaturas:** **cdf**, fosa centrodiapofisial; **dp**, diapófisis; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pcpl**, lámina centroparapofisial posterior; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **pp**, parapófisis; **ppdl**, lámina parapodiapofisial; **prcdf**, fosa prezygapofisial centrodiapofisial; **prpl**, lámina prezygoparapofisial; **prz**, prezygapófisis; **stprl**, lámina intraprezygapofisial simple; **sprl**, lámina espinoprezygapofisial; **tprl**, lámina intraprezygapofisial. Escala de 10 cm.

MPEF-PV 11011

Se encontraron dos arcos neurales dorsales medio-posteriores (probablemente 5 y 6) estrechamente asociados a un sacro parcial con pubis y las primeras diez vértebras caudales, por lo que se consideran parte del mismo espécimen. Ambos arcos neurales carecen de la porción distal de sus espinas neurales (Figura 3.37). Mientras que el arco neural anterior carece de toda la porción anterior, desde el nivel de las diapófisis, el posterior está casi completo. Debido a la articulación entre ambos arcos, el hipósforo no es visible. Las parapófisis, preservadas en el arco neural posterior, tienen forma elíptica, con el eje mayor orientado dorsoventralmente (Figura 3.37 A). La ACPL es corta y vertical, extendiéndose hacia abajo desde el margen ventral de la parapófisis. La PCPL está bien desarrollada en el lateral izquierdo y se orienta posteroventralmente con un ángulo de 45°, desvaneciéndose sin alcanzar la PCDL o el centro (Figura 3.37 D). Una PRPL gruesa y corta corre verticalmente desde el borde lateral de la prezigapófisis hasta la parapófisis. La PRDL solo está preservada en la vértebra posterior (Figura 3.37 A, D)

y conecta la prezigapófisis con la diapófisis. Esta lámina, junto con la PRPL y la PDDL, definen una profunda PRCDF que se orienta posterodorsalmente. Aunque las prezigapófisis (preservadas únicamente en el arco neural posterior) están articuladas medialmente por las postzigapofisis de la vértebra anterior, parecen ser dorsoventralmente largas y dorsomedialmente orientadas. Aunque el hipantro está tapado por el hipófeno de la vértebra anterior, su presencia provoca la ausencia de la TPRL, algo que sucede en todos los saurópodos (Wilson, 1999). Las postzigapófisis tienen forma de pezuña y poseen superficies articulares planas. El hipósforo está débilmente desarrollado. Este tiene una forma ligeramente triangular con su eje mayor orientado verticalmente y con una incipiente expansión ventral (Figura 3.37 B). Su superficie posterior es cóncava y lisa, y debajo de ella corren dos mCPOL delgadas, que delimitan el canal neural. La presencia tanto del sistema hipófeno-hipantro y las mCPOLs es común en las vértebras dorsales posteriores de otros saurópodos (Carballido y Sander, 2014). El proceso transversal es grande y de orientación posterodorsal. La orientación dorsal es exagerada debido a la compresión lateromedial del espécimen. La diapófisis tiene forma de rombo con el eje más grande orientado anteroposteriormente. La PDDL es una lámina delgada y larga que surge debajo del proceso transversal desde su unión con la PCDL. Esta lámina reemplaza la ACDL de las vértebras cervicales y la mayoría de las dorsales anteriores, como ocurre en la mayoría de los saurópodos (e.g., *Camarasaurus*, *Amargasaurus*; Osborn y Mook, 1921; Salgado y Bonaparte, 1991, MACN-N 15). La PCDL se extiende casi verticalmente desde la diapófisis hasta el centro. La PCDL, PDDL y PCPL definen CDFs profundas a cada lado del arco neural (Figura 3.37 A, D). Las CDFs izquierda y derecha están separadas por un tabique tan delgado que está roto. Una PODL corta y gruesa se extiende desde la diapófisis hasta el extremo anteroventral de la postzigapófisis. En el lado izquierdo de la vértebra posterior hay una lámina corta que contacta la PODL con la PCDL. Esta lámina accesoria divide la POCDF en dos pequeñas fosas (Figura 3.37 D). La subdivisión de la POCDF también se observa en otros saurópodos (e.g., *Moabosaurus*, *Camarasaurus* y *Rapetosaurus*; Britt *et al.*, 2017:figs. 4B, 23G; Wilson *et al.*, 2011). Solo la base de las espinas neurales se preserva en ambas vértebras. La espina neural es alrededor de 1,5 veces más larga anteroposteriormente que ancha lateromedialmente. A diferencia de las vértebras cervicales, en este espécimen hay una PRSL bien marcada (Figura 3.37 C), lámina también presente en otros taxones (e.g., *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Moabosaurus*, *Europasaurus*, *Diplodocus*; Britt *et al.*, 2017;

Carballido y Sander, 2014; Wilson, 1999), pero ausente en varios saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Mierasaurus*; IVPP V9065; Allain y Aquesbi, 2008:tabla 2; PVL 4170; Remes *et al.*, 2009; Royo Torres *et al.*, 2017). En vista dorsal, sección transversal de las espinas neurales revela un tabique delgado que separa ambas SDFs. Hay dos SPOLs elongadas: las LSPOLs que definen un SPOF profunda y las MSPOLs dentro de esta fosa (Figura 3.37 B). Las MSPOLs son más delgadas y menos pronunciadas que las LSPOLs, y se ubican mediales a éstas. La bifurcación dorsal de la SPOL también se observa en otros saurópodos como *Spinophorosaurus* (GCP-CV-4229) y *Patagosaurus* (PVL 4170). Al igual que en las vértebras dorsales anteriores, no se observa la presencia de una SPDL.

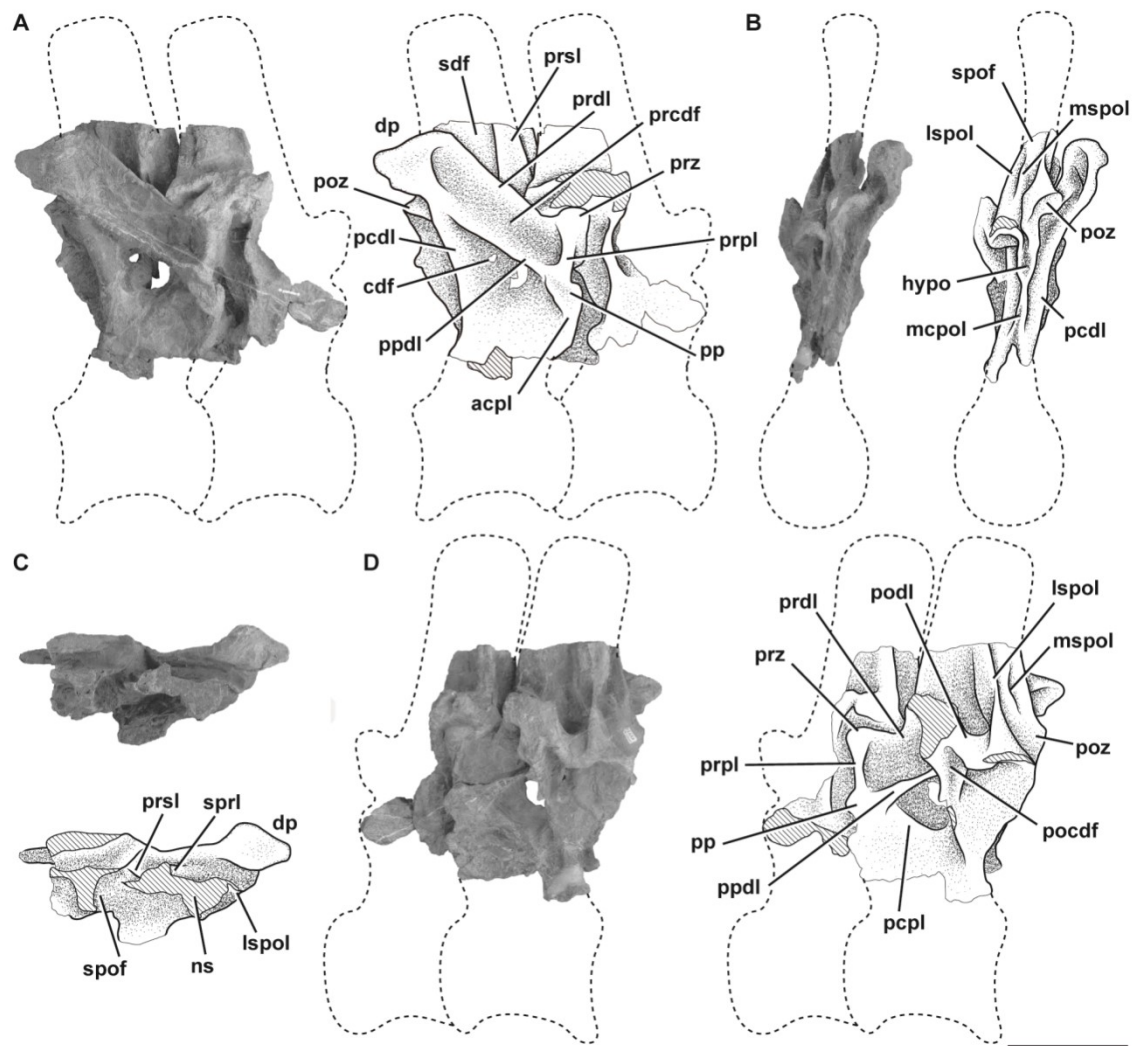


Figura 3.37. Arcos neurales dorsales posteriores de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11011) en vista lateral derecha (A), posterior (B), dorsal (C), y lateral izquierda (D).

Abreviaturas: **acpl**, lámina centroparapofisial; **cdf**, fosa centrodiapofisial; **dp**, diapófisis; **hypo**, hipófeno; **lspol**, lámina espinopostzygapofisial lateral; **mcpol**, lámina centropostzygapofisial medial; **mopol**, lámina espinopostzygapofisial medial; **ns**, espina neural; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pepl**, lámina centroparapofisial posterior; **pocdf**, fosa postzygapofisial centrodiapofisial; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapófisis; **pp**, parapófisis; **ppdl**, lámina paradiapofisial; **prcdf**, fosa prezygapofisial centrodiapofisial; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prpl**, lámina prezygoparapofisial; **prsl**, lámina prespinal; **prz**, prezygapófisis; **sdf**, fosa espinodiapofisial; **spof**, fosa espinopostzygapofisial; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **spri**, lámina espinoprezygapofisial. Escala de 10 cm.

MPEF-PV 11000

Este espécimen está compuesto por una vértebra dorsal posterior casi completa pero muy deformada (Figura 3.38). Mientras que en los centros dorsales medios preservados la cara articular posterior cóncava es más profunda que la anterior, en las vértebras dorsales posteriores el centro tiene una superficie articular anterior plana y una posterior ligeramente cóncava. Esto es similar a la observada en algunos saurópodos basales (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Amygdalodon*, *Volkheimeria*; Allain y Aquesbi, 2008; Rauhut, 2003b; PVL 4077) y taxones derivados (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Jobaria*, *Europasaurus*; Zhang, 1988:figs. 24-28; He *et al.*, 1988:figs. 19-23; Remes *et al.*, 2009; Bonaparte, 1986; Sereno *et al.*, 1999; Carballido y Sander, 2014). El centro de esta vértebra es casi tan alto dorsoventralmente como anteroposteriormente largo (EI: 0,9; Tabla 3.4). La superficie ventral es convexa en sección transversal y carece de quilla ventral (Figura 3.38 E). La fosa lateral solo tiene el borde ventral bien marcado, y se vuelve menos profunda dorsalmente (Figura 3.38 A, C) como en otros saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 14E-F; Ouyang y Ye, 2002:figs. 22-27). Esta fosa no se considera un verdadero pleurocelo, es decir, una fosa profunda con todos sus márgenes marcados como se observa en otros saurópodos (*e.g.*, *Omeisaurus*, *Moabosaurus*; He *et al.*, 1988:fig. 20; Britt *et al.*, 2017:figs. 3 –4). En *Patagosaurus* los pleurocelos están presentes a lo largo de la serie dorsal pero gradualmente se convierten en una depresión ovalada en los elementos posteriores (Holwerda *et al.*, 2021), similar a la observada en MPEF-PV 11000 (PVL 4170), aunque en algunas vértebras de *Patagosaurus* esta fosa lateral es más profunda y tiene todos los márgenes bien marcados, siendo el dorsal el

más pronunciado (Holwerda *et al.*, 2021:figs. 11-17; MACN-CH 936). El arco neural está aplastado dorsoventralmente e inclinado hacia la izquierda. Solo se preserva una parte de la parapófisis derecha. La ACPL es delgada y vertical, extendiéndose desde la parapófisis hasta el margen anterodorsal del centro, alcanzando la superficie articular anterior. La PRPL es tan delgada como la ACPL, y también tiene una orientación vertical en vista lateral, aunque es algo más larga que ésta. La PPDL es visible en ambos lados con diferentes grados de inclinación, debido a la deformación general de la vértebra (Figura 3.38 A, C). Las prezigapófisis son planas y se inclinan ventromedialmente con un ángulo de 45° en vista anterior. Como en todos los saurópodos, esta vértebra posterior carece de una TPRL debido a la presencia de un hipantro bien desarrollado con la misma morfología que la presente en MPEF-PV 11027 (Figura 3.38 B). La CPRF es profunda como en *Patagosaurus* (Holwerda *et al.*, 2021:fig. 13). La PRCDF tiene la forma de un triángulo invertido con su base orientada dorsalmente. La diapófisis es anteroposteriormente larga y de forma triangular. La superficie posterior del extremo distal de la diapófisis carece de la excavación descrita en las vértebras dorsales posteriores de *Patagosaurus* (Holwerda *et al.*, 2021). La PCDL se extiende posteroventralmente desde la superficie ventral del proceso transversal con un ángulo de 30°, y encierra con la PPDL una CDF profunda y triangular (Figura 3.38 C). Las postzigapófisis tienen una superficie articular plana y no tienen epipófisis. El hipósforo es una pequeña estructura romboidal que cuelga sobre el canal neural (Figura 3.38 D).

La espina neural está dorsoventralmente aplastada y desplazada posterolateralmente hacia el lado izquierdo. Distalmente, la espina neural se ensancha lateromedialmente, siendo 1,27 veces más ancha que larga (Figura 3.38 F). La máxima expansión lateromedial de la espina neural está cerca de su extremo distal, formando un margen lateral convexo, ligeramente expandido. Tal expansión contrasta claramente con el proceso aliforme triangular y más expandido presente en varios saurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Losillasaurus*, *Moabosaurus*; MACN-CH 936; GCP-CV-4229; Royo Torres *et al.*, 2021:fig. 7; Britt *et al.*, 2017:fig. 4). Por tanto, la morfología de *Bagualia* podría considerarse como una expansión muy incipiente, homóloga a la expansión triangular de los taxones mencionados. Sin embargo, dado el grado de variación observado en el desarrollo de estos procesos en *Patagosaurus*, nuevos materiales de *Bagualia* podrían aportar más información. En contraste, en *Volkheimeria* la espina neural es aproximadamente dos veces más larga

anteroposteriormente que ancha lateromedialmente (Bonaparte, 1986:fig. 67). La SDF se extiende desde la superficie dorsal del proceso transverso hasta dos tercios de la longitud dorsoventral de la espina neural (Figura 3.38 A). Esta fosa es profunda y tiene todos los márgenes bien marcados como en los saurópodos *Tazoudasaurus* (Allain y Aquesbi, 2008:fig. 13) y *Patagosaurus* (MACN-CH 936; Holwerda *et al.*, 2021:fig. 13). En contraste, *Volkheimeria* no tiene una SDF marcada en sus vértebras dorsales posteriores (Bonaparte, 1986:figs. 66-67). Al igual que en las vértebras anteriores, hay dos LSPOLs largas (izquierda y derecha) que van desde la superficie dorsal de la postzigapófisis hasta el extremo distal de la espina neural (Figura 3.38 D), y dos MSPOLs que corren medialmente a las LSPOLs, y que se extienden verticalmente desde el margen posteromedial de la postzigapófisis hasta la mitad de la altura de la espina neural. No existe el complejo PODL + LSPOL descrito en *Patagosaurus* y *Cetiosaurus* (Holwerda *et al.*, 2021). Tampoco hay signos de una PRSL o POSL, las cuales están presentes en *Volkheimeria* (Bonaparte, 1986:figs. 66-67). Aunque las superficies anterior y posterior de la columna neural son ligeramente rugosas.

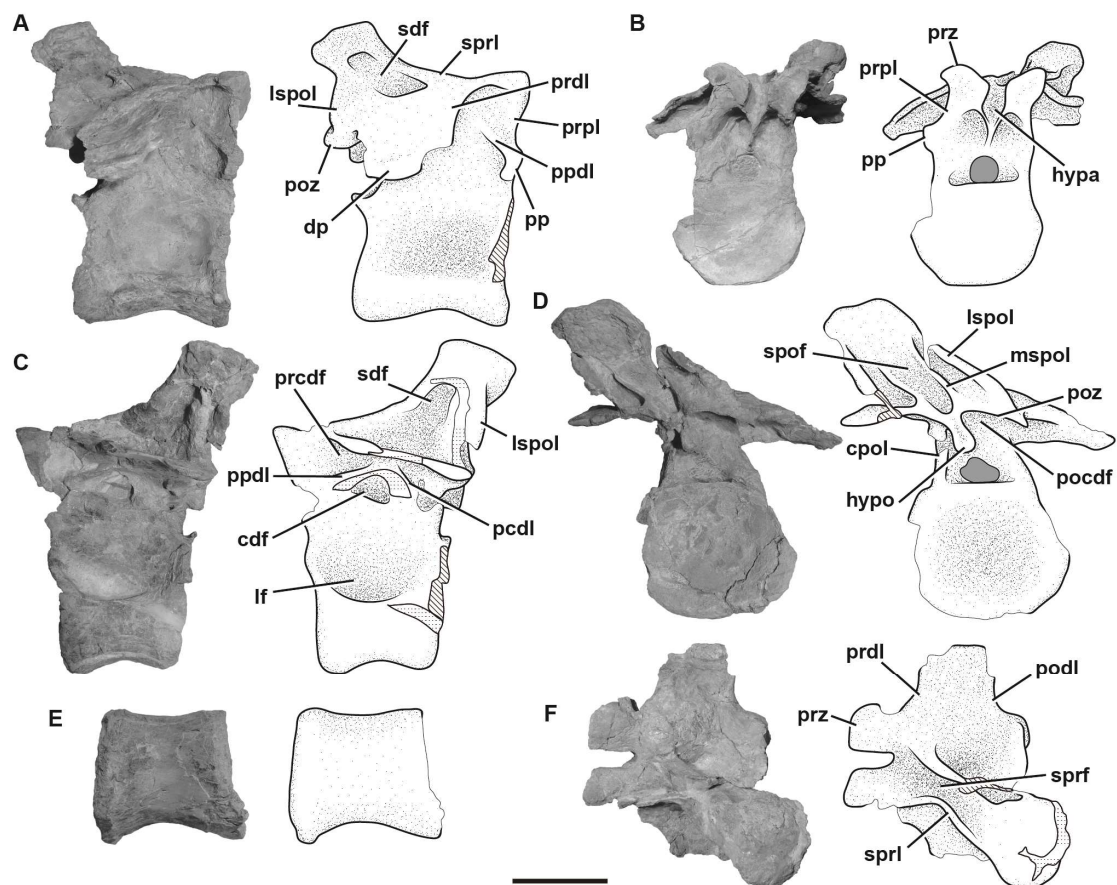


Figura 3.38. Vértebra dorsal posterior de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11000) en vista lateral derecha (A), anterior (B), lateral izquierda (C), posterior (D), ventral (E), y dorsal (F). **Abreviaturas:** **cdf**, fosa centrodiapofisial; **cpol**, lámina centropostzygapofisial; **dp**, diapófisis; **hypa**, hipantro; **hypo**, hipósfeno; **lf**, fosa lateral; **lspol**, lámina espinopostzygapofisial lateral; **mspol**, lámina espinopostzygapofisial medial; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **pocdf**, fosa postzygapofisial centrodiapofisial; **podl**, lámina postzygodiapofisial; **poz**, postzygapófisis; **pp**, parapófisis; **ppdl**, lámina paradiapofisial; **precdf**, fosa prezygapofisial centrodiapofisial; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prpl**, lámina prezygoparapofisial; **prz**, prezygapófisis; **sdf**, fosa espinodiapofisial; **spof**, fosa espinopostzygapofisial; **spri**, lámina espinoprezygapofisial. Escala de 10 cm.

Costillas dorsales

Las costillas dorsales de *Bagualia* están representadas por varios fragmentos aislados y mezclados que, al igual que las costillas cervicales, no pueden asignarse a ninguna de las vértebras dorsales descritas. Por tanto, la descripción se basa principalmente en las dos costillas dorsales mejor preservadas (Figura 3.39). La costilla derecha MPEF-PV 11052 es una de las costillas dorsales más anteriores de *Bagualia* que solo carece de su capítulo y el extremo proximal del tubérculo (Figura 3.39 A). El tubérculo es largo y está alineado con el capítulo, y el ángulo éstos y el eje mayor de la costilla es de aproximadamente 45°. El tubérculo es aproximadamente dos veces anteroposteriormente más largo que lateromedialmente ancho. El eje tiene 90 cm de largo, es triangular en sección transversal cerca de la parte proximal y se vuelve redondeado distalmente. El largo del eje y su alineación con el capítulo y el tubérculo indica que MPEF-PV 11052 tenía una orientación lateroventral cuando estaba en articulación con su correspondiente vértebra, por lo que se interpreta como una costilla dorsal. Además, el tubérculo alargado y el eje circular en sección transversal indican que esta costilla podría ser la más anterior (quizás la primera) de la serie dorsal. MPEF-PV 11053 es una costilla dorsal izquierda de una posición media en la serie dorsal (Figura 3.39 B). Esta costilla carece del capítulo y tubérculo, y de la mitad distal del eje. La porción proximal es plana anteroposteriormente. El eje se dirige verticalmente hacia abajo y se curva ligeramente ventralmente. Este eje es triangular en sección transversal cerca de la porción proximal, y se vuelve plano con el eje mayor orientado verticalmente hacia la zona más distal preservada. Al igual que en las costillas

cervicales, en las costillas dorsales de *Bagualia* no hay neumatoporos o cavidades neumáticas internas, lo cual se presenta en los titanosauriformes derivados (Wilson y Sereno, 1998; Taylor *et al.*, 2011; Carballido y Sander, 2014).

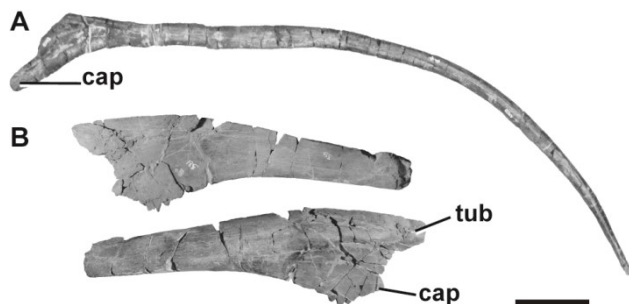


Figura 3.39. Costillas dorsales de *Bagualia alba*. **A**, MPEF-PV 11052 en vista posterior; **B**, MPEF-PV 11053 en vista anterior y posterior. **Abreviaturas:** **cap**, capítulo; **tub**, tubérculo. Escala de 10 cm.

Sacro

Solo se recuperó un sacro incompleto de la localidad de Cañadón Bagual (MPEF-PV 11011). Este sacro se encontró en articulación natural con un ílion incompleto y las primeras diez vértebras caudales. Este espécimen también comprende dos arcos neurales dorsales posteriores (ver arriba) y un pubis derecho (Figura 3.40). En general, la cintura pélvica está aplastada lateromedialmente y desplazada anteroposteriormente, por lo que los elementos izquierdos están posteriores respecto a los derechos. La descripción de las unidades osteológicas del sacro se realiza siguiendo la nomenclatura de Wilson *et al.* (2011). Siguiendo esta nomenclatura, las vértebras presentan articulaciones parapofisiales y diapofisiales sobre las que se fusionan el capítulo y el tubérculo de la costilla sacra. Distalmente, las costillas sacras terminan en una rama acetabular (ventralmente) y una rama alar (dorsalmente), que contacta con el ílion.

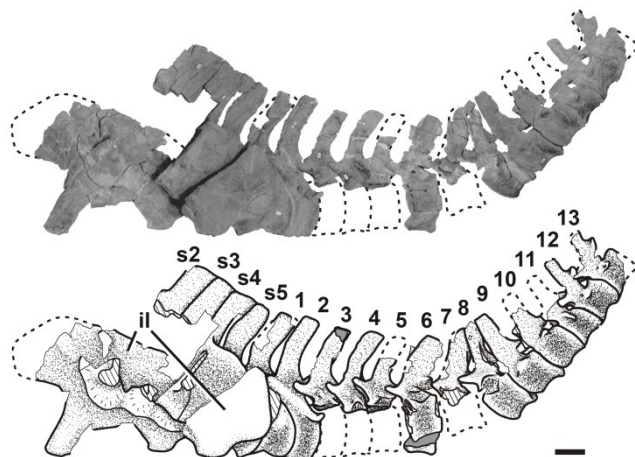


Figura 3.40. Sacro articulado con los ileones y las primeras 10 caudales (MPEF-PV 11011), y las posibles vértebras caudales 11, 12, y 13 (MPEF-PV 11044) de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** il, ílion; s2–s5, vertebras sacras desde la segunda a la quinta; 1–13, vértebras caudales desde la primera a la décima tercera. Escala de 10 cm.

Aunque el sacro está incompleto, las partes presentes reflejan que estaba compuesto por cinco vértebras (Figura 3.41 A), como en *Patagosaurus* y saurópodos más derivados (Wilson, 2011). Las primeras tres vértebras sacras están muy incompletas, mientras que la cuarta y la quinta están casi completas. El centro se preserva en las tres vértebras sacras más posteriores (sacra tres, cuatro y cinco), mientras que la tercera sacra solo conserva su mitad posterior (Figura 3.41 B).

A pesar de no tener todas las vértebras sacras de *Bagualia*, las identificamos según los criterios propuestos por Nesbitt (2011) para determinar las vértebras sacras primordiales. Cuando se identifican las vértebras primordiales, es fácil saber si hubo adiciones en las zonas anterior, media o posterior de la serie sacra.

La primera vértebra sacra (S1, dorsosacra) solo conserva una pequeña porción de la rama acetabular de su costilla fusionada al ílion derecho (Figura 3.41 C) por un contacto pequeño y rugoso con la segunda costilla sacra. Si estuviera completa, la S1 estaría fusionada cerca del proceso preacetabular y al nivel del margen anterior de la base del pedúnculo púbico como en otros saurópodomorfos (e.g., *Xingxiulong*, *Leoneosaurus*, *Patagosaurus*; Wang *et al.*, 2017; Pol *et al.*, 2011; PVL 4170).

La segunda vértebra sacra (S2, primera primordial) consta de una costilla sacra incompleta y la mayor parte de su espina neural (Figura 3.41 B-C). Su desarrollo y ubicación coinciden con la definición de una primera vértebra sacra primordial (Nesbitt, 2011). La costilla sacra está compuesta por una rama acetabular casi completa y por una

rama alar vertical incompleta que se fusionan con el ílion. La rama acetabular de la costilla se ubica entre la base del pedúnculo púbico y el acetábulo, ocupando alrededor del 60% de la longitud anteroposterior de éste. La rama acetabular es de sección transversal circular y su porción inferior define una superficie anterior cóncava. El área de unión de la rama acetabular con el ílion es ovalada y distalmente expandida con una superficie rugosa dominada por estrías con una orientación radial desde el contacto entre la costilla y el ílion. Esta costilla está lejos del margen acetabular. Si estuviera completa, esta costilla tendría una orientación lateral.

La tercera vértebra sacra conserva la mitad posterior del centro, las costillas sacras y la mayor parte de la espina neural (Figura 3.41 B-C). Si estuviera completamente preservada, esta vértebra se ubicaría a nivel del margen posterior del acetábulo y la mitad anterior del pedúnculo isquiático del ílion. El centro es subcircular en sección transversal y carece de pleurocelos o fosas laterales profundas. En el lado izquierdo del centro hay una porción proximal de la costilla sacra. La rama acetabular es ancha y redondeada en sección transversal, mientras que la rama alar es laminar y dorsalmente elongada. La rama acetabular ocupa la mitad de la altura del centro y es continua con la rama alar, por lo que el foramen transverso no está presente en este elemento. La costilla sacra derecha solo conserva su porción distal ventral (rama acetabular), la cual se fusiona con el ílion, y la segunda y cuarta costillas sacras. El área de contacto entre esta costilla y la cuarta es un poco más grande que la que tiene con la segunda. La rama acetabular de esta costilla se encuentra al nivel del margen anterior del pedicelo isquiático del ílion y lejos del margen acetabular. Al igual que en la costilla anterior, esta se encuentra expandida distalmente y presenta varias estrías radiales en su superficie. Esta rama acetabular es más pequeña que la anterior y tiene una orientación posterodorsal. Teniendo en cuenta tanto las porciones proximales como distales de las costillas de esta vértebra, podemos inferir que estas estaban orientadas anterolateralmente antes de entrar en contacto con el ílion.

La cuarta vértebra sacra (segunda primordial) está casi completa (Figura 3.41 B-C). El centro es alrededor de 1,5 veces más alto dorsoventralmente que largo anteroposteriormente, y carece de fosa laterales o pleurocelos. La rama acetabular izquierda es robusta y está unida a la mitad dorsoventral y anteroposterior del centro. Esta área de unión de la costilla ocupa casi toda la longitud anteroposterior del centro. El proceso transversal está fusionado a la rama alar de la costilla formando un complejo único y laminar que contacta con el ílion. Este complejo laminar está aplastado

cubriendo parte de la siguiente vértebra. La costilla completa tiene forma de C en vista anterior (si no está aplastada), con la superficie anterior cóncava (Figura 3.41 B). No hay un foramen transverso en esta vértebra. La costilla sacra derecha está fusionada con el ílion mediante la rama acetabular, la cual está expandido distalmente, aunque en menor medida que la de la costilla anterior. Esta costilla se encuentra al nivel de la mitad posterior del pedúnculo isquiático y la porción proximal del proceso postacetabular. El grado de orientación anterior de las costillas de esta vértebra es ligeramente mayor que el de la S3. Estas características son típicas de la segunda costilla primordial (Nesbitt, 2011). Por el contrario, la tercera costilla sacra se fusiona con el ílion anteriormente al pedúnculo isquiático, y esto no es consistente con una costilla sacra primordial, por lo que consideramos que la tercera vértebra es una inserción entre la primera y la segunda vértebras sacras primordiales.

La quinta vértebra sacra (S5, caudosacra) carece de parte de sus costillas sacras y de una porción anterior de la espina neural (Figura 3.41 B-C). La ubicación más posterior (en el extremo posterior del proceso postacetabular) y el menor desarrollo de la quinta costilla sacra permiten definir la quinta vértebra sacra como caudosacra. Como en las vértebras anteriores, el centro es más alto dorsoventralmente que largo anteroposteriormente, y no posee pleurocelos. El centro tiene medidas similares a las de la vértebra anterior, lo cual es diferente a *Spinophorosaurus* donde el centro de la quinta vértebra es más corto que el de la cuarta (GCP-CV 4229 / HB 27; ver arriba). La porción proximal de la rama acetabular de la costilla se une por encima de la mitad de la altura del centro, posición más alta que la de la vértebra anterior (Figura 3.41 B). El área de inserción de la costilla en el centro es ligeramente menor que el de la vértebra anterior, ocupando alrededor del 75% de la longitud anteroposterior del centro. El proceso transversal se extiende hasta la base del arco neural. La costilla sacra es más pequeña que la de la vértebra anterior (Figura 3.41 B-C). La rama acetabular de la costilla sacra derecha se fusiona con el ílion al nivel del proceso postacetabular, justo por detrás del pedúnculo ilíaco. Esta costilla está menos desarrollada que la de las vértebras anteriores, pero el área de unión con la costilla anterior es más extensa que el resto. A juzgar por la orientación de las porciones de la rama acetabular en el centro vertebral como en el ílion, la costilla de esta vértebra habría estado mucho más orientada anteriormente que las vértebras anteriores.

Todos los centros preservados son subcirculares en sección transversal y 1,5 veces más altos que largos (según los centros completos cuarto y quinto) como en otros

saurópodos derivados (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Diplodocus*; PVL 4170; Hatcher, 1903:fig. 15; Osborn, 1904:fig. 3). En *Spinophorosaurus*, las primeras cuatro vértebras sacras tienen la misma proporción, pero la quinta se acorta siendo aproximadamente dos veces más alta que larga (GCP-CV 4229 / HB27). La mayoría de los sauropodomorfos basales tienen centros sacros más largos que altos (*e.g.*, *Massospondylus*, *Jingshanosaurus*, *Adeopapposaurus*, *Leoneasaurus*, *Mussaurus*; Cooper, 1981:fig. 12C; Zhang y Yang, 1995:fig. 17; Martínez, 2009:fig. 16A; Pol *et al.*, 2011:fig. 8E; Otero y Pol, 2013:fig. 4C) mientras que en el saurópodo basal *Melanorosaurus* (NM QR 1551), el centro es tan largo como alto. Las superficies laterales de los centros preservados (S3-S5) carecen de fosas profundas o pleurocelos (Figura 3.41 B), como sucede en los sauropodomorfos basales (*e.g.*, *Jingshanosaurus*, *Leoneasaurus*, *Mussaurus*; Zhang y Yang, 1995:fig. 17; Pol *et al.*, 2011:fig. 8E; Otero y Pol, 2013:fig. 4E) y algunos saurópodos derivados (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Galvesaurus*; Upchurch y Martin, 2002; Barco, 2009). En contraste, algunos eusaurópodos derivados poseen pleurocelos bien desarrollados en al menos las vértebras primordiales y caudosacras (*e.g.*, *Mamenchisaurus*, *Jobaria*, *Camarasaurus*, *Europasaurus*, *Euhelopus*, *Diplodocus*; Ouyang y Ye, 2002:fig. 29A; MNN TIG 3-5; BYU 9047; Carballido y Sander, 2014:fig. 25C; Wilson y Upchurch, 2009; Hatcher, 1901). A diferencia de *Bagualia*, en *Patagosaurus* las superficies laterales de los centros tienen fosas profundas, aunque no se consideran verdaderos pleurocelos (PVL 4170, MACN – CH 935/226). En *Spinophorosaurus* también están presentes fosas profundas similares, aunque estas son más profundas que las de *Patagosaurus* y parece haber un margen dorsal en la cuarta vértebra sacra que podría ser una etapa temprana de un pleurocelo verdadero (GCP-CV 4229 / HB 26). La costilla sacra se fusiona a la mitad de la altura del centro en la tercera y cuarta vértebras sacras, mientras que en la quinta migra ligeramente hacia una posición más alta (ver arriba). La zona donde las costillas sacras se unen al centro es variable a lo largo de una sola serie sacra o entre taxones (Upchurch *et al.*, 2004). La cuarta costilla sacra de *Bagualia* muestra un mayor desarrollo dorsoventral que la quinta, como en *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229 / HB 26). Esta variación en la extensión dorsoventral de la unión parapófisis-costilla también se observa en otros taxones. Por ejemplo, los sauropodomorfos basales tienen parapófisis que ocupan una mayor longitud dorsoventral del centro en la parte posterior de la serie vertebral, siendo mayor también en la segunda vértebra primordial o tercera vértebra sacra para estos taxones (*e.g.*, *Adeopapposaurus*, *Mussaurus*, *Leoneasaurus*; Martínez,

2009; Otero y Pol, 2013:fig. 4C; Pol *et al.*, 2011:fig. 8F). Además, también existe una variación en la ubicación anteroposterior y la extensión de la unión parapófisis-costilla a lo largo de una misma serie sacra. En *Bagualia*, la unión de la cuarta y quinta vértebra sacra se encuentra a la mitad anteroposterior del centro, ocupando alrededor del 80% y el 75%, del mismo respectivamente. Por su parte los sauropodomorfos basales tienen la unión parapófisis-costilla en la mitad anterior del centro en las vértebras dorsosacra y primordiales, ocupando alrededor del 60% de la longitud anteroposterior mismo (*e.g.*, *Yizhousaurus*, *Adeopapposaurus*; Zhang *et al.*, 2018:fig. 4D; Martínez, 2009:fig. 16). En el caso de *Plateosaurus*, que tiene una caudosacra más las dos primordiales, la unión en la caudosacra se encuentra a la mitad de la longitud del centro (Galton, 2000:fig. 5C). Cuando hay una cuarta vértebra sacra, la vértebra caudosacra tiene su parapófisis en la mitad de la longitud anteroposterior del centro, y las dos restantes vértebras sacras mantienen su parapófisis en la mitad anterior en la mayoría de los sauropodomorfos basales (*e.g.*, *Xingxiulong*, *Mussaurus*, *Melanorosaurus*; Wang *et al.*, 2017:fig. 4B; Otero y Pol, 2013:fig. 4C; NM QR 1551), y posiblemente en *Leoneosaurus* (Pol *et al.*, 2011:fig. 8E). Como en *Bagualia*, *Spinophorosaurus* muestra la cuarta y quinta vértebras sacras con sus uniones parapófisis-costilla cerca de la mitad de la longitud anteroposterior del centro, mientras que en las primeras tres vértebras sacras de *Spinophorosaurus* están restringidas a la mitad anterior (GCP-CV 4229). El eusaurópodo *Mamenchisaurus* tiene las primeras cuatro vértebras sacras con la unión parapófisis-costilla en la mitad anterior de la longitud del centro, mientras que en la quinta está cerca de la longitud media (Ouyang y Ye, 2002:fig. 29A), como en el diplodócido *Apatosaurus* (Gilmore, 1936:fig. 7), y el macronario *Europasaurus* (Carballido y Sander, 2014:fig. 25A). En contraste, el neosaurópodo *Haplocanthosaurus* tiene todas las costillas sacras fusionadas a la mitad anterior del centro (Hatcher, 1903:lámina 5). Esto indica que, a pesar del hecho de que la articulación entre la parapófisis y la costilla sacra es variable tanto dentro de la misma serie axial como entre taxones, en la mayoría de los taxones la costilla se adhiere al centro a la mitad de la longitud anteroposterior de la vértebra caudosacra.

Las costillas sacras son cóncavas anterior y posteriormente como en *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229). La forma de la sección transversal de las costillas es variable a lo largo de la misma serie sacra y entre taxones (*e.g.*, Pol *et al.*, 2011; Otero y Pol, 2013; Martínez, 2009). Debido a que el material está incompleto, no es posible observar la presencia de una fenestra intracostal, la cual está presente en otros

saurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*; MACN-CH 935). Las ramas acetabulares expandidas de las costillas sacras se fusionan con el ílion derecho y entre sí (excepto la primera costilla sacra que está incompleta), formando una cresta sacricostal (*sacricostal yoke*), como en el sauropodomorfo basal *Saraksaurus* (Marsh y Rowe, 2018) y saurópodos derivados (*e.g.*, Wilson, 2002; Allain y Aquesbi, 2008). Las costillas sacras S2 y S3 están más alejadas del margen del acetábulo que las de *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229). Debido a la gran distancia entre las costillas y el margen dorsal del acetábulo, las vértebras sacras no habrían participado en el margen dorsal del acetábulo, lo que contrasta con la condición típica de los eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). Esta exclusión de las costillas sacras del margen acetabular es típica de los sauropodomorfos no saurópodos (Marsh y Rowe, 2018).

Solo la primera vértebra sacra carece por completo de su espina neural. Todas las espinas neurales tienen forma de placa, son más largas que anchas y carecen de fosas laterales. Distalmente, las espinas neurales no se ensanchan notablemente y tienen sus márgenes anterior, dorsal y posterior planos en vista lateral como en otros saurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Cetiosaurus*, *Mamenchisaurus*; IVPP V9065; Upchurch y Martin, 2002; Ouyang y Ye, 2002:fig. 29). En contraste, otros taxones tienen un marcado ensanchamiento distal de sus espinas neurales sacras (*e.g.*, *Moabosaurus*, *Camarasaurus*; Britt *et al.*, 2017:fig. 6; BYU 9047). Diferente a *Bagualia*, *Patagosaurus* tiene espinas neurales distalmente más ensanchadas y cortas con todos los márgenes redondeados y la superficie dorsal convexa (PVL 4170). En *Bagualia*, las espinas neurales no tienen las fosas laterales profundas y el margen dorsal cóncavo en vista lateral presente en *Spinophorosaurus* y *Patagosaurus* (GCP-CV 4229; Holwerda *et al.*, 2021). Las superficies laterales de las espinas neurales sacras de *Bagualia* carecen de SPDLs como en *Patagosaurus* (Holwerda *et al.*, 2021). La SPDL en las vértebras sacras se reconoce en algunos eusaurópodos (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Moabosaurus*; MACN-CH 935; Remes *et al.*, 2009; Britt *et al.*, 2017) y varios neosaurópodos (*e.g.*, *Camarasaurus*, *Diplodocus*, *Europasaurus*, BYU 9047; CM 94; Carballido y Sander, 2014). Todas las espinas neurales sacras están completamente fusionadas y curvadas posteriormente desde el primer tercio de su altura dorsoventral. Las espinas neurales son alrededor de 1,8 veces más largas dorsoventralmente que la longitud anteroposterior del centro, característica común en la mayoría de los sauropodomorfos, excepto en los diplodocoideos, cuya proporción es de casi 4.

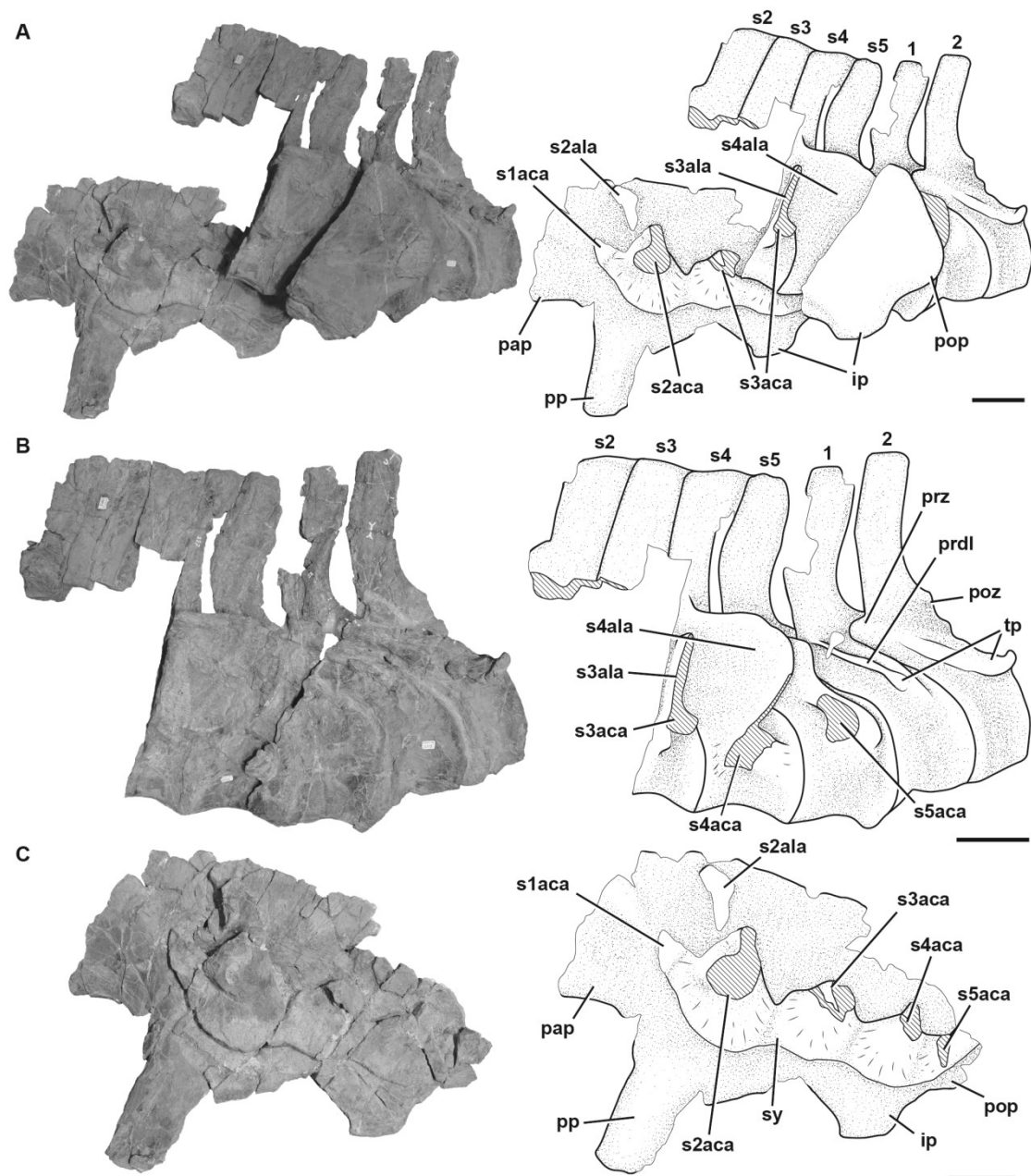


Figura 3.41. Sacro articulado con las primeras vértebras caudales de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11011). **A**, iliones, sacro y las primeras vértebras caudales en vista lateral izquierda. **B**, vértebras sacras y las primeras caudales en vista lateral izquierda. **C**, ílion derecho en vista medial. **Abreviaturas:** **aca**, rama acetabular de la costilla sacra; **ala**, rama alar de la costilla sacra; **ip**, pedúnculo isquiático; **ns**, espina neural; **p**, protuberancia; **pap**, proceso preacetabular; **pop**, proceso postacetabular; **poz**, postzygapófisis; **pp**, pedúnculo púbico; **prdl**, lámina prezygodiapofisial; **prz**, prezygapófisis; **s1–s5**, vértebras sacras desde la segunda a la quinta; **sy**, cresta sacricostal; **tp**, procesos transversos; **1**, primera vértebra caudal; **2**, segunda vértebra caudal. Escala de 10 cm.

Vértebras caudales

En la localidad de Cañadón Bagual se han encontrado un total de 45 vértebras caudales asignadas a *Bagualia alba*. Pocas se encuentran articuladas (MPEF-PV 11011, MPEF-PV 11044, MPEF-PV 3316), mientras que la mayoría se encontraron aisladas y son tratadas como especímenes diferentes. Las vértebras caudales se dividieron en anteriores, medias y posteriores, utilizando como referencia el espécimen MPEF-PV 11011 (que posee los primeros diez caudales) y cambios morfológicos similares observados en otros saurópodos con series axiales bastante completas, como *Spinophorosaurus* (GCP-CV-4229). La división de las vértebras caudales en estas tres categorías se basa en diferencias anatómicas como: 1) el índice de elongación (en el caso de ser medibles tanto la cara anterior como la posterior se utilizó el promedio de ambos valores; Tabla 3.5); 2) el grado de inclinación de la espina neural; 3) el desarrollo de los procesos transversos. La descripción de las vértebras se realizó teniendo en cuenta la posición anatómica de los elementos en la serie caudal.

La sección anterior y media de la secuencia caudal está representada por el espécimen MPEF-PV 11011 (Figura 3.41). Este espécimen es considerado como un subadulto ya que muchas de las vértebras caudales anteriores carecen de sus correspondientes procesos transversos, y la tercera, cuarta, quinta y séptima vértebras caudales están representadas únicamente por los arcos neurales ya que sus centros no estaban fusionados al momento de la muerte del animal.

Vértebras caudales anteriores

El centro de las dos primeras vértebras caudales es dos veces más alto dorsoventralmente que anteroposteriormente largo (Figura 3.42 B), característica típica de Sauropoda (Upchurch *et al.*, 2004; Otero *et al.*, 2015). Los centros son anficélicos, con sus superficies articulares anterior y posterior levemente cóncavas como en otros saurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Camarasaurus*; PVL 4170; McIntosh y Williams, 1988:fig. 10; McIntosh *et al.*, 1996). Esta morfología difiere de los centros ligeramente procélicos presentes en el turiasaurio *Losillasaurus* (Royo Torres *et al.*, 2021), y los centros fuertemente procélicos observados en mamenchisaúridos y varios turiasaurios (*e.g.*, *Mamenchisaurus*, *Mierasaurus*, *Moabosaurus*; Ouyang y Ye, 2002:figs. 30–31; Royo Torres *et al.*, 2017; Britt *et al.*,

2017), la mayoría de los titanosaurios (*e.g.*, Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004) y flagellicaudados (Whitlock, 2011b). Los márgenes ventrales del centro son cóncavos en vista lateral y la superficie ventral es convexa en sección transversal. No hay facetas articulares para los arcos hemales en las dos primeras vértebras caudales de MPE-PV 11011 y en otros especímenes cuyas vértebras caudales también se consideran muy anteriores en la cola (*e.g.*, MPEF-PV 3315, MPEF-PV 3402, MPEF -PV 3407). Esta característica coincide con otros saurópodos en los que los arcos hemales aparecen alrededor de la tercera-cuarta vértebra caudal. La superficie ventral no tiene una quilla, ni el surco profundo longitudinal descrito en otros saurópodos (*e.g.*, *Vulcanodon*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Camarasaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Omeisaurus*; Cooper, 1984; Holwerda *et al.*, 2021; Upchurch y Martin, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; He *et al.*, 1988), ni las crestas longitudinales observadas en el saurópodomorfo basal *Thecodontosaurus* (Benton *et al.*, 2010:fig. 9G). Las superficies laterales del centro carecen de una fosa marcada. El arco neural se encuentra en la mitad anterior del centro más cerca de la cara articular anterior. En las dos primeras vértebras caudales la sutura neurocentral no es visible y los procesos transversos están completamente fusionados. Los procesos transversos están bien desarrollados con una base amplia y orientados posterolateralmente. Son un poco más largos anteroposteriormente que dorsoventralmente y están ubicados en el centro, cerca de la superficie dorsal del mismo. La PRDL está orientada anterodorsalmente desde el margen anterior del proceso transversal hacia la superficie lateral de las prezigapófisis, siendo similar en desarrollo y orientación a lo observado en *Tazoudasaurus* (Allain y Aquesbi, 2008:fig. 16A-B; Figura 20B) y otros taxones. En la segunda vértebra caudal la PRDL es más corta y más gruesa que en la primera. Las prezigapófisis de las primeras vértebras caudales están orientadas anterodorsalmente, con un ángulo de 45°. Las postzigapófisis son cortas y planas, y el hipósfeno no se puede reconocer. Como en *Patagosaurus* (PVL4170), las pre y postzigapófisis superan las superficies articulares del centro. Desde su base, las espinas neurales de las caudales más anteriores se orientan verticalmente, mientras que la mitad distal de ellas se dobla ligeramente hacia atrás como en otros saurópodos (*e.g.*, *Pulanesaura*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*; McPhee *et al.*, 2015:fig. 3F; GCP-CV-4229- HB 28/29; MACN-CH 935-217). La altura de las espinas es ligeramente superior a la altura del centro vertebral. El ensanchamiento distal de la espina en las vértebras caudales más anteriores de *Bagualia* es similar al observado en otros saurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Omeisaurus*; IVPP V 9065; MAC-CH 935; He *et al.*,

1988:figs. 33, 34A). En contraste, en otros taxones este ensanchamiento está más desarrollado y el margen dorsal está por encima del margen lateral lo que les da una forma de rombo en vista anterior (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Camarasaurus*; Remes *et al.*, 2009:fig. 3F; McIntosh *et al.*, 1996:figs. 43, 44). El margen dorsal de la espina neural en las vértebras caudales más anteriores de *Bagualia* es recto, lo cual está ampliamente distribuido en los saurópodos (*e.g.*, *Antetonitrus*, *Shunosaurus*, *Camarasaurus*; McPhee *et al.*, 2014:fig. 6B; IVPP V 9065; McIntosh *et al.*, 1996:figs. 43, 44). El ensanchamiento distal de la espina neural en el eusaurópodo *Spinophorosaurus* es mayor que el observado en *Bagualia* (Remes *et al.*, 2009:fig. 3E-F). También *Spinophorosaurus* tiene un margen dorsal cóncavo o en forma de “silla de montar” en vista lateral (Remes *et al.*, 2009:fig. 3E-F), lo cual también está presente en otros eusaurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Jobaria*, *Moabosaurus*; Holwerda *et al.*, 2021; Pi *et al.*, 1996:fig. 4; MNN TIG 3; Britt *et al.*, 2017:fig. 24A-H) y neosaurópodos (*e.g.*, *Haplocanthosaurus*, CM 879). El eusaurópodo *Tonganosaurus* tiene una variante de esta característica, ya que dentro de la concavidad dorsal hay una elevación media en las vértebras caudales medio-antérieures (Li *et al.*, 2010:fig. 2Q-S). Las SPRLs y SPOLs son delgadas y llegan a la mitad dorsoventral de la espina neural, donde se desvanecen. Todas las vértebras caudales carecen de láminas pre o postspinales como en *Patagosaurus* (PVL 4170, MACN-CH 935) y *Spinophorosaurus* (GCP-CV-4229). La presencia de láminas prespinales en las vértebras caudales anteriores es común en eusaurópodos derivados (Tschopp *et al.*, 2015) como *Moabosaurus* (Britt *et al.*, 2017:fig. 24) y *Jobaria* (Serenó *et al.*, 1999), y la mayoría de los neosaurópodos.

La tercera, cuarta, quinta y séptima vértebras caudales están representadas por arcos neurales aislados (Figura 3.42, 3.43 D-F) mientras que la sexta, octava, novena y décima están casi completas (Figura 3.43, 3.44 A-C). La ausencia de centros o procesos transversos fusionados entre la tercera y octava vértebra caudal indica que en esta área de la cola las uniones entre el centro y el arco neural, y el arco centro-neural con el proceso transversal, eran débiles o no estaban completamente cerradas. Por el contrario, en la novena y décima vértebra caudal, la sutura no es visible. Las superficies laterales del centro tienen una fosa poco profunda, que no está delimitada por márgenes marcados, como también ocurre en muchos saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*; Allain y Aquesbi, 2008:figs. 17-18; PVL 4170). Como se observa en la sexta y octava vértebra caudal, el proceso transversal se articula con la zona ventral de

los pedicelos del arco neural y la zona dorsal del centro. En los arcos neurales, la superficie articular para el proceso transversal se ubica a la mitad de la longitud anteroposterior de éste y tiene forma triangular. La superficie articular del proceso transversal en el centro (observada en la sexta y octava) es un triángulo invertido con su ápice dirigido ventralmente (Figura 3.43 A, D).

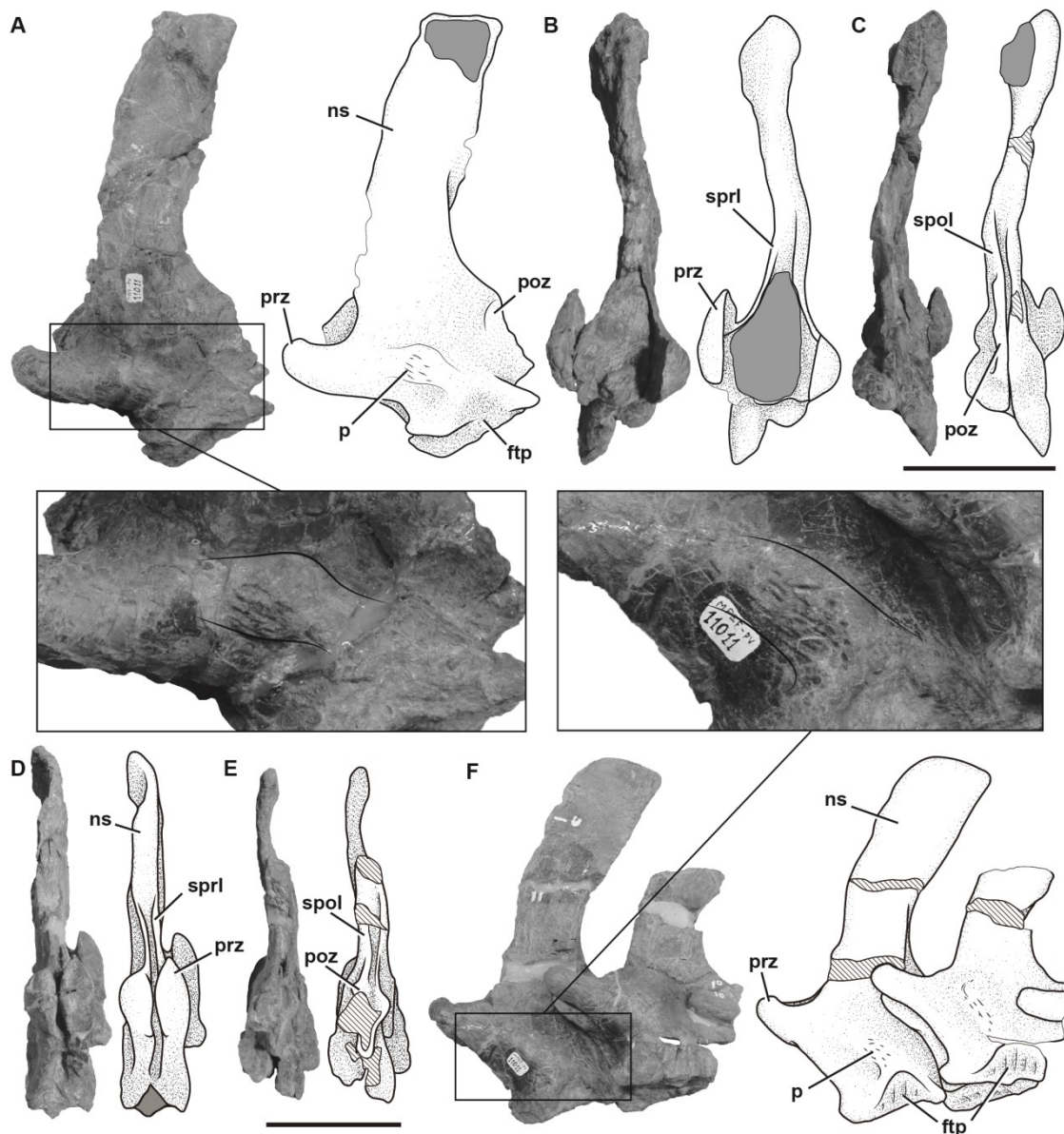


Figura 3.42. Arcos neurales de las caudales anteriores de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11011). A-C, tercer arco neural caudal en vista lateral izquierda (A), anterior (B), y posterior (C). D-F, arcos neurales cuarto y quinto de vértebras caudales anteriores en vista anterior (D), posterior (E), y lateral izquierda (F). **Abreviaturas:** ftp, faceta para los procesos transversos; ns, espina neural; p, protuberancia; poz, postzygapófisis; prz,

prezygapófisis; **spri**, lámina espinoprezygapofisial; **spol**, lámina espinopostzygapofisial.
Escala de 10 cm.

En la tercera vértebra caudal, entre los márgenes dorsales de la faceta articular para el proceso transversal y la superficie lateral de la prezigapófisis, hay una protuberancia en forma de cresta orientada anterodorsalmente (Figura 3.42 A). Esta protuberancia en forma de cresta está en una posición similar a la PRDL vista en las dos primeras vértebras caudales. A diferencia de la PRDL, en la tercera caudal, esta cresta es más corta y se vuelve gruesa en su longitud media, donde también muestra una superficie estriada. Posteriormente en la cuarta y quinta caudal esta estructura se desarrolla como una protuberancia redondeada con una superficie ligeramente estriada y de orientación más vertical (Figura 3.42 F). Ya en la sexta vértebra esta protuberancia es una elevación sutil con una superficie lisa (Figura 3.43 A). Esta protuberancia también se observa en otros especímenes que corresponden a la zona anterior y media de la serie axial (ver más abajo).

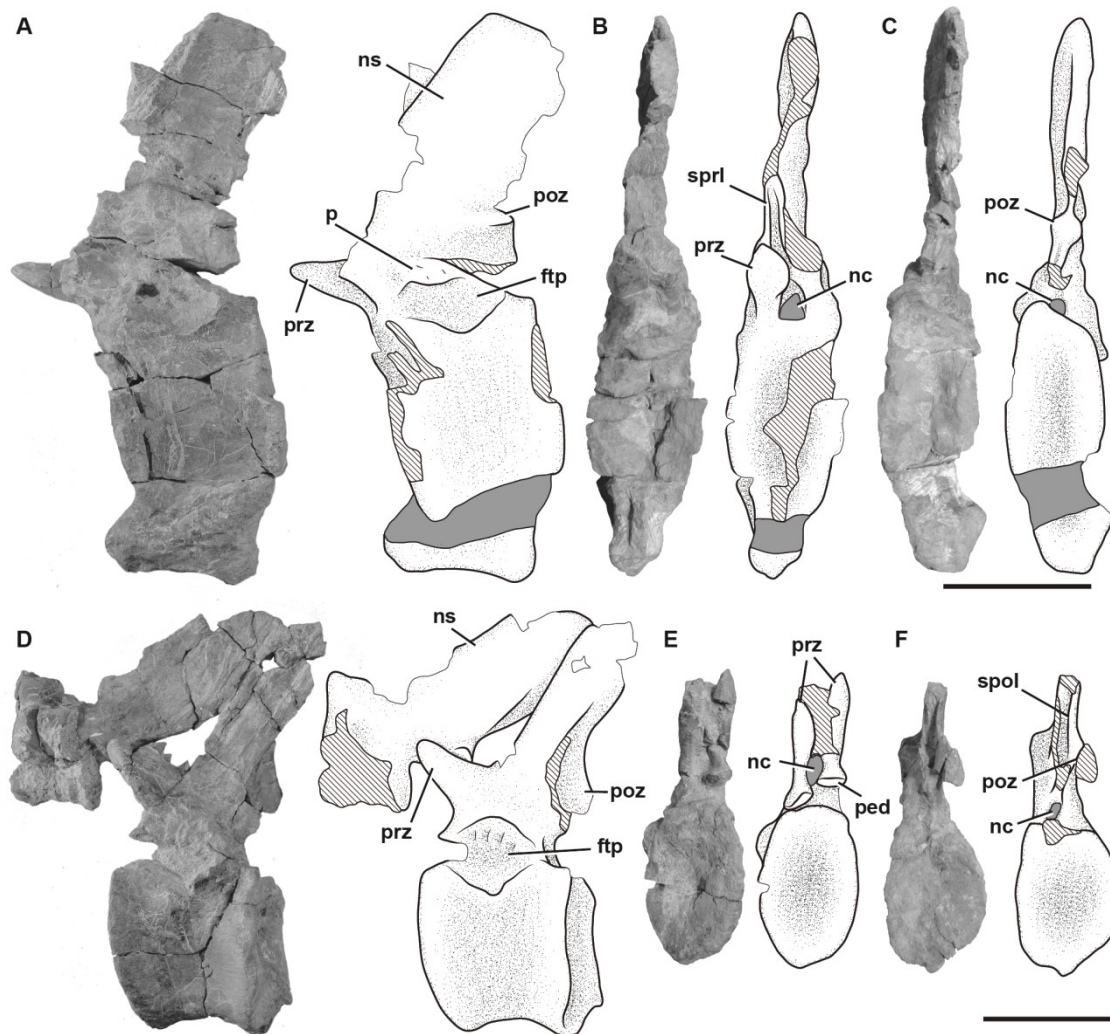


Figura 3.43. Vértebras caudales 6, 7 y 8 de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11011). **A-C**, vértebra caudal 6 en vista lateral izquierda (**A**), anterior (**B**), y posterior (**C**). **D-F**, vértebras caudales 7 y 8 en vista lateral izquierda (**D**), anterior (**E**), y posterior (**F**). **Abreviaturas:** **ftp**, faceta para los procesos transversos; **nc**, canal neural; **ns**, espina neural; **p**, protuberancia; **ped**, pedicelo; **poz**, postzygapófisis; **prz**, prezygapófisis; **spri**, lámina espinoprezygapofisial; **spol**, lámina espinopostzygapofisial. Escala de 10 cm.

En el resto de las vértebras del espécimen MPEF-PV 11011 esta protuberancia solo se observa como una pequeña protuberancia redondeada en la superficie lateral derecha de la novena caudal (Figura 3.44 A). Esta característica no se puede reconocer en otros saurópodos (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*; Upchurch y Martin, 2002:fig. 7; PVL 4170). Hacia las vértebras más posteriores del espécimen MPEF-PV 11011, las prezygapófisis muestran una menor orientación dorsoventral que la observada en las más anteriores (alrededor de 30°). En todas las vértebras caudales anteriores, con centros

preservados, las prezigapófisis superan la superficie articular anterior del centro. Las postzigapófisis están expuestas lateralmente en la tercera y octava vértebras caudales (Figura 3.42 A, 3.43 D). El hipósforo laminar (presente en varios saurópodos; Upchurch *et al.*, 2004) no se observa en ninguna de las vértebras caudales preservadas de *Bagualia*. Las espinas neurales tienen forma de placa y son aproximadamente tres veces más largas anteroposteriormente que anchas lateromedialmente. La espina neural es alrededor de 3,5 veces más alta que anteroposteriormente larga en la tercera caudal, relación que disminuye posteriormente en la serie, siendo 2,2 veces en las octava vértebra caudal. Las SPOLs y SPRLs se extienden desde las zigapófisis hasta la mitad de la espina neural (Figura 3.42 B-C).

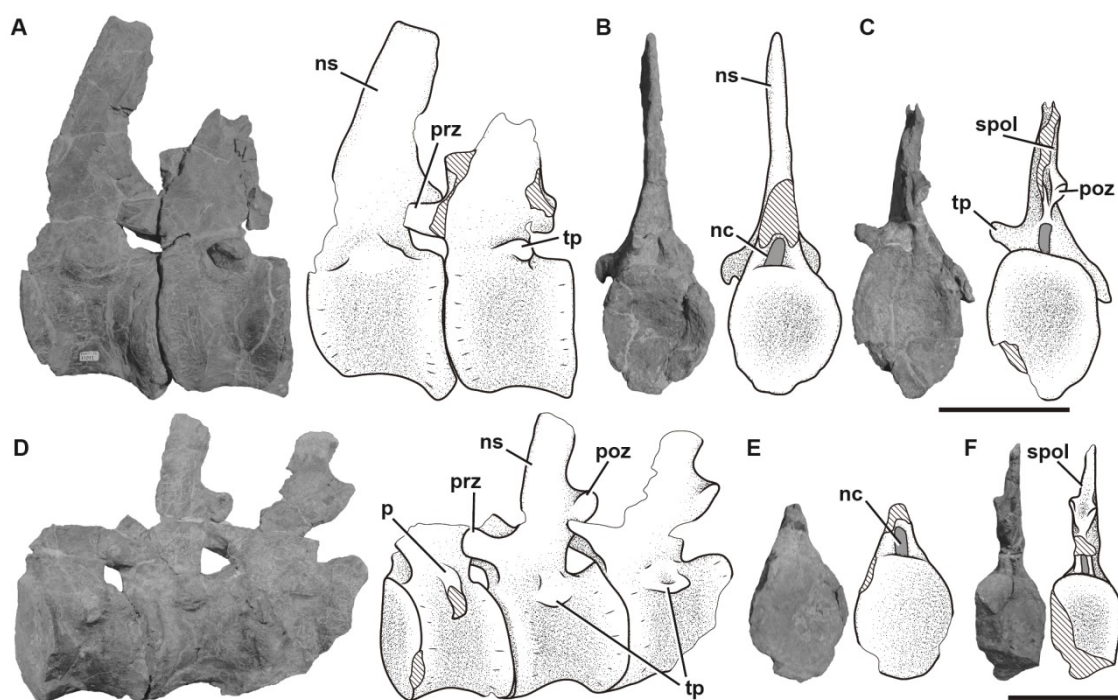


Figura 3.44. Vértebras caudales 9, 10, y posibles 11, 12 y 13 de *Bagualia alba*. **A-C**, vértebras caudales 9 y 10 (MPEF-PV 11011) en vista lateral izquierda (**A**), anterior (**B**), y posterior (**C**). **D-F**, posibles vértebras caudales 11, 12 y 13 (MPEF-PV 11044) en vista lateral izquierda (**D**), anterior (**E**), y posterior (**F**). **Abreviaturas:** **nc**, canal neural; **ns**, espina neural; **p**, protuberancia; **ped**, pedicelo; **poz**, postzygapófisis; **prz**, prezygapófisis; **spol**, lámina espinopostzygapofisial; **tp**, proceso transverso. Escala de 10 cm.

Vértebras caudales medias

Los centros de las vértebras caudales medias son más elongados que los de los elementos caudales anteriores (entre 1 y 2 veces más largos que altos; Tabla 3.5) y el arco neural está ubicado cerca de la superficie articular anterior (Figura 3.45). En las vértebras caudales medias, las caras articulares son igualmente cóncavas y a diferencia de las vértebras caudales anteriores hay fosas laterales (Figura 3.45 A, E, I). La superficie ventral es convexa en sección transversal y las facetas articulares para los arcos hemales están bien marcadas. Los procesos transversos son dorsoventralmente planos y se proyectan lateralmente, ubicándose en el margen dorsal del centro (Figura 3.45 A, C). Como era de esperar, el desarrollo de los procesos transversos disminuye a lo largo de la serie caudal, y en la última vértebra caudal media estos son crestas bajas (Figura 3.45 E, I). La protuberancia redondeada ubicada por encima de los procesos transversos descrita en las vértebras caudales anteriores está presente en los elementos medios de la cola, aunque aquí es más sutil (Figura 3.45 A, E, I). Las prezigapófisis están bien desarrolladas y dirigidas anteriormente con un ángulo menor de 30°, sobrepasando la cara anterior del centro. Las postzigapófisis sobrepasan la cara posterior del centro debido a una mayor inclinación posterior de la espina neural. Las espinas neurales mantienen su longitud y ancho constantes a lo largo de su altura dorsoventral. La altura total de la espina neural es menos de 2 veces su longitud anteroposterior mínima. Las espinas se proyectan posterodorsalmente, desde un ángulo de alrededor de 80° en las caudales medias anteriores hasta una inclinación más posterior en las vértebras caudales medias posteriores (con un ángulo de alrededor de 60°). Las SPRLs y SPOLs son más cortas que en las vértebras caudales anteriores y no se extienden más allá del comienzo de la espina neural.

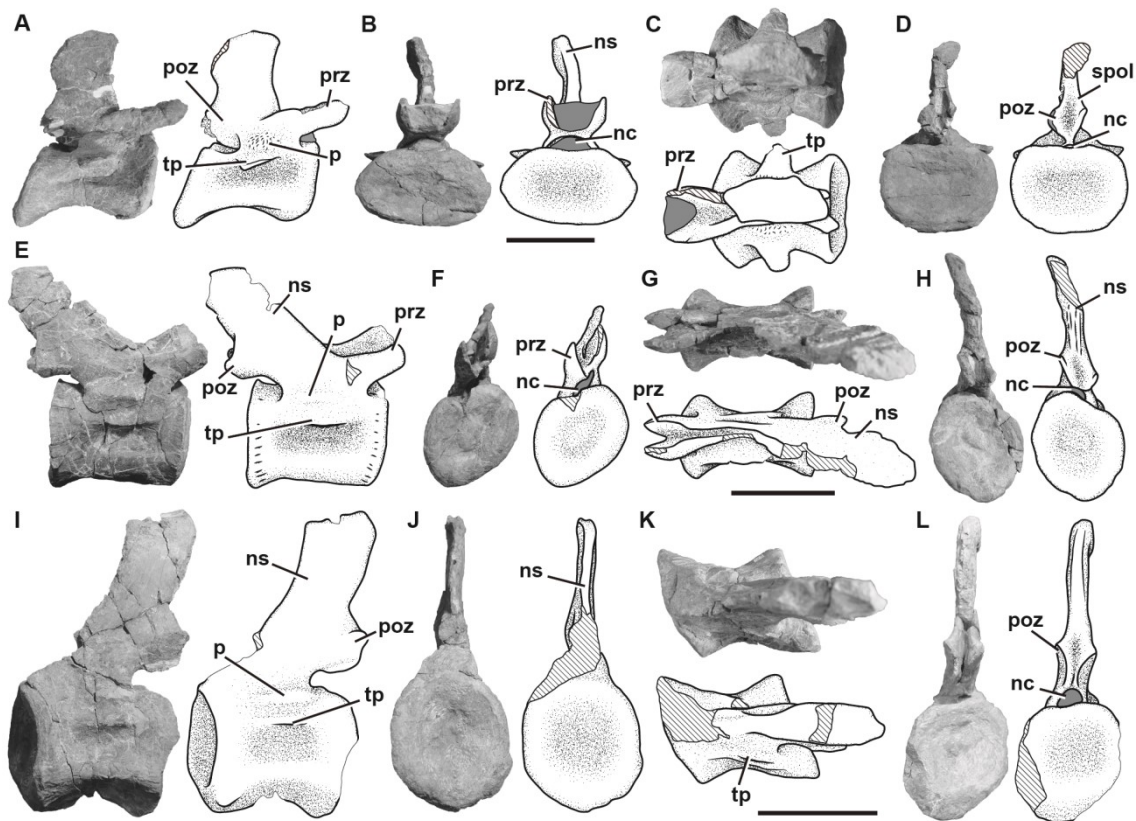


Figura 3.45. Vértex caudales medias de *Bagualia alba*. **A-D**, vértebra caudal MPEF-PV 3300 en vista lateral derecha (**A**), anterior (**B**), dorsal (**C**), y posterior (**D**). **E-H**, vértebra caudal MPEF-PV 3324 en vista lateral derecha (**E**), anterior (**F**), dorsal (**G**), y posterior (**H**). **I-L**, vértebra caudal MPEF-PV 3346 en vista lateral izquierda (**I**), anterior (**J**), dorsal (**K**), y posterior (**L**). **Abreviaturas:** ftp, faceta para los procesos transversos; nc, canal neural; ns, espina neural; p, protuberancia; poz, postzygapófisis; prz, prezygapófisis; tp, proceso transverso. Escala de 10 cm.

Vértex caudales posteriores

Las vértebras caudales posteriores se reconocen como aquellas cuyo centro es más de 2 veces largo que alto (Tabla 3.5), los procesos transversos están completamente ausentes, y no tienen fosas laterales (Figura 3.46A, E, I). Los centros caudales posteriores tienen superficies articulares cóncavas, como en los saurópodos basales (Upchurch *et al.*, 2004) con pocas excepciones (*e.g.*, *Mamenchisaurus*; Ouyang y Ye, 2002). La protuberancia observada encima del proceso transverso en las vértebras caudales anteriores y medias, no está presente en ninguna de las caudales posteriores (Figura 3.46). Las facetas para los arcos hemales todavía están presentes en algunas caudales posteriores (MPEF-PV 3319/3322). El margen anterior del arco neural es

recto. Las prezigapófisis están ligeramente marcadas y tienen forma ovoide. Estas no sobrepasan la superficie articular anterior del centro. En la primera vértebra caudal posterior, las postzigapófisis son superficies bajas y menos marcadas en la base de la espina neural (Figura 3.46A, D), mientras que en las vértebras más posteriores no se pueden reconocer (Figura 3.46E, H, I, L). A lo largo de las vértebras caudales posteriores, el ángulo de la espina neural continúa disminuyendo, variando desde unos 40° (Figura 3.46A) a menos de 10° en la vértebra caudal más posterior preservada (Figura 3.46I). El centro de la vértebra caudal más posterior tiene forma de cilindro con sus extremos articulares expandidos (Figura 3.46K).

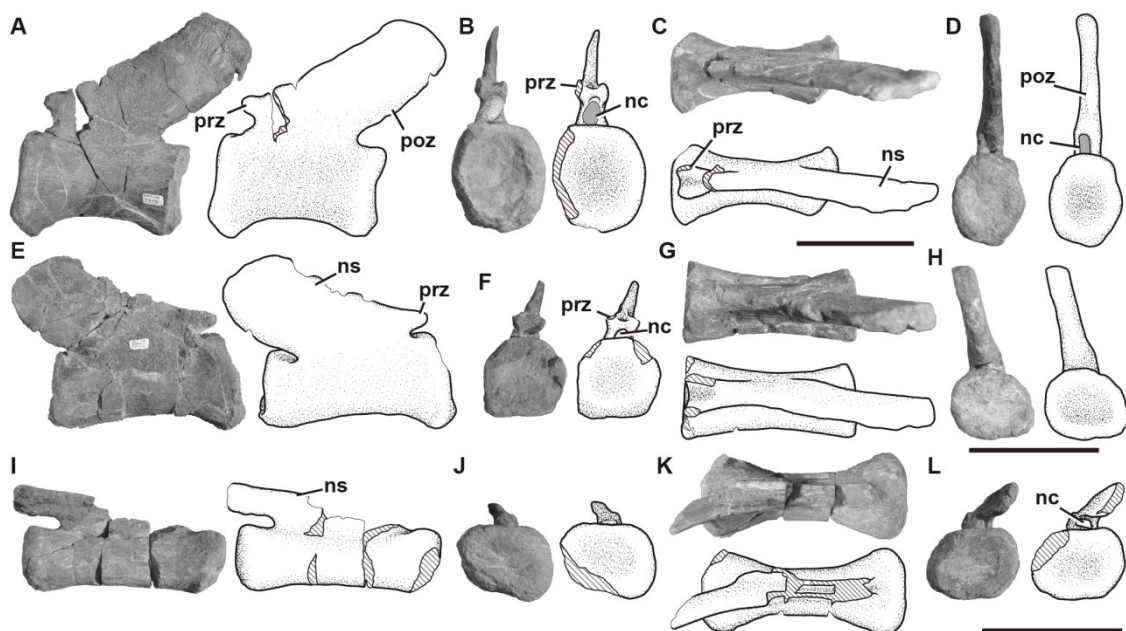


Figura 3.46. Vértebras caudales posteriores de *Bagualia alba*. **A-D**, vértebra caudal MPEF-PV 3319 en vista lateral izquierda (**A**), anterior (**B**), dorsal (**C**), y posterior (**D**). **E-H**, vértebra caudal MPEF-PV 3322 en vista lateral derecha (**E**), anterior (**F**), dorsal (**G**), y posterior (**H**). **I-L**, vértebra caudal MPEF-PV 3331 en vista lateral derecha (**I**), anterior (**J**), dorsal (**K**), y posterior (**L**). **Abreviaturas:** **nc**, canal neural; **ns**, espina neural; **poz**, postzygapófisis; **prz**, prezygapófisis. Escala de 10 cm.

Procesos transversos

Se han encontrado cinco procesos transversos caudales aislados, cuatro de los cuales son derechos (MPEF-PV 11001; MPEF-PV 11002; MPEF-PV 11003; MPEF-PV 11004) y uno izquierdo (MPEF-PV 11005). Estos tienen la misma morfología descrita anteriormente: aplanados dorsoventralmente; con márgenes anteriores rectos y

posteriores cóncavos en vista dorsal; con la superficie dorsal distal rugosa con un escalón de orientación anteroposterior; y con una superficie ventral lisa.

Arcos hemales

Se encontraron un total de 13 arcos hemales aislados o asociados con alguna de las vértebras caudales preservadas (Figura 3.47). Al igual que en los sauropodomorfos basales, los arcos hemales se bifurcan proximalmente, lo que produce una forma de Y (Otero *et al.*, 2012). Todos los arcos hemales tienen sus ramas proximales expandidas y unidas entre sí, por lo que la morfología general es de Y cerrada dorsalmente, un carácter común en la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*, *Omeisaurus*, Zby; Allain y Aquesbi, 2008; Bonaparte, 1986:fig. 48; He *et al.*, 1988:fig. 39; Mateus *et al.*, 2014:fig. 2E) y flagelicaudados (*e.g.*, Wilson, 2002). Esta condición contrasta con *Losillasaurus* y algunos neosaurópodos basales que tienen arcos hemales anteriores y medios cerrados proximalmente, mientras que los posteriores están abiertos (Royo Torres *et al.*, 2021). Los arcos hemales abiertos dorsalmente son una condición derivada presente en algunos saurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Mierasaurus*; Zhang, 1988:fig. 40; Royo Torres *et al.*, 2017), rebbachisáuridos y macronarios (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). Los arcos hemales anteriores (Figura 3.47 A, C, E) tienen un canal hemal que ocupa alrededor del 20% de la longitud total del arco hemal, proporción que aumenta hacia los últimos arcos hemales anteriores (alrededor del 34%; Tabla 3.6). Esta proporción es similar a la de los arcos hemales anteriores de otros taxones, como *Spinophorosaurus* (18-23%; GCP-CV 4229), y mayor que la de otros eusaurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*: 9-11%, *Mamenchisaurus*: 9 –10%; MACN-CH 935; Ouyang y Ye, 2002:lámina XV). Sin embargo, la extensión del canal hemal de *Bagualia* es menor que la de algunos turiasaurios (*e.g.*, *Losillasaurus*: 27%, *Narindasaurus*: 55,3%, *Mierasaurus*: 41%; Royo Torres *et al.*, 2021; MNHN MAJ 425; Royo Torres *et al.*, 2017) y la mayoría de los titanosauriformes (Curry Rogers y Foster, 2001; Wilson, 2002). Todos los arcos hemales tienen facetas cóncavas en las superficies anteriores y posteriores proximales, siendo la posterior ligeramente más grande que la anterior. Los arcos hemales anteriores tienen una rama ventral recta que es dos veces más larga anteroposteriormente que ancha lateromedialmente. En la superficie posterior de la rama ventral de MPEF-PV 3356 hay una cresta extendida a lo largo de la línea media de la misma (Figura 3.47 A), mientras que en MPEF-PV 3357 y MPEF-PV 3351, la cresta también se ve en la superficie anterior (Figura 3.47 C-D). Las crestas estriadas a lo largo

de la línea media de las ramas ventrales de los arcos hemales también están presentes en otros saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 19E; Upchurch y Martin, 2002; Bonaparte, 1986:fig. 48; GCP -CV 4229). El extremo distal de la rama ventral se expande anteroposteriormente y se comprime lateromedialmente en todos los arcos hemales excepto el arco hemal más posterior preservado, el cual posee una rama ventral delgada (Figura 3.47 L). Hacia los arcos hemales posteriores, la rama ventral también se acorta y se curva posteriormente (*e.g.*, Figura 3.47 G, I, K). Además, los arcos hemales posteriores presentan un engrosamiento lateral de sus ramas proximales justo al comienzo de la rama ventral. Este engrosamiento tiene una superficie con estrías de orientación dorsoventral (*e.g.*, Figura 3.47 H-J, L-M).

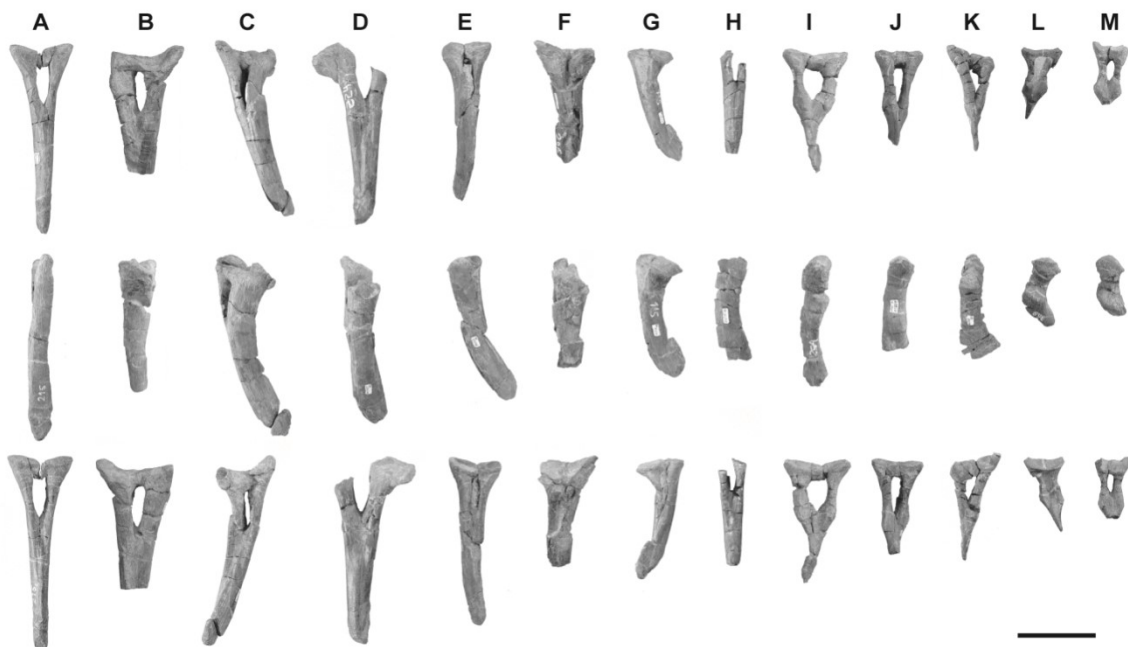


Figura 3.47. Arcos hemales de *Bagualia alba* (de arriba hacia abajo) en vistas anterior, lateral izquierda, y posterior. **A**, MPEF-PV 3356; **B**, MPEF-PV 11025; **C**, MPEF-PV 3351; **D**, MPEF-PV 3357; **E**, MPEF-PV 3353; **F**, MPEF-PV 3355; **G**, MPEF-PV 3352; **H**, MPEF-PV 3359; **I**, MPEF-PV 3358; **J**, MPEF-PV 11009; **K**, MPEF-PV 3354; **L**, MPEF-PV 3390; **M**, MPEF-PV 11010. De izquierda a derecha los arcos hemales se ordenan de proximal (anterior) a distal (posterior). Escala de 10 cm.

2.6.3. Elementos apendiculares

Numerosos elementos apendiculares han sido hallados en la localidad Cañadón Bagual, entre los que se encuentran los restos de al menos tres individuos en base a la presencia de tres húmeros derechos. Pocos elementos han sido encontrados articulados, siendo el espécimen MPEF-PV 11011 el más completo dentro del material referido, el cual, como se dijo anteriormente, está representado por una cintura pélvica casi completa, y la porción anterior y media de la cola. Las descripciones se realizaron en orden anatómico y en los casos de elementos repetidos siempre se basarán en el espécimen mejor preservado.

Escápula

Un total de 5 escápulas han sido recuperadas del sitio Cañadón Bagual, de las cuales tres son derechas (MPEF-PV 3383, MPEF-PV 3385, MPEF-PV 3386-a) y dos izquierdas (MPEF-PV 3382, MPEF-PV 3384). Con fines descriptivos, las escápulas se describen con su eje longitudinal orientado horizontalmente.

La escápula MPEF-PV 3383 carece de su porción glenoidea proximal y parte del extremo distal de la hoja escapular, mientras que MPEF-PV 3382 sólo conserva la porción proximal y parte de la hoja escapular. Las demás escápulas se encuentran bastante completas, estando la MPEF-PV 3385 y MPEF-PV 3386 articuladas con sus respectivos coracoides, por lo que la articulación glenoidea está completa en ambas. Esta articulación es plana y algo visible lateralmente al igual que la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Patagosaurus*). La articulación con el coracoides es perpendicular al eje longitudinal de la escápula al igual que la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Barapasaurus*, *Omeisaurus*; Dong *et al.*, 1983; Jain *et al.*, 1979; Young, 1937) con la excepción de los titanosaurios derivados (*e.g.*, *Rapetosaurus*, *Ligabuesaurus*; Curry Rogers y Forster, 2001; Bonaparte *et al.*, 2006). La escápula posee un largo total de más de cinco veces el alto mínimo de la hoja escapular (Figura 3.48, 3.49, 3.50), lo que es similar a lo observado en *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009).

El proceso acromial se encuentra bien desarrollado así como también la fosa supracoracoidea. El margen caudal del proceso acromial posee un ángulo mayor a 65° respecto al plano horizontal de la escápula, algo común en saurópodos (Wilson y Sereno, 1998). Al igual que la mayoría de los eusaurópodos el proceso acromial es robusto, siendo alrededor de un 150% más alto que la altura mínima de la hoja

escapular. Sobre el margen ventral proximal de la hoja escapular del espécimen MPEF-PV 3384 existe una ligera protuberancia que podría considerarse como un proceso ventromedial (Figura 3.48), aunque no podemos afirmar que sea homólogo al proceso presente con mayor desarrollo en otros taxones (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Chubutisaurus*, *Ligabuesaurus*, *Wintonotitan*; Upchurch y Martin 2003:fig. 8A; Remes *et al.*, 2009:fig. 4E; Ouyang y Ye, 2002:fig. 33; Carballido *et al.*, 2011:fig. 9A; Bonaparte *et al.*, 2006:fig. 6B; Hocknull *et al.*, 2009:fig. 16G). Este proceso está ausente en saurópodos basales y algunos eusaurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Shunosaurus*, *Barapasaurus*). Además de esta protuberancia, en MPEF-PV 3386-a se observa en la misma escápula un bulto redondeado a la mitad de la altura de la hoja escapular (Figura 3.50), el cual podría ser el sitio de inserción para el *M. Deltoides Scapularis* (Otero, 2010; Borsuk-Bialynicka, 1977:fig. 6B, C). También cerca de la porción posterior de la hoja escapular de este espécimen, y cerca de la mitad de la longitud dorsoventral, existe una cresta dirigida hacia atrás aproximadamente 10 centímetros, la cual puede servir también como sitio de anclaje muscular (Figura 3.50).

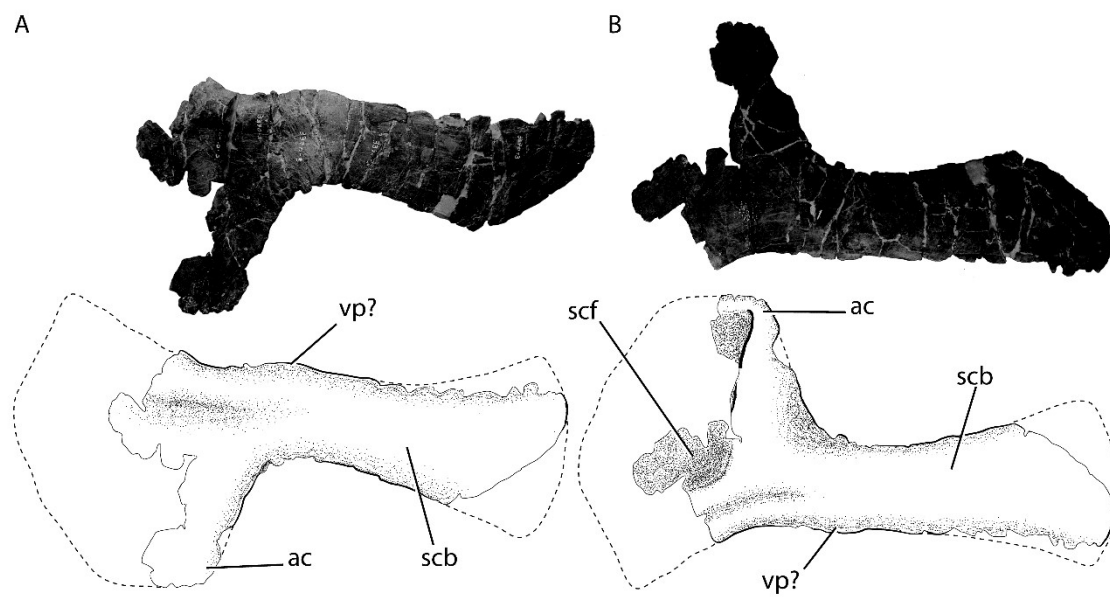


Figura 3.48. Escápula izquierda de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3384) en vista medial (A) y lateral (B). **Abreviaturas:** **ac**, acromion; **cf**, foramen coracoideo; **gl**, genoide; **scb**, hoja escapular; **scf**, fosa supracoracoidea; **vp**, proceso ventromedial. Escala de 10 cm.

La superficie medial de la hoja escapular es plana, mientras que la lateral es convexa, dándole una forma de D en sección transversal (Figura 3.49) como sucede en

la mayoría de los saurópodos (Wilson y Sereno, 1998). Como se mencionó anteriormente, las porciones distales de las escápulas están dañadas, pero observamos que en MPEF-PV 3383, MPEF-PV 3384 (Figura 3.48) y MPEF-PV 3385 (Figura 3.49) parecen expandirse levemente. Esta expansión está dada por la divergencia de ambos márgenes dorsal y ventral de la hoja escapular, algo similar a lo observado en otros taxones (e.g., *Leoneosaurus*, *Omeisaurus*; Pol *et al.*, 2011:fig. 9; He *et al.*, 1988:fig. 42). En otros taxones el extremo distal de la hoja escapular se encuentra más expandido que en *Bagualia* (e.g., *Isanosaurus*, *Mussaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*; Buffet *et al.*, 2000:fig. 1D; Otero y Pol, 2013:fig. 6; Bonaparte, 1986:fig. 49; Remes *et al.*, 2009:fig. 4E).

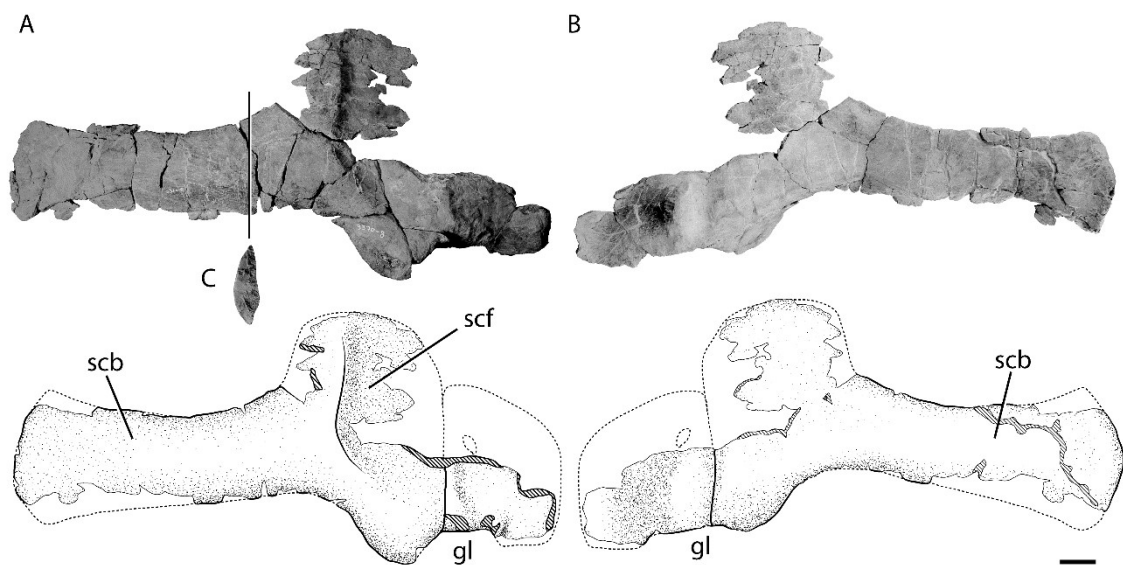


Figura 3.49. Escápula derecha de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3385) en vista lateral (A) y medial (B), y en corte transversal (C). **Abreviaturas:** gl, genoide; scb, hoja escapular; scf, fosa supracoracoidea. Escala de 10 cm.

El punto más alto del margen dorsal de la hoja escapular se encuentra por debajo del margen dorsal del proceso acromial (Figura 3.48, 3.49 3.50) al igual que la mayoría de los saurópodos, pero diferente a algunos sauropodomorfos basales (e.g., *Lessemsaurus*, *Antetonitrus*) y algunos rebbaquisáuridos (e.g., *Limaysaurus*, *Nigersaurus*).

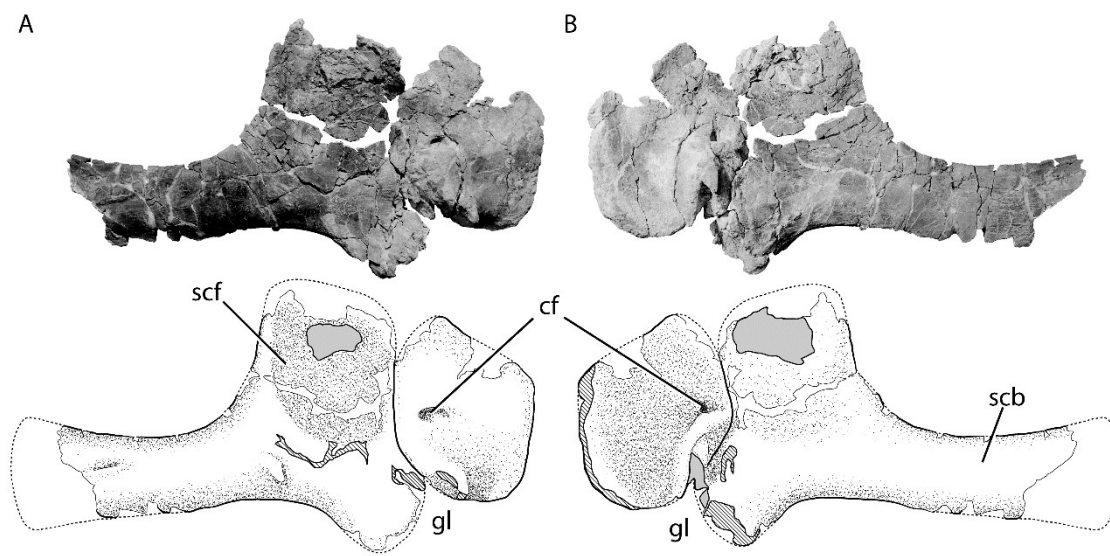


Figura 3.50. Escápula derecha de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3386) en vista lateral (A) y medial (B). **Abreviaturas:** **cf**, foramen coracoideo; **gl**, genoide; **scb**, hoja escapular; **scf**, fosa supracoracoidea. Escala de 10 cm.

Coracoides

Se encontraron cuatro coracoides en la localidad de Cañadón Bagual, de los cuales dos, derecho e izquierdo están aislados (respectivamente, MPEF-PV 11015, MPEF-PV 3387; Figura 3.51), y los restantes dos coracoides derechos se encuentran articulados con sus escápulas correspondientes (MPEF-PV 3385, MPEF-PV 3386b; Figuras 3.49, 3.50 respectivamente). Todos los coracoides están dañados, siendo MPEF-PV 3386b el mejor preservado. El coracoides es un hueso redondeado en vista lateral, a diferencia de la forma subrectangular presente en la mayoría de los titanosaurios (Salgado *et al.*, 1997; Upchurch, 1998). El margen dorsal de los coracoides no supera el margen dorsal de la porción proximal de la escápula (Figuras 3.49, 3.50), lo cual es una sinapomorfía de Eusauropoda (Upchurch, 1998). El coracoides de *Bagualia* es similar en forma al de *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986:fig. 51), pero parece ser más bajo y robusto que los presentes en otros taxones (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Sefapanosaurus*, *Barapasaurus*, *Spinophorosaurus*; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 20; Otero *et al.*, 2015:fig.8 C, D, G, H; Bandyopadhyay *et al.*, 2010:fig.8 D, E; Remes *et al.*, 2009:fig.4 D). Todos los coracoides son convexos lateralmente y cóncavos medialmente, siendo más largos anteroposteriormente en la zona ventral (Figura 3.51). La fosa glenoidea se encuentra bien desarrollada lo cual es común en muchos sauropodomorfos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*, *Camarasaurus*, *Alamosaurus*, *Rapetosaurus*; Allain

y Aquesbi, 2008:fig.20; Ouyang y Ye, 2002: Ouyang y Ye, 2002: 33; Osborn y Mook, 1921:fig. 81; Gilmore, 1946:fig. 6; Rogers y Foster, 2009:fig. 33 A). El foramen coracoideo es de forma elíptica con su eje mayor orientado anteroposteriormente (Figura 3.51 A, B).El tamaño de este foramen respecto al cuerpo coracoideo es variable entre los sauropodomorfos, siendo relativamente grande en algunos taxones (e.g., *Tazoudasaurus*; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 20), o pequeño en otros (e.g., *Thecodontosaurus*, *Adeopapposaurus*; Yates, 2004:fig. 14 B, C; Martínez, 2009:fig. 18 C, D). En el caso de *Bagualia*, este foramen es de tamaño intermedio entre los ejemplos mencionados anteriormente, lo cual es similar a lo observado en otros saurópodos (e.g., *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*; Bonaparte, 1986:fig. 50, 51; Remes *et al.*, 2009:fig. 4 D; He *et al.*, 1988:fig. 41 B; Ouyang y Ye, 2002:fig. 33). En contraste con la posición ventral de este foramen vista en *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986:fig. 50, 51) y *Barapasaurus* (Bandyopadhyay *et al.*, 2010:fig. 8 D, E), todos los coracoides de *Bagualia* poseen el foramen ubicado a la mitad de la longitud dorsoventral del coracoides (Figura 3.51), cerca de la articulación escapulacoracoide. El margen anteroventral se redondea como en muchos sauropodomorfos, excepto en algunos que tienen una esquina marcada (e.g., *Neuquensaurus*, *Apatosaurus*; Galton, 1976:fig. 16 A, Otero, 2010:fig. 2 C, Powell, 1992:fig. 29) El margen ventral del coracoide tiene una concavidad también presente en muchos saurópodos (e.g., *Patagosaurus*, *Cetiosaurus*, *Omeisaurus*; Bonaparte, 1986:fig. 51, Upchurch y Martin, 2003:fig. 8, He *et al.*, 1988:fig. 41) pero que no forma el verdadero labio infraglenoideo descrito para algunos neosaurópodos (e.g., *Tehuelchesaurus*, *Giraffatitan*, *Neuquensaurus*). Todos los coracoides tienen el tubérculo del bíceps, el cual está usualmente presente en Sauropodomorpha (e.g., *Thecodontosaurus*, *Sefapanosaurus*, *Spinophorosaurus*; Yates, 2003:fig. 14 B; Otero *et al.*, 2015:fig. 8 C, D; Remes *et al.*, 2009:fig. 4 D). La superficie glenoidea es plana y rugosa, y en articulación con la escápula forman un ángulo recto en vista lateral para recibir la cabeza del húmero (Figuras 3.49, 3.50).

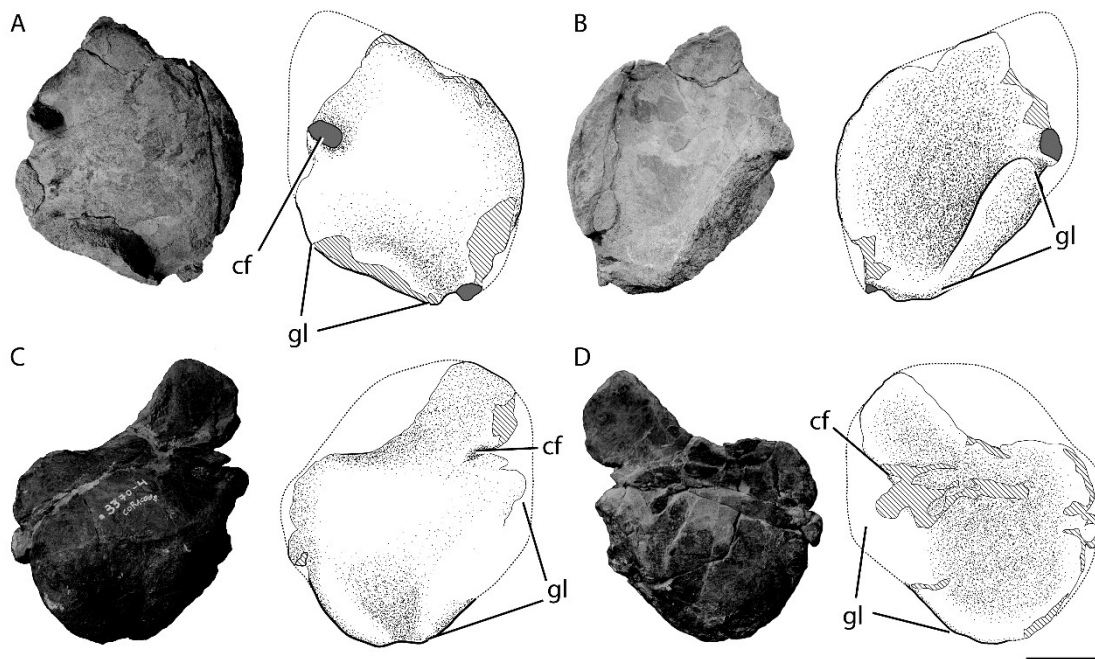


Figura 3.51. Coracoides de *Bagualia alba*. **A-B**, coracoide derecho (MPEF-PV 11015) en vista lateral (**A**) y medial (**B**). **C-D**, coracoide izquierdo (MPEF-PV 3387) en vista lateral (**C**) y medial (**D**). **Abreviaturas:** cf, foramen coracoideo; gl, glenoide. Escala de 10 cm.

Húmero

Un total de cinco húmeros se hallaron en la localidad de Cañadón Bagual de los cuales tres son derechos (MPEF-PV 3311, MPEF-PV 3338, MPEF-PV 3381), y dos izquierdos (MPEF-PV 3380, MPEFPV 11020). Sólo MPEF-PV 3311 se encuentra incompleto, careciendo de su porción distal por debajo de la cresta deltopectoral, la cual muestra el mayor desarrollo entre todos los húmeros recuperados (Figura 3.52 A-B). Todos los humeros son considerados gráciles a medios (RI entre 0.26-0.29, *sensu* Wilson y Upchurch, 2003; Tabla 3.7) similar a aquellos de *Patagosaurus* y *Spinophorosaurus*. El margen medial es marcadamente más cóncavo que el lateral, un carácter visible en vista anterior o posterior (Figura 3.52). La cabeza del húmero es redondeada como en la mayoría de los saurópodos (Upchurch, 1999), y es ligeramente más ancha lateromedialmente que la porción distal. La superficie anterior proximal es cóncava, estando limitada lateralmente por la cresta deltopectoral (Figura 3.52). Mientras que la superficie posterior proximal es convexa en su línea media, definiendo el sitio de unión del *M. anconeus* (Otero, 2010), el cual es visible también en otros

saurópodos como *Patagosaurus* (Wilson, 2002) y *Cetiosaurus* (Upchurch y Martin, 2003). No se observa ninguna protuberancia posterior (a la altura de la cresta deltopectoral), la cual está bien desarrollada en algunos Titanosaurios (*e.g.*, *Neuquensaurus*, *Saltasaurus*, *Patagotitan*). La cresta deltopectoral es baja y se extiende desde el borde lateral de la porción proximal hasta cerca de la mitad dorsoventral del húmero, ocupando cerca de un 45% de la longitud total del húmero (Figura 3.52), al igual que la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Omeisaurus*, *Spinophorosaurus*, *Cetiosaurus*; Bonaparte, 1986:fig. 59; Upchurch y Martin, 2003:fig. 10 A), siendo claramente más corta que las crestas deltopectorales muy altas y que ocupan más de un 50% de la altura del húmero ampliamente distribuidas en sauropodomorfos basales (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Sarhsaurus*, *Xingxiulong*). La superficie medial de la cresta deltopectoral es fuertemente cóncava, mientras que la superficie lateral es plana y recta en vista anterior o posterior. El ancho lateromedial de la cresta se mantiene constante a lo largo de toda su longitud como en la mayoría de los sauropodomorfos (Figura 3.52). En corte transversal la diáfisis es elíptica, tal como sucede en la mayor parte de los saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Cetiosaurus*; Allain y Aquesbi 2008; Upchurch y Martin 2003), siendo en este sentido diferente de la forma circular presente en la mayoría de los sauropodomorfos no eusaurópodos (*e.g.*, *Mussaurus*, *Leoneosaurus*; Otero y Pol 2013; Pol *et al.*, 2011). Los cóndilos distales son planos, una sinapomorfía de Eusauropoda (Wilson, 2002), y están restringidos a la porción distal del húmero sin estar divididos. En este sentido *Bagualia* se diferencia de algunos taxones en los que la superficie anterior del cóndilo radial se encuentra dividida formando cóndilos accesorios (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Omeisaurus*, *Tehuelchesaurus*; Remes *et al.*, 2009:fig. 4G; He *et al.*, 1988:fig. 44C; Carballido *et al.*, 2011:fig. 15A, C). El ancho lateromedial distal es menor a un 30% de la longitud total del húmero al igual que la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Cetiosaurus*), y diferente a los húmeros distalmente más expandidos observados en los sauropodomorfos basales (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Massospondylus*, *Coloradisaurus*). A su vez la expansión lateromedial de la porción distal del húmero también es algo menor a la proximal al igual que en otros eusaurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*).

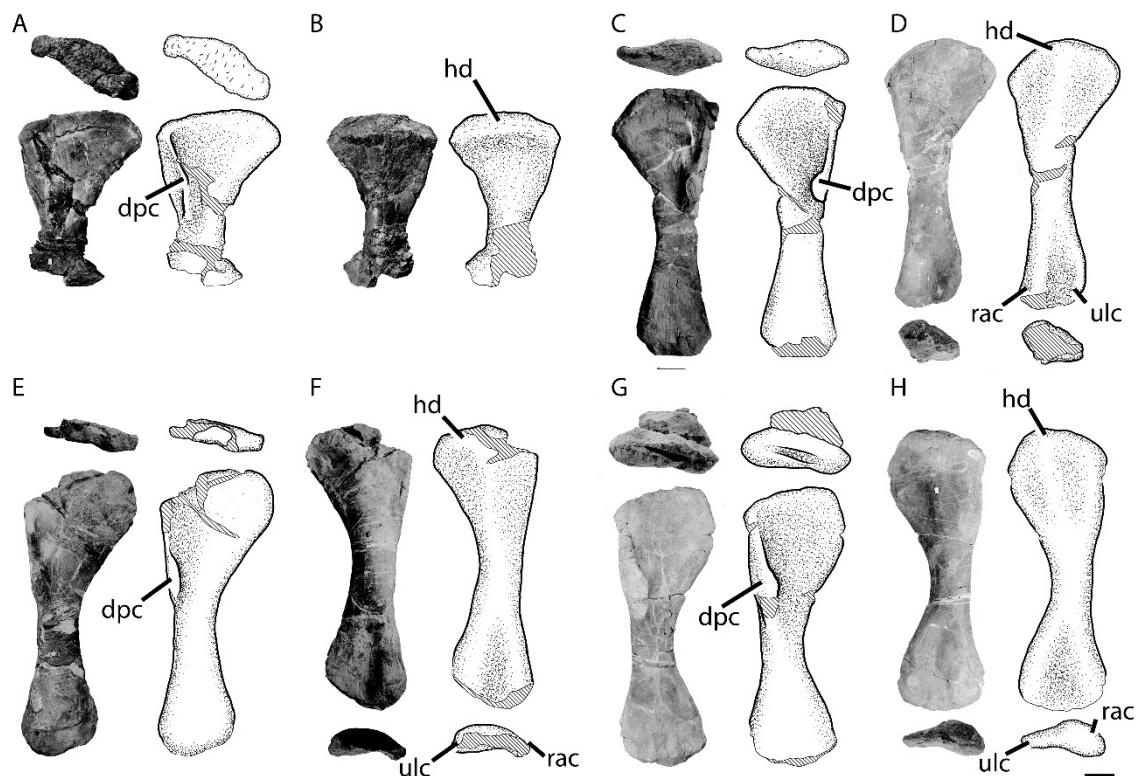


Figura 3.52. Humeros de *Bagualia alba*. **A-B**, húmero derecho (MPEF-PV 3311) en vista proximal y anterior (**A**), y posterior y distal (**B**). **C-D**, húmero izquierdo (MPEF-PV 3380) en vista proximal y anterior (**C**), y posterior y distal (**D**). **E-F**, húmero derecho (MPEF-PV 3381) en vista proximal y anterior (**E**), y posterior y distal (**F**). **G-H**, húmero derecho (MPEF-PV 3338) en vista proximal y anterior (**G**), y posterior y distal (**H**). **Abreviaturas:** **dpc**, cresta deltopectoral; **hd**, cabeza humeral; **rac**, cóndilo radial; **ulc**, cóndilo ulnar. Escala de 10 cm.

Radio

Solo se preserva un radio izquierdo (MPEF-PV 3313, Figura 3.53; Tabla 3.7) y otro hueso muy deformado (MPEF-PV 3378) que podría ser un segundo radio, pero debido a su mala preservación no puede confirmarse esto. Por lo tanto la descripción se basa en MPEF-PV 3313. El radio es un hueso largo y simple con extremos proximales y distales expandidos (Upchurch *et al.*, 2004). Su porción proximal está comprimida lateromedialmente, por lo que su ancho es menor al del extremo distal (Figura 3.53 A, C). En sección transversal la porción proximal es en elíptica como en la mayoría de los saurópodos no neosaurópodos, siendo diferente a la sección subtriangular presente en la mayoría de los neosaurópodos (*e.g.*, *Giraffatitan*, *Cedarosaurus*,

Amargasaurus, *Saltasaurus*). El margen dorsal proximal es plano y perpendicular al eje mayor del hueso (Figura 3.53 B, D), una característica típica de Sauropoda (Upchurch *et al.*, 2004; Wilson y Sereno, 1998). El radio es grácil, diferenciándose de los radios robustos ampliamente distribuidos en Titanosauria (Upchurch 1995, 1998). En vista anterior, los márgenes medial y lateral del radio son rectos, mientras que en vista lateral el margen posterior es cóncavo y el anterior algo convexo (Figura 3.53). En la superficie lateral hay una cresta larga que se extiende oblicuamente desde cerca de la porción proximal hasta el margen anterior, donde desaparece cerca del extremo distal del hueso (Figura 3.53 D). Esta cresta no se describe ni se observa en *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986). Curry Rogers (2009) llamó "cresta interósea" a una cresta vertical que ocupa casi todo el largo de la superficie posterior del radio y se extiende oblicuamente cerca del cóndilo distal en la cara lateral del hueso. No se puede afirmar que esta estructura sea la misma observada en el MPEF-PV 3313, pero, teniendo en cuenta la similitud en cuanto a la posición y desarrollo, se considera que podrían tratarse estructuras homólogas (al menos homologías primarias). Esta estructura marcaría el sitio de unión de una membrana interósea entre el radio y la ulna (Curry Rogers, 2009). La diáfisis del radio es rectangular en sección transversal y se vuelve redondeada distalmente. Distalmente el radio es ligeramente más ancho lateromedial y anteroposteriormente respecto a la mitad del hueso, un carácter común en los sauropodomorfos (*e.g.*, *Adeopapposaurus*, *Patagosaurus*, *Jobaria*). El extremo distal del radio tiene un contorno subrectangular en vistas lateral o medial (Figura 3.53 D), con un margen posterior recto, lo cual es una sinapomorfia de Sauropoda (Upchurch *et al.*, 2004; Wilson y Sereno, 1998). Esta superficie plana en el lado posterior de la porción distal es el sitio de articulación con la ulna. La relación entre el ancho lateromedial y anteroposterior distal es menor a 1,5, similar a otros saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*). La articulación distal del radio es cóncava y se orienta posterodorsalmente con un ángulo de 40° (Figura 3.53 D), lo cual es similar a otros taxones (*e.g.*, *Mussaurus*, *Vulcanodon*, *Antetonitrus*, *Omeisaurus*; Otero y Pol, 2013:fig. 8G-J; Cooper, 1984:fig. 6A, B; McPhee *et al.*, 2014:fig. 11A, B; He *et al.*, 1988:fig. 45B), y diferente al ángulo menor observado en algunos otros (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Barapasaurus*; Bonaparte, 1986:fig. 60A, B; Bandyopadhyay *et al.*, 2010:fig.9M-P).

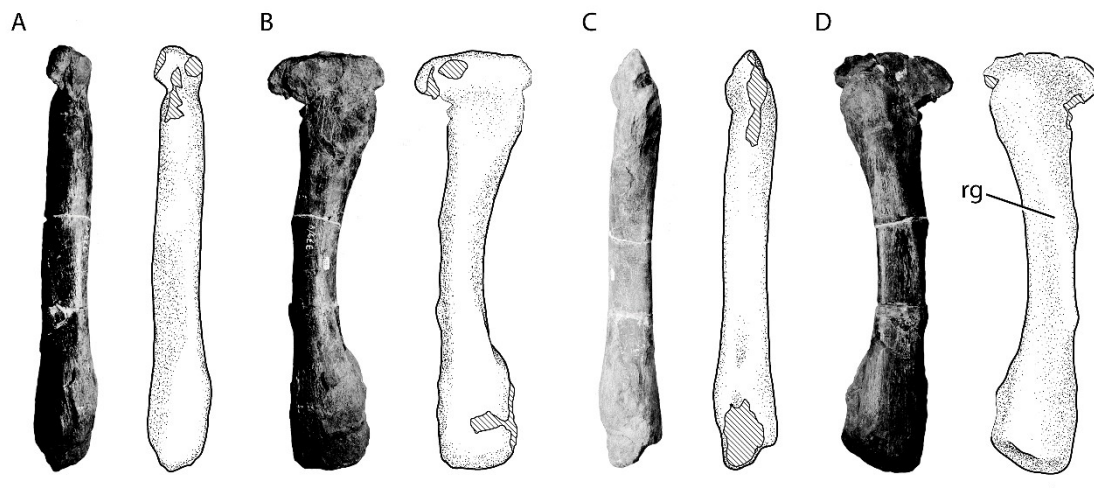


Figura 3.53. Radio izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3313) en vista anterior (A), medial (B), posterior (C), y lateral (D). **Abreviaturas:** rg, cresta. Escala de 10 cm.

Ulna

Un total de dos ulnas derechas han sido recuperadas del sitio Cañadón Bagual (MPEF-PV 3312, MPEF-PV 3379; Figuras 3.54, 3.55), las cuales poseen largos diferentes por lo que serían de diferentes ejemplares (Figuras 3.54, 3.55; Tabla 3.7). La ulna MPEF-P 3379 se encuentra en perfecto estado (Figura 3.55), mientras que MPEF-PV 3312 posee un fuerte aplastamiento lateromedial (Figura 3.54). Como resultado de esa deformación, el proceso anterolateral y anteromedial están muy cerca el uno del otro, por lo que la fosa radial se vuelve muy profunda (Figura 3.54 A). La ulna de *Bagualia* es un hueso grácil con el cóndilo proximal trirradiado (Figuras 3.54 D, 3.55 A), formado por los procesos anterolateral, anteromedial y olecranon, lo cual es una característica común en los saurópodos (Wilson y Sereno, 1998; Bonnan y Yates, 2006). El proceso olecranon se encuentra bien desarrollado y no se proyecta muy por encima de la articulación proximal, al igual que lo observado en la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Jobaria*). De los tres procesos el anteromedial es el más desarrollado (Figuras 3.54 D, 3.55 A) lo cual es similar a otros taxones (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Cetiosaurus*, *Barapasaurus*, *Patagosaurus*; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 22K; Upchurch y Martin, 2003:fig. 10D; Bandyopadhyay *et al.*, 2010:fig. 9G-L; Bonaparte, 1986). Sin embargo se diferencia de algunos eusaurópodos basales cuyos procesos anteromedial y anterolateral son similares en tamaño (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Omeisaurus*; Dong, 1983:fig. 9; He *et al.*, 1988:fig. 46B). La porción proximal de la ulna es más ancha que la porción distal (aproximadamente el doble; Figuras 3.54 B, D,

3.55 A, C), mientras que en *Patagosaurus* esta relación es menor (Bonaparte, 1986:fig. 60C).

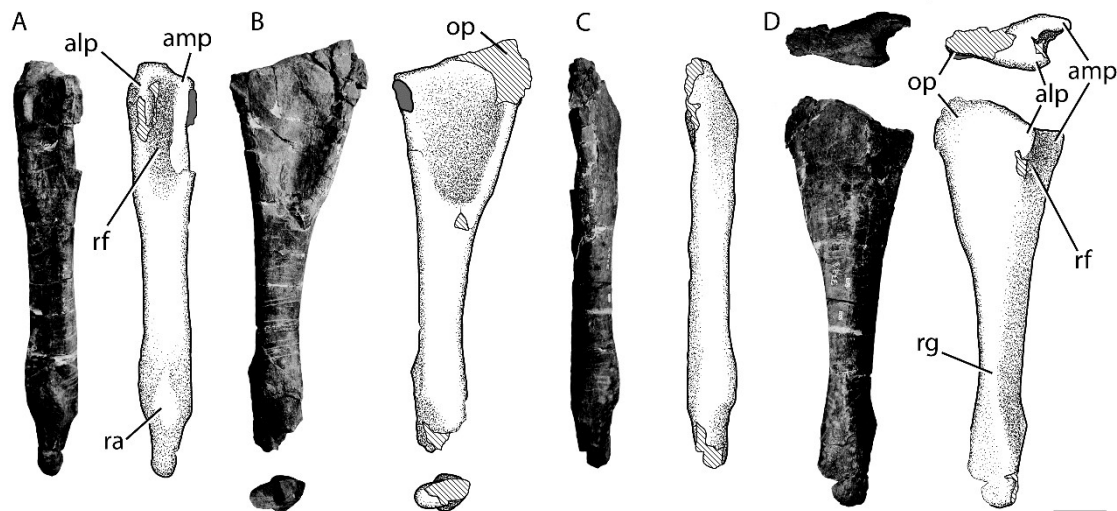


Figura 3.54. Ulna derecha de *Bagualia alba*(MPEF-PV 3312) en vista anterior (A), medial y distal (B), posterior (C), proximal y lateral (D). **Abreviaturas:** alp, proceso anterolateral; amp, proceso anteromedial; op, proceso olécranon; ra, articulación radial; rf, fosa radial; rg, cresta. Escala de 10 cm.

La fosa radial está definida por los procesos anteromedial y anterolateral, y se extiende hasta la mitad del hueso (Figuras 3.54 A, 3.55 A). Esta fosa está levemente marcada, lo cual es diferente a la fosa muy profunda observada en otros eusaurópodos (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Moabosaurus*, *Haestasaurus*; Upchurch y Martin, 2003:fig. 10; Ouyang y Ye, 2002:fig. 36; Britt *et al.*, 2017:fig. 31; Upchurch *et al.*, 2015:fig. 5-6). La fosa radial es menos profunda en MPEF-PV 3379 que en la ulna MPEF-PV 3312 debido a que esta última posee un aplastamiento lateromedial que exagera la profundidad de la misma (Figura 3.54 A). En la ulna MPEF-PV 3312 se observa una fosa profunda muy marcada en la superficie medial de la porción proximal que se extiende desde el margen dorsal proximal hasta casi la mitad del hueso, aunque esta fosa parece ser producto de la deformación provocada por otro hueso o roca que yacían debajo del mismo (Figura 3.54 B). La diáfisis de la ulna es triangular en sección transversal desde la mitad de la longitud del hueso hacia la porción distal donde se vuelve ovoide al igual que otros taxones (*e.g.*, *Mussaurus*, *Cetiosaurus*, *Barapasaurus*, *Patagosaurus*; Otero y Pol, 2013; Upchurch y Martin, 2003; Bandyopadhyay *et al.*, 2010; Bonaparte, 1986). En general la ulna es un hueso recto en *Bagualia*, algo visto en

otros taxones (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Barapasaurus*; Cooper, 1984:fig. 7A, B, D; Upchurch y Martin, 2003:fig. 10D; Bandyopadhyay *et al.*, 2010:fig. 9G-J), y diferente a *Patagosaurus*, donde se observa más curvada (Bonaparte, 1986:fig. 60). En la mitad distal de la ulna, sobre la superficie lateral, existe una cresta levemente marcada (Figuras 3.54 D, 3.55 C) que se corresponde con el sitio de inserción del *M. pronator quadratus* (Huene, 1929). Por su parte, en la superficie anterior distal se encuentra el sitio de articulación con el radio como una superficie triangular plana y emarginada (Figura 3.54 A). El cóndilo distal es redondeado aunque se encuentra dañado en ambas ulnas preservadas.

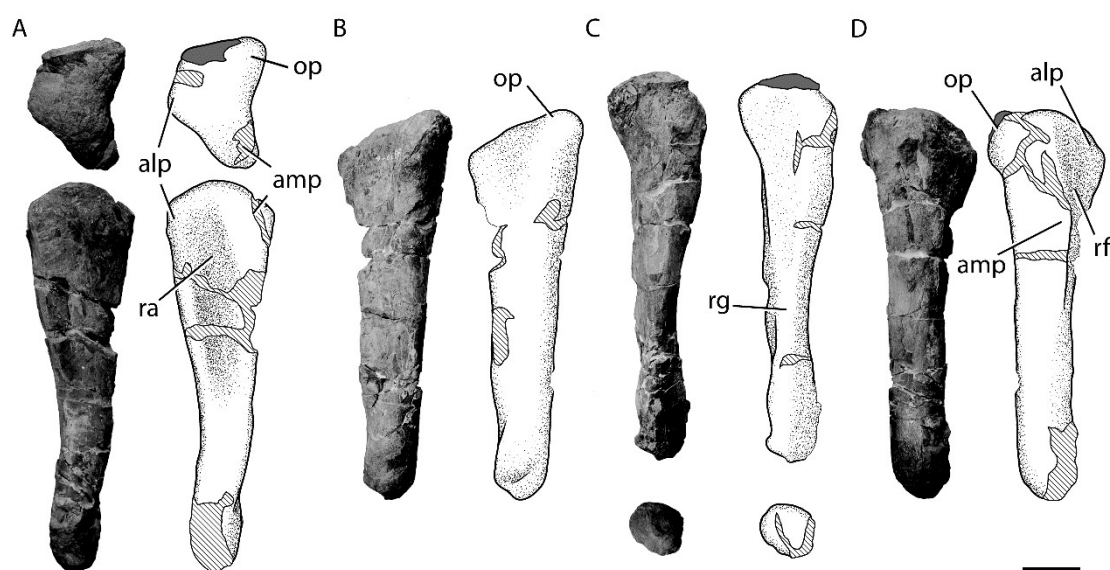


Figura 3.55. Ulna derecha de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3379) en vista proximal y anterior (A), medial (B), posterior y distal (C), y lateral (D). **Abreviaturas:** alp, proceso anterolateral; amp, proceso anteromedial; op, proceso olécranon; ra, articulación radial; rf, fosa radial; rg, cresta. Escala de 10 cm.

Ílion

De la localidad de Cañadón Bagual se extrajeron tres iliones, siendo uno derecho (MPEF-PV 11011) y dos izquierdos (MPEF-PV 3369, MPEF-PV 11011). Como se dijo anteriormente, los iliones MPEF-PV 11011 forman parte de un mismo espécimen que consta de un pubis izquierdo (ver abajo), dos arcos neurales dorsales, parte de las últimas cuatro vértebras sacras, y las primeras 10 vértebras caudales (ver arriba). El ilion derecho MPEF-PV 11011 está casi completo (Figura 3.56 A, B), aplastado lateromedialmente, habiendo perdido la porción proximal del proceso preacetabular, el

margen dorsal de la hoja iliaca, y la porción distal del pedúnculo púbico. Su correspondiente par izquierdo (del mismo espécimen) está representado sólo por una porción del proceso postacetabular y su pedicelo isquiático. Ambos iliones MPEF-PV 11011 se encuentran articulados a las últimas dos vértebras sacras completas, y el ílion derecho posee las porciones distales de las costillas sacras dos y tres (ver arriba; Figuras 3.40, 3.41). A diferencia del ílion derecho MPEF-PV 11011, el espécimen MPEF-PV 3369 no presenta aplastamiento alguno, y posee su proceso preacetabular y pedicelo púbico completos (Figura 3.56 C), por lo que con ambos iliones se pudieron reconstruir sus partes faltantes homólogas. A pesar de que ambos iliones son de diferentes especímenes, poseen medidas (Tabla 3.8) y características similares, sin presentar diferencias que puedan ser interpretadas como evidencia de la presencia de diferentes especies. El proceso preacetabular está dirigido anterodorsalmente y es paralelo al eje anteroposterior del ílion (Figura 3.56 C), a diferencia de aquel proceso perpendicular presente en algunos neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). Además, su margen anterior sobrepasa el extremo distal del pedúnculo púbico, como sucede en la mayoría de los saurópodos, lo cual difiere de lo observado en sauropodomorfos basales donde el margen anterior se encuentra por detrás del nivel del pedúnculo púbico (*e.g.*, *Lessemsaurus*, *Melanorosaurus*, *Riojasaurus*; Bonaparte, 1999; Pol y Powell, 2007:fig. 6; Heerden y Galton, 1997:fig. 4A y B). Esta diferencia se debe al corto proceso preacetabular con forma de cuña presente en sauropodomorfos basales (*e.g.*, *Lessemsaurus*, *Leoneosaurus*), mientras que en Eusauropoda el proceso preacetabular está bien desarrollado, siendo proporcionalmente más grande que aquel presente en formas basales, tanto en su alto como en su extensión anterior (*e.g.*, Salgado *et al.*, 1997; Wilson y Sereno, 1998). El proceso preacetabular es similar en desarrollo y forma al presente en *Volkheimeria* (Bonaparte, 1979:fig. 3) con su extremo anterior redondeado, algo diferente al extremo triangular visto en *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986:fig. 57,58; 1979:fig. 2). El margen ventral del proceso preacetabular es cóncavo en vista lateral con un ángulo entre este y el margen anterior del pedicelo púbico cercano a los 90° (Figura 3.56 A, C), similar a lo que se observa en la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Barapasaurus*; Bonaparte, 1979:fig. 2; Bandyopadhyay *et al.*, 2010:fig. 11B, C). El margen ventral del proceso preacetabular es cóncavo en vista lateral, y no posee ninguna protuberancia como la presente en algunos neosaurópodos (*e.g.*, *Europasaurus*, *Giraffatitan*). El acetábulo es semicircular y su superficie dorsal se expone lateralmente (Figura 3.56 A, C) como en la mayoría de los saurópodos (*e.g.*,

Tazoudasaurus; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 25). La hoja escapular es muy delgada y a diferencia de los sauropodomorfos basales, su margen dorsal es algo convexo en vista lateral (Figura 3.56 A, B). A lo largo de la evolución de Sauropodomorpha, la forma y orientación del proceso postacetabular va sufriendo modificaciones. En los prosaurópodos el proceso postacetabular es una estructura dorsoventralmente baja y anteroposteriormente larga, cuyo margen dorsal es recto y continuo con el también margen dorsal recto de la hoja ilíaca (e.g., *Lessemsaurus*, *Leoneosaurus*). En los saurópodos este proceso se vuelve corto anteroposteriormente, más alto dorsoventralmente, y se curva hacia abajo quedando ligeramente dorsal al pedúnculo isquiático (e.g., *Volkheimeria*, *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*), como es observado en los iliones de *Bagualia* (Figura 3.56 A, B). Una condición más derivada se observa en *Cetiosaurus* y Neosauropoda, donde el proceso postacetabular no sólo es corto y alto sino que además se posiciona aún más ventralmente, por lo que su margen posteroventral se encuentra al mismo nivel que el extremo distal del pedúnculo isquiático (Upchurch y Martin, 2003; Royo Torres, 2009). El margen posteroventral del proceso postacetabular es levemente cóncavo al igual que la mayoría de los eusaurópodos (e.g., *Shunosaurus*, *Barapasaurus*, *Spinophorosaurus*). El punto más alto de la hoja ilíaca se encuentra por detrás del nivel del pedúnculo púbico (Figura 3.56 C), en contraste con los titanosaurios donde éste se encuentra al mismo nivel o por delante del pedúnculo (Wilson y Sereno, 1998; Salgado *et al.*, 1997). El pedúnculo púbico es mucho más largo que el pedúnculo isquiático (Figura 3.56), una sinapomorfia de Sauropoda (Wilson y Sereno, 1998). Este pedúnculo posee una sección transversal de forma triangular, similar a lo que se observa en *Tazoudasaurus* (Allain & Aquesbi, 2008), y su extremo distal es redondeado y ligeramente expandido, algo común a la mayoría de los saurópodos. Este pedúnculo se observa recto como en *Patagosaurus* (PVL 4170), a diferencia del pedúnculo púbico algo curvado presente en *Volkheimeria* (PVL 4077). A diferencia del pedúnculo isquiático largo y prominente en sauropodomorfos basales (e.g., *Sarhsaurus*, *Massospondylus*, *Mussaurus*, *Lessemsaurus*), *Bagualia* poseen iliones con un pedúnculo corto y redondeado (Figura 3.56), algo común a la mayoría de saurópodos derivados (e.g., *Tazoudasaurus*, *Volkheimeria*, *Patagosaurus*, *Omeisaurus*) y Neosauropoda.

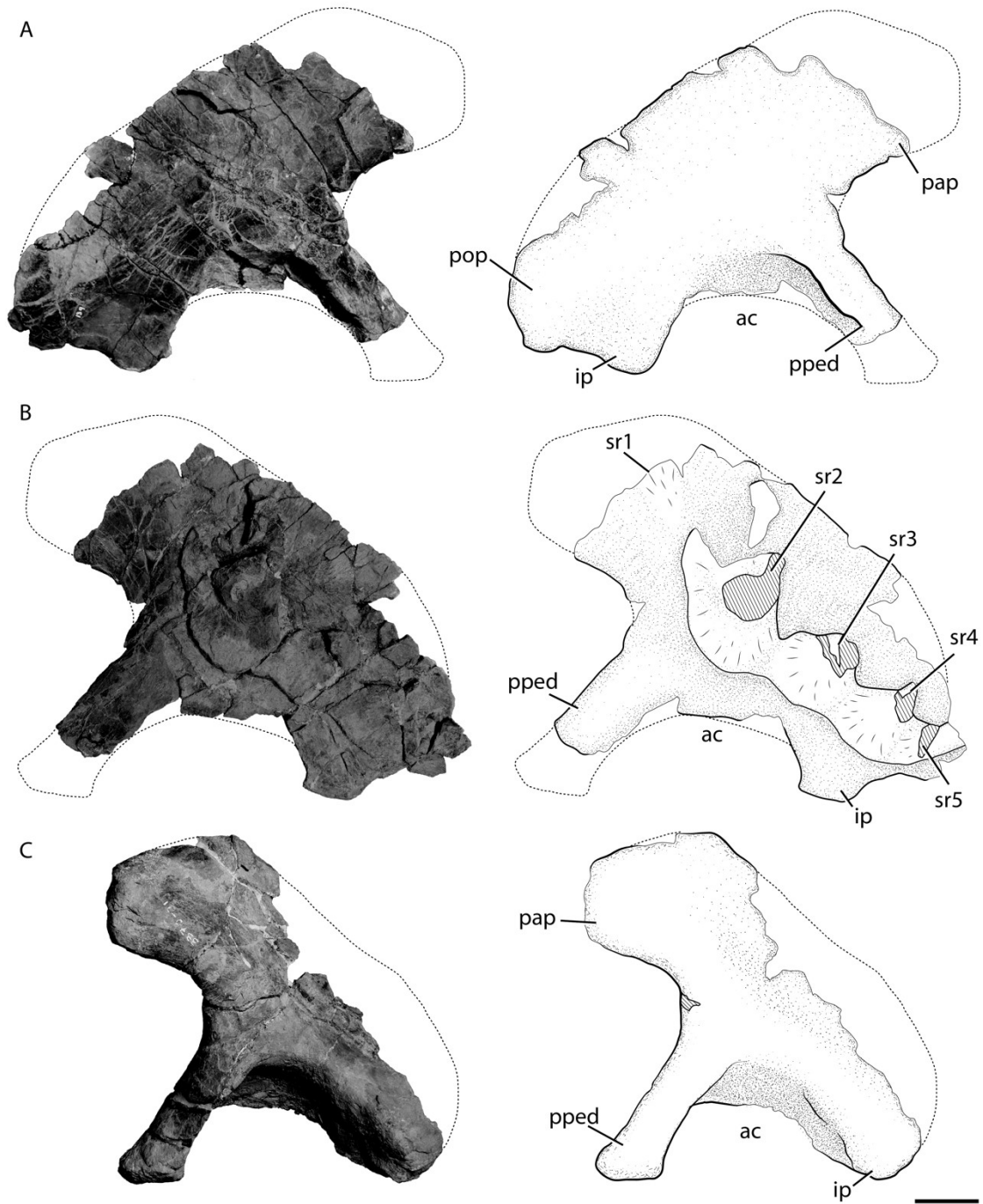


Figura 3.56. Iliones de *Bagualia alba*. **A-B**, ílion derecho (MPEF-PV 11011) en vista lateral (**A**) y medial (**B**). **C**, ílion izquierdo (MPEF-PV 3369) en vista lateral. **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **ip**, pedicelo isquiático; **pap**, proceso preacetabular; **pop**, proceso postacetabular; **pped**, pedicelo púbico; **sr1**, costilla sacra 1; **sr2**, costilla sacra 2; **sr3**, costilla sacra 3; **sr4**, costilla sacra 4; **sr5**, costilla sacra 5. Escala de 10 cm.

Pubis

Un total de tres pubis han sido colectados de la localidad Cañadón Bagual (MPEF-PV 11011, MPEF-PV 11019, MPEF-PV 11051). Debido a la pobre

preservación del pubis MPEF-PV 11019, la descripción se basa principalmente en los restantes dos, siendo figurado el MPEF-PV 11011 (Figura 3.57; Tabla 3.9). Al igual que otros saurópodos, el pubis es un hueso plano. El pubis de *Bagualia* es más ancho que largo, siendo robusto, una característica típica de Eusauropoda (Cooper, 1984). La porción proximal está atravesada por el foramen obturador, el cual es ovalado y se ubica entre el pedúnculo ilíaco y el isquiático, estando más cerca de este último (Figura 3.57). Este foramen parece ser relativamente más pequeño que el de otros saurópodos (*e.g.*, *Volkheimeria*, *Tazoudasaurus*, *Spinophorosaurus*; PVL 4077; Allain y Aquesbi, 2008; Remes *et al.*, 2009:fig. 4J). El foramen obturador se encuentra abierto y posee una orientación dorsoventral de su eje mayor, al igual que *Volkheimeria* (PVL 4077) y eusaurópodos filogenéticamente cercanos a *Bagualia* (*Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*; PVL 4170; Remes *et al.*, 2009:fig. 4J). Desde el margen anterior del foramen obturador, se extiende una cresta marcada hacia la mitad de la hoja púbica donde se desvanece (Figura 3.57 A). Esta cresta está presente en otros saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Spinophorosaurus*; Allain y Aquesbi, 2008; fig. 26 C, D; Remes *et al.*, 2009:fig. 4J).

La porción proximal carece de un proceso ambiens desarrollado, algo común a la mayoría de los saurópodos no Flagellicaudata (Whitlock, 2011b). El pedúnculo ilíaco es casi rectangular como en la mayoría de los saurópodos y es más largo anteroposteriormente que lateromedialmente. Aunque no se preservaron pubis e isquiones de un mismo espécimen, podemos observar que entre los elementos preservados la contribución al acetábulo por parte del pubis podría ser igual o muy similar a la del isquion, algo común en la mayoría de los saurópodos. El pedúnculo isquiático es muy delgado y parece formar una articulación continua como en la mayoría de los saurópodos. La longitud de la articulación isquiática es más del doble que la longitud de la articulación ilíaca (Figura 3.57). La relación entre la longitud de la articulación isquiática y la púbica es inferior a 0,33, siendo un valor común en los eusaurópodos, y diferente a los neosaurópodos donde esta relación es mayor (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch, 1998; Calvo y Salgado, 1995). El pedúnculo púbico es grueso, siendo tan alto como largo, y su orientación es anteroventral, una característica ampliamente distribuida en los saurópodos. El margen medial del pubis es curvo en forma de S en vista anterior, algo ampliamente distribuido en Sauropoda (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Omeisaurus*, *Spinophorosaurus*), pero diferente a la sínfisis recta presente en formas basales de Sauropodomorpha (*e.g.*, *Antetonitrus*, *Melanorosaurus*,

Mussaurus). La hoja púbica está curvada posteromedialmente, lo cual es una sinapomorfía de Eusauropoda (Wilson y Sereno, 1998). Aunque el extremo distal no se conserva podemos inferir, en base a los márgenes preservados de la hoja púbica, que éste se expande ventral y dorsalmente (Figura 3.57), un carácter ampliamente distribuido dentro de Eusauropoda (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*). También podemos inferir que la longitud total del pubis es aproximadamente tres veces la longitud del contacto puboisquial, lo cual es una característica típica de los eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998).

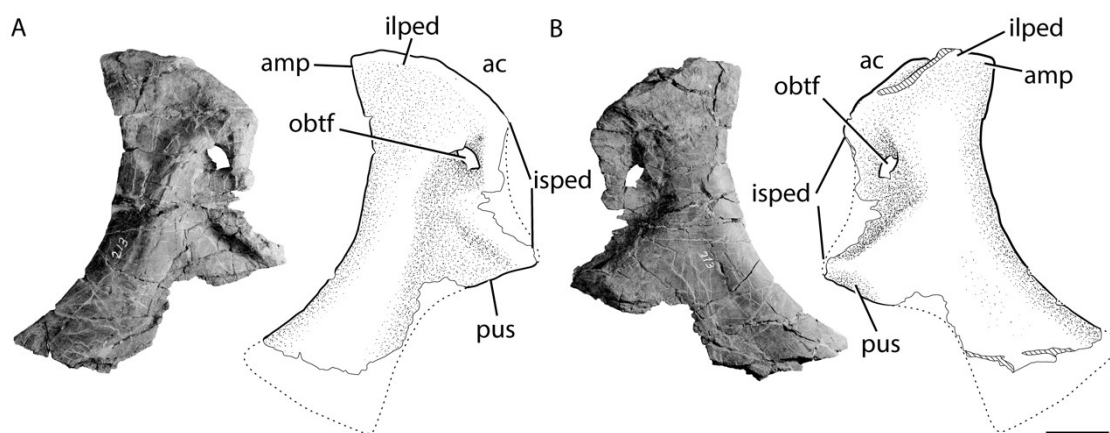


Figura 3.57. Pubis izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11011) en vista lateral (A), y medial (B). **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **amp**, proceso ambiens; **ilped**, pedúnculo ilíaco; **isped**, pedúnculo isquiático; **obtf**, foramen obturador. Escala de 10 cm.

Isquion

Se han recuperado dos isquiones derechos (MPEF-PV 3337, MPEF-PV 11016), los cuales se encuentran muy dañados. La descripción se basará principalmente en el isquion MPEF-PV 11016 por ser el más completo de ambos (Figura 3.58). Para la descripción el isquion se coloca en posición anatómica, en donde la hoja isquiática se dirige posteroventralmente con un ángulo de 45°. El margen acetabular posee un ancho lateromedial que no varía a lo largo del isquion, lo cual es común a la mayoría de los saurópodos. La articulación púbica es casi tan larga como el pedúnculo púbico (Figura 3.58), similar a la mayoría de los saurópodomorfos no neosaurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*, *Spinophorosaurus*). El pedúnculo púbico es lateralmente convexo y medialmente cóncavo. En sección transversal éste es elíptico con su mayor eje orientado dorsoventralmente. El margen ventral del pedúnculo púbico se extiende hasta casi la mitad de la longitud total del hueso. El pedúnculo ilíaco es

robusto y más ancho lateromedialmente que el pedúnculo púbico. Este pedúnculo ilíaco es corto, siendo su longitud dorsoventral similar a la anteroposterior como en otros saurópodos (*e.g.*, *Pulanesaura*, *Tazoudasaurus*, *Spinophorosaurus*), y no posee una constricción en su base, carácter presente en los rebbaquisáuridos (Whitlock, 2011b). En sección transversal este pedúnculo es triangular con su mayor eje orientado anteroposteriormente. La hoja isquiática es robusta y representa un poco más de la mitad de la longitud total del isquion (Figura 3.58). Esta hoja se orienta posteroventralmente y obre su margen dorsal proximal existe un surco poco profundo que es el sitio de articulación del *M. Ischiofemoralis*, lo cual es común a todos los saurópodos (Pol *et al.*, 2011). El margen ventral de la hoja isquiática en MPEF-PV 3337 es aquillado, una característica común que también ha sido descrita en *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009:fig. 4J). Al igual que en otros saurópodos el extremo distal del isquion es redondeado en vista lateral (Figura 3.58), y se expande levemente (*e.g.*, *Volkheimeria*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*), lo cual es diferente a los isquiones delgados distalmente presentes en sauropodomorfos basales (Wilson y Sereno, 1998), y aquellos muy expandidos de algunos diplodocoideos (*e.g.*, *Dicraeosaurus*, *Diplodocus*, *Barosaurus*). En sección transversal la hoja isquiática es subtriangular por lo que si los extremos distales de un par de isquiones estuvieran articulados entre sí, formarían una V en vista posterior, algo común en la mayoría de los saurópodos, y diferente a las hojas isquiáticas planas y rectas presentes en sauropodomorfos basales.

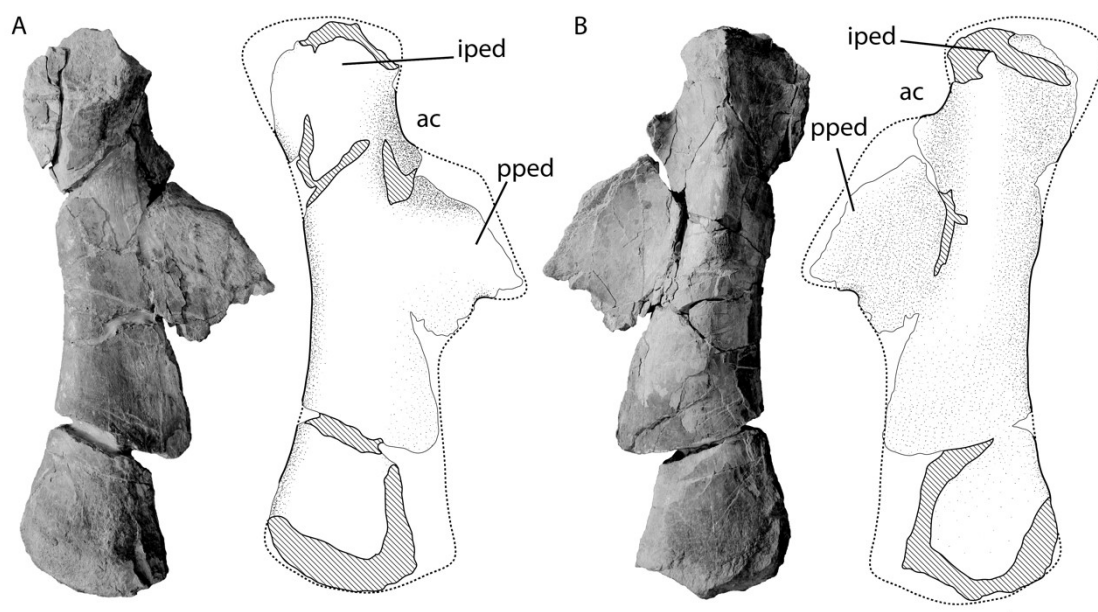


Figura 3.58. Isquion derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11016) en vista lateral (A) y medial (B). **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **iped**, pedúnculo ilíaco; **pped**, pedúnculo púbico. Escala de 10 cm.

Fémur

Un total de cinco fémures han sido hallados en la localidad de Cañadón Bagual, de los cuales tres se encuentran completos (MPEF-PV 3371, MPEF-PV 11024, MPEF-PV 3303) y los restantes dos carecen de gran parte de su cuerpo (MPEF-PV 11021, MPEF-PV 11022). Los fémures MPEF-PV 3371 y MPEF-PV 11024 podrían pertenecer al mismo individuo ya que son opuestos y exactamente similares en medidas (Figura 3.58), pero al no encontrarse en clara asociación no podemos confirmar esto. Debido a que son los elementos mejor preservados, la descripción general se basará en ellos. La mitad proximal del fémur MPEF-PV 3371 se encuentra girada de modo que la cabeza femoral posee un ángulo de 45° respecto al plano sagital del hueso en vista proximal (Figura 3.58 C). Por su parte el cóndilo tibial está orientado lateralmente debido a la misma fuerza de deformación que deformó la mitad proximal del hueso (Figura 3.58 D). En el fémur MPEF-PV 3371, el margen ventral y el extremo proximal de la cabeza femoral están dañados. A diferencia del otro fémur, éste no posee deformaciones importantes. La cabeza del fémur es aproximadamente hemisférica en vista anterior y en MPEF-PV 11024 es perpendicular al eje del hueso (Figura 3.58 A, B). Eso también se ve en la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Volkheimeria*, *Patagosaurus*, *Barapasaurus*; Bonaparte, 1986:fig. 62A, C; Bandyopadhyay *et al.*, 2010:fig.13A, C), diferenciándose de esta condición algunos saurópodos cuya cabeza femoral se encuentra dirigida dorsalmente (*e.g.*, *Isanosaurus*, *Tazoudasaurus*, *Shunosaurus*; Buffet *et al.*, 2000:fig. 1A, C; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 42; Dong, 1983:fig. 11). El fémur no tiene trocánter menor como sí se observa en sauropodomorfos basales, y saurópodos como *Vulcanodon* (Cooper, 1984:fig. 21B-22), *Tazoudasaurus* (Allain y Aquesbi, 2008:fig. 42 B, D, F), y *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009:fig. 4H). La ausencia de trocánter menor es una característica típica de Eusauropoda (Salgado *et al.*, 1997; Wilson, 2002). Los fémures no poseen la comba lateral típica de Titanosauriformes (Salgado *et al.*, 1997). La diáfisis de los fémures es elíptica en sección transversal con el eje mayor orientado lateromedialmente (Figura 3.58 A, C), siendo el ancho lateromedial de entre un 125-150% el largo anteroposterior del mismo, un carácter común en la mayoría de los

saurópodos basales y eusaurópodos (Yates y Kitching, 2003; Wilson y Sereno, 1998). Esta relación es aún mayor (de alrededor de un 185%) en varios titanosauriformes (e.g., *Giraffatitan*, *Chubutisaurus*, *Malawisaurus*, *Neuquensaurus*). El cuarto trocánter es una cresta simétrica y reducida ubicada en la mitad de la longitud del hueso (Figura 3.58 B, D). Su desarrollo es similar al observado en la mayoría de los saurópodos (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002) y contrasta con aquellos trocánteres muy desarrollados presentes en sauropodomorfos basales (e.g., *Plateosaurus*, *Mussaurus*, *Antetonitrus*, *Lessemsaurus*). En el fémur MPEF-PV 3371, la diáfisis está aplastada anteroposteriormente, por lo que debido a esto su cuarto trocánter se ubica cerca de la mitad lateromedial del hueso (Figura 3.58 D), mientras que en el fémur MPEF-PV 11024 éste se ubica en el margen posteromedial de la diáfisis (Figura 3.58 B), aparentemente la ubicación normal sin deformación. Esta posición es similar a la observada en otros eusaurópodos (e.g., *Tazoudasaurus*, *Barapasaurus*; Cooper, 1984:fig. 21; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 42 C, D; Bandyopadhyay *et al.*, 2010:fig.13A, C). La posición del cuarto trocánter cerca de la línea media de la superficie posterior se observa en varios saurópodos (e.g., *Volkheimeria*, *Tazoudasaurus*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*). Los cóndilos distales son desiguales en tamaño, siendo el cóndilo tibial más ancho que el fibular (Figura 3.58 B, D), lo cual es una sinapomorfia de Eusauropoda (Wilson, 2002) con la excepción de *Spinophorosaurus* donde la diferencia de tamaño no es marcada (Remes *et al.*, 2009). Ambos cóndilos están restringidos a la porción distal del fémur, aunque ligeramente expuestos en la cara posterior, pero no con el grado presente en sauropodomorfos (Otero y Pol, 2013). Además, estos cóndilos son perpendiculares al eje dorsoventral del hueso (Figura 3.58), lo que difiere a la oblicuidad de los mismos observada en Titanosauria (Wilson, 1999; Wilson, 2002). En todos los fémures podemos ver un epicóndilo redondeado y proyectado lateralmente (Figura 3.58 B, D), el cual está presente en la mayoría de los saurópodos (e.g., *Volkheimeria*, *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Moabosaurus*).

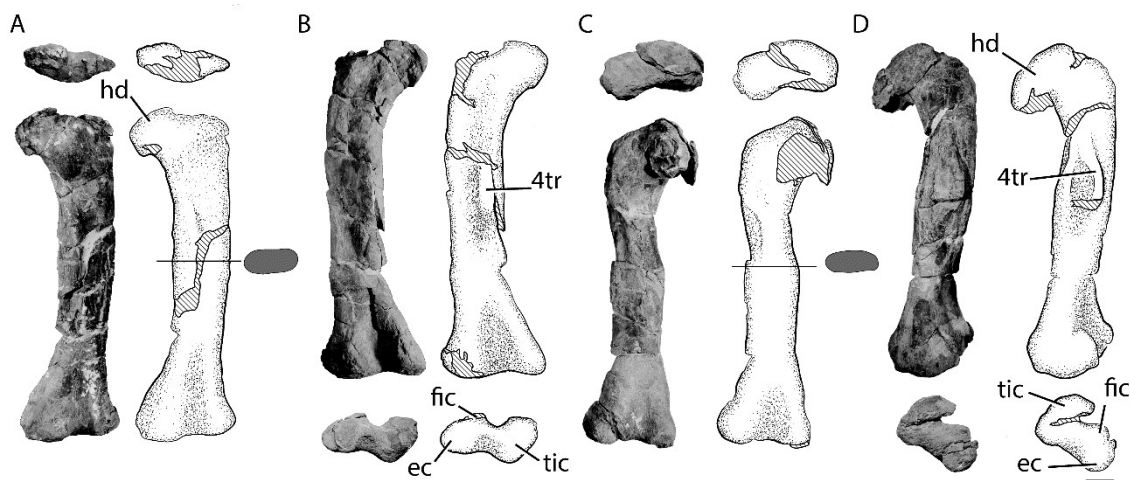


Figura 3.58. Fémures de *Bagualia alba*. **A-B**, fémur izquierdo (MPEF-PV 11024) en vista proximal y anterior (**A**), y posterior y distal (**B**). **C-D**, fémur derecho (MPEF-PV 3371) en vista proximal y anterior (**C**), y posterior y distal (**D**). La forma gris representa el corte transversal a la mitad de la diáfisis. **Abreviaturas:** **4tr**, cuarto trocánter; **ec**, epicóndilo; **fic**, cóndilo fibular; **hd**, cabeza femoral; **tic**, cóndilo tibial. Escala de 10 cm.

Tibia

La única tibia preservada no posee deformaciones, y está prácticamente completa (MPEF-PV 3374; Figura 3.59), careciendo de parte de su extremo distal y el proceso anterolateral. Este elemento es derecho y posee su extremo proximal más expandido que el distal, algo que ocurre en otros saurópodos (*e.g.*, *Volkheimeria*, *Tazoudasaurus*, *Spinophorosaurus*, *Omeisaurus*, *Patagosaurus*; PVL 4077; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 43; Remes *et al.*, 2009:fig. 4L; Bonaparte, 1986:fig. 63; He *et al.*, 1988:fig. 53A). El índice de robustez (IR *sensu* Wilson y Upchurch, 2003) calculado (0,20; ver Tabla 3.7) es similar al de *Patagosaurus* (0,29) pero menor al de *Volkheimeria* (0,32), debido a que en este último el extremo proximal es un poco más expandido que en *Bagualia*. La porción proximal es ovoide, siendo anteroposteriormente más larga que lateromedialmente ancha (Figura 3.59 D), al igual que en los saurópodos y eusaurópodos basales (Wilson y Sereno, 1998), y su superficie dorsal es plana. La cresta cnemial es corta y redondeada. Esta cresta se dirige anteriormente (Figura 3.59 A, D), lo cual es poco común en Eusauropoda, en donde mayormente se observa que la cresta se orienta lateralmente (Wilson y Sereno, 1998). Entre los eusaurópodos basales, una orientación anterior de la cresta puede reconocerse en pocos taxones (*e.g.*, *Patagosaurus*, *Cetiosaurus*, *Turiasaurus*). Los márgenes lateral

y posterior son rectos mientras que el anterior es cóncavo en vista lateral (Figura 3.59 D). La superficie medial es lisa como en la mayoría de los saurópodos, excepto en donde existe un surco longitudinal marcado (Cooper, 1984). La diáfisis de la tibia posee un largo anteroposterior de alrededor del doble de su ancho lateromedial (ver Tabla 3.7). Esta relación es similar a la que existe entre el ancho de la diáfisis a la mitad del hueso y el ancho distal, donde este último es el doble del anterior, algo común en la mayoría de los sauropodomorfos (e.g., *Adeopapposaurus*, *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Camarasaurus*). La porción distal es anteroposteriormente más larga que lateromedialmente ancha (Figura 3.59 B). Los procesos anterolateral y posterolateral donde se articula el proceso ascendente del astrágalo, están incompletos. Solo se conserva el borde anterior del proceso anterolateral y el proceso medial, los cuales dan una forma triangular al extremo distal (Figura 3.59 A, B). Entre el borde anterior del proceso anterolateral y el proceso medial existe una leve concavidad. Recorriendo la tibia, la sección transversal de la porción proximal es ovalada justo por debajo de la cresta cnemial, elíptica a la mitad de su longitud, y triangular en su extremo distal.

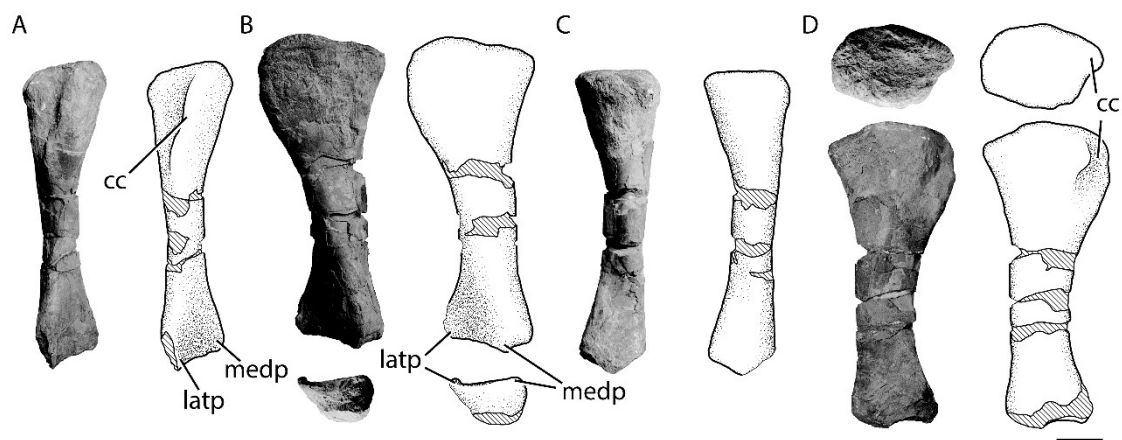


Figura 3.59. Tibia derecha de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3374) en vista anterior (A), medial y distal (B), posterior (C), y proximal y lateral (D). **Abreviaturas:** cc, cresta cnemial; latp, proceso lateroanterior; medp, proceso medial. Escala de 10 cm.

Fíbula

Un total de dos fíbulas han sido recuperadas de la localidad de Cañadón Bagual, siendo la fíbula izquierda MPEF-PV 3376 (Figura 3.60) la mejor preservada y de la cual se basa la descripción, mientras que la otra (MPEF-PV 3306 a-b) se encuentra extremadamente comprimida. La fíbula izquierda está dañada, careciendo de parte de

sus márgenes anterior y anterolateral en toda su longitud. La fíbula de *Bagualia* es un elemento grácil y recto, con sus extremos proximal y distal expandidos (Figura 3.60 B, C). Sin embargo, la fíbula de *Bagualia* es más robusta que la de *Spinophorosaurus* (Remes *et al.*, 2009:fig. 4M), cuyos extremos proximales y distales no están marcadamente expandidos. La porción proximal está comprimida lateromedialmente como en la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Tazoudasaurus*; Upchurch y Martin, 2003; Allain y Aquesbi, 2008:fig.29E-H). La superficie articular proximal es plana, y se inclina ligeramente hacia el lado medial (Figura 3.60 B, C). Esta superficie se encuentra cubierta de pequeñas protuberancias y surcos. El trocánter anterior apenas se hace visible debido a que la zona donde se ubica está dañada, así como la cara anterior de la porción distal donde la cresta anteroventral tampoco es visible por la misma razón. La porción proximal es anteroposteriormente más larga que la porción distal pero lateromedialmente más delgada que esta (Tabla 3.7). Las superficies medial y posterior son cóncavas mientras que la lateral es plana. En la superficie medial del extremo proximal se encuentra una zona estriada de forma triangular que se corresponde con la articulación de la tibia, la cual está presente en otros saurópodos (Wilson y Sereno, 1998). La superficie posterior de la zona proximal se expande hacia atrás mucho más que la distal (Figura 3.60 B). Al igual que en la mayoría de los saurópodomorfos, no existe un trocánter posterior en la fíbula, el cual está presente en titanosaurios (*e.g.*, *Opisthocoelicaudia*, *Alamosaurus*; Borsuk-Bialynicka, 1997; Lehman y Coulson, 2002). Sobre la superficie lateral, en la mitad de la diáfisis, se encuentra una porción del trocánter lateral (o tuberosidad lateral; Figuras 3.60 A, C, D) que es el sitio de inserción del *M. flexor digitorum longus* (Borsuk-Bialynicka, 1977). La sección transversal de la fíbula es elíptica desde el extremo proximal hasta la porción distal, en donde se vuelve subcircular (Figura 3.60 B). En la superficie anterior de la porción distal existe una tuberosidad ligeramente marcada de orientación anteroventral. La cara articular distal es ligeramente cóncava y está inclinada hacia la cara medial con un ángulo de 45° (Figura 3.60 A, D).

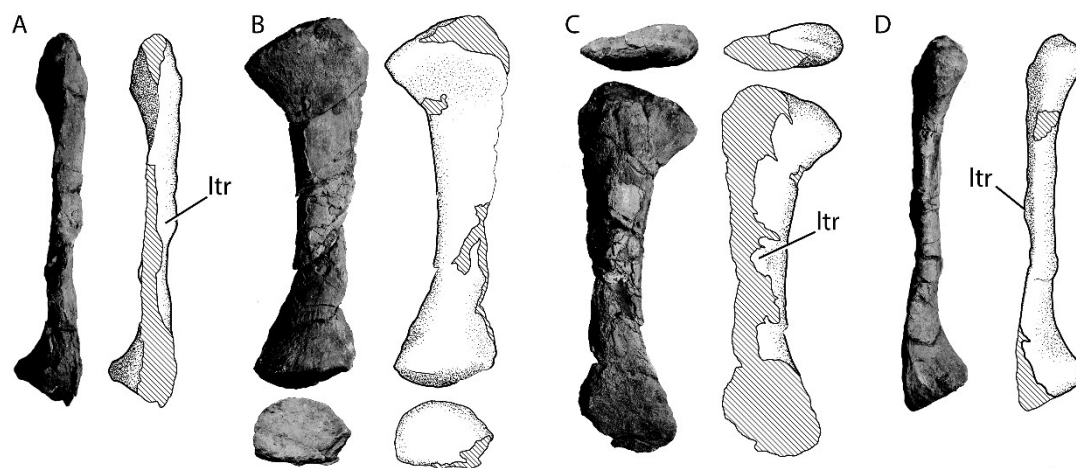


Figura 3.60. Fíbula izquierda de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3376) en vista anterior (A), medial y distal (B), proximal y lateral (C), y posterior (D). **Abreviaturas:** ltr, trocánter lateral. Escala de 10 cm.

Astrágalo

Se han hallado dos astrágalos derechos en la Localidad de Cañadón Bagual (MPEF-PV 3308 y MPEF-PV 3307). Debido a la mala preservación de MPEF-PV 3308, la descripción se basará principalmente en MPEF-PV 3307 (Figura 3.61). Gran parte del cuerpo astragalar se encuentra preservado, excepto por el proceso ascendente, y las porciones anterolateral y medial. A pesar de estar muy dañado, se observa que la longitud proximodistal del astrágalo disminuye medialmente (Figura 3.61 A, C), lo cual se observa en la mayoría de los saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*, *Spinophorosaurus*, *Camarasaurus*). La longitud mediolateral del astrágalo es alrededor de 3 veces su longitud proximodistal, y alrededor de 1.5 veces su longitud anteroposterior. La base del proceso ascendente indica que este ocupa la porción proximal lateral, extendiéndose hasta la mitad de la longitud anteroposterior del cuerpo del astrágalo (Figura 3.61 B), como ocurre en la mayoría de los sauropodomorfos no neosaurópodos (*e.g.*, *Adeopapposaurus*, *Mussaurus*, *Tazoudasaurus*, *Omeisaurus*; Martínez, 2009; Otero y Pol, 2013:fig. 16 C; Cooper, 1984:fig. 25; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 30; He *et al.*, 1988:fig. 64 A). La mitad posterior proximal está ocupada por la fosa posterior, la cual se encuentra dividida en partes desiguales por una cresta de orientación ventromedial (Figura 3.61 B), una característica presente en varios saurópodos basales (*e.g.*, *Tazoudasaurus*; Cooper, 1984:fig. 25 B; Allain y Aquesbi, 2008:fig. 30 G, H), y eusaurópodos (Wilson, 2002; Galton y Upchurch, 2004; Upchurch

et al., 2004). Esta cresta está fuertemente desarrollada, lo cual no se observa en ningún otro saurópodo. La subfosa medial es más ancha que la lateral, la cual posee tres forámenes de gran tamaño (Figura 3.61 B). Lateralmente y por fuera de esta fosa también existen más forámenes, los cuales son de menor tamaño. Estos forámenes en la base y por detrás del proceso ascendente están presentes en varios saurópodos (Wilson y Sereno, 1998).

Sobre el margen posterior de la superficie proximal existe una protuberancia prominente que se eleva aproximadamente 2.5 centímetros (Figura 3.61 A, C). Esta protuberancia se encuentra presente en otros sauropodomorfos no neosaurópodos (i.e., *Plateosaurus*, *Blikanasaurus*, *Tazoudasaurus*; Otero y Pol, 2013). La superficie distal es rugosa y ligeramente convexa (Figura 3.61 D), a diferencia de los neosaurópodos que poseen una superficie fuertemente convexa (Upchurch, 1995; Wilson, 2002).

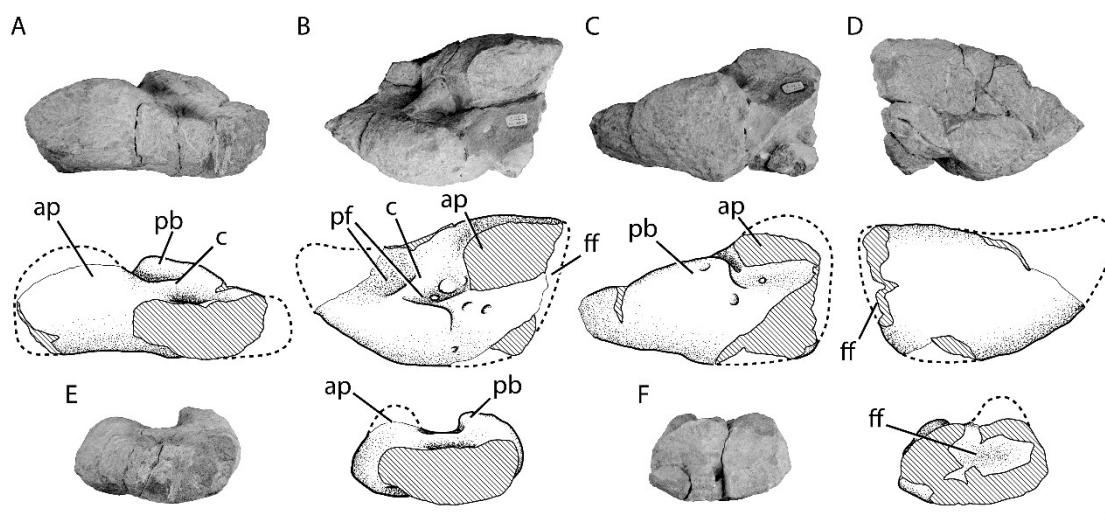


Figura 3.61. Astrágalo derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3307) en vista anterior (A), proximal (B), posterior (C), distal (D), lateral (E), y medial (F). **Abreviaturas:** **ap**, proceso ascendente; **c**, cresta; **ff**, cara fibular; **pb**, bulto posterior; **pf**, fosa posterior. Escala de 10 cm.

Metacarpales

Hasta el momento solo dos metacarpales han sido recuperados de la localidad Cañadón Bagual (MPEF-PV 3332 y MPEF-PV 3334; Figuras 3.62 y 3.63 respectivamente). Ambos han sido hallados de forma aislada sin una clara asociación entre sí por lo que son considerados especímenes diferentes. La ubicación anatómica de cada uno ha sido inferida tomando como referencia similitudes con metápodos de otros

sauropodomorfos con manos preservadas con sus elementos articulados (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*). Para la descripción se utilizan los términos anterior y posterior como sinónimos de dorsal y plantar respectivamente.

El metacarpal I (MPEF-PV 3332) es un elemento bastante robusto con sus extremos proximal y distal expandidos (Figura 3.62 A, C). La longitud lateromedial proximal es alrededor de la mitad del largo proximodistal del hueso (0.5). Esta relación es menor a la presente en los sauropodomorfos no saurópodos (*e.g.*, *Plateosaurus*, 0.7; *Adeopapposaurus*, 0.83; *Mussaurus*, 0.86; *Sefapanosaurus*, 0.8), y saurópodos basales donde los metacarpales son cortos proximodistalmente (*e.g.*, *Melanorosaurus*, 1; *Antetonitrus*, 1.18; *Lessemsaurus*, 1.26; *Tazoudasaurus*, 1.65). Algunos sauropodomorfos no saurópodos tienen metacarpianos robustos tal como los taxones anteriormente mencionados (*e.g.*, *Yunnanosaurus*, 1; *Aardonyx*, 1.12). Por otro lado, eusaurópodos como *Omeisaurus* muestran metacarpianos elongados como *Bagualia* (0.5; He *et al.*, 1988:fig. 41B), a excepción de *Shunosaurus* que posee un metacarpal I relativamente corto (0.94; Zhang, 1988:fig. 49). Dentro de Neosauropoda los metacarpianos tienden a ser aún más elongados que en los eusaurópodos (Bonnan, 2003). La superficie proximal del metacarpal I es plana con rugosidades (Figura 3.62 A). Esta superficie es subcuadrangular con sus esquinas redondeadas como se observa en los saurópodos no neosaurópodos (*e.g.*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*; He *et al.*, 1988:fig. 41 A; Ouyang and Ye, 2002:fig. 37 B, 38 F). Esta forma contrasta con la subtriangular presente en los neosaurópodos, sugiriendo que la articulación proximal de los metacarpales de *Bagualia* formaba un arco de un ángulo aproximado de 90 ° como en otros eusaurópodos basales. Los márgenes anterior y posterior de la superficie proximal son paralelos entre sí, siendo el anterior recto y el posterior algo convexo en vista proximal. Mientras que los márgenes medial y lateral son cóncavo y convexo respectivamente. La superficie lateral de la mitad proximal posee una concavidad delimitada por una cresta ancha en el margen posterolateral (Figura 3.62 B). Esta concavidad ocupa casi la mitad proximal de la superficie lateral, siendo el sitio de articulación (si estuviera presente) del metacarpal II. En la superficie medial existe un bulto redondeado y rugoso cerca del margen anteromedial (Figura 3.62 D). La diáfisis del metacarpal I es recta, siendo lateromedialmente más ancha que anteroposteriormente, y subtriangular en sección transversal. Los márgenes lateral y medial son algo cóncavos a diferencia de los márgenes altamente cóncavos observados en algunos sauropodomorfos (*e.g.* *Sefapanosaurus*, *Melanorosaurus*, *Antetonitrus*;

Otero *et al.*, 2015:fig. 12 B; Bonnan y Yates, 2006:fig. 6; McPhee *et al.*, 2014:fig. 12 A, B). A diferencia de los titanosauriformes, el extremo distal está separado en dos cóndilos divididos por un surco (Wilson and Sereno, 1998). Ambos cóndilos están bien desarrollados y poseen una superficie de articulación rugosa (Figura 3.62 C). Al igual que en la mayoría de los saurópodos, los cóndilos distales son asimétricos (Gauthier, 1986), siendo el cóndilo lateral anteroposteriormente un poco más ancho que el medial (Figura 3.62 C). También el cóndilo lateral se extiende algo más distalmente que el medial (Figura 3.62 A) como se observa en la mayoría de los sauropodomorfos (e.g. *Antetonitrus*, *Omeisaurus*; McPhee *et al.*, 2014:fig. 12; He *et al.*, 1988:fig. 41 B). El cóndilo lateral sobrepasa el margen lateral de la superficie proximal. La superficie lateral del cóndilo lateral se divide en dos crestas redondeadas (Figura 3.62 B). Siendo la posterior la menor, que sirven como sitio de unión con el metacarpo II. También la superficie articular distal es rugosa y se extiende sobre la superficie anterior del hueso por alrededor de tres centímetros.

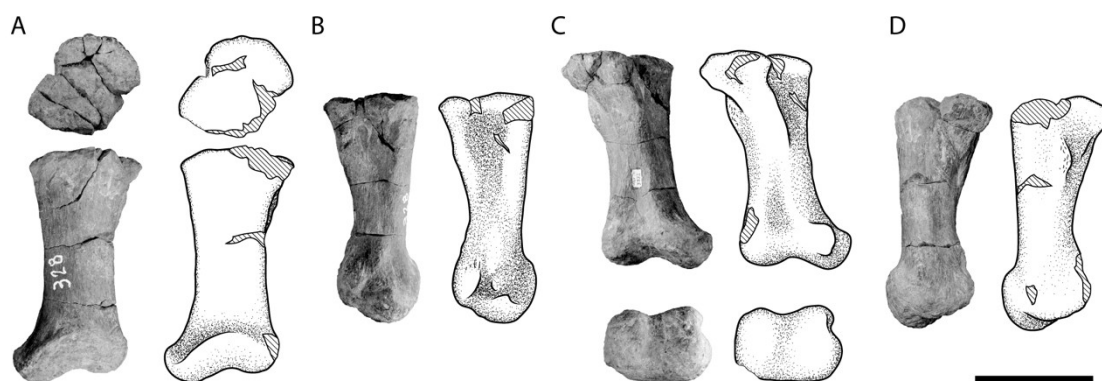


Figura 3.62. Metacarpo I de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3332) en vistas proximal y anterior (A), lateral (B), posterior y distal (C), y medial (D). Escala de 10 cm.

El metápodo MPEF-PV 3334 (Figura 3.63) podría tratarse de un metacarpo derecho III o IV ya que posee dos superficies articulares para otros metacarpales y su superficie proximal es triangular (Figura 3.63 A) como se ha observado en otros metacarpales de esas posiciones en otros saurópodos (e.g., *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*, *Camarasaurus*). Este metacarpo está casi completo, y posee su superficie articular proximal paralela a la distal (Figura 3.63 B, D). La mitad proximal de su superficie anterior es cóncava (Figura 3.63 A) para recibir al metacarpo ubicado medialmente (que sería el IV o el V, dependiendo de la posición exacta de MPEF-PV 3334), por lo que en articulación este metacarpo quedaría desviado hacia el lateral, lo que refuerza su posible ubicación como tercero o cuarto. También en su superficie

lateral proximal hay una concavidad, que sería el sitio de articulación con su correspondiente metacarpal lateral (III o II; Figura 3.63 D). Con la superficie articular distal ubicada en un plano horizontal, el margen posterior o interno si estuviera en articulación, está por encima del anterior. La diáfisis es triangular en sección transversal. El extremo distal posee dos cóndilos apenas marcados (Figura 3.63 C), de los cuales el medial se encuentra incompleto. El margen lateral del cóndilo lateral sobrepasa al margen lateral de la superficie articular proximal (Figura 3.63 B, D).

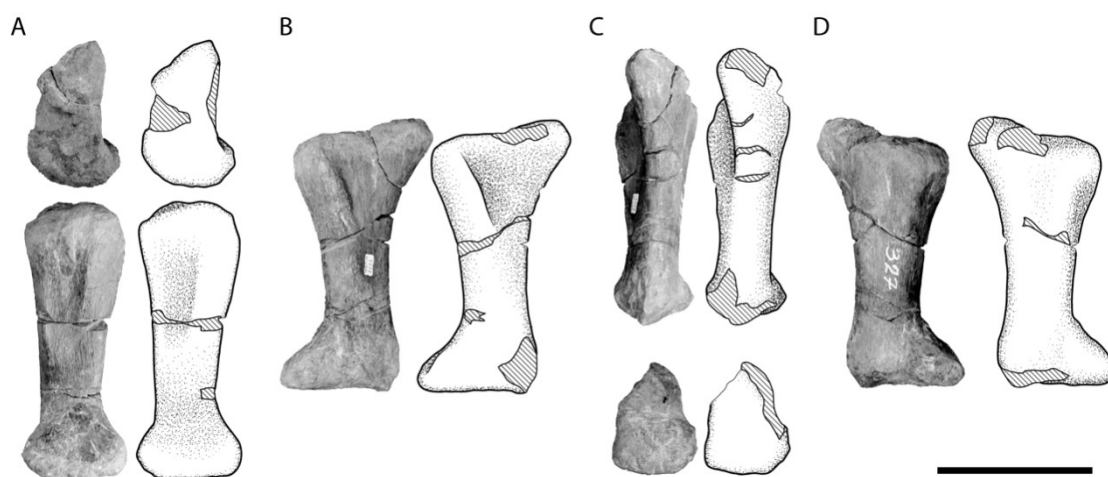


Figura 3.63. Metacarpal III-IV (?) derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3334) en vistas proximal y anterior (A), medial (B), posterior y distal (C), y lateral (D). Escala de 10 cm.

Metatarsales

Dos metatarsales han sido hallados en la acumulación fosilífera, los cuales han sido asignados como elementos izquierdos (MPEF-PV 3333, MPEF-PV 3309; Figuras 3.64 y 3.65) según las comparaciones con los metatarsales observados en otros saurópodos. Al igual que con los metacarpales, no ha sido posible asignarlos a un mismo espécimen debido a la distancia entre sí a la que fueron hallados. La descripción de los metatarsales se realiza utilizando los términos dorsal y plantar respecto a la posición anatómica en vida de los mismos.

El elemento MPEF-PV 3309 (Figura 3.64) ha sido inferido como un metatarsal I izquierdo teniendo en cuenta su similitud morfológica con un elemento de la misma posición en *Tazoudasaurus* (Allain y Aquesbi, 2008:fig. 32A-D). Este metatarsal es el

más robusto, siendo su ancho mínimo de la diáfisis un 30% de la longitud total del hueso (Tabla 3.10). Su articulación proximal es triangular con su mayor eje orientado lateromedialmente y su margen lateral está por encima del nivel del medial (Figura 3.64 A). En vista dorsal la superficie lateral es más cóncava que la medial (Figura 3.64 A). La diáfisis es elíptica con su mayor eje lateromedial. La articulación distal se divide en dos cóndilos separados por una leve concavidad medial de orientación dorsoplantar (Figura 3.64 A, C). Estos cóndilos son asimétricos, siendo el lateral más desarrollado y extendido distalmente más allá que el medial.

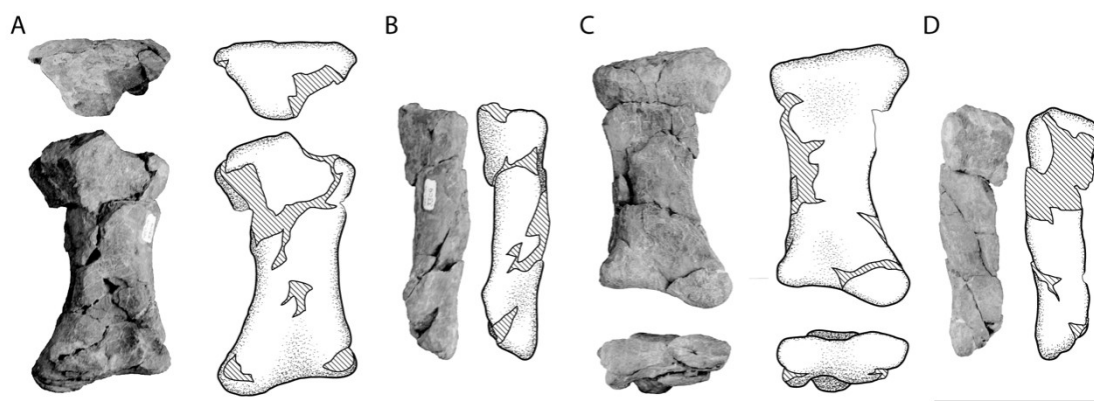


Figura 3.64. Metatarsal I izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3309) en vistas proximal y dorsal (A), lateral (B), plantar y distal (C), y medial (D). Escala de 10 cm.

El elemento MPEF-PV 3333 (Figura 3.65) podría tratarse de un metatarsal V izquierdo, ya que su superficie articular proximal está dorsoplantarmente aplastada y lateromedialmente ensanchada (Figura 3.65 A) como se observa en *Tazoudasaurus* (Pt-25) y *Turiasaurus* (CPT). El ancho mínimo de la diáfisis es un 26% el largo total del hueso (Tabla 3.10). Este elemento tiene un único sitio de articulación con otro metatarsal (el IV si estuviera presente) en la superficie plantar de la porción proximal, el cual es una concavidad poco profunda (Figura 3.65 C). La superficie proximal es rugosa. La diáfisis es subtriangular en sección transversal con su mayor eje orientado lateromedialmente. La superficie dorsal de la diáfisis es convexa en toda la longitud del hueso (Figura 3.65 A) mientras que la superficie plantar es levemente cóncava a la mitad proximodistal, pero se vuelve marcadamente cóncava en la porción distal (Figura 3.65 C). La superficie articular distal es rugosa y está dividida en dos cóndilos por una concavidad media (Figura 3.65 A, C). Esta concavidad es continua con la concavidad

ubicada en la zona distal de la superficie plantar. En el margen medial distal existe una superficie triangular plana que sirve como sitio de contacto con el otro metatarsal (Figura 3.65 D).

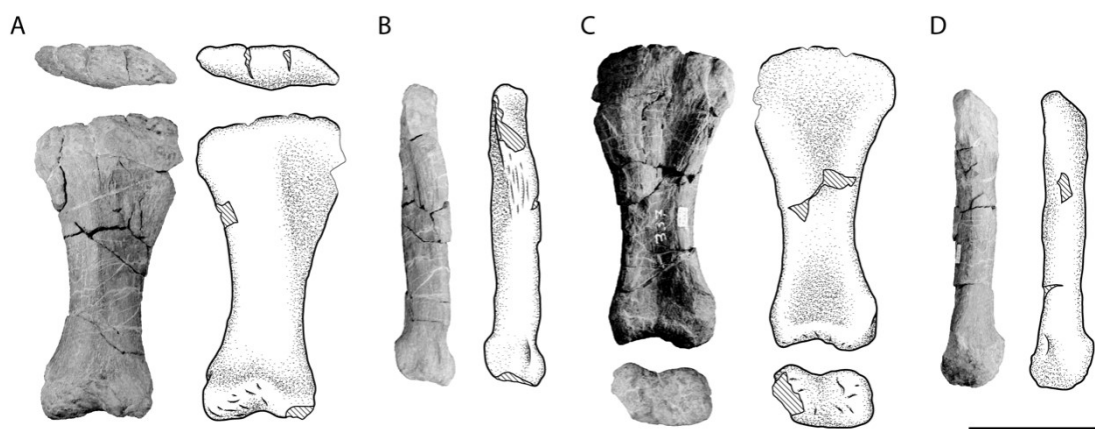


Figura 3.65. Metatarsal IV izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3333) en vistas proximal y dorsal (A), lateral (B), plantar y distal (C), y medial (D). Escala de 10 cm.

Falanges

Un total de cinco falanges han sido halladas en la localidad Cañadón Bagual, de las cuales tres son no ungueales (Figuras 3.66, 3.67 y 3.68) y las restantes dos son ungueales (Figuras 3.69 y 3.70). Todas han sido halladas sin una clara asociación entre ellas por lo que son tratadas como especímenes diferentes. Debido a esto no es posible conocer la posible fórmula falangeal manual ni pedal de *Bagualia*. Al igual que en los metacarpales y metatarsales en la descripción de las falanges se utilizan los términos dorsal y plantar según la posición anatómica en vida de los mismos.

Las falanges no ungueales han sido consideradas como parte del pie de *Bagualia* en base a las similitudes que guardan con otras presentes en algunos saurópodos. Debido a que se encontraron aisladas y no asociadas entre si no es posible asignar una posición anatómica relativa de las mismas en el pie de *Bagualia*. Las falanges no ungueales de *Bagualia* son visiblemente tan anchas como largas (Figuras 3.66, 3.67 y 3.68), algo común en los eusaurópodos (Wilson, 2002).

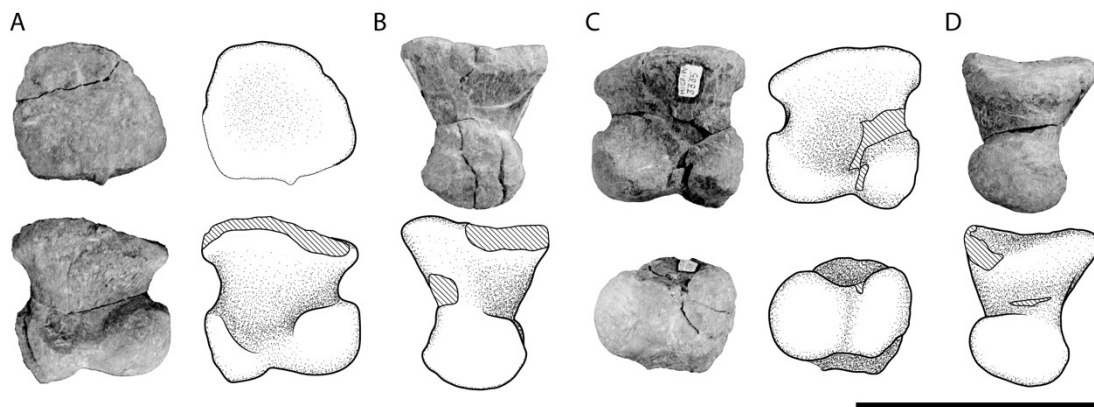


Figura 3.66. Falange no ungueal de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3335) en vistas proximal y plantar (A), lateral (B), dorsal y distal (C), y medial (D). Escala de 10 cm.

Todas poseen fosas laterales marcadas, lo cual indica una buena flexibilidad de los dedos del pie (Wilson y Sereno, 1998). La superficie proximal de las falanges MPEF-PV 3335 y MPEF-PV 11049 es plana y casi paralela al plano horizontal de la superficie distal (Figuras 3.66, 3.67). Esto es diferente a la falange PEF-PV 11028 la cual posee una superficie articular proximal con dos concavidades, una lateral y otra medial, y un labio dorsal posteriormente extendido respecto al margen plantar, lo cual indica que ésta falange es más distal que las otras (Figura 3.68).

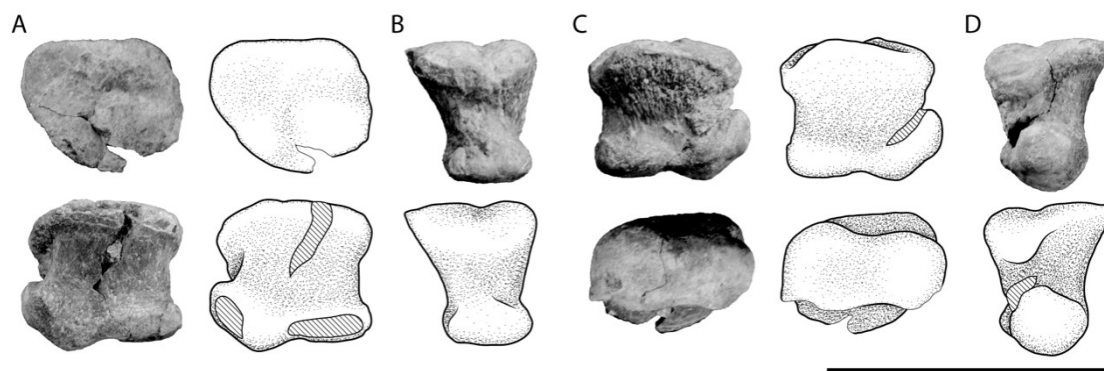


Figura 3.67. Falange no ungueal de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11049) en vista proximal y plantar (A), medial (B), dorsal y distal (C), y lateral (D). Escala de 10 cm.

En vista lateral todas las falanges no ungueales son dorsoplantarmente más altas en su porción proximal que en la distal, lo que les da una forma de cuña (Figuras 3.66 B, 3.67 D y 3.68 D). Distalmente todas las falanges no ungueales poseen dos cóndilos bien desarrollados y asimétricos en tamaño (Figuras 3.66 C, 3.67 C y 3.68 C).

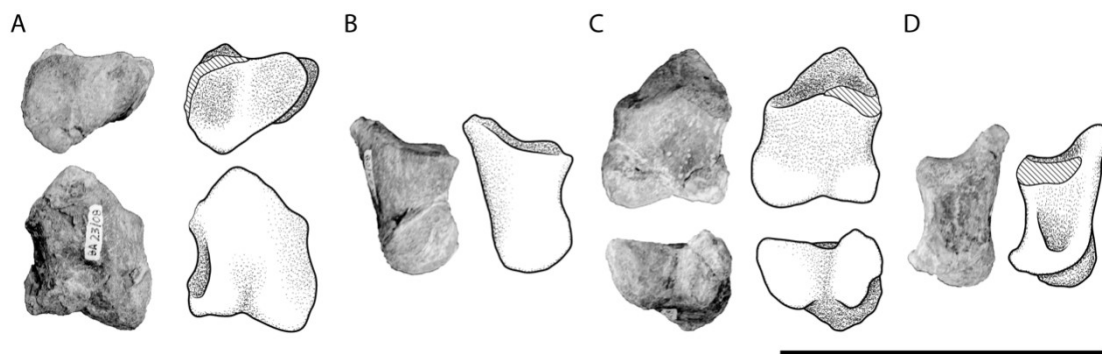


Figura 3.68. Falange no ungueal de *Bagualia alba* (MPEF-PV 11028) en vista proximal y dorsal (A), medial (B), plantar y distal (C), y lateral (D). Escala de 10 cm.

Las falanges ungueales se hallaron separadas sin clara asociación entre ellas por lo que son tratadas como especímenes diferentes (MPEF-PV 3410, MPEF-PV 3310; Figuras 3.69 y 3.70). Ambas se tratan de elementos izquierdos, y probablemente MPEF-PV 3310 represente una falange del pie.

La falange ungueal MPEF-PV 3410 (Figura 3.69) está algo aplastada dorsoplantarmente y se curva ventralmente en vista lateral, y los surcos medial y lateral están exagerados en cuanto a su profundidad (Figura 3.69 A, D). Esta falange es más ancha que alta, siendo su ancho lateromedial proximal el doble de su alto dorsoplantar (Figura 3.69 B). La superficie articular es cóncava y posee un labio dorsal el cual está roto (Figura 3.69 B), al igual que su margen lateral. Este labio dorsal se extiende más posteriormente que el margen plantar de la superficie proximal (Figura 3.69 A). La falange está curvada lateralmente por lo que su superficie articular es visible lateralmente como en los saurópodos (Wilson and Sereno, 1998; Yates and Kitching, 2003). Los surcos vasculares son profundos, siendo el medial más largo que el lateral, alcanzando el extremo distal de la falange. El surco medial parece bifurcarse proximalmente (Figura 3.69 D). La superficie dorsal de la falange es plana en la mitad proximal y se vuelve convexa en la mitad distal, lo cual podría tratarse de la deformación general de la falange. La superficie plantar es plana y no se observa un tubérculo del flexor marcado (Figura 3.69 E).

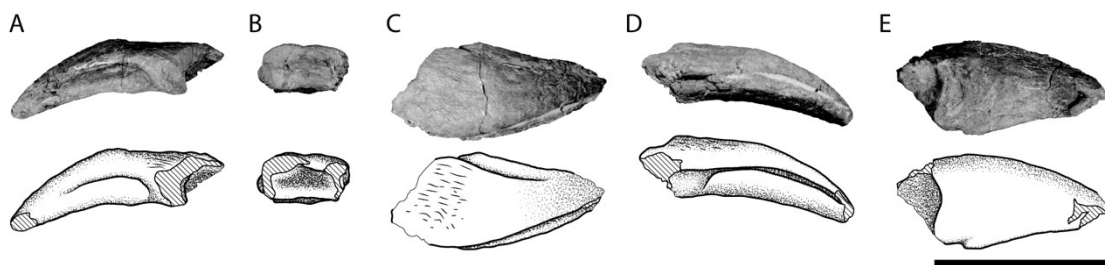


Figura 3.69. Falange ungueal de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3410) en vistas lateral (A), proximal (B), dorsal (C), medial (D), y plantar (E). Escala de 10 cm.

La ungual MPEF-PV 3310 (Figura 3.70) es un elemento izquierdo del pie por su forma comprimida lateromedialmente en la zona proximal y su forma curvada ventralmente, lo que podría indicar que pertenece a los dedos I-III (Upchurch *et al.*, 2004). Esta falange es dorsoplantarmente alta y lateromedialmente delgada (Figura 3.70 A, B). La compresión lateromedial de las falanges ungueales de los dedos II y III es una condición derivada común de Eusauropoda (Wilson y Sereno, 1998). Su superficie articular es cóncava y de forma elíptica con su mayor eje orientado dorsoplantarmente (Figura 3.70 A). Esta superficie articular posee dos depresiones igualmente cóncavas pero asimétricas, siendo una dorsal y una lateral la cual es alrededor de dos veces más ancha. Esta asimetría es típica de los eusaurópodos, excepto *Shunosaurus* (Wilson y Sereno, 1998). Si estuviera en articulación con las falanges no ungueales, esta falange se curvaría levemente hacia el lateral al igual que la mayoría de los eusaurópodos (Wilson, 2002; Bonnan, 2005). El margen medioplantar de la articulación proximal es agudo mientras que el lateroplantar es redondeado (Figura 3.70 A). Las superficies lateral, medial, y dorsal de la porción proximal de la falange poseen numerosas y pequeñas estriaciones de orientación proximodistal que se disipan distalmente, indicando que la falange poseía un capuchón queratinoso que la cubría completamente. Sobre la superficie lateral existe un surco vascular marcado que se extiende proximodistalmente desde la porción plantar de la articulación proximal hasta cerca del extremo distal, al cual le falta un trozo (Figura 3.70 A). El surco vascular medial está menos marcado que el lateral y se extiende desde cerca del extremo distal hasta la esquina dorsal de la articulación proximal (Figura 3.70 D). Al igual que en muchos sauropodomorfos, el surco medial está proximalmente bifurcado (*e.g.*, *Massospondylus*, *Aardonyx*, *Camarasaurus*; Cooper, 1981:fig. 42 H; BP/1/7044; Wilson and Sereno, 1998:fig. 25) formando un área triangular para la inserción de un tendón. La superficie plantar es algo

convexa excepto cerca del margen plantar proximal donde se vuelve plana (Figura 3.70 E). Aproximadamente a unos 1.5 cm desde el margen plantar de la articulación proximal hay un bulto rugoso que podría tratarse del sitio de articulación del tendón flexor.

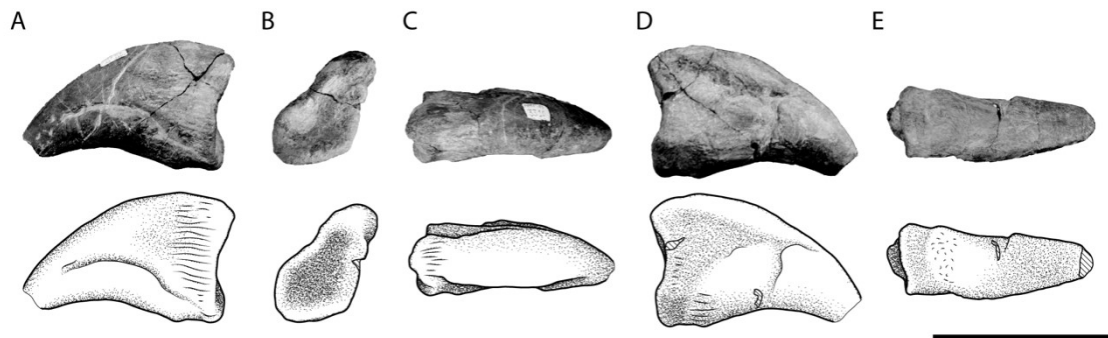


Figura 3.70. Falange ungual de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3310) en vistas lateral (A), proximal (B), dorsal (C), medial (D), y plantar (E). Escala de 10 cm.

3.7 Discusión

Siguiendo el objetivo 2 de la presente tesis, en esta sección se discuten los principales resultados del estudio anatómico, descriptivo y comparativo de todos los restos óseos hallados en la localidad de Cañadón Bagual. En total se han descrito 204 elementos provenientes de esta localidad y asignados a *Bagualia alba*. La mayor parte de los materiales colectados han sido incluidos en la presente tesis, quedando exceptuados aquellos que aún no han sido preparados completamente, entre los que se encuentran algunos bochones con material axial (en general fragmentario) y restos de costillas. De todas formas, el análisis preliminar de estos elementos indica que los mismos no proveen información extra o diferente de la recabada por aquellos materiales ingresados a la colección del MPEF y descritos en esta tesis.

Monoespecificidad de la asociación. Dentro del material estudiado y descrito en este capítulo, existe gran repetición de elementos, siendo los elementos craneanos los menos repetidos. Así de la región del cráneo se recuperaron repetidos dos maxilares izquierdos y dos surangulares derechos. Estos materiales indican claramente la presencia de, al menos, dos ejemplares de *Bagualia*. Por su parte, existen numerosos dientes aislados que podrían repetir posiciones, sin embargo, debido a la variación existente a lo largo de la serie dental y entre los huesos portadores de dientes superiores (maxilar y premaxilar)

e inferiores (dentarios), el número de dientes repetidos no puede ser inferido. En la zona axial hay al menos cinco vértebras cervicales y ocho vértebras dorsales repetidas, siendo la zona caudal la que mayor repetición de elementos posee, con un total de al menos 25 vértebras que mayormente ocupan la zona anterior y media de la cola. En cuanto al material apendicular, son 19 los elementos repetidos, entre los cuales destaca la presencia de tres húmeros y tres escápulas derechas, lo cual indica que el número mínimo de ejemplares dentro de la acumulación es de tres, uno más de lo indicado por los restos craneanos. El resto de los elementos repetidos (i.e., coracoides, radio, ulna, isquion, pubis, fémur, astrágalo) no brinda mayor información en relación al número mínimo de individuos presentes en la excavación.

La repetición de elementos permite, además, poner a prueba la hipótesis sobre la monoespecificidad de la asociación de Cañadón Bagual. En base al estudio detallado sobre la anatomía de estos elementos fue posible evidenciar que aquellos que ocupan posiciones similares (en el caso de los elementos axiales y dientes aislados) o que se encuentran repetidos (en el caso de los elementos craneales y apendiculares), no poseen diferencias anatómicas. En este sentido se observó que todos los elementos comparten los mismos rasgos generales incluidos, cuando están presentes, los caracteres autapomórficos de la especie. Por ejemplo, los dos maxilares izquierdos poseen un foramen subnarial de forma elíptica y una placa lateral igualmente desarrollada. Tanto los dientes *in situ* (aquellos presentes en el premaxilar, maxilares y dentarios) como los aislados, muestran las mismas características generales: esmalte de tipo rugoso; márgenes denticulados; surcos labiales y linguales; un escalón marcando de esmalte entre el límite corona-raíz; y facetas de desgaste en forma de V. En cuanto al material axial, las principales características diagnósticas y autapomórficas (*) se presentan en los elementos repetidos principalmente de la región cervical, pero también dentro de los elementos repetidos en iguales posiciones de la zona dorsal y caudal: vértebras cervicales, dorsales y caudales con estructura interna sólida sin ningún tipo de neumaticidad; vértebras cervicales con pleurocelos con sus márgenes marcados excepto por el posterior, y sin septos internos; presencia de una quilla ventral ocupando el tercio anterior ventral en las vértebras cervicales; vértebras cervicales anteriores y medias con EPRL y lámina accesoria debajo de ésta*; vértebras cervicales posteriores con una lámina accesoria debajo de la LCDP, dentro de la FCD*; vértebras cervicales con un proceso triangular en el margen posterior del proceso transversal de la diapófisis, y pre y postepipófisis desarrolladas; vértebras dorsales sin pleurocelos ni proceso aliforme;

vértebras caudales con fosas laterales poco profundas; vértebras caudales anteriores y medias con una protuberancia redondeada por encima del proceso transverso*. Los elementos apendiculares no poseen rasgos autapomórficos que puedan verse en los elementos repetidos pero sí características diagnósticas de saurópodos derivados como por ejemplo: las escápulas poseen un largo total de al menos cinco veces la altura mínima de la hoja escapular, la cual se mantiene por debajo del nivel del margen dorsal del proceso acromial; números con una cresta deltopectoral baja y extendida hasta la mitad dorsoventral del hueso; ulnas con el proceso anteromedial más desarrollado que los restantes dos; iliones con un proceso preacetabular por delante del largo pedúnculo púbico, y un pedúnculo ilíaco corto y redondeado; fémures con un cuarto trocánter reducido a una cresta baja ubicada en la mitad dorsoventral del hueso, y cerca del margen medial; astrágalos con forámenes en la base del proceso ascendente.

En base a lo expuesto, se puede corroborar la hipótesis planteada sobre la existencia de una sola especie en la localidad Cañadón Bagual, confirmando su monoespecificidad (Hipótesis 1 del Objetivo 1).

Reconstrucción craneal. La reconstrucción del cráneo de *Bagualia* fue realizada minuciosamente teniendo en cuenta las articulaciones de los huesos preservados y la información provista por cráneos bien conservados de otros saurópodos. Para realizar la reconstrucción se trabajó con los modelos digitales tridimensionales, obtenidos con un scanner de superficie. Así se pudo llevar a cabo una reconstrucción digital tridimensional del cráneo de *Bagualia*. Esta reconstrucción permitió tener una idea bastante aproximada de la apariencia de *Bagualia* (fig. 2.3) y reconocer características típicas de Eusauropoda. La articulación entre el premaxilar y maxilar izquierdos denotan la presencia de un rostro corto y alto en *Bagualia*, con una gran participación del maxilar en el margen de la narina externa, lo cual es una característica única de Eusauropoda y contrasta con la corta participación del maxilar presente en los sauropodomorfos no eusaurópodos. La zona anteroventral (premaxilar y maxilar) y posterodorsal (nasal) de la narina externa demuestran que ésta se encontraba retraída, una característica presente en saurópodos derivados. A su vez los márgenes del maxilar y lacrimal carecen de una fosa antorbital marcada, algo típico de eusaurópodos. También se observa que el margen dorsal del postorbital se encuentra por debajo del margen dorsal del parietal por lo que la fenestra supratemporal es visible lateralmente, una sinapomorfía de Eusauropoda. Los tubérculos basales se ubican un poco por debajo

del cóndilo occipital pero dorsalmente a los procesos basipterigoideos, lo cual es común en eusaurópodos. En vista lateral el extremo distal de los procesos basipterigoideos se encuentran cerca del mismo nivel que los tubérculos basales, como en los eusaurópodos, a diferencia de los sauropodomorfos no saurópodos donde estos se encuentran muy anteriores respecto a los tubérculos basales. A su vez la neumaticidad del neurocráneo de *Bagualia* es limitada, careciendo de los recesos subsellar, timpánico lateral y basiesfenoidal, algo compartido con otros eusaurópodos. La orientación anterodorsal del proceso cultriforme es una característica derivada presente únicamente en eusaurópodos. También, los extremos distales de los procesos paraoccipitales se encuentran cerca del nivel del cóndilo occipital, lo que contrasta con los procesos muy por encima del cóndilo presentes en los no saurópodos. En cuanto a la mandíbula, la articulación de los dentarios (los cuales fueron retrodeformados; ver Figuras 6.1 y 6.12 D-E del Capítulo 6) permite observar que ésta tiene forma de U en vista dorsal, una característica típica de eusaurópodos y diferente a la forma de V presente en los sauropodomorfos no eusaurópodos.

***Bagualia* poseía un pico queratinoso?** Como se ha descrito, tanto el premaxilar como el dentario de *Bagualia* poseen en su extremo anteroventral y anterodorsal respectivamente, un proceso óseo en forma de pico (extensión semi-triangular). Este proceso bordea anteromedialmente al primer alvéolo de ambos huesos, incluyendo así al primer diente, el cual (como se observa en el premaxilar) queda casi totalmente cubierto anteromedialmente por éste, quedando sólo el extremo apical del diente visible en vista anterior. A su vez numerosos y pequeños poros se concentran en el borde ventral del premaxilar. Estos se concentran en el proceso en forma de pico y se extienden hasta la superficie de articulación con el maxilar. En este punto el margen ventral del premaxilar también se curva hacia arriba, formando con el maxilar una pequeña muesca.

Sereno (1997, 1999) sugiere la presencia de un pico queratinoso que cubre el margen anterior del premaxilar en *Plateosaurus*, *Riojasaurus* y *Massospondylus*. Por su parte, la presencia de un proceso similar en el extremo anterior del dentario ha sido descrita en algunos sauropodomorfos no saurópodos (e.g., *Mussaurus*; Pol y Powell, 2007). El estuche de queratina en el extremo anterior del premaxilar y la retracción del primer diente del dentario están asociadas por Sereno (1999) con la presencia de un pico en ambos huesos (Sereno, 2007:fig. 4-8). Sin embargo, Yates (2003) describe esta área como una superficie con crestas parasagitales solo presentes en el cráneo de

Plateosaurus (Galton, 1986 pl 3:fig. 2, 3, 4) y mencionó que este taxón y *Massospondylus* carecen de la plataforma elevada observada en *Riojasaurus* (Wilson y Sereno, 1998:fig. 36 A). Luego Sereno (2007) afirmó que la zona de unión de un pico queratinoso se identifica como un área elevada en la porción anterior del premaxilar en lugar de las crestas parasagiales. Este autor enfatiza que (como sucede en *Plateosaurus*) la presencia de poros pequeños y finos en el borde anterior del premaxilar, la retracción del primer diente en el premaxilar y el dentario, una faceta de desgaste en las coronas de los dientes más anteriores del premaxilar, y un canal poco profundo entre ambas sínfisis del dentario se correlacionan con la presencia de un pico. Una sutil porosidad se observa en *Massospondylus* (Gow *et al.*, 1990:fig. 9) y una retracción del primer diente en *Thecodontosaurus* (Benton *et al.*, 2000:fig. 3). Recientemente se consideró la presencia de una estructura similar a un pico córneo en los premaxilares o dentarios en el sauropodomorfo basal *Adeopapposaurus* (Martínez, 2009), el neosaurópodo macronario *Camarasaurus* (Wiersma y Sander, 2016) y el rebbaquisáurido *Lavocatisaurus* (Canudo *et al.*, 2018). Según Wiersma y Sander (2016) unas de las evidencias que soportarían la hipótesis de la presencia de una estructura queratinosa parecida a un pico o una encía prominente es la presencia de numerosos forámenes vasculares pequeños en la superficie labial de los huesos mandibulares, y la presencia de raíces totalmente expuestas en dientes *in situ* (esto último no se observa en los huesos mandibulares preservados de *Bagualia*), considerando a la estructura queratinosa como la que los mantuvo en su lugar sin que se pierdan durante la diagénesis. Esto también ha sido descrito en los huesos mandibulares del rebbaquisáurido *Lavocatisaurus* (Canudo *et al.*, 2018) por lo que la presencia de una estructura queratinosa similar a un pico podría tener una distribución más amplia en Sauropodomorpha. Teniendo en cuenta lo expuesto por los diferentes autores, podemos realizar las siguientes observaciones en *Bagualia*: la superficie anteroventral medial de la sínfisis del premaxilar posee un par de surcos de orientación posterodorsal, así como también existe una superficie plana en forma de placa adicional en la superficie de articulación del premaxilar con el maxilar, las cuales podrían servir como anclaje de una estructura de tipo queratinosa; la presencia de pequeños forámenes vasculares a lo largo de toda la superficie ventral del premaxilar y sobre el proceso óseo en forma de pico podría indicar que allí existía una estructura fijada al hueso que requería una buena irrigación sanguínea; por otra parte el único diente erupcionado en el premaxilar no muestra signos importantes de desgaste a pesar de estar totalmente descubierto por lo

que éste podría haber estado cubierto por una placa lateral queratinosa como se sugirió recientemente para *Camarasaurus* (Wiersma y Sander, 2016); otro punto importante es que éste diente se encuentra retraído posteriormente dejando una porción de hueso libre conformada por el proceso óseo en forma de pico (como se observa en los dentarios). Si bien existen numerosas evidencias que indicarían la presencia de un pico queratinoso en algunos saurópodos, incluido *Bagualia*, no son numerosos los taxones cuyas mandíbulas están preservadas, por lo que serán necesarios otros estudios a futuro para comprobar esta hipótesis.

Reconocimiento de una nueva especie. Una de las hipótesis planteadas indica que los restos craneanos, axiales y apendiculares estudiados presentan caracteres diagnósticos que brindaron (Pol *et al.*, 2020) y reforzaron (Gomez *et al.*, 2021) la diagnosis de la nueva especie, *Bagualia alba* (Hipótesis 2 del Objetivo 1). Las características mencionadas anteriormente y la existencia de diferencias anatómicas con otros taxones permitieron ampliar la diagnosis propuesta originalmente por Gomez (2015) y posteriormente por Pol *et al.* (2020) para *Bagualia*, corroborando esta hipótesis. Sobre este tema se volverá más adelante, luego de presentar los resultados del análisis filogenético llevado a cabo en el siguiente capítulo. Es importante mencionar que el análisis descriptivo y comparativo realizado permitió reconocer nuevos caracteres anatómicos que fueron incluidos en el análisis filogenético realizado en el capítulo 4, logrando de esta manera analizar las relaciones filogenéticas de *Bagualia* con un mayor muestreo de caracteres, a la vez que se amplió el muestreo taxonómico dentro del contexto de Sauropoda. Por otro lado, todas las características anatómicas mencionadas de *Bagualia* son derivadas y típicas de Eusauropoda, por lo que se confirma la Hipótesis 3 planteada dentro del Objetivo 1 de la presente tesis.

Complejidad esquelética. Del total de elementos estudiados de *Bagualia* un 27% comprende restos craneanos, de los cuales la mayoría forma parte del material tipo (MPEF-PV 3301). La región con mayor número de elementos presentes es la axial, la cual comprende un 38.7% del total, por delante de la región apendicular con un 34.3% (Tabla 3.11).

La complejidad esquelética total (CET) se calculó a partir del número de elementos no repetidos preservados y el total esperado para un esqueleto completo. Además de calcularlo en *Bagualia*, con fines comparativos también se lo calculó para

otros saurópodos basales. Según se tratase de saurópodos no eusaurópodos o eusaurópodos no neosaurópodos, el número de huesos esperado por esqueleto varía debido a cambios anatómicos presentes en los dos grupos. Por ejemplo, a la hora de definir el número total de huesos, se tuvo en cuenta que el número de vértebras sacras esperado debe ser igual a cuatro, así mismo el número de falanges manuales y pedales es mayor respecto a lo que se esperaría para un eusaurópodo (los cuales presentan una disminución en el número de estas). Para definir los números de huesos en estos dos grandes grupos se utilizaron taxones modelo con gran cantidad de elementos preservados (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Spinophorosaurus*, *Mamenchisaurus*). También se tuvieron en cuenta particularidades de cada taxón si las hubiera, como por ejemplo el eusaurópodo basal *Barapasaurus*, que a pesar de compartir características con otros eusaurópodos, no posee cinco vértebras sacras como ellos sino cuatro. En el cálculo de completitud no se tuvieron en cuenta las costillas y arcos hemales ya que en la mayoría de los casos son elementos que en general se encuentran muy fragmentados y que no puede saberse exactamente a cuantas costillas representan. Tal es el caso de *Bagualia*, donde existen numerosos fragmentos de costillas pero que no se puede estimar un número exacto preservado de estos elementos. Debido al gran número de vértebras caudales de *Bagualia*, el número de elementos de la cola no repetidos se estimó teniendo en cuenta el IE de los centros vertebrales como indicador de la posición de cada uno de éstos. Por otro lado, tampoco se tuvieron en cuenta las condiciones de preservación de los elementos, es decir, a pesar de que un hueso se encuentre incompleto, se lo considera como presente en dichos cálculos. Siguiendo los cálculos de completitud realizados por Lacovara et al (2014) también se realizó el cálculo de completitud esquelética reflejada (CER), que considera que en un par homólogo de huesos, la presencia de uno es tan informativa como la presencia de ambos, por lo que el número esperado de huesos se reduce a la mitad y la presencia de uno se toma como totalmente presente. Este último cálculo incrementa el porcentaje de completitud para cada taxón donde sólo se preserva un hueso del par homólogo. A diferencia de Lacovara et al. (2014), quienes consideraban el cráneo como una unidad, la CER se calculó en base al total de huesos craneales presentes en saurópodos basales y en su relación con los huesos craneanos preservados. Los huesos preservados y completitudes para cada taxón de interés se muestran en las Tablas 3.12-3.29, donde también se indica el número esperado para los saurópodos modelo.

Estos resultados indican que dentro de los saurópodos no eusaurópodos del Jurásico Temprano, *Tazoudasaurus* es uno de los más completos junto con, y a su vez el único con buen número de material craneano preservado (20%; Tabla 3.30). *Bagualia* representa uno de los eusaurópodos del Jurásico Temprano más completo a nivel global junto con *Barapasaurus*, aunque este último no posee material craneano preservado. Los valores de CET y CER de *Bagualia* son algo menores a *Spinophorosaurus* del Jurásico Medio, quien representa uno de los taxones más completos conocidos para ese período (Tabla 3.30). Tanto *Spinophorosaurus* como el turiasaurio del Cretácico *Turiasaurus*, poseen igual o mayor CET craneano que *Bagualia*, pero a diferencia de éste, el material preservado de esos taxones es muy fragmentario por lo que *Bagualia* sería el eusaurópodo del Jurásico Temprano cuya información craneana es la más completa. En este sentido *Bagualia* queda por detrás de *Mamenchisaurus* en cuanto a los valores de CET y CER, ya que éste es uno de los eusaurópodos del Jurásico Tardío más completos hasta ahora conocido. Los cálculos de CET y CER de *Bagualia* permiten no sólo considerarlo como uno de los eusaurópodos del Jurásico Temprano más completos a nivel global sino también para la formación Cañadón Asfalto, ya que los valores de completitud de *Volkheimeria* y *Patagosaurus* son mucho más bajos (Tabla 3.30).

CAPÍTULO 4:

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

4.1 Introducción

El método cladístico es el más utilizado en la actualidad en las clasificaciones de los organismos, y fue primeramente sostenido por el entomólogo Willi Henning, quien consideró que la sistemática debe tratarse de una ciencia, y que sus principios y fundamentos por lo tanto deben ser justificados y discutidos de una forma lógica y racional (Goloboff, 1998). La cladística agrupa a los taxones de manera jerárquica en diferentes conjuntos y subconjuntos en base a caracteres derivados o apomórficos compartidos (Kitching *et al.*, 1998). Estas clasificaciones proveen de un marco teórico para el conocimiento biológico y una base para los estudios comparativos en diferentes campos de la biología (Cracraft y Donoghue, 2004). El resultado final del análisis Cladístico son los árboles o cladogramas que muestran las diferentes hipótesis sobre las relaciones. Las apomorfías se observan en las diferentes topologías obtenidas en base a los caracteres u homologías primarias postuladas (Pinna, 1991) y el criterio de optimización de los mismos por parsimonia (Farris, 1983). La topología que mejor explique las relaciones será aquella o aquellas que menos pasos o cambios de estado de carácter impliquen, y por lo tanto requieran menos hipótesis “*ad hoc*” para explicar las relaciones (Farris, 1983).

En el área de la paleontología, los análisis filogenéticos actuales tendientes a resolver las relaciones filogenéticas dentro de Sauropoda tomaron como base para el muestreo de caracteres, aquellos utilizados por los estudios filogenéticos realizados por Wilson (2002) y Upchurch *et al.* (2004). Estos trabajos fueron los primeros en contar con un amplio muestreo de caracteres y taxones, sentando las bases generales sobre las relaciones filogenéticas de Sauropoda. Así, los trabajos posteriores, basándose en estas fuentes de información (y otras) fueron incorporando caracteres y taxones, con el fin de dilucidar ciertas zonas en la evolución de los saurópodos, es decir, los caracteres o taxones involucrados dependen de los objetivos de los estudios. Existen trabajos que se focalizan en las relaciones filogenéticas tanto dentro de no neosaurópodos, orientados principalmente a formas derivadas de sauropodomorpha (*e.g.*, Pol *et al.*, 2011; McPhee

et al., 2014; Otero *et al.*, 2015), como de grupos derivados dentro de Neosauropoda (*e.g.*, Harris, 2006; Zaher *et al.*, 2011; Carballido *et al.*, 2011; Tschopp *et al.*, 2015; Upchurch *et al.*, 2015). Así, en estos trabajos los eusaurópodos son incluidos como grupo derivado (en el caso de los primeros) o como externo (en el caso de los segundos), teniendo en ambos tipos de análisis un muestreo bajo de saurópodos no-neosaurópodos. Si bien en los últimos años esto ha ido cambiando, aun son pocos los trabajos que realmente se centren en el grupo parafilético de eusaurópodos no-neosaurópodos. Actualmente los trabajos más completos donde incluyen un número mayor de eusaurópodos y saurópodos basales en los análisis son pocos (*e.g.*, Carballido *et al.*, 2015; Royo Torres *et al.*, 2017; Mannion *et al.*, 2019). Estos trabajos brindan el soporte de conocimiento actual sobre las relaciones dentro de Eusauropoda incluyendo el reconocimiento de algunos clados basales, (*e.g.*, Turiasauria, Mamenchisauridae).

El objetivo de este capítulo es analizar las relaciones de los eusaurópodos basales y, dentro de ellos, la posición del taxón aquí descrito exhaustivamente, *Bagualia alba*. Esto se realizó a través de un análisis inclusivo que contiene un amplio muestreo tanto de taxones como de caracteres. Un análisis inclusivo permite no sólo analizar y reconocer las primeras etapas evolutivas de los eusaurópodos sino también reconocer aquellos caracteres (craneanos, axiales y apendiculares) que marcaron las primeras etapas evolutivas de los eusaurópodos, dentro de los cuales *Bagualia* constituye una fuerte importante de información. Para poder lograr esto resulta necesario incluir en el análisis taxones tanto primitivos (por fuera de Eusauropoda) como derivados (formas de Neosauropoda). De esta manera se puede evaluar correctamente las primeras etapas evolutivas de este importante grupo de dinosaurios cuadrúpedos, a la vez que se permite reconocer aquellos cambios anatómicos relevantes en un grupo que rápidamente adquirió un conjunto de características anatómicas que les permitió adquirir tamaños gigantescos para convertirse en los principales modeladores del ecosistema.

Además de *Bagualia alba*, también se incluyeron, entre otros (ver a continuación) los otros dos taxones provenientes de la misma Formación: *Volkheimeria chubutensis* y *Patagosaurus fariasi*. *Patagosaurus* ha sido descrito por Bonaparte (1986) e incluido en varios trabajos, siendo tradicionalmente recuperado en todos como un eusaurópodo (*e.g.*, Pol *et al.*, 2011; Carballido *et al.*, 2012; Otero *et al.*, 2015). Por su parte *Volkheimeria* no ha sido hasta el momento incluido en un análisis filogenético,

pero se lo ha considerado como un saurópodo más primitivo que *Patagosaurus* (Bonaparte, 1979, 1986), aunque sus afinidades son inciertas (Upchurch *et al.*, 2004).

Para llegar a los objetivos anteriores, se realizó un análisis Cladístico de parsimonia utilizando una matriz confeccionada a partir de matrices publicadas, ampliando no sólo el muestreo de caracteres sino también incorporando nuevos taxones de interés, completando un total de 53 sauropodomorfos no neosaurópodos. Muchos de los caracteres agregados han sido revisados al igual que sus codificaciones para ciertos taxones, por lo que se han realizado varias modificaciones de estados de caracteres en base a nuevas evidencias y observaciones de materiales. La mayoría de los taxones fueron codificados en base a la bibliografía y fotografías de los materiales cedidas por los directores de la tesis. Sólo los materiales de *Mussaurus patagonicus* (MPM-PV 1813/4), y *Patagosaurus fariasi* (MACN-CH 935, MACN-CH 936, MPEF-PV 1670) fueron observados personalmente.

4.2 Muestreo taxonómico y de caracteres

A lo largo del desarrollo de la tesis la matriz de partida (matriz de Carballido *et al.*, 2015) fue actualizándose con el agregado de taxones y caracteres, con la publicación de resultados preliminares en dos oportunidades (Becerra *et al.*, 2017; Pol *et al.*, 2020) y cuya versión final (la de la presente tesis) ha sido recientemente utilizada (Gomez *et al.*, 2021). A continuación, se resume el proceso de confección de la matriz durante el estudio de *Bagualia*. Para confeccionarla se utilizó el software Mesquite V2.74 (Maddison y Maddison, 2017).

El primer análisis filogenético publicado fue el realizado por Becerra *et al.* (2017), donde se evaluó la posición filogenética de un espécimen proveniente de la localidad de Queso Rallado, la cual representa los estratos inferiores de la formación Cañadón Asfalto. En este análisis *Bagualia* no fue incluido, pero si hubo un importante muestreo de taxones y caracteres. La matriz de partida para este primer análisis fue la utilizada por Carballido *et al.* (2015) donde se evaluó la posición filogenética de *Padillasaurus*. A la correspondiente matriz se incorporaron, además del espécimen en estudio (MPEF-PV 10860) los taxones *Volkheimeria chubutensis* Bonaparte 1979, *polyzelus* Hitchcock 1865, *Aardonyx celestae* Yates *et al.*, 2010, *Leoneosaurus taquetrensis* Pol *et al.*, 2011, *Sefapanosaurus zastronensis* Otero *et al.*, 2015, *Melanorosaurus* Houghton 1924,

Archaeodontosaurus descouensi Buffetaut, 2005, y *Pulanesaura eocollum* McPhee *et al.*, 2015. Además de ampliar el muestreo taxonómico, también se amplió el de caracteres con el agregado de 43 caracteres, de los cuales dos surgieron de las comparaciones realizadas en la mencionada contribución (ch. 377 y ch 378) y los restantes fueron tomados de las matrices utilizadas por Otero *et al.* (2015), Xing *et al.* (2014), y Remes *et al.* (2009). A su vez también se modificaron codificaciones de caracteres en algunos saurópodos. En total la matriz resultante cuenta de 82 taxones y 413 caracteres (ver material suplementario de Becerra *et al.*, 2017).

El siguiente análisis fue publicado por Pol *et al.* (2020), donde se evaluó la posición filogenética del material tipo de *Bagualia*. En esta oportunidad se utilizó como base la matriz de Becerra *et al.* (2017), la cual sufrió cambios tanto en el muestreo de caracteres como de taxones, y modificaciones en estados de caracteres y scoreos para ciertos taxones. Los taxones añadidos comprenden un total de 24, de los cuales 16 son sauropodomorfos no eusaurópodos, y 8 eusaurópodos. Además de *Bagualia*, se incorporó a *Riojasaurus incertus* Bonaparte y Pumares 1995, *Sarhsaurus aurifontanalis* Rowe *et al.*, 2010, *Yizhousaurus sunae* Zhang *et al.*, 2018, *Jingshanosaurus xinwaensis* Zhang y Yang 1995, *Xingxiulong chengi* Wang *et al.*, 2017, *Yunnanosaurus youngi* Lu *et al.*, 2007, *Massospondylus carinatus* Cooper 1981, *Leyesaurus marayensis* Apaldetti *et al.*, 2011, *Adeopapposaurus mognai* Martínez 2009, *Glacialisaurus hammeri* Smith y Pol 2007, *Coloradisaurus brevis* Bonaparte 1978, *Lufengosaurus huenei* Young 1941, *Seitaad ruessi* Sertich y Loewen 2010, *Ledumahadi mafube* McPhee *et al.*, 2018, *Ingentia prima* Apaldetti *et al.*, 2018, *Sanpasaurus yaoi* McPhee *et al.*, 2016, NHMUK PV R36834 (Nicholl *et al.*, 2018), *Tonganosaurus hei* Li *et al.*, 2010, *Nebulasaurus taito* Xing *et al.*, 2015, *Haestasaurus becklessi* (Upchurch *et al.*, 2015), *Spinophorosaurus nigerensis* Remes *et al.*, 2009, *Mierasaurus bobyoungi* Royo Torres *et al.*, 2017, *Moabosaurus utahensis* Britt *et al.*, 2017, y *Zby atlanticus* Mateus *et al.*, 2014. Por su parte los caracteres añadidos provienen de matrices focalizadas tanto en sauropodomorfos basales (*e.g.*, Wilson, 2002; Pol *et al.*, 2011; McPhee *et al.*, 2017, 2018; Apaldetti *et al.*, 2018) como eusaurópodos (*e.g.*, Wilson y Sereno, 1998; Allain y Aquesbi, 2008; Carballido *et al.*, 2017b). A su vez se añadió un carácter nuevo (ch. 475) y se modificaron tanto estados de caracteres como scoreos de ciertos taxones. De esta manera la matriz resultante consta de un total de 106 taxones y 499 caracteres (ver material suplementario de Pol *et al.*, 2020). En esta contribución de Pol *et al.* (2020) *Bagualia* se recupera como un eusaurópodo íntimamente relacionado a

Patagosaurus, *Spinophorosaurus* y *Nebulasaurus* con los que forma un grupo monofilético.

La última matriz de caracteres, de la cual se presentan los resultados en la presente tesis, es el resultado de la modificación de la matriz utilizada por Pol et al. (2020), y ha sido publicada por Gomez et al. (2021). Las modificaciones realizadas en la matriz presentada por Pol et al. (2020) consisten en cambios en los scoreos de caracteres en ciertas especies y la expansión del muestreo de caracteres, incorporando un total de 91 nuevos caracteres. La mayor parte de los caracteres añadidos provienen de matrices focalizadas tanto en saurópodos basales (e.g., Pol y Powell, 2007; Otero *et al.*, 2015) y eusaurópodos (e.g., Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Xing *et al.*, 2015; Mannion *et al.*, 2019). También se eliminaron 7 caracteres (ch. 441, 454, 456, 460, 464, 465, y 469) de la matriz de Pol et al. (2020). Otros 14 caracteres fueron agregados y son explicados en la lista de caracteres (ch. 569-582; ver abajo). Así la matriz resultante consta de 104 taxones (35 saurópodos no eusaurópodos, 18 eusaurópodos no neosaurópodos y 51 neosaurópodos). Es importante remarcar que si bien el presente análisis pretende evaluar las primeras etapas evolutivas en los eusaurópodos basales, en el mismo se dejan incluidos el total de las formas de Neosauropoda originalmente utilizadas por Carballido et al. (2015), excluyendo únicamente a *Malarguesaurus* y *Rayososaurus*. Estos dos taxones son altamente inestables (Carballido *et al.*, 2019) y bien anidados dentro de Neosauropoda, por lo que no representan formas de gran importancia para el presente estudio. La matriz resultante está compuesta de un total de 104 taxones y 583 caracteres (ver Lista de taxones y Lista de caracteres), de los cuales un 33.1% son craneanos (193 caracteres), 32.1% axiales (187 caracteres), y un 34.8% apendiculares (203 caracteres). Del total de caracteres de la matriz, *Bagualia* fue scoreado en 443 de ellos, lo que representa un 76%, de los cuales un 35% representa la región craneana (155 caracteres), un 36.1% la axial (160 caracteres), y el restante 28.9% la apendicular (128 caracteres). Del total de caracteres hay 32 que son multiestado, de los cuales 27 son analizados como ordenados.

4.2.1 Taxones utilizados en el análisis filogenético

A continuación, se presenta una lista de todos los taxones utilizados en el análisis, indicando en cada uno de ellos una breve descripción de sus peculiaridades, y

posiciones recuperadas en diferentes análisis a lo largo de Sauropodomorpha. También se indican los materiales tipo de éstos y sus referidos (si los hay), la procedencia geográfica y estratigráfica (edad), y el material consultado (bibliográfico, fotográfico, etc.) para las codificaciones de sus caracteres. La lista de taxones utilizados está ordenada jerárquicamente en los diferentes grupos taxonómicos que comprenden Sauropodomorpha, y según cómo fueron recuperados en el análisis filogenético obtenido en el presente trabajo.

Sauropodomorpha Marsh, 1878

Definición basada en el stem: El clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980 pero no a *Passerdomesticus* (Linnaeus 1758), *Triceratops horridus* Marsh 1889.

Plateosaurus engelhardti Meyer, 1837

De las 22 especies referidas a *Plateosaurus* (ver Galton, 2001) Galton y Upchurch (2004) sólo reconocen dos: *P. longiceps* *P. engelhardti*. Sin embargo, Moser (2003) considera a *P. longiceps* como sinónimo de *P. engelhardti* y Yates (2003) reconoce una nueva especie de *Plateosaurus*, *P. gracilis* (“*Sellosaurus gracilis*”), pero indicando que podría tratarse de un metataxón. Así, de estas especies de *Plateosaurus* sólo *P. engelhardti* no presenta dificultades, y por lo tanto es la especie de referencia utilizada en el análisis. Dentro del muestreo taxonómico *Plateosaurus* representa el sauropodomorfo más basal utilizado (e.g., Galton y Upchurch, 2004; Carballido y Pol, 2010; Pol *et al.*, 2011). Así, este taxón ha sido el elegido para el enraizamiento de las topologías obtenidas en el análisis.

Holotipo: Espécimen compuesto por dos vértebras dorsales, tres costillas dorsales, un sacro, dos vértebras caudales, parte distal del fémur izquierdo y tibia izquierda (UEN 550,552, 554-556, 559, 561-563).

Material referido: Numerosos especímenes han sido asignados a esta especie, para una completa lista de los mismos ver Galton (2000 y 2001).

Procedencia geográfica: Francia, Alemania y Suiza.

Edad: Formación Trossingen (Noriano Superior).

Material consultado: La codificación de caracteres de *Plateosaurus* se basa en materiales publicados (e.g. Galton, 1985, 2000, 2001; Prieto y Norell, 2011).

***Riojasaurus incertus* Bonaparte, 1967**

Este taxón está representado por especímenes casi completos que fueron hallados articulados y cuyos caracteres anatómicos son considerados primitivos en la evolución de Sauropodomorpha (Bonaparte y Pumares, 1995). Los análisis filogenéticos recuperan a este taxón como un sauropodomorfo basal (e.g. Apaldetti *et al.*, 2014; Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: PVL 3808, gran parte de un esqueleto postcráneo al que le faltan el cráneo, mandíbulas, 6 vértebras presacras, varias caudales, ambas escápulas, los isquiones y los huesos de las manos.

Material referido: ULR56, ejemplar articulado con cráneo y mandíbulas (Bonaparte y Pumares, 1995), más otros materiales (Bonaparte, 1972).

Procedencia geográfica: Provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: sección superior de la Formación Los Colorados.

Material consultado: La codificación se basa en información publicada (e.g., Bonaparte y Pumares, 1995; Bonaparte, 1999) y en fotos de los dos especímenes conocidos (PVL 3808; ULR56).

***Sarhsaurus aurifontanalis* Rowe, Sues, Reisz, 2010**

Sarhsaurus aurifontanalis es uno de los tres sauropodomorfos conocidos del Jurásico Temprano de América del Norte, junto con *Anchisaurus polyzelus* Hitchcock 1865 y *Seitaad reussi* Sertich y Loewen, 2010. Los análisis anatómicos comparativos y filogenéticos posicionan a *Sarhsaurus* dentro del grupo Massospondylidae (e.g., Marsh y Rowe, 2018; Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: TMM 43646-2, esqueleto parcialmente articulado incluyendo un neurocráneo, cuadrado, frontal, prefrontal y maxilar, vértebras presacras articuladas, cola parcialmente articulada y casi completa, cintura pectoral izquierda, húmeros, brazo y mano izquierda articuladas, sacro completo, fémures, tibia, fibula, tarsos y pie izquierdos.

Paratipo: TMM 43646-3, esqueleto postcráneo incompleto, incluyendo arcos neurales desarticulados, escápula y coracoides, íleon e isquion izquierdos, ambos pubis, fémur derecho, tibia y fibula izquierdas, y tarsos y pies derechos.

Material referido: MCZ 8893, cráneo y mandíbula casi completos, con fragmentos de vértebras cervicales y caudales, extremo distal de húmero y diáfisis de un fémur. Este

material corresponde a un individuo joven debido a la presencia de suturas abiertas entre el complejo exoccipital-opistótico y el basioccipital.

Procedencia geográfica: Arizona, Estados Unidos.

Edad: Formación Kayenta (Pliensbachiano).

Material consultado: La codificación de *Sarhsaurus* está basada en los trabajos descriptivos publicados (e.g. Rowe *et al.*, 2010; Marsh y Rowe, 2018).

***Yizhousaurus sunae* Zhang, You, Wang, Chatterjee, 2018**

Yizhousaurus es uno de los tantos dinosaurios provenientes de la Formación Lufeng (Jurásico Temprano) de China, que ayudan a comprender la radiación temprana de los dinosaurios sauropodomorfos. Este taxón es recuperado como un sauropodiforme más cercano a la base de Sauropoda respecto a los demás sauropodomorfos no saurópodos de la Formación Lufeng (Zhang *et al.*, 2018).

Holotipo: LFGT-ZLJ0033, esqueleto casi completo con cráneo y mandíbula, vértebras postaxiales, cinturas pectoral y pélvica, extremidades anteriores y ambos fémures.

Procedencia geográfica: Provincia de Yunnan, China.

Edad: sección superior del Miembro Zhangjiaao de la Formación Lufeng (Jurásico Temprano).

Material consultado: Los escoreos se basaron en el material publicado por Zhang *et al.* (2018).

***Jingshanosaurus xinwaensis* Zhang y Yang, 1995**

Jingshanosaurus es el más grande de los sauropodomorfos conocidos en la Formación Lufeng de China, y uno de los sauropodiformes basales más conocidos (Zhang *et al.*, 2020). Previamente este taxón fue nominado como miembro de Plateosauridae en base a la descripción general del material LFGT-ZLJ0113 (Zhang y Yang, 1995), y desde entonces su posición filogenética ha sido polémica. Análisis filogenéticos recuperaron a este género como más derivado que *Lufengosaurus*, *Yunnanosaurus*, y, y menos derivado que *Melanorosaurus* y formas más derivadas (e.g. Upchurch *et al.*, 2007), mientras que otros autores lo resolvieron como menos derivado que *Yunnanosaurus*, *Melanorosaurus* y otros sauropodomorfos derivados (Yates, 2007; Ezcurra, 2010; Apaldetti *et al.*, 2011; Otero y Pol, 2013). Recientemente algunos autores obtuvieron a *Jingshanosaurus* como más derivado que *Yunnanosaurus*, pero menos derivado que, *Melanorosaurus*, y formas más derivadas (Wang *et al.*, 2017;

McPhee y Choiniere, 2018), mientras que otros lo resuelven como menos derivado que *Lufengosaurus* y *Yunnanosaurus* (Chapelle y Choiniere, 2018). Un nuevo análisis filogenético a partir de la redescipción del cráneo holotipo de *Jingshanosaurus* lo posiciona como un sauropodiforme más derivado que *Lufengosaurus* y *Xingxiulong*, pero menos derivado que *Yunnanosaurus* y *Yizhousaurus*, todos taxones de la misma Formación (Zhang *et al.*, 2020).

Holotipo: LFGT-ZLJ0113, esqueleto con cráneo con mandíbulas, en articulación con el complejo atlas-axis y la tercera vértebra cervical, vértebras dorsales, sacras y caudales, y un esqueleto apendicular casi completo.

Material referido: CXM-LT9401, un cráneo con mandíbulas bien preservados.

Procedencia geográfica: Provincia de Yunnan, China.

Edad: Miembro Shawan de la Formación Lufeng (Jurásico Temprano).

Material consultado: los scoreos de caracteres para *Jingshanosaurus* se basaron en los materiales publicados (e.g. Zhang y Yang, 1995; Zhang *et al.*, 2020).

Xingxiulong chengi Wang, You, Wang, 2017

Este taxón está representado por tres esqueletos parcialmente preservados con elementos repetidos. Análisis filogenéticos resuelven a *Xingxiulong* como un miembro basal de Sauropodiformes (e.g. Wang *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2020), que junto con otros dos sauropodiformes basales de la Formación Lufeng, *Jingshanosaurus* y *Yunnanosaurus*, representan los linajes más basales de este clado, indicando un origen Asiático del mismo (Wang *et al.*, 2017).

Holotipo: LFGT-D0002, cráneo y mandíbulas incompletos. Esqueleto axial representado por el complejo atlas-axis, tres vértebras cervicales, 7 dorsales, todas las vértebras sacras, 35 caudales, y fragmentos de costillas y arcos hemales. También material apendicular: íleon izquierdo, pubis, porciones proximales y distales de isquion izquierdo, ambos fémures, fragmentos de tibia y fibulas, astrágalo y calcáneo izquierdos, algunos tarsales, y restos de pies, estando el derecho completo.

Paratipo: LFGT-D0001, esqueleto postcraneal articulado incluyendo axis, serie cervical (10 vértebras cervicales) y dorsal (14 vértebras dorsales) completas, 19 vértebras caudales, fragmentos de costillas cervicales y dorsales, y 9 arcos hemales. También escápula, íleon, porciones proximales de pubis e isquion, porción distal de fémur y tibia, y astrágalo izquierdo. LFGT-D0003, cráneo, mandíbulas y esqueleto postcraneal incompletos incluyendo: 8 vértebras cervicales, 14 dorsales, serie de vértebras sacras

casi completa, fragmentos de costillas y arcos hemales, ambas escápulas, húmeros incompletos, ulnas y radios, manos incompletas, ileon, pubis, fémur, tibia, fibula, astrágalo, tarsales y un pie incompleto.

Procedencia geográfica: Provincia de Yunnan, China.

Edad: Base del Miembro Shawan de la Formación Lufeng (Jurásico Temprano).

Material consultado: Los escoreos se basaron en el material publicado (e.g. Wang *et al.*, 2017).

***Yunnanosaurus* Young, 1942**

Young (1942) define el género *Yunnanosaurus* a partir de la especie *Y. huangi*. Desde ese entonces *Yunnanosaurus* ha sido objeto de discusión en cuanto a su posición sistemática por varios autores. Es así que ha sido considerado como sinónimo junior de *Lufengosaurus huenei* Young, 1941 (Rozhdestvensky, 1965), o sinónimo de *Massospondylus* (Cooper, 1981), mientras que otros autores lo consideran como otro taxón (Steel, 1970; Galton, 1990; Galton y Upchurch, 2004; Barret *et al.*, 2005, 2007). Hasta el momento existen dos especies de este género, *Y. huangi* Young, 1942 y *Y. youngi* Lu *et al.*, 2007. Últimos análisis posicionan a *Yunnanosaurus* como un sauropodomorfo basal (e.g. Upchurch *et al.*, 2007; Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: *Yunnanosaurus huangi*, Young, 1942. NGMJ 004546, un esqueleto casi completo con cráneo, atlas-axis, vértebras cervicales, dorsales con fragmentos de costillas, caudales con arcos hemales, escápula izquierda, placa esternal, ambos húmeros, ulna derecha, mano izquierda incompleta, ambos ileones, pubis e isquiones, fémures, tibias, fibulas, astrágalos y calcáneos y dos metatarsales.

Procedencia geográfica: Provincia de Yunnan, China.

Edad: Formación Lower Lufeng (Sinemuriano: Luo y Wu, 1994, 1995).

Material consultado: para los escoreos de caracteres craneanos se utilizaron las publicaciones del holotipo NGMJ 004546 de *Yunnanosaurus huangi* (e.g. Young, 1942; Barret *et al.*, 2007), mientras que para los caracteres axiales y apendiculares se observó el material publicado de *Yunnanosaurus youngi* (CXMVZA185, Lu *et al.*, 2007).

***Massospondylus carinatus* Owen, 1854**

Massospondylus carinatus es el sauropodomorfo basal más abundante en los estratos Jurásicos Tempranos del sur de África. La descripción original de *Massospondylus carinatus* se basó en una colección de huesos de al menos dos

individuos (Owen, 1854). Desafortunadamente la especie tipo de *Massospondylus carinatus* fue destruida durante un bombardeo durante la Segunda Guerra Mundial, pero se han conservado plastotipos de éste en las colecciones del Museo de Historia Natural de Londres (NHM R3033-3037) y el Museo Sudafricano Iziko (SAM-PK-K958-976), además de ilustraciones por Lydekker (1890) y Seeley (1895). Debido a la destrucción del material tipo, se ha mencionado la necesidad de definir un neotipo (Sues *et al.*, 2004), el cual se ha asignado tal clasificación al material BP/1/4934 que consiste en un esqueleto articulado bien preservado incluyendo cráneo casi completo (Yates y Barret, 2010). Este material posee características que según la literatura distinguen a *Massospondylus carinatus* de otros sauropodomorfos (e.g. Gow *et al.*, 1990; Sues *et al.*, 2004; Barret 2009) y son consistentes con las observadas en las ilustraciones del material tipo que había sido destruido, por lo que su asignación como neotipo puede ser válida. (Yates y Barret, 2010). Además existen al menos trece especies consideradas sinónimas subjetivas junior de *Massospondylus* (ver Cooper, 1981). Hasta la actualidad se han referido numerosos especímenes a *Massospondylus*, los cuales comprenden tanto restos de individuos adultos como embriones (e.g. Sues *et al.*, 2004; Reisz *et al.*, 2010). Los análisis filogenéticos ubican a *Massospondylus* como parte del clado Massospondylidae dentro de los sauropodomorfos basales (e.g. Apaldetti *et al.*, 2011; Otero *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017).

Neotipo: BP/1/4934, esqueleto articulado casi completo con cráneo.

Material referido: numerosos especímenes cuyos restos tanto craneales, axiales y apendiculares provienen de ejemplares con diferentes estados ontogenéticos desde embriones a adultos (e.g. BP/1/5347A; BP/1/5347B; BP/1/4934; BP/1/5241; BP/1/4376).

Procedencia geográfica: Sudáfrica, Zimbabue y Lesoto.

Edad: Formaciones Lower Elliot, Upper Elliot, y Clarens (Jurásico inferior).

Material consultado: La codificación de caracteres de *Massospondylus* provino de materiales publicados (e.g. Cooper, 1981; Attridge *et al.*, 1985; Gow *et al.*, 1990; Sues *et al.*, 2004).

Leyesaurus marayensis Apaldetti, Martínez, Alcober, Pol, 2011

Leyesaurus es un género definido por una única especie, la cual está representada por un esqueleto parcialmente preservado con cráneo, restos axiales y apendiculares. Este taxón proveniente del noroeste argentino es un sauropodomorfo

basal, taxón hermano de *Adeopapposaurus* dentro de Massospondylidae (e.g. Otero *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2017), lo que sugiere que la diversidad de este grupo en el hemisferio sur era mayor que en otras regiones de Pangea (Apaldetti *et al.*, 2011).

Holotipo: PVSJ 706, esqueleto parcialmente preservado, incluyendo cráneo con mandíbulas, complejo atlas-axis articulado con las primeras siete vértebras cervicales, una vértebra caudal anterior y media, parte proximal de escápula, coracoide y húmero, parte de pubis, porciones proximales de ambos isquiones, algunos tarsales, metatarsales y falanges del pie.

Procedencia geográfica: Provincia de San Juan, Argentina.

Edad: Sección superior de la Formación Quebrada del Barro (Jurásico Temprano).

Material consultado: La codificación de caracteres de *Leyesaurus* se han basado en la información publicada por Apaldetti *et al.* (2011).

***Adeopapposaurus mognai* Martínez, 2009**

Adeopapposaurus mognai proviene del noroeste argentino y está representado por cuatro ejemplares. Dentro de una de las características diagnósticas llamativas de este género es la presencia de una placa de hueso muy vascularizada en el premaxilar y dentario, lo que indicaría que este taxón tenía un pico córneo (Martínez, 2009). Los análisis osteológicos comparativos y filogenéticos posicionan a *Adeopapposaurus* como un taxón hermano de *Massospondylus* dentro del grupo Massospondylidae (e.g. Martínez, 2009; Otero *et al.*, 2015; Apaldetti *et al.*, 2011).

Holotipo: PVSJ610, esqueleto parcialmente preservado incluyendo un cráneo completo con mandíbulas en oclusión, serie cervical, dorsal y sacra completas, 9 vértebras caudales con sus arcos hemales en posición, cintura pectoral, extremidades anteriores, y cintura pélvica y extremidades posteriores incompletas.

Material referido: PVSJ568, esqueleto incompleto con cráneo parcialmente articulado, complejo atlas-axis, 4 vértebras caudales articuladas, fragmentos de vértebras dorsales, porción distal de fémur, tibia, fibula, astrágalo, calcáneo, tarsales distales y pie derecho articulado. PVSJ569, esqueleto incompleto más pequeño que el holotipo, consistiendo en la segunda y tercera vértebra sacra, 6 costillas sacras, primeras 46 vértebras caudales articuladas, pelvis incompleta, y extremidades posteriores sin la tibia y falanges derechas. PVSJ 570, ambos húmeros y un centro de la segunda vértebra sacra.

Procedencia geográfica: Provincia de San Juan, Argentina.

Edad: Formación Cañón del Colorado (Jurásico Temprano).

Material consultado: los materiales analizados para la codificación de caracteres de *Adeopapposaurus mognai* provienen de los publicados por Martínez (2009).

Glacialisaurus hammeri Smith y Pol, 2007

Taxón definido a partir de restos incompletos de una extremidad posterior hallada en la Formación Hanson en la Antártida. Análisis filogenéticos resuelven a *Glacialisaurus* como un sauropodomorfo perteneciente al grupo Massospondylidae (e.g. Smith y Pol, 2007; Otero *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017). Este taxón sugiere que el continente antártico fue parte de la distribución geográfica de los sauropodomorfos durante el Jurásico Temprano (Smith y Pol, 2007).

Holotipo: FMNH PR1823, astrágalo derecho incompleto, tarsales distales medial y lateral, y metatarsales derechos articulados entre sí.

Material referido: FMNH PR1822, porción distal de fémur izquierdo.

Procedencia geográfica: Mt. Kirkpatrick, región Bearmore Glacier, Montañas Transantárticas centrales, Antártida.

Edad: Parte baja de la Formación Hanson (Jurásico Temprano, Elliot, 1996).

Material consultado: La codificación se basa en la información publicada (i.e. Smith y Pol, 2007).

Coloradisaurus brevis Bonaparte, 1978

Coloradisaurus fue uno de los primeros sauropodomorfos basales nominados para la Formación Los Colorados, cuya publicación original consistió en una breve descripción principalmente enfocada en el cráneo, en la cual se lo consideró taxón cercano a *Plateosaurus* y *Lufengosaurus* (Bonaparte, 1978). Nuevos análisis filogenéticos ubican a *Coloradisaurus* dentro de *Massospondylidae* íntimamente relacionado a *Lufengosaurus* y *Glacialisaurus* (e.g. Yates *et al.*, 2010; Apaldetti *et al.*, 2013; Otero *et al.*, 2015). Debido a que *Coloradisaurus* posee ciertos caracteres convergentemente adquiridos que son típicos de plateosauridos, se generan ciertos conflictos en la distribución de caracteres (homoplasias) a lo largo de los sauropodomorfos basales (Apaldetti *et al.*, 2014).

Holotipo: PVL 3967, cráneo y mandíbula en articulación con atlas-axis y la tercera cervical, tres vértebras cervicales (posibles 4-6), dos vértebras dorsales, tres vértebras caudales aisladas, fragmentos de escápula, coracoides, húmero, ulna, y radio, metacarpo

incompleto, falanges no terminales y ungueales de la mano, astrágalo y calcáneo derechos, tarsales distales y ungueales del pie.

Material referido: PVL 5904, esqueleto parcialmente articulado incluyendo una vértebra cervical, una serie de vértebras dorsales casi completa, cuatro vértebras caudales, escápula y coracoides izquierdo completos, coracoide y húmero derechos, metacarpal III, íleon izquierdo incompleto, pubis articulados, isquion derecho, ambos fémures y tibias, porción de fibula, astrágalo izquierdo, distal tarsal izquierdo, y pie izquierdo completo.

Procedencia geográfica: provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Formación Los Colorados (Noriano-Rhaetiano, Bonaparte, 1972).

Material consultado: el análisis de los materiales de *Coloradisaurus* se basó en la información publicada (e.g. Bonaparte, 1978; Apaldetti *et al.*, 2013-2014).

***Lufengosaurus huenei* Young, 1941**

Young describió dos géneros y cinco especies nuevas de prosaurópodos en el área de Lufeng: *Lufengosaurus huenei* Young, 1941a, *Gyposaurus sinensis* Young, 1941b, *Yunnanosaurus huangi* Young, 1942, *Lufengosaurus magnus* Young, 1947b, y *Yunnanosaurus robustus* Young, 1951. *L. magnus* y *Gyposaurus sinensis* se consideran sinónimos subjetivos junior de *L. huenei*, y *Y. robustus* se convirtió en sinónimo subjetivo junior de *Y. huangi* (Barret *et al.*, 2005). Análisis filogenéticos han recuperado a *Lufengosaurus* en un clado con *Plateosaurus* y otros prosaurópodos similares como *Efraasia* y *Coloradisaurus* (e.g. Sereno, 1999; Galton y Upchurch, 2004), mientras que otros lo colocan cerca de *Massospondylus* y *Yunnanosaurus* (Yates, 2003a, 2004). Recientes análisis lo recuperan dentro de *Massospondylidae* (e.g. Apaldetti *et al.*, 2011; Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: IVPP V15, un esqueleto completo con cráneo.

Procedencia geográfica: provincia de Yunnan, China.

Edad: Formación Lower Lufeng (Hettangiano, Luo y Wu, 1994-1995).

Material consultado: la codificación de los caracteres anatómicos de *Lufengosaurus* se realizó en base a fotografías del holotipo e información publicada por Barret *et al.* (2005).

Seitaad ruessi Sertich y Loewen, 2010

Proveniente de Estados Unidos, *Seitaad* es el sauropodomorfo basal más completo hasta ahora recuperado del oeste de América del Norte (Sertich y Loewen, 2010). Los análisis filogenéticos lo recuperan como un sauropodomorfo basal más derivado que Massospondylidae, pero primitivo a Anchisauria (e.g. Apaldetti *et al.*, 2011; Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: UMNH VP 18040, esqueleto postcraneal incompleto y articulado, incluyendo porciones de 11 vértebras dorsales, 16 costillas dorsales, cinturas pectorales, extremidades anteriores casi completas, cintura pélvica parcialmente preservada, extremidad posterior izquierda incompleta, y costillas gastrales.

Procedencia geográfica: Utah, Estados Unidos.

Edad: Navajo Sandstone, parte más alta del Grupo Glen Canyon (Jurásico bajo: Pleinsbachiano, Irmis, 2005).

Material consultado: La información utilizada proviene de la publicación del material realizada por Sertich y Loewen (2010).

Chinshakiangosaurus chunghoensis Ye *vide* Dong, 1992

En el año 1975, Ye asignó a los restos de saurópodo hallados en La Formación Fengjiahe en China como *Chinshakiangosaurus chunghoensis*. Los últimos análisis filogenéticos recuperan a este taxón como un saurópodo muy basal, lo que indicaría que los saurópodos basales poseían una mejilla carnosa, rasgo ausente en los eusaurópodos, lo cual plantea interesantes cuestiones funcionales y paleoecológicas (Upchurch *et al.*, 2007).

Holotipo: IVPP V14474, esqueleto incompleto, contando con un dentario izquierdo, al menos una vértebra cervical, una vértebra dorsal, varios elementos caudales, ambas escápulas, una cintura pélvica incompleta, y las extremidades posteriores.

Procedencia geográfica: provincia de Yunnan, China.

Edad: sección inferior de la Formación Fengjiahe (Jurásico Temprano).

Material consultado: los materiales utilizados en las comparaciones y análisis filogenético provienen de fotos e información publicada (e.g., Upchurch *et al.*, 2007).

Mussaurus patagonicus Bonaparte y Vince 1979

Este taxón está representado por especímenes de diferentes estadios ontogenéticos, que van desde recién nacidos (25-30 cm; Bonaparte y Vince, 1979) hasta

individuos adultos (Casamiquela, 1980), pasando por estadios juveniles (Pol y Powell, 2007b). Últimos análisis filogenéticos recuperan a *Mussaurus* como un miembro basal de Anchisauria (e.g. Otero y Pol, 2013; Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: PVL 4068, esqueleto articulado de un espécimen recién nacido.

Material referido: Ocho esqueletos de individuos recién nacidos (PVL 4208, PVL 4209, PVL 4210, PVL 4211, PVL 4212, PVL 4213, PVL 5865), 7 especímenes juveniles (MPMPV 1813).

Procedencia geográfica: provincia de Santa Cruz, Argentina.

Edad: Formación Laguna Colorada (Norian).

Material consultado: La codificación se basa principalmente en los datos publicados (e.g. Pol y Powell, 2007; Carballido y Pol 2010; Otero y Pol, 2013).

Aardonyx celestae Yates, Bonnan, Neveling, Chinsamy, Blackbeard, 2009

Conocido por partes de un maxilar y restos de dos ejemplares juveniles desarticulados, proviene de la Formación Elliot de Sudáfrica. Las extremidades de *Aardonyx* indican que retenía una postura bípeda como su clado hermano de sauropodomorfos, aunque también adoptaba una marcha cuadrúpeda (Yates *et al.*, 2010). Los análisis filogenéticos lo ubican como un sauropodomorfo anchisaurio cercano a Sauropoda (e.g. Yates *et al.*, 2010; McPhee *et al.*, 2014; Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: BP/1/6254, mitad anterior de un maxilar izquierdo. BP/1/6505, porción posterior de un maxilar izquierdo que podría ser parte del primer espécimen.

Material referido: gran número de huesos desarticulados incluyendo elementos craneanos, mandibulares, axiales y apendiculares de al menos dos individuos inmaduros.

Procedencia geográfica: Sudáfrica.

Edad: parte alta de la Formación Elliot (Jurásico Temprano).

Material consultado: datos publicados por Yates *et al.* (2009).

Sefapanosaurus zastronensis Otero, Krupandan, Pol, Chinsamy, Choiniere, 2015

Sauropodomorfo basal de tamaño medio, proveniente de la Formación Elliot de Sudáfrica y representado por al menos cuatro ejemplares. La inclusión de *Sefapanosaurus* en los análisis filogenéticos lo recuperan dentro del grupo de los

sauropodomorfos más cercanamente relacionado a los saurópodos que a *Massospondylus*, lo que aumenta el conocimiento sobre la diversidad de las llamadas “formas transicionales” hacia Sauropoda (Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: BP/1/386, pie izquierdo incompleto, incluyendo astrágalo, calcáneo, un posible tarsal IV, partes proximales de los metatarsales III y IV, y un metatarsal V casi completo.

Material referido: BP/1/7409-7455, esqueletos parciales de al menos cuatro individuos comprendiendo: BP/1/7409, una vértebra cervical; BP/1/7410, 7411, 7412, centro cervical; BP/1/7413, un centro cervical (?); BP/1/7414, vértebra dorsal media; BP/1/7415-7417, tres vértebras dorsales incompletas; BP/1/7418, un proceso transversal dorsal; BP/1/7419, un centro vertebral dorsal; BP/1/7421, un centro vertebral dorsal posterior; BP/1/7423, vértebra dorsal posterior incompleta; BP/1/7431, arco neural dorsal aislado; BP/1/7420, centro dorsosacral; BP/1/7422, una posible vértebra caudal; BP/1/7424-29, seis vértebras caudales; BP/1/7430, un arco hemal; BP/1/7432, coracoide izquierdo; BP/1/7433, escápula derecha; BP/1/7434, porción proximal de húmero derecho; BP/1/7435, radio derecho; BP/1/7436, radio izquierdo (?); BP/1/7437, ulna izquierda; BP/1/7438, mano izquierda incompleta; BP/1/7439, parte proximal de pubis (?); BP/1/7440-7443, porción proximal de cuatro fémures; BP/1/7444, porción distal de fémur; BP/1/7445, proximal de tibia derecha; BP/1/7446, distal de fibula derecha; BP/1/7447, fibula izquierda; BP/1/7448, porción proximal de metatarsal II derecho; BP/1/7449, porción distal de metatarsal III; y BP/1/7450, extremo proximal de isquion.

Procedencia geográfica: Sudáfrica.

Edad: Triásico alto-Jurásico bajo de la Formación Elliot.

Material consultado: La información utilizada para la codificación de caracteres de *Sefapanosaurus* proviene de la publicada por Otero *et al.* (2015).

Melanorosaurus readi Haughton, 1924

Melanorosaurus es el especificador externo en el cual se basa la definición tipo stem de Sauropoda (Yates, 2007a,b; Pol *et al.*, 2011). Sin embargo también es el taxón más problemático de la Formación Elliot de Sudáfrica debido a la serie de conflictos de caracteres entre los materiales postcraneos de los dos conjuntos principales de materiales referidos a éste (NMQR 1551, Heerden y Galton, 1997 y NMQR 3314, Yates 2007b; Bonnan y Yates, 2007; McPhee *et al.*, 2017).

Sintipo: SAM-PK 3449 y 3450, consisten en materiales axiales y apendiculares desarticulados.

Material referido: NMQR 1551, restos postcraneales. NM QR 3314, restos craneales como postcraneales.

Procedencia geográfica: Sudáfrica.

Edad: parte baja de la Formación Elliot (Noriano).

Material consultado: la codificación de los caracteres anatómicos de *Melanorosaurus* proviene de la información publicada del mismo (e.g., Heerden y Galton, 1997; Bonnan y Yates, 2007; Yates ,2007).

Sauropoda Yates, 2007

Definición basada en el stem: El clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus* pero no a *Melanorosaurus*.

Leonerasaurus taquetrensis Pol, Garrido, Cerda, 2011

Leonerasaurus es conocido por el esqueleto de un animal de tamaño pequeño y no completamente maduro, que consiste en material mandibular, dientes aislados, y elementos axiales como apendiculares (Pol *et al.*, 2011). Análisis filogenéticos obtienen a *Leonerasaurus* como un anchisaurio hermano de Sauropoda (e.g. Pol *et al.*, 2011; Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: MPEF-PV 1663, región anterior de dentario y dientes aislados, serie cervical articulada y vértebras dorsales anteriores, vértebras dorsales posteriores parcialmente preservadas, sacro articulado, escápula y húmero derechos, ambos ileones, isquion derecho, fémur incompleto, metatarsales I y II articulados, y una ungueal del pie aislada.

Procedencia geográfica: Provincia de Chubut, Argentina.

Edad: parte superior de la Formación Las Leoneras (Pliensbachiano; Figari y Courtade, 1993).

Material consultado: la codificación de caracteres se realizó en base a la información publicada (en Pol *et al.*, 2011).

***Lessemsaurus sauropoides* Bonaparte, 1999**

La importancia de *Lessemsaurus* para comprender mejor el origen de los eusaurópodos fue notada por Bonaparte (1999), quien reconoció la presencia de caracteres derivados y plesiomórficos en el esqueleto axial de este saurópodo. Pol y Powell (2007a) describieron nuevos materiales en los que se reconocen también caracteres compartidos con los Eusauropoda. En los análisis filogenéticos *Lessemsaurus* es recuperado como la forma basal de Sauropoda, estrechamente vinculado con *Antetonitrus* (e.g., Carballido y Pol, 2010; Pol *et al.*, 2011).

Holotipo: PVL 4822-1, ocho arcos neurales presacros.

Material referido: materiales originalmente catalogados como PVL 4822 (Bonaparte, 1999) que ahora son identificados como PVL 4822/8-4822/9 y 48/11-4822/79. Estos elementos incluyen vértebras dorsales y sacras, escápulo-coracoides, húmero, ulna y radio, metacarpianos y falanges.

Procedencia geográfica: provincia de La Rioja, Argentina.

Edad: Formación Los Colorados (Noriano-Rhaetiano).

Material consultado: la codificación de *Lessemsaurus* está basada en los trabajos descriptivos publicados (Bonaparte, 1999; Pol y Powell, 2007a).

***Antetonitrus ingenipes* Yates y Kitching, 2003**

Este taxón, del Triásico Tardío de África, muestra una serie de caracteres morfológicos que comienzan a definir la arquitectura general de los saurópodos, como lo son el cuadrupedalismo graviportal (con miembros anteriores elongados, de largo similar a los posteriores; Yates y Kitching, 2003). Análisis filogenéticos resuelven a *Antetonitrus* como un taxón más derivado que *Melanorosaurus* y *Blikanasaurus*, y taxón hermano de *Lessemsaurus* en la base de Sauropoda (e.g. Apaldetti *et al.*, 2011; McPhee *et al.*, 2014).

Holotipo: BP/1/4952, centro cervical, cuatro vértebras dorsales, vértebras sacras y caudales, costillas, arcos hemales, ambas escápulas, húmero derecho, ambas ulnas, radio izquierdo, metacarpianos I y II, y falanegas.

Material referido: restos de un segundo espécimen, algo más pequeño que el holotipo (BP/1/4952b) del que se preserva una escápula derecha, húmero derecho, ulna derecha y fíbula izquierda.

Procedencia geográfica: Sudáfrica, África.

Edad: Formación Lower Elliot (Noriano).

Material consultado: la codificación se basa en la información publicada (e.g. Yates y Kitching, 2003; Carballido y Pol, 2010; McPhee *et al.*, 2014).

Ledumahadi mafube McPhee, Benson, Botha-Brink, Bordy, Choiniere, 2018

Sauropodomorfo del Jurásico Temprano de África caracterizado por poseer un tamaño corporal del tipo saurópodo. Esto y las características en las extremidades de *Ledumahadi* indican que los tamaños gigantescos eran posibles en los primeros sauropodomorfos, y que la postura cuadrúpeda apareció antes de lo que se creía, habiendo reversiones a la bipedalidad cerca de Sauropoda. La posibilidad de *Ledumahadi* y otros sauropodomorfos de adoptar una postura cuadrúpeda y flexionar las extremidades sin adoptar una postura columnar permitió que se alcanzaran tamaños corporales mayores. Los análisis filogenéticos posicionan a *Ledumahadi* como taxón hermano de *Antetonitrus* (McPhee *et al.*, 2018).

Holotipo: BP/1/7120, conjunto desarticulado de huesos comprendiendo un arco neural cervical incompleto, varias vértebras dorsales, vértebras sacras primordiales incompletas, vértebras caudales anteriores y medias, un arco hemal anterior, ulna derecha, metacarpal I, metacarpal izquierdo (posible III o IV), tercio distal de fémur, y una ungueal de pie.

Procedencia geográfica: Sudáfrica, África.

Edad: parte alta de la Formación Elliot (Hettangiano-Sinemuriano).

Material consultado: la codificación de *Ledumahadi* se realizó en base a los materiales publicados por McPhee *et al.* (2018).

Ingentia prima Apaldetti, Martínez, Cerda, Pol, Alcober, 2018

Sauropodomorfo del Triásico Tardío de Argentina de gran tamaño que muestra que la aparición del gigantismo se dio 30 millones de años antes de la aparición de los primeros eusaurópodos. Los resultados filogenéticos ubican a *Ingentia* dentro del clado Lessemsauridae junto con *Lessemsaurus* y *Antetonitrus* (Apaldetti *et al.*, 2018).

Holotipo: PVSJ 1086, seis vértebras cervicales posteriores articuladas (C5-C10), región glenoidea de la escápula derecha, y extremidad anterior derecha sin ninguna falange.

Material referido: CRILAR-PV 303, ambas escápulas sin sus extremos distales. CRILAR-PV 302, ileon izquierdo y ambos isquiones articulados. PVL 6580, tercio distal de fémur derecho.

Procedencia geográfica: Provincia de San Juan, Argentina.

Edad: Formación Quebrada del Barro (Noriano-Rhaetiano).

Material consultado: la información utilizada para escorear los caracteres anatómicos de *Ingentia* provino de los materiales descritos por Apaldetti et al. (2018).

Amygdalodon patagonicus (Cabrera, 1947)

Amygdalodon ha sido descrito por Cabrera (1947) y posteriormente por Casamiquela (1963). Luego Rauhut (2003a) realizó una completa revisión del total de los materiales colectados sugiriendo a este taxón como un eusaurópodo basal. Sin embargo, luego Carballido y Pol (2010) describieron en detalle los dientes de este taxón y mediante un análisis filogenético lo recuperaron como un saurópodo no-eusaurópodo.

Lectotipo: MLP 46-VIII-21-1/2, una vértebra dorsal posterior.

Material referido: MLP 46-VIII-21-1/1 y MLP 46-VIII-21-1/3 a 11, restos vertebrales y costillas; MLP 46-VIII-21-1/12, MLP 46-VIII-21-1/13, MLP 46-VIII-21-1/15, MLP 46-VIII-

21-1/12 17 y MLP 46-VIII-21-1/12 18, dientes aislados; MLP 46-VIII-21-1/12 14 y MLP

46-VIII-21-1/12 16, raíces; MLP 46-VIII-21-1/19, pubis derecho; MLP 36-XI-10-3/1, vértebra dorsal posterior con su costilla aún articulada a ella.

Procedencia geográfica: provincia de Chubut, Argentina.

Edad: Formación Cerro Carnerero (Toarciano-Aaleniano).

Material consultado: La codificación se basa en la información Carballido y Pol (2010), los dientes asignados y fotos del resto de los materiales asignados y del holotipo.

Gongxianosaurus shibeiensis He, Wang, Liu, Zhou, Liu, Cai, Dai, 1998

Este taxón ha sido, hasta el momento, descrito brevemente, sin embargo el mismo es de particular interés para comprender mejor la temprana evolución de los eusaurópodos, ya que es siempre recuperado como una forma cercana al origen de este grupo (e.g., Allain y Aquesbi, 2008; Carballido y Pol, 2010).

Holotipo: IVPP V14474, compuesto por un dentario casi completo, una vértebra cervical, una dorsal, vértebras caudales, escápulas, cintura pélvica, y miembros posteriores.

Procedencia geográfica: China.

Edad: Formación Ziliujing (Jurásico Inferior).

Material consultado: la codificación de caracteres se realizó en base a información publicada (e.g. He *et al.*, 1998; Allain y Aquesbi, 2008)

Pulanesaura eocullum McPhee, Bonnan, Yates, Neveling, Choiniere, 2015

Sauropodomorfo de tamaño medio que posee la mayor cantidad de caracteres apomórficos dentro de los especímenes colectados para el Jurásico Temprano en la parte alta de la Formación Elliot de Sudáfrica. No sólo contribuye a entender la génesis y radiación de Sauropoda sino también los cambios en el aparato locomotor y alimentario y su rol en la partición de nichos en el Jurásico Temprano. El análisis filogenéticos lo recupera como un taxón hermano de+ saurópodos más derivados (McPhee *et al.*, 2015). Holotipo: BP/1/6882, arco neural de una vértebra dorsal anterior sin el extremo distal de la espina neural.

Material referido: restos de al menos dos individuos subadultos a adultos que consiste en: dos dientes, vértebra cervical media, cinco arcos neurales dorsales, una costilla dorsal derecha, tres vértebras caudales, clavícula izquierda, porción distal de húmero derecho, ulna izquierda, metacarpal IV derecho (?), tres isquiones, tibia izquierda y derecha, y dos ungueales de pie.

Procedencia geográfica: Sudáfrica.

Edad: parte alta de la Formación Elliot (Jurásico Temprano).

Material consultado: los caracteres anatómicos de *Pulanesaura* fueron obtenidos de la publicación de los mismos por McPhee et al. (2015).

Isanosaurus attavipachi Buffetaut, Suteethorn, Cuny, Tong, Loeuff, Khansubba, Jongautchariyakul, 2000

Isanosaurus representa uno de los registros más antiguos de Sauropoda (Buffetaut *et al.*, 2000). *Isanosaurus* es por lo general recuperado como una forma de saurópodo no-eusaurópodo, (e.g. Allain y Aquesbi, 2008; Carballido y Pol., 2010; Otero *et al.*, 2015).

Holotipo: CH 4, compuesto por un esqueleto asociado del que se conoce una vértebra cervical, una dorsal, y un arco neural también dorsal, seis vértebras caudales, dos arcos hemales, costillas, una placa esternal, un escápula derecha y un fémur izquierdo.

Procedencia geográfica: Tailandia.

Edad: Formación Nam Phong (Noriano-Rhaetiano).

Material consultado: La codificación se basa en la información publicada en Buffetaut *et al.* (2000) y Allain y Aquesbi (2008).

Sanpasaurus yaoi Young, 1944

En 1944 Young describe un conjunto de materiales colectados de varias excavaciones en la Formación Ziliujing de China, llamando a este material *Sanpasaurus yaoi* y originalmente interpretándolo como los restos de un ornitisquio ornitópodo. Sin embargo, otros investigadores sugirieron que al menos alguno de los restos estaban compuestos por posibles juveniles de saurópodos (Rozhdestvensky, 1967; Dong *et al.*, 1983; Dong, 1992). Por esto *Sanpasaurus* ha sido ignorado en la literatura y fue denominado como un *nomen dubium* por Upchurch *et al.* (2004). Recientemente McPhee *et al.* (2016) ha descrito en detalle los restos de este saurópodo.

Holotipo: IVPP VI56A, serie de vértebras dorsales medias-posteriores desarticuladas, consistiendo en tres centros completos con arcos neurales parcialmente preservados.

Material referido: IVPP VI56B, dos centros de vértebras dorsales sin arcos neurales, dos centros vertebrales sacros de un individuo pequeño, una vértebra caudal anterior-media casi completa, varios centros caudales posteriores, numerosos fragmentos de costillas, un arco hemal proximal, restos de escápulas de al menos tres elementos, mitad distal de húmero izquierdo, ulna y radio izquierdos, porción proximal de un metacarpal, cabeza de fémur de individuo pequeño, una porción distal de una pequeña tibia (?), proximal de fíbula, y una ungueal de pie.

Procedencia geográfica: provincia de Sichuan, China.

Edad: Miembro Maanshan de la Formación Ziliujing (Jurásico Temprano; Dong *et al.*, 1983).

Material consultado: los escoreos para *Sanpasaurus* se obtuvieron de la información publicada por McPhee *et al.* (2016).

Vulcanodon karibaensis Raath, 1972

Este saurópodo proviene del Jurásico Inferior de Zimbabue, África, y fue descrito por Raath (1972) como un prosaurópodo melanorosáurido. Luego, otros autores concluirían que en realidad se trata de un saurópodo primitivo (Cooper, 1980a; Cooper, 1984). Análisis filogenéticos actuales lo continúan recuperando como un saurópodo basal no eusaurópodo (e.g. Pol *et al.*, 2011).

Holotipo: QG24, 7 dientes, porciones de tres vértebras sacras, 12 vértebras caudales anteriores, radio y ulna derechos, algunos metacarpales y falanges de la mano, porción de íleon derecho, ambos pubis e isquiones, porciones de ambos fémures, tibia y fíbula izquierdas, tarsos, pie izquierdo casi completo, y algunos fragmentos indeterminados.

Procedencia geográfica: Zimbabue, África.

Edad: Jurásico Temprano (Sinemuriano).

Material consultado: las codificaciones de caracteres para se tomaron a partir de la información publicada (e.g. Raath, 1972; Cooper, 1984).

Tazoudasaurus naimi Allain, Aquesbi, Dejax, Meyer, Monbaron, Montenat, Richir, Rochdy, Russell, Taquet, 2004

Este taxón ha sido recuperado dentro de un mismo grupo junto con en un clado nominado por Allain *et al.* (2004) como Vulcanodontidae. Este clado es considerado como el grupo hermano de Eusauropoda (Allain y Aquesbi, 2008; Allain, *et al.*, 2004). Si bien este grupo no es recuperado en todas las filogenias (e.g. Carballido y Pol, 2010), *Tazoudasaurus* y son sin dudas dos taxones cercanos a la base de Eusauropoda. El esqueleto de *Tazoudasaurus* está virtualmente completo excepto por el cráneo, por lo tanto estos materiales resultan extremadamente importantes para comprender la temprana evolución de los saurópodos y los principales cambios morfológicos que condujeron a la evolución de Eusauropoda.

Holotipo: GPSGM T01, restos de un solo espécimen compuesto por mandíbula izquierda, postorbital izquierdo, cuadrado derecho, un diente, tres vértebras dorsales articuladas, arco hemal posterior, pubis derecho, astrágalo derecho, falange ungueal II, y metatarsiano II.

Material referido: restos de varios individuos, la mayoría articulados (Allain and Aquesbi, 2008).

Procedencia geográfica: Marruecos, África.

Edad: Formación Azila (Toarciano).

Material consultado: los datos utilizados en la matriz filogenética se basan en los materiales publicados (e.g. Allain *et al.*, 2004; Allain y Aquesbi, 2008; Peyer y Allain, 2010).

Archaeodontosaurus descouensi Buffetaut, 2005

Representado por un dentario con varios dientes en posición, *Archaeodontosaurus* proviene del Jurásico Medio del noroeste de Madagascar. La combinación de caracteres dentarios indican que es un saurópodo primitivo (Buffetaut, 2005).

Holotipo: MHNDPal 2003-396, dentario derecho incompleto con varios dientes en posición.

Procedencia geográfica: Madagascar, África.

Edad: Formación Isalo IIIb (Jurásico Medio: Bathoniano).

Material consultado: la información de *Archaeodontosaurus* provino de la publicación de Buffetaut (2005).

***Volkheimeria chubutensis* Bonaparte, 1979**

Perteneciente a las secciones superiores de la Formación Cañadón Asfalto, este saurópodo ha sido hallado en la localidad Cerro Cóndor Sur en la Provincia de Chubut, Argentina. De esta localidad también surgieron los restos del saurópodo *Patagosaurus* y el terópodo *Piatnitzkysaurus* (Bonaparte, 1979). Desde su descripción ha sido considerado como un saurópodo basal (Bonaparte, 1986), y recientemente un análisis filogenético efectivamente lo recupera como un saurópodo no eusaurópodo íntimamente relacionado al saurópodo basal *Tazoudasaurus* de África (Cerdeira *et al.*, 2017).

Holotipo: PVL 4077, comprende una vértebra cervical incompleta, dos vértebras dorsales posteriores, un arco neural dorsal incompleto, dos vértebras sacras incompletas, dos iliones incompletos, un isquion, un pubis, y un fémur con la tibia articulados.

Procedencia geográfica: provincia de Chubut, Argentina.

Edad: sección superior de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio: Bajociano-Caloviano).

Material consultado: los scoreos de caracteres de *Volkheimeria* han sido realizados en base a la observación del material publicado (Bonaparte 1979, 1986) y fotografías.

Eusauropoda Upchurch *et al.*, 2004

Definición basada en el nodo: El clado menos inclusivo que contiene a *Shunosaurus* y *Saltasaurus*.

***Shunosaurus lii* Dong, Zhou y Zhan, 1983**

Shunosaurus se conoce en base a una sola especie, representada por varios especímenes. Si bien una segunda especie, “*S. ziliujingensis*”, fue publicada anónimamente en 1986 en una guía del museo de Zigong (ZDM), la misma nunca ha sido formalmente descripta. Peng *et al.* (2005) sólo reconocen una especie válida (*S. lii*).

Holotipo: IVPP V9065.1-23. Especímen compuesto por 5 vértebras cervicales, 13 dorsales, parte del sacro, dos vértebras caudales, radio, ulna, ilion, isquion, pubis, y la pata trasera izquierda compuesta por el fémur, tibia, fibula, astrágalo y metatarsianos.

Material asignado: Cinco especímenes, prácticamente completos alojados en el museo de Zigong (ZDM 5006, 5003, 5007, 5008) y en Beijing (IVPP V 7261).

Procedencia geográfica: China.

Edad: Formación Xiashaximiao (Jurásico Medio).

Material consultado: las codificaciones de caracteres de *Shunosaurus* proviene de la observación de material fotográfico cedido por el director de la presente tesis, y la información publicada por Chatterjee y Zheng (2002).

NHMUK PV R36834, Eusauropoda indet., Nicholl, Mannion, Barret, 2018

Especímen compuesto por dos vértebras cervicales medias, proveniente de una localidad nueva del Jurásico Temprano del Central High Atlas de Marruecos. La presencia de opistocelia, una buena laminación, y las postzygapófisis por encima de las prezygapófisis lo ubican dentro de Sauropoda. A su vez la ausencia de neumaticidad y otros caracteres lo relacionan más a eusaurópodos basales que a neosaurópodos. Los análisis filogenéticos soportan lo antes dicho, recuperando a este espécimen en la base de Eusauropoda (Nicholl *et al.*, 2018).

Holotipo: NHMUK PV R36834, dos vértebras cervicales medias completas.

Procedencia geográfica: Marruecos, África.

Edad: formación desconocida dentro del Jurásico Temprano del Central High Atlas de Marruecos.

Material consultado: la información utilizada proviene de la publicación de Nicholl *et al.* (2018).

Barapasaurus tagorei Jain, Kutty, Roy-Chowdhury, Chatterjee, 1975

Barapasaurus es conocido en base a numerosos restos (Jain *et al.*, 1962). Si bien las relaciones filogenéticas de este taxón varían ligeramente entre los distintos análisis y los diferentes muestreos realizados, *Barapasaurus* es considerado como una de las

formas más basales de Eusauropoda (e.g., Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). Mientras que en algunos trabajos la mayoría de los eusaurópodos no-neosaurópodos son recuperados como formas de un grupo parafilético (e.g., Wilson, 2002), otros autores recuperan a esos saurópodos como un grupo monofilético compuesto por diferentes taxones, según el análisis y el muestreo realizado (e.g., Upchurch *et al.*, 2004; Harris, 2006b).

Holotipo: ISIR 50, compuesto por un sacro completo.

Material asignado: Ambos iliones (ISIR 51 y 111) que serían parte del mismo individuo que el holotipo. Un esqueleto parcial del que se preservan restos axiales, de las caderas y de los miembros anteriores y posteriores (ISIR 113, 120, 135-149), y restos de un individuo pequeño que incluye escápulo-coracoides, húmero izquierdo, ulna y radio izquierdos (ISIR 68-72, 52,54, 57, 60, 62, 64, 115, 117).

Procedencia geográfica: India.

Edad: Formación Kota (Sinemuriano-Aaleniano).

Material consultado: los escoreros de caracteres se realizó en base a la información publicada (Jain *et al.*, 1975, 1979 y Bandyopadhyay *et al.*, 2010).

Mamenchisaurus Young, 1954

Actualmente son siete las especies válidas de *Mamenchisaurus*, *M. constructus* Young, 1954, *M. hochuanensis* Young y Chao, 1972, *M. sinocanadorum* Russell y Zheng, 1993, *M. anyuensis* He, Yang *et al.*, 1996, *M. youngi* Pi *et al.*, 1996, *M. jingyanensis* Zhang *et al.* 1996, y *M. fuxiensis* (Hou *et al.*, 1976). Si bien aún no ha sido publicado ningún análisis filogenético a nivel específico, como con *Omeisaurus*, la monofilia de este género es tradicionalmente aceptada (e.g., Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Whitlock, 2011b). La monofilia de *Mamenchisaurus* es asumida para la codificación de caracteres, utilizando este género como grupo terminal.

Holotipo: *M. constructus* Young, 1954.

Material referido: Como con *Omeisaurus*, numerosos ejemplares han sido referidos a una u otra de las siete especies de *Mamenchisaurus* (ver Zhao *et al.*, 2008 para una completa lista de estos materiales).

Procedencia geográfica: China.

Edad: Formaciones Shangshaximiao y Penglaizhen (Jurásico Superior bajo).

Material consultado: La toma de datos ha sido realizada en base a los materiales publicados (Ouyang y Ye, 2002) y fotos proporcionadas por el director de la presente tesis.

Omeisaurus Young, 1939

Si bien Upchurch *et al.* (2004) reconocieron dos especies de *Omeisaurus*, *O. junghsiensis* Young, 1939 y *O. tianfuensis* He *et al.*, 1984, Zhao *et al.* (2008) listaron un total de seis especies de *Omeisaurus*, que incluye, además de las especies arriba listadas, *O. maoianus* Feng *et al.*, 2001, *O. changshouensis* Young, 1958, *O. fuxiensis* Dong *et al.*, 1983, y *O. luoquanensis* Li, 1988. A estas especies debe sumársele una séptima especie (*O. jiaoi* Jiang *et al.*, 2011). Todas estas especies provienen de la misma formación. Similar a lo explicado en *Barapasaurus*, la posición de *Omeisaurus* varía ligeramente según la recuperación, o no, de uno o más grupos monofiléticos en la base de Eusauropoda.

Holotipo: *O. junghsiensis* Young, 1939.

Material referido: Numerosos ejemplares han sido referidos a una u otra de las 6 especies de *Omeisaurus* (ver Zhao *et al.*, 2008 para una completa lista de estos materiales)

Procedencia geográfica: China.

Edad: Formación Shangshaximiao (Jurásico Superior bajo).

Material consultado: los escoreos se realizaron en base a los materiales publicados (Young, 1937; He *et al.*, 1988; Jiang *et al.*, 2011).

Tonganosaurus hei Li, Yang, Liu, Wang, 2010

Mamenchisaurido del Jurásico Temprano de China, íntimamente relacionado a *Omeisaurus*, aunque es más primitivo que éste en ciertas características anatómicas. Este nuevo género aumenta el escaso registro de saurópodos chinos para el Jurásico Temprano (Li *et al.*, 2010).

Holotipo: MCDUT 14454, un esqueleto incompleto.

Procedencia geográfica: Sichuan, China.

Edad: Formación Yimen (Jurásico bajo).

Material consultado: la codificación de caracteres de *Tonganosaurus* se realizó en base a la información publicada por Li *et al.* (2010).

***Cetiosaurus oxoniensis* Phillips, 1871**

El único taxón válido es *C. oxoniensis* Phillips, 1871 (Upchurch *et al.*, 2009), el cual es propuesto como lectotipo. En el año 2009 la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (International Commission on Zoological Nomenclature; ICZN) resolvió aceptar la designación de *C. oxoniensis* como especie tipo del género (Upchurch *et al.*, 2009).

Lectotipo: OUMNH J13605-13613, J13615-16, J13619-J13688, J13899. Estos materiales incluyen restos de vértebras dorsales y sacras, costillas, vértebras caudales, arcos hemales, ambos escápulo- coracoides, placa esternal izquierda, húmeros, ulnas, parte de un metacarpiano, ilion, pubis izquierdo, isquion derecho, ambos fémures, tibia y fibula izquierda.

Paralectotipo: Restos de un individuo (OUMNH J13614), compuesto por placa esternal, húmero y fémur; un segundo individuo juvenil representado por una escápula, fémur, tibia y fibula (OUMNH J13617-8, OUMNH J13780-1); un neurocráneo que podría pertenecer al lectotipo (OUMNH J13659)

Material referido: Un esqueleto parcial (LCM G468.1968).

Procedencia geográfica: Reino Unido, Europa.

Edad: Jurásico Medio (Bajociano).

Material consultado: La codificación de los caracteres utilizada en este trabajo está basada en información publicada (Upchurch y Martin, 2003; Upchurch y Martin, 2002).

***Bagualia alba* Pol, Gomez, Carballido, Paulina Carabajal, Rauhut, Ramezani, 2020**

El saurópodo *Bagualia alba* Pol *et al.* 2020 procedente de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Temprano: Toarciano; Cúneo *et al.*, 2013) es conocido en base a numerosos restos tanto craneales, axiales y apendiculares de al menos tres especímenes. Estos restos fueron recuperados por personal del Museo Paleontológico Egidio Feruglio en la localidad Cañadón Bagual durante los años 2007 y 2010. El estudio y descripción de estos materiales comprende la presente tesis (Capítulo 2).

Holotipo: MPEF-PV 3301, espécimen que consiste en restos craneanos asociados a una serie cervical articulada desde la primera hasta la séptima vértebra: neurocráneo completo (MPEF-PV 3301/1); cóndilo occipital articulado con superficie de articulación del cuadrado con el escamoso (MPEF-PV 3301/2); frontales articulados (MPEF-PV 3301/3); cuadrado derecho (MPEF-PV 3301/4); proatlas (MPEF-PV 3301/5); prefrontal

izquierdo (MPEF-PV 3301/6); escamoso izquierdo (MPEF-PV 3301/7); parietal izquierdo (MPEF-PV 3301/8); escamoso derecho (MPEF-PV 3301/9); postorbital derecho (MPEF-PV 3301/10); lacrimal izquierdo (MPEF-PV 3301/11); tercera vértebra cervical (MPEF-PV 3301/12); axis (MPEF-PV 3301/13); quinta vértebra cervical (MPEF-PV 3301/14); sexta vértebra cervical (MPEF-PV 3301/15); séptima vértebra cervical (MPEF-PV 3301/16); cuarta vértebra cervical (MPEF-PV 3301/17); naurapófisis del atlas (MPEF-PV 3301/18); varios fragmentos de huesos asociados al atlas (MPEF-PV 3301/19-22).

Material referido: El material referido consiste en restos tanto craneanos, axiales y apendiculares de varios individuos, algunos articulados, pero la mayoría aislados (ver la lista completa en el Capítulo 2).

Procedencia geográfica: Provincia de Chubut, Argentina.

Edad: sección inferior de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Temprano: Toarciano).

Material consultado: las codificaciones de los caracteres de *Bagualia* se basan en la observación directa de todo el material holotipo y referido de éste alojado en el MEF.

***Patagosaurus fariasi* Bonaparte, 1979**

Bonaparte (1986) asignó varios especímenes a *Patagosaurus*, todos ellos colectados en la localidad de Cerro Cóndor, pero en diferentes excavaciones (Cerro Cóndor Sur y Cerro Cóndor Norte). Rauhut (2003) describió un dentario (MPEF-PV 1670) el cual asignó a *P.fariasi*. Sin embargo, Rauhut notó las diferencias de este material con los dentarios de uno de los especímenes asignados por Bonaparte a *Patagosaurus fairasi* (MACN CH 934). MACN CH 934 también presenta diferencias respecto al holotipo de *Patagosaurus* en elementos del postcráneo, por lo que Rauhut (2003) reconoció la presencia de más de un taxón entre los materiales originalmente referidos a *Patagosaurus*. Sin embargo, el holotipo de *Patagosaurus* (que no presenta restos craneanos) puede ser claramente vinculado a uno de los especímenes referidos por Bonaparte (MACN CH 933) del cual se preservaron varios restos poscraneanos junto con los dos dentarios (Rauhut 2003). Por lo tanto, en la codificación de la matriz sólo se tuvieron en cuenta los materiales que pueden ser inequívocamente asignados a *Patagosaurus*, excluyendo al espécimen MACN CH 934.

Holotipo: Un ejemplar (PVL 4170) de gran tamaño del que se preservan 7 vértebras cervicales; 10 vértebras dorsales; sacro completo; 18 vértebras caudales; arcos hemales;

fragmento proximal de escápula con coracoides asociado; húmero derecho; ilion derecho; isquiones; pubis derecho; fémur derecho.

Material asignado: Bonaparte (1986) asignó varios especímenes, los cuales deben ser revisados (Rauhut, 2003a), por lo tanto, aquí solo se incluyen los materiales que pueden ser asignados con claridad al holotipo. MACN CH 933, compuesto por las dos mandíbulas; cuerpos vertebrales; arcos neurales; pubis; ilion y fémur. PVL 4076, del cual se conoce un premaxilar; 2 vértebras cervicales; 6 vértebras dorsales parcialmente preservadas; 17 vértebras caudales; pubis derecho incompleto; fémur y tibia derechos. MACN CH 935, ejemplar de tamaño similar al holotipo comprende 4 arcos neurales de vértebras dorsales medias, 3 centros dorsales, vértebras sacras completas e incompletas, vértebras caudales anteriores y medias, 3 arcos hemales, porción de íleon, pubis derecho, y dos isquiones. MACN CH 932, individuo juvenil a adulto compuesto por dos cuerpos de vértebras cervicales, una dorsal anterior, 6 arcos neurales y 8 cuerpos dorsales, arcos neurales y cuerpos vertebrales sacros, escápula, coracoide, húmeros, radio y ulna derechos, un pubis, 3 metatarsianos, 2 falanges y una falange ungueal. MACN CH 936, ejemplar adulto compuesto por vértebras cervicales y dorsales.

Procedencia geográfica: Provincia de Chubut, Argentina.

Edad: sección superior de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio: Bajociano-Caloviano).

Material consultado: Los datos de la matriz están basados en fotos del holotipo proporcionadas por el director de la presente tesis (PVL 4170), especímenes asignables a este taxón observados en visitas a colección (PVL 4076, MACN CH 933/932/935/936) y material bibliográfico (Bonaparte 1979, 1986; Rauhut, 2003a).

Spinophorosaurus nigerensis Remes, Ortega, Fierro, Joger, Kosma, Ferrer, PALDES, SNHM, Ide, Maga, 2009

Saurópodo basal perteneciente al Jurásico medio (Bajociano – Bathoniano) de la formación Tiourarén en Nigeria, África (Remes *et al.*, 2009). Inicialmente *Spinophorosaurus* fue incluido en un análisis filogenético y recuperado por Remes *et al.* (2009) como un saurópodo basal, por fuera de Eusauropoda. Sin embargo un nuevo análisis lo recupera como un eusaurópodo basal cercano a *Patagosaurus* (Xing *et al.*, 2014).

Holotipo: GCP-PV-4229, neurocráneo, postorbital, escamoso, cuadrado, pterigoide, surangular, y resto de esqueleto postcranial de un solo individuo que carece de placa esternal, antebrazos, manos y pies.

Paratipo: NMB-1698-R, cráneo y esqueleto postcranial incompletos. Presenta elementos adicionales al holotipo como: premaxilar, maxilar, lacrimal, dentario, angular, costillas dorsales, húmero y una falange del pie.

Procedencia geográfica: Nigeria, África.

Edad: Formación Tiourarén (Jurásico Medio: Bajociano-Bathoniano).

Material consultado: Para los escoreos de caracteres se utilizó tanto material bibliográfico (Remes *et al.*, 2009; Knoll *et al.*, 2012) como fotos de la colección del GCP, y material alojado en el NMB proporcionadas por el director de la presente tesis.

Nebulasaurus taito Xing, Miyashita, Currie, You, Zhang, Dong, 2015

Nebulasaurus es un taxón proveniente del Jurásico Medio de China, y está representado por un neurocráneo. Los análisis filogenéticos lo recuperan como un eusaurópodo basal hermano de *Spinophorosaurus*. A pesar de poseer una posición basal dentro de Eusauropoda, *Nebulasaurus* tiene un número de similitudes con los neosaurópodos (Xing *et al.*, 2015).

Holotipo: LDRC-v.d.1, un neurocráneo.

Procedencia geográfica: provincia de Yunnan, China.

Edad: Formación Zhanghe (Jurásico Medio bajo: Aaleniano-Bajociano).

Material consultado: los escoreos para *Nebulasaurus* surgieron de la información publicada por Xing *et al.* (2015).

Turiasauria Royo Torres *et al.*, 2006

Definición basada en el stem: El clado menos inclusivo que incluye a todos los eusaurópodos más cercanos a *Turiasaurus* que a *Saltasaurus*.

Losillasaurus giganteus Casanovas, Santafé, Sanz, 2001

Este es un saurópodo del Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la Península Ibérica recuperado como una forma cercana al origen de los Neosauropoda. Por lo tanto, resulta ser un taxón relevante a la hora de analizar el origen de este grupo y las relaciones filogenéticas de las formas basales de Neosauropoda.

Holotipo: Lo-5, Vértebra caudal anterior.

Paratipo: Lo-10, Vértebra caudal anterior; Lo-23, neurapófisis.

Lectotipo: Lo-26, Varios restos, incluyendo restos craneales; Lo- a Lo4, vértebras cervicales; Lo-11, Lo 17 y Lo-18, dorsales; Lo-15 y Lo-25, elementos sacros; Lo-6, elementos caudales; Lo-22, placa esternal izquierda; Lo-7, húmero; Lo-8 y 9, ulna y radio; Lo-19, pubis izquierdo; Lo-20, isquion izquierdo; Lo-21, ilion izquierdo.

Procedencia geográfica: España, Europa.

Edad: Yacimiento de la Cañada (Jurásico Superior-Cretácico Inferior).

Material consultado: La codificación de este taxón se basa en Casanovas *et al.* (2001) y fotos del total de los materiales asignados a *Losillasaurus* proporcionadas por el director de la presente tesis.

Turiasaurus riodevensis Royo Torres, Cobos, Alcalá, 2006

Este saurópodo ha sido incluido en los análisis de Royo Torres en donde es recuperado en un clado al que Royo Torres *et al.* (2009) nominan como Turiasauria. Según estos autores, Turiasauria es el grupo hermano de los Neosauropoda o de *Jobaria* + Neosauropoda.

Holotipo: CPT-1195 a CPT-1210, pata anterior articulada, de la que se preserva el húmero, radio, ulna, carpales, metacarpianos, y falanges.

Material referido: CPT-1211 a CPT-1261, Materiales atribuidos al mismo individuo que el holotipo, compuestos por: fragmentos de cráneo y dientes, seis vértebras cervicales con costillas, cuatro vértebras dorsales, parte del sacro, fragmento de la escápula, del fémur y de la tibia, una fíbula incompleta, un astrágalo, falanges y un tarso completo.

Procedencia geográfica: España, Europa.

Edad: Formación Villar del Arzobispo (Tithoniano-Berriasiano).

Material consultado: La codificación de los caracteres está basada en la información publicada (Royo Torres *et al.*, 2006, 2009; Royo Torres y Upchurch, 2012; Royo Torres *et al.*, 2020) y fotos del material holotipo y referidos proporcionadas por el director de la presente tesis.

Mierasaurus bobyongi Royo Torres, Upchurch, Kirkland, DeBlieux, Foster, Cobos, Alcalá, 2017

Previamente el registro de Turiasauria había sido restringido al Jurásico Tardío de Europa (Royo Torres y Upchurch, 2012; Mateus *et al.*, 2014) y posiblemente

Jurásico Medio de África (Xing *et al.*, 2015). El descubrimiento de los turiasaurios *Mierasaurus* y *Moabosaurus*, provenientes del Cretácico Temprano de Norte América sugiere que los turiasaurios sobrevivieron a la extinción en el límite Jurásico-Cretácico y que existía una conexión de tierra entre Norte América y Europa en esa época (Royo Torres *et al.* 2017).

Holotipo: UMNH.VP.26004, esqueleto parcial de un individuo subadulto que comprende elementos craneanos y postcraneanos: cráneo y mandíbulas incompletas, dientes, atlas, 8 vértebras cervicales, 11 costillas cervicales, 11 vértebras dorsales, 5 costillas dorsales, 6 costillas sacras, 15 vértebras caudales, 2 arcos hemales, escápula derecha completa y escápula izquierda incompleta, radio izquierdo, ulna izquierda, mano izquierda, elementos pélvicos completos, ambos fémures, tibia izquierda, fibula izquierda, astrágalo y pie izquierdos.

Material referido: UMNH.VP.26010, dentario de posible juvenil. UMNH.VP.26011, fémur de individuo juvenil.

Procedencia geográfica: Utah, Estados Unidos.

Edad: parte baja del Miembro Yellow Cat, Formación Cedar Mountain (Cretácico Temprano: Berriasiano-Aptiano temprano).

Material consultado: la información utilizada proviene de la publicación de Royo Torres *et al.* (2017).

***Moabosaurus utahensis* Britt, Scheetz, Whiting, Wilhite, 2017**

Proveniente de Norte América, *Moabosaurus* fue previamente recuperado en análisis filogenéticos como un neosaurópodo macronario, específicamente como un titanosauriforme basal (Britt *et al.*, 2017). Nuevo análisis lo ubica como un turiasaurio relacionado a *Mierasaurus*, otro saurópodo del mismo clado proveniente de la misma Formación en Utah (Royo Torres *et al.*, 2017).

Holotipo: BYU 14387, tres vértebras dorsales de las cuales dos se encontraron articuladas, y la tercera cercana a ellas.

Material referido: restos de varios individuos que comprenden elementos craneanos, axiales y apendiculares.

Procedencia geográfica: Utah, Estados Unidos.

Edad: base del Miembro Yellow Cat, Formación Cedar Mountain (Cretácico Temprano: Berriasiano-Aptiano).

Material consultado: la información anatómica de Moabosaurus para su codificación proviene de la información publicada por Britt *et al.*(2017).

Zby atlanticus Mateus, Mannion, Upchurch, 2014

Saurópodo del Jurásico Tardío de Portugal, representado por un esqueleto parcialmente preservado. Estudios anatómicos y filogenéticos ubican a *Zby* como un turiasaurio cercanamente relacionado a *Turiasaurus* de España (Mateus *et al.*, 2014; Royo Torres *et al.*, 2017).

Holotipo: ML 368, esqueleto parcialmente asociado que comprende un diente con raíz, un fragmento de arco neural cervical, un arco hemal anterior, y una cintura pectoral y extremidad anterior derecha que consiste en una escápula incompleta, coracoide, húmero, radio, ulna, metacarpales I, III, y IV, y falanges de la mano.

Procedencia geográfica: Portugal.

Edad: parte alta del Miembro Amoreira-Porto Novo, Formación Lourinha (Jurásico Alto: Kimmeridgiano tardío; Mateus, 2006; Schneider *et al.*, 2009).

Material consultado: los escoreros de caracteres de *Zby* fueron obtenidos en base a la descripción del material en la publicación de Mateus *et al.* (2014).

Tendaguria tanzaniensis Bonaparte, Heinrich, Wild, 2000

Este taxón ha sido nominado por Bonaparte *et al.* (2000). Los análisis recientes lo recuperan como un turiasaurio (Mannion *et al.*, 2019).

Holotipo: MB.R 2092.1 y 2092, dos vértebras dorsales asociadas.

Material referido: MB.R.2091.31, una vértebra cervical.

Procedencia geográfica: Tanzania, África.

Edad: Formación Tendaguru (Kimeridgiano).

Material consultado: Los datos de la matriz filogenética fueron completados en base a fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y bibliografía (e.g. Bonaparte *et al.*, 2000; Mannion *et al.*, 2019).

Jobaria tiguidensis Sereno, Beck, Dutheil, Larsson, Lyon, Moussa, Sadleir, Sidor, Varrichio, Wilson, Wilson, 1999

Si bien esta especie es conocida en base a varios especímenes (Sereno *et al.*, 1999) una completa revisión y descripción de los mismos no ha sido aun realizada. Este taxón resulta de gran importancia para comprender el origen y evolución de

Neosauropoda ya que el mismo es generalmente recuperado como el grupo hermano de los neosaurópodos (e.g., Wilson, 2002; Harris, 2006b) o como un macronario basal (Upchurch *et al.*, 2004).

Holotipo: MNN TIG3, esqueleto compuesto por elementos axiales, miembros anteriores y posteriores, pubis y la mayor parte de la cola.

Material referido: MNN TIG4 – 7, Al menos cuatro especímenes.

Procedencia geográfica: Nigeria, África.

Edad: Formación Tiourarén (Jurásico Medio alto a Jurásico Superior bajo; Rauhut y López-Arbarello, 2009; o Aptiano-Albiano; Sereno *et al.*, 1999).

Material consultado: codificación en base a la información publicada (Sereno *et al.*, 1999; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Whitlock, 2011b) y fotos proporcionadas por el director de la presente tesis.

Neosauropoda Bonaparte, 1986

Definición basada en el nodo: El clado menos inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980 y a *Diplodocus longus* Marsh 1878. (*sensu* Sereno, 2005).

Macronaria Wilson y Sereno, 1998

Definición basada en el stem: El clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980 pero no a *Diplodocus longus* Marsh 1878. (*sensu* Sereno, 2005; revisión de primer orden de Wilson y Sereno, 1998).

Haplocanthosaurus (Hatcher, 1903)

Hatcher (1903b) dio a conocer los restos de un nuevo saurópodo de la Formación Morrison, al que nominó “*Haplocanthus*” *priscus*, y del que sólo hizo una pequeña descripción. Sólo unos meses después, Hatcher (1903c) modificó este nombre (usado previamente para un género de peces) por *Haplocanthosaurus*. Ese mismo año, Hatcher (1903a) publicó una descripción completa de *Haplocanthosaurus* nominando una nueva especie “*H. utterbacki*”, considerada hoy como sinónimo de *H. priscus* (ver McIntosh y Williams, 1988; Upchurch, *et al.*, 2004). Una segunda especie, *H. delfsi* es descrita por McIntosh y Williams (1988). Desde el último trabajo de McIntosh y Williams (1988) el conocimiento que se tiene de *Haplocanthosaurus* ha permanecido invariable. Los análisis filogenéticos lo recuperan siempre cerca de la base de

Neosauropoda, pero con afinidades inciertas (e.g. Chure *et al.*, 2010; Upchurch *et al.*, 2004; Wilson, 2002).

Holotipo: CM 572, Un ejemplar del que se conocen dos vértebras cervicales posteriores, 10 vértebras dorsales, cinco vértebras sacras, dos arcos hemales, serie completa de costillas, un fémur.

Material asignado: CM 879, “*H. utterbacki*” (Hatcher, 1903c), del que se conocen: las dos escápulas; coracoides derecho; varias costillas; 10 vértebras cervicales; 13 vértebras dorsales; cinco sacras; siete vértebras caudales.

Procedencia geográfica: Estados Unidos.

Edad: Formación Morrison (Kimeridgiano-Titoniano).

Material consultado: La codificación de *Haplocanthosaurus*, se basa en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis y de la bibliografía (esto es McIntosh y Williams, 1988).

***Camarasauromorpha* Salgado *et al.*, 1997**

Definición basada en el nodo: El clado menos inclusivo que contiene a *Camarasaurus* sp. (Cope, 1877b) y *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980.

***Camarasaurus* Cope, 1877**

Este género se compone de cuatro especies, todas ellas consideradas, por el momento, como válidas (Upchurch *et al.*, 2004; Wilson, 2002; Wilson y Sereno, 1998): *C. supremus* Cope, 1877a, *C. grandis* (Marsh, 1877a; =“*Apatosaurus*” *grandis* Marsh, 1877a), *C. lentus* (Marsh, 1896; =“*Morosaurus*” *lentus* Marsh, 1896) y *C. lewisi* (Jensen, 1988; =“*Cathetosaurus*” *lewisi* Jensen, 1988). Pese a ser uno de los taxones mejor conocidos y probablemente mejor figurados (e.g., Osborn y Mook, 1921; Gilmore, 1925; Ostrom y McIntosh, 1966; Madsen *et al.*, 1995; McIntosh *et al.*, 1996) una completa revisión del género y sus especies es necesaria.

Procedencia geográfica: Estados Unidos, América del Norte.

Edad: Formación Morrison (Kimeridgiano-Titoniano).

Material consultado: La codificación de los caracteres se basa en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis y en los varios trabajos publicados sobre este taxón (e.g. Gilmore, 1925; McIntosh *et al.*, 1996; Madsen *et al.*, 1995; Wiersma and Sander, 2016).

***Bellusaurus sui* Dong, 1990**

Aunque Dong (1990) mencionó la presencia de al menos 17 individuos asignados a *Bellusaurus*, en la descripción original sólo se refiere a dos especímenes: el holotipo (IVPP V8299) y un espécimen referido (IVPP V8300). La descripción de Dong (op. cit) se basó principalmente en la comparación de *Bellusaurus* con taxones de saurópodos no neosaurópodos. Sin embargo *Bellusaurus sui* ha sido, hasta el momento, incluido en un solo análisis filogenético (Upchurch, 2004) en donde es recuperado en la base de Macronaria, como un macronario no-camarasauomorfo.

Holotipo: IVPP V8299, del cual sólo se precisa que conserva restos craneanos (Dong, 1990).

Material referido: un esqueleto con mínimas porciones del cráneo (Dong, 1990).

Procedencia geográfica: China, Asia.

Edad: Formación Wucuiwan (Jurásico Medio a Superior).

Material consultado: Para la codificación de caracteres se observaron fotos proporcionadas por el director de la presente tesis e información publicada (Moore et al., 2018).

***Haestasaurus becklesii* Mantell, 1852**

Proveniente del Cretácico Temprano (Berriasiano- Valanginiano) de Reino Unido, "*Pelorosaurus*" *becklesii* fue nombrado por Mantell (1852) en base a un húmero izquierdo, ulna, radio e impresión de la piel. La taxonomía y la nomenclatura de este espécimen tienen una historia compleja, pero los trabajos más recientes han acordado que "*P.*" *becklesii* representa un somphospondylo (o al menos un titanosauriforme) y es potencialmente el primer fósil de tipo titanosaurio de Europa o incluso a nivel mundial. Este espécimen es diferente a *Pelorosaurus conybeari* y posee varias autapomorfias. Por lo tanto, se ha asignado el nuevo nombre genérico *Haestasaurus* para "*P.*" *becklesii*. El análisis filogenético confirma que *Haestasaurus becklesii* es un macronario, pero diferentes conjuntos de datos colocan a esta especie como macronario no titanosauriforme, o dentro de un clado derivado de titanosaurios que incluye *Malawisaurus* y *Saltosauridae*. Esta incertidumbre es probablemente causada por varios factores, incluido el estado incompleto del holotipo de *Haestasaurus*. Por lo tanto *Haestasaurus* probablemente sea un macronario basal que adquirió independientemente la ulna robusta, el olécranon agrandado y otros estados que anteriormente se consideraban sinapomorfias de clados dentro de Titanosauria (Upchurch et al., 2015).

Un nuevo análisis posiciona a este taxón como un no neosaurópodo (Mannion *et al.*, 2019) por lo que la posición de este taxón aún es controversial.

Holotipo: NHMUK R1870, húmero, ulna y radio izquierdos asociados. NHMUK R1868, porción de impresión de piel cercana a la región del codo.

Procedencia geográfica: Inglaterra.

Edad: Hastings Beds Group (Berriasiano Tardío- Valanginiano; Rawson, 2006).

Material consultado: la información codificada de *Haestasaurus* proviene de la bibliografía (e.g. Upchurch *et al.*, 2015).

Lusotitan atalaiensis (Lapparent y Zbyszewski) Antunes y Mateus, 2003

Primeramente este taxón fue nombrado como *Brachiosaurus atalaiensis* por Lapparent y Zbyszewski (1957), y luego Antunes y Mateus (2003) le asignaron el género *Lusotitan*. Lapparent y Zbyszewski(1957) asignaron a *B.* varios especímenes, pero nunca definieron el espécimen holotipo. Debido a esto Antunes y Mateus (2003) asignaron como lectotipo al espécimen más completo. Los análisis filogenéticos recuperan a *Lusotitan* como un camarasauromorfo (Mannion *et al.*, 2013).

Lectotipo: MG 4798, 4801-4810, 4938, 4944, 4950, 4952, 4958, 4964-4966, 4981, 4982, 4985, 8807, 8793-8795, consiste en dos vértebras cervicales anteriores, un centro y arco neural de una vértebra dorsal anterior, un centro vertebral dorsal medio-posterior, una espina dorsal posterior, 21 vértebras caudales, fragmentos de costillas torácicas, una costilla sacra, 12 arcos hemales, porción distal de escápula, fragmento de placa esternal, porción proximal de ambos húmeros, radio derecho y porción distal de radio izquierdo, porción proximal de ulna derecha, dos tercios posteriores del íleon izquierdo, pubis izquierdo, isquion izquierdo, tibia izquierda, porción proximal de fibula izquierda, y astrágalo izquierdo.

Procedencia geográfica: Portugal.

Edad: Formación Lourinha (Kimmeridgiano Tardío- Tithoniano Temprano).

Material consultado: las codificaciones provienen de la información publicada (e.g. Lapparent y Zbyszewski, 1957; Antunes y Mateus, 2003).

Europasaurus holgeri Sander, Mateus, Laven, Knötschke, 2006

Europasaurus es un género monotípico representado por varios individuos de los que se conoce un gran número de elementos que brindan información de todas o casi todas las regiones del cuerpo y sus cambios ontogenéticos (Carballido and Sander,

2014). Este saurópodo es considerado como una forma basal de *Camarasauromorpha* (Carballido and Sander, 2014; Marpmann *et al.*, 2015).

Holotipo: DFMMh/FV 291, compuesto por un premaxilar izquierdo, maxilar derecho, cuadradoyugal izquierdo, fragmento del basicráneo, laterosfenoides-orbitosfenoides izquierdo, surangular derecho, prearticular izquierdo, dentario izquierdo, dientes, tres vértebras cervicales, y 2 vértebras sacras.

Material referido: Más de 800 huesos que representan, al menos, 12 individuos. El número mínimo de especímenes es calculado en base a los dentarios.

Procedencia geográfica: Alemania, Europa.

Edad: Cuenca Saxony (Kimeridgiano medio).

Material consultado: Los datos utilizados para la matriz filogenética provienen de fotos de los materiales holotipo (DFMMh/FV 291) y referidos alojados en el DFMMh y la información publicada (Carballido and Sander, 2014; Marpmann *et al.*, 2015).

Tehuelchesaurus benitezi Rich, Vickers-Rich, Gimenez, Cúneo, Puerta, Vacca, 1999

Tehuelchesaurus es conocido por una única especie, *T. benitezii* de la que sólo se conoce un solo espécimen (MPEF-PV 1125). El análisis filogenético recupera a *Tehuelchesaurus* como un camarasauromorfo no titanosauriforme (Carballido *et al.*, 2011).

Holotipo: MPEF-PV 1125, 11 vértebras dorsales, 4 vértebras sacras, varias costillas dorsales, escápula-coracoides derecha, húmero derecho, ulna y radio izquierdos, pubis derecho y fragmentos del izquierdo, isquion izquierdo y parte del derecho, ambos fémures, e impresiones de piel.

Procedencia geográfica: Provincia de Chubut, Argentina.

Edad: Formación Cañadón Calcáreo (Oxfordiano-Tithoniano).

Material consultado: Los estados de los caracteres han sido completados en base a la publicación de los mismos (Rich *et al.*, 1999; Carballido *et al.*, 2011).

Tastavinsaurus sanzi Canudo, Royo Torres, Cuenca-Bescós, 2008

Tastavinsaurus está compuesto por una única especie, *T. sanzi* Canudo *et al.*, 2008 representada por un espécimen. Si bien inicialmente *Tastavinsaurus* fue recuperado como un titanosauriforme basal (Canudo *et al.*, 2008), para Royo Torres (2009) *Tastavinsaurus* representa uno de los 5 taxones que componen un clado de camarasauromorfos no titanosauriformes al que este autor denominó “Laurasiformes”

((*Aragosaurus Lourinhasaurus*) (*Cedarosaurus (Tastavinsaurus Venenosaurus)*)). Esta posición más basal, como un camarasauromorfo no titanosauriforme, ha sido recuperada por Carballido *et al.* (2011).

Holotipo: Compuesto por un esqueleto parcial (MPZ 99/9) que incluye: 4 dorsales; 9 fragmentos de costillas dorsales; sacro; 2 fragmentos de costillas sacras; 25 vértebras caudales; 21 arcos hemales; 2 iliones; 2 pubis; 2 ísquiones, 2 fémures, tibia derecha, fibula derecha; 5 metatarsianos derechos y uno izquierdo; 7 falanges no ungueales; 4 falanges ungueales.

Procedencia Geográfica: España.

Edad: Formación Xert (Aptiano).

Material consultado: Los datos de la matriz han sido completados en base a fotos proporcionadas por el director de la presente tesis y la publicación de Canudo *et al.* (2008).

***Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós, Ruiz-Omeñaca, 2005**

Los materiales de este taxón han sido publicados en el 2005 pero en dos publicaciones diferentes, asignándole al mismo material nombres ligeramente distintos, *Galvesaurus herreroi* (Barco *et al.*, 2005) y *Galveosaurus herreroi* (Sánchez-Hernández, 2005). *Galvesaurus* ha sido recuperado como una forma cercana al origen de Neosauropoda (Sánchez-Hernández, 2005; Royo Torres *et al.* 2006; Barco *et al.*, 2005, 2006, 2009; Carballido *et al.*, 2011)

Holotipo: CLH-16, Una vértebra dorsal.

Material referido: CL-2, GAL00/CL/48, CL (CBC) 15-4, MPZ 2003/884, cuatro vértebras cervicales. GAL00/CL/60, GAL00/CL/181, dos costillas cervicales. CL-JMH, GAL00/CL/86, GAL00/CL/62, tres espinas dorsales. GAL00/CL/90, un sacro. GAL01/CL/102, una costilla dorsal. CLH-5; CLH- 22, dos fragmentos de costillas dorsales. CLH-8; CLH-15; GAL00/CL/35; CLH sin sigla; CL (CBC)-31, seis vértebras caudales. CLH-14, una escápula. CLH-1/CLH-4, dos húmeros. CLH-6, un isquion. CLH-7, una placa esternal.

Procedencia geográfica: España.

Edad: Formación Villar del Arzobispo (Tithoniano).

Material consultado: La toma de datos se realizó en base a fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y bibliografía (en Barco, 2009).

Euhelopus zdanskyi (Wiman, 1929)

Wilson y Upchurch (2009) recuperaron a este taxón como un neosaurópodo titanosauriforme, estrechamente vinculado con los titanosaurios. Sin embargo, siguientes análisis filogenéticos han recuperado a *Euhelopus* como un camarasaumomorfo no titanosauriforme (Canudo *et al.*, 2008; Royo Torres, 2009; Carballido *et al.*, 2011).

Holotipo: PMU 233, comprende huesos craneanos (premaxilares, maxilares, lacrimales, cuadradoyugales y palatinos izquierdos y derechos, nasal, postorbital y escamoso izquierdos, cuadrado y pterigoides derechos), 28 vértebras presacras articuladas, escapulo-coracoides, húmero, y fémur izquierdos.

Material referido: PMU 234, incluye una serie articulada de nueve vértebras dorsales, un sacro completo, dos costillas dorsales, una pelvis completa y el miembro posterior derecho al que sólo le faltan el metatarsiano V y algunas falanges. También un tercer ejemplar (actualmente perdido), representado por tres vértebras dorsales que pertenecerían al holotipo (Wilson y Upchurch, 2009), una escapulo-coracoides y un húmero, todos derechos.

Procedencia geográfica: China.

Edad: Formación Mengyin (Barremiano-Aptiano)

Material consultado: Los datos utilizados en el análisis provienen de la observación de fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, así como también de la información publicada.

Titanosauriformes Salgado *et al.*, 1997

Definición basada en el nodo: El clado menos inclusivo que contiene a *Brachiosaurus brancai* Janensch 1914 y *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980. (Revisión de primer orden de Wilson y Sereno, 1998; Sereno, 2005).

Brachiosauridae Riggs, 1904

Definición basada en el stem: El clado más inclusivo que contiene a *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 pero no a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980. (Revisión de primer orden de Wilson y Sereno, 1998; Sereno, 2005).

Brachiosaurus altithorax Riggs, 1903

Brachiosaurus altithorax fue presentado y brevemente descrito por Rigs (1903) quien un año más tarde (Rigs, 1904) publicó una completa descripción de estos materiales, todos ellos provenientes de la Formación Morrison, en Estados Unidos. Por más de 90 años un segundo taxón proveniente del Jurásico de África ha sido incluido y considerado como una segunda especie de *Brachiosaurus* ("*Brachiosaurus*" *brancai*; Janensch, 1914). Taylor (2009) consideró que las diferencias morfológicas entre ambos taxones eran suficientes como para poder hacer una separación a nivel genérico. En este trabajo, Taylor (2009) incluyó por primera vez en un análisis filogenético, a estos dos taxones como grupos terminales recuperando la monofilia de los mismos. Estos resultados, de alguna manera, contradicen la necesidad de realizar una separación genérica de estas formas del Jurásico Superior. Por tal motivo algunos autores han decidido continuar utilizando *Brachiosaurus* para referirse a estas formas (*e.g.*, Chure *et al.*, 2010; Whitlock, 2011b; Whitlock, 2011).

Holotipo: FMNH P 25107, siete vértebras dorsales, las dos primeras vértebras caudales, coracoides izquierdo, húmero derecho, ilion derecho, fémur derecho, y costillas dorsales.

Material referido: USNM 21903, húmero derecho; BYU 4744, vértebra dorsal, ilion y radio izquierdos, metacarpo derecho; BYU 9462, escápula-coracoides derechos, costillas dorsales; BYU 13023, dos vértebras dorsales; USNM 5730 y USNM 8309, cráneo casi completo; OMNH 01138, metacarpo izquierdo; BYU 12866 y 12867, vértebras cervicales.

Procedencia geográfica: Estados Unidos.

Edad: Formación Morrison (Kimeridgiano-Titoniano).

Material consultado: La codificación de caracteres se basó en la observación de fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y bibliografía.

***Giraffatitan brancai* (Janensch, 1914)**

Giraffatitan brancai es conocido por numerosos ejemplares colectados en niveles del Jurásico Superior de África, lo que permite conocer prácticamente por completo la anatomía de este taxón.

Lectotipo: HMN SII, esqueleto parcial que incluye parte de un cráneo, 11 vértebras cervicales, costillas cervicales, siete vértebras dorsales, costillas dorsales, vértebras caudales distales, arcos hemales, escápula izquierda, ambos coracoides y placas

esternales, húmero, ulna, radio y mano derechos, ambos pubis, fémur y fibula izquierdos, tibia y fibula derechas.

Paralectotipo: HMN SI, esqueleto parcial compuesto por el cráneo y vértebras cervicales.

Material referido: Aquél listado por Janensch (1929a:7-9) para “*Brachiosaurus*” *brancai* y “*Brachiosaurus*” *fraasi*.

Procedencia geográfica: Tanzania, África.

Edad: Formación Tendaguru (Kimeridgiano-Tithoniano).

Material consultado: Los datos de la matriz han sido completados en base a fotos proporcionadas por el director de la presente tesis e información bibliográfica.

***Abydosaurus mcintoshi* Chure, Britt, Whitlock, Wilson, 2010**

Los análisis filogenéticos lo recuperan como macronario íntimamente relacionado a *Brachiosaurus* y *Giraffatitan* (e.g. Chure *et al.*, 2010; Carballido *et al.*, 2015; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017).

Holotipo: DINO 16488, cráneo con mandíbulas completos y articulados, y las primeras cuatro vértebras cervicales.

Material referido: muchos restos craneanos y postcraneanos encontrados en asociación con el holotipo. Los restos craneanos corresponden a 3 individuos (DINO 17848/17849/39727). DINO 17848, porción anterior de cráneo y mandíbulas que comprende: porciones anteriores de ambos premaxilares y maxilares, porciones anteriores de ambos surangulares y angulares, cuadrado derecho, pterigoide, prearticular, cuadradoyugal derecho, ectopterigoide, dentario, esplenial, e intercoronoide. DINO 17849, premaxilar, jugal, lacrimal, postorbital, palatino, ambos maxilares, nasales, pterigoides, ectopterigoides, cuadradoyugal, cuadrado izquierdo, neurocráneo con parte del techo craneano, y dientes. DINO 39727, un neurocráneo con parte del techo craneano, pelvis incompleta, sacro con la cola articulada, una escápula, un húmero, y metacarpos.

Procedencia geográfica: Utah, Estados Unidos.

Edad: Formación Mountain (Albiano).

Material consultado: las codificaciones para *Abydosaurus* provienen de la información publicada por Chure *et al.* (2010).

Padillasaurus leivaensis Carballido, Pol, Ruge, Bernal, Páramo-Fonseca, Etayo-Serna, 2015

Titanosauriforme braquiosáurido del Cretácico Temprano de Colombia que evidencia la supervivencia de los braquiosáuridos en latitudes bajas de Gondwana durante ese momento del tiempo (Carballido *et al.*, 2015).

Holotipo: JACVM 0001, un solo individuo que preserva un centro de vértebra dorsal posterior, la última vértebra pre sacra, las dos vértebras sacras más anteriores y más posteriores, y las primeras ocho vértebras caudales.

Procedencia geográfica: Provincia de Ricaurte, Colombia.

Edad: Formación Paja (Barremiano-Aptiano).

Material consultado: las codificaciones provienen de la bibliografía (Carballido *et al.*, 2015).

Sauroposeidon proteles Wedel, Cifelli, Sanders, 2000b

En contraste a la asignación de *Sauroposeidon* como un brachiosáurido por Wedel *et al.* (2000b), D Emic y Foreman (2012) lo clasifican como un somphospondylo, algo también resuelto luego por otros autores (e.g. Carballido *et al.*, 2016, 2017; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017).

Holotipo: OMNH 53062, vértebras cervicales articuladas desde la 5 a la 8, con varias costillas cervicales en posición.

Material referido: varios materiales correspondientes a individuos de diferentes estadios ontogenéticos nombrados por Ostrom (1970), Rose (2007), y D Emic y Foreman (2012).

Procedencia geográfica: Oklahoma, Estados Unidos.

Edad: Formación Antlers (Aptiano-Albiano).

Material consultado: la información de *Sauroposeidon* se obtuvo de la bibliografía (e.g. Ostrom, 1970; Wedel, 2000; Rose, 2007; D Emic y Foreman, 2012).

Venenosaurus dicrocei Tidwell, Carpenter, Meyer, 2001

Venenosaurus está representado por restos de un espécimen adulto (Tidwell *et al.*, 2001) y por materiales asignados a juveniles de esta especie (Tidwell y Wilhite, 2005). *Venenosaurus* es recuperado como un titanosauriforme basal (Rose, 2007; Canudo *et al.*, 2008).

Holotipo: DMNH 40932, nueve vértebras caudales desarticuladas, escápula izquierda, radio derecho, ulna izquierda, cinco metacarpianos, cuatro falanges, pubis derecho, ambos isquiones, tres metatarsianos, astrágalo, arcos hemales, costillas.

Procedencia geográfica: Estados Unidos, América del Norte.

Edad: Formación Cedar Mountain (Barremiano).

Material consultado: la codificación de *Venenosaurus* se basa en la información publicada (Tidwell *et al.* 2001; Tidwell y Wilhite 2005).

Cedarosaurus weiskopfae Tidwell, Carpenter, Brooks, 1999

Últimos análisis filogenéticos recuperan a *Cedarosaurus* como un titanosauriforme basal dentro de Brachiosauridae, manteniendo una estrecha relación con *Venenosaurus* (D'Emic, 2012; Carballido *et al.*, 2015; González Riga *et al.*, 2016).

Holotipo: DMNH 39045, ocho vértebras dorsales articuladas, 25 vértebras caudales, arcos hemales, fragmentos de ambas escápulas, coracoides, placas esternales, húmero ulna y radio izquierdos, metacarpiano IV, pubis derecho, fragmentos de ambos isquiones, fémur derecho y fragmentos del izquierdo, tibia derecha, metatarsianos, una falange, costillas y gastrolitos.

Procedencia geográfica: Estados Unidos.

Edad: Formación Cedar Mountain (Barremiano).

Material consultado: la codificación está basada en los materiales descritos por Tidwell *et al.* (1999).

Somphospondyli Wilson y Sereno, 1998

Definición basada en el stem: El clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980 pero no a *Brachiosaurus brancai* Janensch 1914 (Revisión de primer orden de Wilson y Sereno, 1998; Sereno, 2005).

Chubutisaurus insignis del Corro, 1975

Chubutisaurus está compuesto por un único individuo parcialmente preservado y articulado (Del Corro, 1975). Los análisis filogenéticos lo obtienen como titanosauriforme, siendo un somphospondylo basal (Carballido *et al.*, 2011).

Holotipo: Un único espécimen alojado en tres diferentes colecciones bajo distintos números (MACN 1822, MPEF-PV 1229, CHMO 901 y CHMO 565) el cual está compuesto por 9 restos dorsales incompletos; 15 centros caudales anteriores; 4 centros

caudales medios; 2 vértebras caudales posteriores; fragmentos de costillas y arcos hemales; una escápula izquierda casi completa y fragmentos de la derecha; húmero izquierdo; ulna y radio derechos; 6 metacarpianos; isquion izquierdo; fémur derecho completo y fragmentos del izquierdo; tibia derecha completa y fragmentos de la izquierda; tres muestras histológicas del fémur derecho.

Procedencia geográfica: provincia de Chubut, Argentina.

Edad: Formación Cerro Barcino, Miembro Bayo Overo (Cenomaniano?).

Material consultado: los escoreos están basados en información publicada (Carballido *et al.*, 2011).

Erketu ellisoni Ksepka and Norell, 2006

Saurópodo del Cretácico Tardío de Mongolia, representado por vértebras cervicales y algunos restos apendiculares de un mismo individuo. Los análisis filogenéticos lo recuperan como un somphospondylo basal (e.g. Ksepka and Norell, 2006; Carballido y Sander, 2014, Carballido *et al.*, 2017b).

Holotipo: IGM 100/1803, serie cervical articulada hasta la sexta vértebra, placa esternal derecha, tibia y fibulas derechas articuladas, astrágalo, y calcáneo.

Material referido: IGM 100/1803, tres vértebras cervicales articuladas. Estas vértebras son descritas y asignadas al holotipo por Ksepka y Norell (2010).

Procedencia geográfica: Mongolia.

Edad: Formación Baynshiree (parte baja del Cretácico Tardío).

Material consultado: las codificaciones de *Erketu* se basan principalmente en los trabajos publicados (Ksepka y Norell, 2006; Ksepka y Norell, 2010), y en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis.

Wintonotitan watsi Hocknull, White, Tischler, Cook, Calleja, Sloan, Elliot, 2009

Wintonotitan es recuperado como un titanosauriforme no-titanosaurio (Carballido *et al.*, 2011).

Holotipo: QMF 7292, escápula izquierda, húmero, ulnas, radios parcialmente preservados, metacarpianos derechos, vértebras dorsales parcialmente preservadas, ilion derecho, isquion derecho, vértebras caudales.

Material referido: QMF 10916, vértebras caudales medias y posteriores.

Procedencia geográfica: Australia.

Edad: Formación Winton (Albiano).

Material consultado: Hocknull *et al.* (2009).

Ligabuesaurus lenzai Bonaparte, González Riga y Apesteguía, 2006

Ligabuesaurus lenzai está representado por un único espécimen. En los distintos análisis filogenéticos *Ligabuesaurus* es recuperado en una posición siempre cercana al nodo de los titanosaurios (*e.g.*, Bonaparte *et al.*, 2006; Gallina y Apesteguía, 2011).

Holotipo: MCF-PVPH-233, maxilar incompleto, seis vértebras cervicales y dorsales, costillas, dos escápulas, húmero izquierdo y fragmentos del derecho, cuatro metacarpianos izquierdos, fémur, tibia, fibula y astrágalo derechos, cinco metatarsianos y falanges.

Procedencia geográfica: provincia de Neuquén, Argentina.

Edad: Miembro Cullín Grande, Formación Lohan Cura (Aptiano-Albiano; Leanza y Hugo, 2001).

Material consultado: Los datos de la matriz filogenética fueron completados en base a fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y la información publicada por Bonaparte *et al.* (2006).

Phuwiosaurus sirindhornae Martin, Buffetaut, Suteethorn, 1994

Phuwiosaurus sirindhornae es conocido en base a un gran número de materiales de diferentes individuos. En los análisis filogenéticos que incluyen a *Phuwiosaurus*, este taxón ha sido recuperado como uno de los titanosaurios más basales (*e.g.*, González Riga *et al.*, 2016). Esta posición sólo parece variar ligeramente según el muestreo taxonómico empleado y la definición de Titanosauria (*e.g.*, Wilson y Upchurch, 2003; Upchurch *et al.*, 2004; Wilson y Upchurch, 2009).

Holotipo: SM PW1-1 a SM PW1-22, esqueleto parcialmente articulado que incluye tres vértebras cervicales, tres dorsales, escápula, coracoides, húmero izquierdo, ulna izquierda, cintura pélvica completa, ambos fémures, fibula izquierda y arcos hemales.

Topotipo: SM PW1-23, vértebra dorsal posterior. SM PW1-24, vértebra caudal anterior.

Material referido: Materiales craneales y postcraneales de varios individuos, incluyendo material juvenil descrito por Martin (1994), Martin *et al.* (1999) y Suteerthorn *et al.* (2009).

Procedencia Geográfica: Tailandia.

Edad: Formación Sao Khua (Barremiano-Aptiano).

Material Consultado: Martin (1994), Martin *et al.* (1999), Suteerthorn *et al.* (2009) y

Suteerthorn *et al.* (2010).

Titanosauria Bonaparte y Coria, 1993

Definición basada en el nodo: El clado más inclusivo que contiene a *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte, 1991 y *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980 (Salgado *et al.*, 1997).

Andesaurus delgadoi Calvo y Bonaparte, 1991

Andesaurus es un género monoespecífico del cual se conocen los restos de un solo espécimen. Este taxón es utilizado como especificador de Titanosauria (*sensu* Salgado *et al.*, 1997). Si bien *Andesaurus* es un taxón relativamente incompleto su posición filogenética siempre es más derivada que Brachiosauridae pero más basal que *Malawisaurus* (e.g., Kspeka y Novell, 2010).

Holotipo: MUCPv 132, 4 vértebras dorsales posteriores, costillas dorsales, dos vértebras sacras, 25 vértebras caudales, arcos hemales, húmero derecho, metacarpiano derecho I, metacarpiano izquierdo V, pubis izquierdo, isquion izquierdo y fémur izquierdo.

Procedencia Geográfica: Provincia de Neuquén, Argentina.

Edad: Formación Candeleros (Cenomaniano inferior).

Material Consultado: La toma de datos ha sido realizada en base a fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y la información publicada (e.g. Calvo y Bonaparte, 1991; Mannion y Calvo, 2011).

Mendozasaurus neguyelap González Riga, 2003

Mendozasaurus está compuesto por una única especie (*M. neguyelap*) representada por un número máximo de tres individuos (González Riga, 2003; González Riga *et al.*, 2009). Se ha sugerido que este taxón estaría estrechamente vinculado con *Malawisaurus* y *Futalongkosaurus*, formando con este último el clado de los Lognkosauria (e.g. González Riga *et al.*, 2016). Lognkosauria ha sido definido como el clado formado por el ancestro común más reciente de *Mendozasaurus* y *Futalongkosaurus* y todos sus descendientes (Calvo *et al.*, 2007).

Holotipo: IANIGLA-PV 065/1-24, un ejemplar incompleto conformado por 22 vértebras caudales articuladas y 2 arcos hemales.

Paratipo: IANIGLX-PV 066, una vértebra dorsal anterior. IANIGLA-PV 067, una placa esternal. IANIGLA-PV 068, una escápula. IANIGLA-PV 069, un húmero. IANIGLA-

PV 070/1-Z, radio y ulna. IANIGLA-PV 071 / 1-4, cuatro metacarpianos. IANIGLA-PV 072, fragmento de un pubis. IANIGLA-PV 073/ 1-2, fémur y tibia. IANIGLAPV 074/1-3, dos tibias y fibulas. IANIGLA-PV 077/ 1-5, cinco metatarsianos. IANIGLA-PV 078, 079, dos falanges ungueales. IANIGLA-PV 080/1-2,081 /I-2, cuatro osteodermos.

Material referido: IANIGLA-PV 076/1-4, cuatro vértebras cervicales asociadas. IANIGLA-PV 084, una cervical posterior.

Procedencia geográfica: Provincia de Mendoza, Argentina.

Edad: Formación Río Neuquén (Turoniano tardío-Coniaciano).

Material consultado: Los datos de la matriz han sido completados en base a fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y de bibliografía (e.g. González Riga, 2005; González Riga, 2003; González Riga *et al.*, 2009).

Malarguesaurus florenciae González Riga, Previtera, Pirrone, 2009

Este género está compuesto por los materiales del holotipo y una serie de materiales referidos que provienen de otra localidad de la misma formación. *Malarguesaurus* ha sido recuperado como un titanosaurio basal (e.g. Carballido *et al.*, 2011, 2017).

Holotipo: IANIGLA-PV 110, vértebras caudales proximales, medias y posteriores, arcos hemales, costillas dorsales, fragmentos de un húmero, y un fémur.

Material referido: IANIGLA-PV 111, dos caudales distales y una fibula incompleta.

Procedencia geográfica: Provincia de Mendoza, Argentina.

Edad: Formación Portezuelo (Turoniano tardío-Coniaciano temprano).

Material consultado: la toma de datos se realizó en base a fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y bibliografía (González Riga *et al.*, 2008).

Argentinosaurus huinculensis Bonaparte y Coria, 1993

Argentinosaurus huinculensis es conocido en base a un único ejemplar, del que se preserva una serie de materiales no articulados. Actualmente *Argentinosaurus* ha sido recuperado como un titanosaurio dentro del grupo Lognkosauria (Carballido *et al.*, 2017b).

Holotipo: PVPH-1, tres vértebras dorsales anteriores y tres dorsales posteriores, parte ventral del sacro con sus costillas, una costilla dorsal, y una tibia derecha.

Procedencia geográfica: provincia de Neuquén, Argentina.

Edad: Formación Huincul (Albiano-Cenomaniano).

Material consultado: Los datos utilizados para el análisis filogenético fueron tomados de fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y la información publicada por Bonaparte y Coria (1993).

***Epachthosaurus sciuttoi* Powell, 1990**

Epachthosaurus es considerado en los análisis filogenéticos como un titanosaurio basal cercano a *Malawisaurus* (e.g., Salgado *et al.*, 1997; González Riga *et al.*, 2009, 2016).

Holotipo: MACN-CH 1317, una vértebra dorsal posterior.

Paratipo: MACN-CH 18689, una copia expuesta en vista lateral y ventral, en la que se ven 6 caudales, parte del sacro y parte del Isquion. El material original de esta copia aún permanece en el campo.

Material referido: UNPSJB-PV -PV 920, un esqueleto articulado desde las dorsales medias hasta las caudales medias, incluyendo miembros y cinturas.

Procedencia geográfica: Provincia de Chubut, Argentina.

Edad: Formación Bajo Barreal (Cenomaniano-Turoniano).

Material consultado: la codificación de caracteres proviene de la información publicada (e.g. Martínez *et al.*, 2004; Giménez, 2010).

Eutitanosauria Sanz *et al.*, 1999

Definición basada en el stem: El clado menos inclusivo que contiene a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980 pero no a *Epachthosaurus sciuttoi* Powell, 1990 (Salgado, 2003).

***Malawisaurus dixeyi* (Haughton, 1928)**

Malawisaurus es considerado, según los análisis y según la definición utilizada, como un titanosaurio basal (e.g., Wilson, 2002). Sin embargo, y con un muestreo taxonómico algo más amplio, *Malawisaurus* es recuperado como un titanosaurio más derivado que *Andesaurus* o *Phuwinagosaurus* (e.g., González Riga *et al.*, 2017; Carballido *et al.*, 2017b).

Holotipo: South African Museum 7405, vértebra caudal anterior.

Topotipo: Materiales colectados por Houghton (1928) que no pueden ser vinculados al individuo tipo, pubis derecho, escápula incompleta, y placa esternal (Jacobs *et al.*, 1993).

Material referido: Gran cantidad de materiales referidos por Rose (2005), que incluyen tanto restos craneales como postcraneos.

Procedencia Geográfica: Malawi, África.

Edad: “Dinosaur Beds” (Aptiano).

Material Consultado: los datos para el análisis filogenético provienen de Jacobs *et al.* (1993) y Gomani (2005).

Nemegtosaurus mongoliensis Nowinski, 1971

Este taxón es conocido en base a un cráneo casi completo. *Nemegtosaurus* es recuperado como un titanosaurio derivado, una posición que parece estar justificada por la presencia de varios caracteres derivados propios de los titanosaurios (Wilson, 2002; Wilson, 2005; Salgado *et al.*, 2014; Martínez *et al.*, 2016).

Holotipo: Z.PAL MgD-I/9, del que se preserva un cráneo casi completo al que sólo le falta el margen dorsal de la región narial y zonas del paladar medio.

Procedencia geográfica: Mongolia.

Edad: Formación Nemegt (Maastrichtiano medio).

Material consultado: La codificación está basada principalmente en las codificaciones utilizadas por Wilson (2002) como en las descripciones disponibles de esta taxón (Nowinski, 1971; Wilson, 2005).

Rapetosaurus krausei Curry Rogers y Foster, 2001

El material de este taxón está compuesto por varios huesos aislados, asociados o parcialmente articulados, así *Rapetosaurus* es, probablemente, uno de los titanosaurios más completos. Los análisis filogenéticos indican que *Rapetosaurus* sería un titanosaurio no saltosaurino (*e.g.* Carballido *et al.*, 2017b).

Holotipo: UA 8698, cráneo de un adulto, que incluye la maxilar derecho, ocho dientes, el maxilar izquierdo, lacrimal derecho, yugal izquierdo, nasal izquierdo y derecho, cuadrado derecho, pterigoides izquierdo y derecho, parte del basioccipital, paraoccipital derecho, dentario izquierdo con 11 dientes, ambos angulares, surangular derecho, y 5 dientes asociados al cráneo.

Material referido: FMNH PR 2184, exoccipital/opistótico, supraoccipital y laterosfenoides derechos. FMNH PR 2185, prefrontal y frontal derechos. FMNH PR 2186, prefrontal derecho. FMNH PR 2187, surangular izquierdo. FMNH PR 2188, parietal derecho. FMNH PR 2189, escamoso izquierdo. FMNH PR 2190, cuadrado derecho. FMNH PR 2191, pterigoides izquierdo. FMNH PR 2192, exoccipital-opistootico derecho. FMNH PR 2194, angular derecho. FMNH PR 2196, tres dientes. FMNH PR 2197, basioccipital, basiesfenoides y parasfenoides. FMNH PR 2209, esqueleto juvenil asociado y prácticamente completo. FMNH PR 2210, centro caudal medio. UCB 92829, centro caudal medio.

Procedencia geográfica: Madagascar.

Edad: Formación Maevarano (Maastrichtiano).

Material consultado: Las codificaciones están basadas sobre la observación de fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y en los trabajos de Curry Rogers y Foster (2001, 2004).

Isisaurus colberti (Jain y Bandyopadhyay, 1997)

Este taxón fue originalmente considerado por Jain y Bandyopadhyay (1997) como una nueva especie de “*Titanosaurus*” (Lydekker, 1877). Sin embargo, Wilson y Upchurch (2003) realizaron una revisión crítica del género “*Titanosaurus*”, originalmente erigido por Lydekker, y de todas las especies y materiales referidos a éste. Estos autores reconocieron la ausencia de caracteres diagnósticos en la especie tipo “*Titanosaurus indicus*” (Lydekker, 1877) considerándola *nomen dubium*. En este mismo trabajo reconocieron como diagnóstica sólo una especie India, “*T.*” *colberti* (Jain y Bandyopadhyay, 1997). Esta especie, representada por un único individuo, es considerada por Wilson y Upchurch como el holotipo de un nuevo género (*Isisaurus*). Los análisis filogenéticos lo recuperan como un Lithostrotia hermano de *Rapetosaurus* (e.g. González Riga *et al.*, 2016; Carballido *et al.*, 2017b).

Holotipo: ISIR 335/1-65, esqueleto parcialmente preservado.

Procedencia geográfica: India.

Edad: Formación Lameta (Maastrichtiano).

Material consultado: las codificaciones se realizaron en base a las publicaciones de Jain y Bandyopadhyay (1997) y Wilson y Upchurch (2003).

Tapuisaurus macedoi Hussam, Pol, Carvalho, Nascimento, Riccomini, Larson, Juarez-Valieri, Pires-Domingues, da Silva, Campos, 2011

Este taxón del Cretácico Inferior de Brasil ha sido recientemente nominado y preliminarmente descrito por Zaher *et al.* (2011). *Tapuisaurus* resulta de especial interés no sólo por preservar un cráneo completo y restos de postcráneo, sino que además representa el titanosaurio avanzado más antiguo, impactando directamente sobre estudios tendientes a resolver el origen de Titanosauria.

Holotipo: MZSP-PV, cráneo completo, atlas, axis, cinco vértebras cervicales y cinco vértebras dorsales, costillas, coracoides, húmero radio y ulna izquierdos, fíbula y metacarpianos.

Procedencia geográfica: Brasil.

Edad: Formación Quiricó (Aptiano).

Material consultado: las codificaciones de *Tapuiasaurus* provienen de la bibliografía (e.g. Zaher *et al.*, 2011).

Trigonosaurus pricei (Campos, Kellner, Bertini, Santucci, 2005)

Campos *et al.* (2005) brindó una descripción detallada de este titanosaurio. Los materiales referidos han sido colectados en la misma localidad, por lo que podrían pertenecer al individuo tipo (Campos *et al.*, 2005). Este taxón es recuperado como un saltosaurido (e.g. González Riga *et al.*, 2016).

Holotipo: MCT 1488-R, cinco vértebras cervicales, una serie dorsal completa compuesta por 10 vértebras, sacro completo, y un ilion.

Paratipo: MCT 1719-R, una serie de 10 vértebras caudales.

Procedencia geográfica: Brasil.

Edad: Formación Marília (Maastrichtiano)

Material consultado: las codificaciones para *Trigonosaurus* surgen de la bibliografía (Powell, 1987, 2003; Campos *et al.*, 2005).

Alamosaurus sanjuanensis Gilmore, 1922

Este taxón fue originalmente descrito por Gilmore (1922) quien designó una escápula al holotipo y un isquión derecho como el paratipo. En 1946 Gilmore describió un nuevo espécimen del que se conservan la mayoría de las vértebras caudales, los dos isquiones, placas esternales, escápula y miembro anterior completo. En los años subsiguientes numerosos restos han sido adjudicados a este taxón, la mayor parte de

ellos fragmentarios. Luego, Lehman y Coulson (2002) dieron a conocer los restos de un nuevo espécimen al cual asignaron a *A. sanjuanensis* y el cual brinda información sobre zonas del esqueleto previamente desconocidos para *Alamosaurus* (e.g., vértebras cervicales y dorsales). Los análisis lo recuperan como un titanosaurio derivado (e.g. González Riga *et al.*, 2016; Carballido *et al.*, 2017b).

Holotipo: USNM 10486, una escápula derecha.

Paratipo: USNM 10487, un isquion derecho.

Material referido: USNM 15560, una serie caudal casi completa, miembro anterior derecho incluyendo metacarpianos, ambas placas esternales, y ambos isquiones. UNM FKK-029 y 034, varios dientes aislados. PMU.R.280, vértebras sacras. TMM 43621-1, un individuo juvenil del que se preservan restos cervicales, dorsales y apendiculares.

Procedencia geográfica: Estados Unidos.

Edad: Formación North Horn, y Formación Black Peaks (Maastrichtiano-Campaniano).

Material consultado: Las codificaciones están basadas en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y bibliografía (e.g. Gilmore, 1922, 1946; Fowler y Sullivan, 2011).

***Opisthocoelicaudia skarzynskii* Borsuk-Bialynicka, 1977**

Este taxón está representado por dos especímenes, uno de ellos pertenece a un ejemplar adulto al que le falta la serie cervical y el cráneo (designado como el holotipo). Del segundo de los ejemplares se preserva una escápula con su coracoides levemente fusionado, indicando la presencia de otro ejemplar de menor edad (Borsuk-Bialynicka, 1997). Los análisis lo recuperan como un saltosaurido (e.g. González Riga *et al.*, 2016; Carballido *et al.*, 2017b).

Holotipo: ZPAL MGD-I/48, un esqueleto, articulado, al que sólo le falta el cráneo, el cuello, y algunas falanges y metápodos.

Material referido: ZPAL MgD-I/25c, una escápula con su coracoides.

Procedencia geográfica: Mongolia.

Edad: Formación Nemegt (Campaniano-Maastrichtiano).

Material consultado: las codificaciones se basan a la información publicada por Borsuk-Bialynicka (1997).

Neuquensaurus australis (Lydekker, 1893)

En 1992 Powell, realizó un estudio de los titanosaurios de América del Sur encontrando suficientes diferencias que permitan excluir a “*Titanosaurus*” *australis* de los titanosaurios de la India, erigiendo de esta manera el género *Neuquensaurus*, que contiene la especie *Neuquensaurus australis*. Los análisis filogenéticos lo posicionan como un saltosaurino (e.g. González Riga *et al.*, 2016).

Holotipo: “*Titanosaurus*” *australis* Lydekker, 1893

Material referido: MCS-5, restos de un individuo. MCS-5/17, de los que se conserva: una vértebra cervical posterior. MCS-5/18-23, seis vértebras dorsales medias y posteriores. MCS-5/16, un sacro articulado con los dos iliones. MCS-5/1-15, 15 vértebras caudales. MCS-5/24, un isquion izquierdo. MCS-5/27-28, ambos fémures. MCS-5/25, tibia derecha. MCS-5/26, fibula derecha. MCS-5/29, astrágalo derecho. MCS-5/30- 32, tres arcos hemales. MCS-5/33 y 34, dos osteodermos y fragmentos de costillas. Restos asociados con MC- 5: MCS-9, un fémur derecho. MCS-6, una tibia derecha. MCS-8, un húmero derecho. MCS-10, un metatarsiano.

Procedencia geográfica: Provincia de Neuquén, Argentina.

Edad: Formación Anacleto (Campaniano temprano).

Material consultado: Los datos de la matriz han sido completados en base a fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y bibliografía (e.g. Salgado *et al.*, 2005; Otero, 2010; Otero y Vizcaino, 2008; D’Emic y Wilson, 2011).

Saltasaurus loricatus Bonaparte y Powell, 1980

El holotipo comprende sacro completo y fusionado a los dos iliones (Powell,1992). *Saltasaurus* es recuperado como saltosaurino (e.g. González Riga *et al.*, 2016; Carballido *et al.*, 2017b).

Holotipo: PVL. 4017-22, sacro completo y fusionado a los dos iliones.

Material referido: PVL. 4017, CNS-V 10.023 y CNS 10.024, restos de al menos cinco individuos que incluyen: tres fragmentos de cráneos distintos, un axis, 14 vértebras cervicales, 20 dorsales, tres sacros, 26 vértebras caudales, cuatro escápulas, tres coracoides, cuatro placas esternales, diez húmeros, cinco ulnas, cuatro radios, cinco metacarpianos, cinco iliones, cuatro pubis, dos isquiones, cinco fémures, cinco tibias, cuatro fibulas, siete metatarsianos, seis placas dérmicas, y huesos dérmicos asociados.

Procedencia geográfica: Provincia de Salta, Argentina.

Edad: Formación Lecho (Campaniano-Maastrachtiano).

Material consultado: la codificación de caracteres se basó en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y bibliografía (e.g. Powell, 1992).

Diplodocoidea Marsh, 1884

Definición basada en el stem: El clado más inclusivo que contiene a *Diplodocus longus* Marsh, 1878 pero no a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980. (*Sensu* Sereno, 2005; revisión de primer orden de Wilson y Sereno, 1998).

Diplodocimorpha Calvo y Salgado, 1995

Definición basada en el nodo: El clado menos inclusivo que contiene a *Limaysaurus tessonei* Calvo y Salgado, 1995 y *Diplodocus longus* Marsh, 1878. (Revisión de primer orden de Taylor y Naish, 2005).

Rebbachisauridae Bonaparte, 1997

Definición basada en el stem: El clado más inclusivo que contiene a *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat 1954 pero no a *Diplodocus longus* Marsh 1878, *Dicraeosaurus hansemanni* Janensch 1914 (*sensu* Salgado *et al.*, 2004).

Histriasaurus boscarollii Dalla Vecchia, 1998

Histriasaurus está representado sólo por una vértebra dorsal posterior descrita y figurada por Dalla Vecchia (1998:fig. 13D-E). Este taxón presenta un amplio hipósfeno triangular, similar al presente en otros saurópodos no-rebaquisáuridos, un rasgo plesiomórfico que ubican a *Histriasaurus* como uno de los rebaquisáuridos más basales (e.g., Whitlock, 2011b).

Holotipo: WN-V6, arco neural de una vértebra dorsal media a posterior.

Procedencia geográfica: Croacia.

Edad: Plataforma Adriática, Formación no nominada (Hauteriviano-Barremiano).

Material consultado: codificaciones según bibliografía (e.g. Dalla Vecchia, 1998, 2005; Apesteguía, 2007).

Amazonsaurus maranhensis Carvalho, Avilla, Salgado, 2003

Saurópodo representado mayormente por elementos axiales provenientes del Cretácico Temprano de Brasil. Los análisis filogenéticos lo recuperan como un

rebbquisáurido (e.g. Carballido y Sander, 2014; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017).

Holotipo: MN 4558-V, dos espinas neurales de vértebras dorsales. MN 4559-V/MN s/nº-V, dos centros de vértebras dorsales. UFRJ-DG 58-R/7, espina neural de vértebra caudal anterior. MN 4555-V, una vértebra caudal media. MN 4560-V, una vértebra caudal media-posterior. MN 4556-V, una vértebra caudal posterior. UFRJ-DG 58-R/10, una vértebra caudal posterior. UFRJ-DG 58-R/2, 58-R/3, 58-R/4, 58-R/5, cuatro arcos hemales. MN 4564-V, cuatro arcos hemales. YFRJ-DG 58-R/1, un íleon. MN s/nº-V, un pubis incompleto. MN 4562-V, tres costillas.

Procedencia geográfica: Brasil.

Edad: Formación Itapecuru (Aptiano-Albiano).

Material consultado: la codificación de caracteres para *Amazonsaurus* provienen de la publicación de Carvalho *et al.* (2003).

Comahuesaurus windhausenii Carballido, Salgado, Pol, Canudo, Garrido, 2012

El análisis filogenético recupera a *Comahuesaurus* como un rebbquisaurido relativamente basal (Carballido *et al.*, 2012).

Holotipo: MOZ-PV 6722, un arco neural de vértebra dorsal posterior.

Material referido: varios restos apendiculares y axiales de al menos tres individuos.

Procedencia geográfica: Provincia de Neuquén, Argentina.

Edad: Formación Lohan Cura (Aptiano-Albiano; Leanza y Hugo, 1997).

Material consultado: los escoreos de *Comahuesaurus* provienen de fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y la información publicada por Carballido *et al.* (2012).

Rayososaurus agrioensis Bonaparte, 1996

Rayososaurus está representado por elementos apendiculares de un único individuo que fueron presentados por Bonaparte (1996) pero luego han sido re descritos por Carballido *et al.* (2010). Según determinadas características y los análisis filogenéticos, *Rayososaurus* es un rebaquisáurido hermano de *Cathartesaura* (e.g. Carballido *et al.*, 2010, 2012).

Holotipo: MACN-N 41, escápula izquierda incompleta, escápula derecha casi completa, porción distal de fémur, y la mitad proximal de una fíbula izquierda.

Procedencia geográfica: Provincia de Neuquén, Argentina.

Edad: Formación Candeleros (Cenomaniano; Legarreta y Gulisano, 1989).

Material consultado: la codificación de caracteres de *Rayososaurus* proviene de fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y de la publicación de Carballido et al. (2010).

Zapalasaurus bonapartei Salgado, Carvalho, Garrido, 2006

Zapalasaurus fue inicialmente descrito como un diplodocoideo basal (Salgado et al., 2006a), sin embargo, la presencia de ciertos caracteres propios de los rebaquisáuridos han llevado a recuperar este taxón como un rebaquisáurido. Dentro de los rebaquisáuridos, y según los últimos análisis (Serenó et al., 2007; Whitlock, 2011b) la posición de *Zapalasaurus* no es del todo clara. Para Sereno et al. (2007) *Zapalasaurus* representaría la forma más basal de Limaysaurinae, mientras que Whitlock (2011b) lo recupera como una forma basal de Nigersaurinae.

Holotipo: MOZ-Pv 6127, una vértebra cervical anterior, un fragmento de proceso transversal del sacro, 17 vértebras caudales, un isquion izquierdo, un pubis derecho, un fragmento de ilion, un fémur izquierdo incompleto, y una tibia izquierda.

Procedencia geográfica: Provincia de Neuquén, Argentina.

Edad: Formación La Amarga, Miembro Piedra Parada (Barremiano superior-Aptiano inferior).

Material consultado: La toma de datos se basó en fotografías del holotipo (MOZ-Pv 6127), y bibliografía (Salgado et al., 2006).

Rebbachisaurus garasbae Lavocat, 1954

Según los análisis filogenéticos *Rebbachisaurus* representa uno de los rebaquisáuridos más basales recuperado como el grupo hermano de los Nigersaurinae+Limaysaurinae (e.g. Whitlock, 2011b).

Holotipo: MNHN MRS 1958, una vértebra dorsal posterior. MNHN MRS 1979/1980/1991/2000, fragmentos de arcos neurales de vértebras dorsales. MNHN MRS 1986/1987, porciones de espinas neurales de vértebras dorsales. MNHN MRS 1984/1985, fragmentos de costillas dorsales. MNHN MRS 1999, tres espinas neurales de vértebras sacras fusionadas. MNHN MRS 1987/1988, dos espinas neurales de vértebras caudales. MNHN MRS 1957, escápula derecha. MNHN MRS 1476/1477/1491/1728/2001/2002, húmeros derechos. MNHN MRS 1422/2009, isquion

derecho. MNHN MRS 1981-1983/1990/1992-1998, numerosos fragmentos de arcos neurales.

Procedencia geográfica: Marruecos, África.

Edad: Formación Tegama (Albiano).

Material consultado: La toma de datos se basó en el material publicado del holotipo MNHN 1957 (Wilson y Allain, 2015).

Limaysaurus tessonei (Calvo y Salgado, 1995)

Inicialmente referido como “*Rebbachisaurus*” *tessonei*, y posteriormente nominado por Salgado *et al.* (2004) como *Limaysaurus tessonei*, los materiales descritos por Calvo y Salgado (1995) procedentes de la Formación Candeleros y la Formación Huincul representan una de las formas más completas de rebaquisáurido conocido. Según los últimos análisis filogenéticos, *Limaysaurus tessonei* estaría estrechamente relacionado con *Cathartesaura*, también de la Formación Candeleros, formando un grupo al que Whitlock (2011b) denominó Limaysaurinae. Dentro del material referido, Calvo y Salgado (1995) incluyeron los restos de una vértebra dorsal descrita por Nopsca (1902), la cual según Apesteguía (2007) representa el holotipo de un nuevo taxón al que denominó *Nopcsaspondylus alarconensis*.

Holotipo: MUCPv-205, un neurocráneo, vértebras cervicales, vértebras dorsales y caudales articuladas, pelvis completa, escápulo-coracoides, miembros anteriores y posteriores, y gastrolitos.

Material asignado: MUCPv-206, compuesto por dos esqueletos desarticulados de los que se conocen cuatro vértebras cervicales, una vértebra dorsal, placa esternal, cuatro metacarpianos y costillas. MUCPv-153, esqueleto parcialmente articulado compuesto por dos vértebras sacras y las primeras seis caudales, pubis e isquion.

Procedencia geográfica: Provincia de Neuquén, Argentina.

Edad: Formación Candeleros y Formación Huincul (Cenomaniano).

Material consultado: La toma de datos se basó en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y bibliografía (e.g. Calvo y Salgado, 1995).

Cathartesaura anaerobica Gallina y Apesteguía, 2005

Cathartesaura anaerobica es conocido en base a un único individuo, del cual sólo se preservan algunos materiales. Materiales adicionales mencionados por Gallina y Apesteguía (2005) como parte del holotipo aún no han sido preparados (vértebras

dorsales). Según Whitlock (2011b) forma, junto con *Limaysaurus tessonei* un clado denominado Limaysaurinae.

Holotipo: MPCA 232, del que se preserva una vértebra cervical posterior, una vértebra dorsal, una caudal anterior, una vértebra caudal media, escápula izquierda incompleta, ilion, y fémur izquierdo.

Procedencia geográfica: Provincia de Río Negro, Argentina.

Edad: Formación Huincul (Cenomaniano).

Material consultado: La toma de datos se basó en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y de la información publicada en Gallina y Apesteguía (2005).

Nigersaurus taqueti Sereno, Beck, Dutheil, Larsson, Lyon, Moussa, Sadleir, Sidor, Varrichio, Wilson, Wilson, 1999

Este taxón del Cretácico Inferior de Nigeria está representado por varios especímenes con los que se puede tener información de casi todo el esqueleto de este taxón. Los análisis filogenéticos lo vinculan estrechamente con *Demandasaurus* del Cretácico Inferior de la Península Ibérica con el que forma el clado Nigersaurinae (e.g. Sereno *et al.*, 2007; Whitlock, 2011b; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011; Carballido y Sander, 2014).

Holotipo: MNN GAD512, un esqueleto del que se conoce parte del cráneo, vértebras cervicales, escápula, miembros anteriores y posteriores.

Material referido: Varios especímenes y huesos aislados (Sereno *et al.*, 1999).

Procedencia geográfica: Nigeria, África.

Edad: Formación El Rhaz (Aptiano-Albiano).

Material consultado: La codificación de caracteres para *Nigersaurus* se basa en fotografías del holotipo y materiales aun no publicados, y de bibliografía (e.g. Sereno *et al.*, 1999, 2007; Sereno y Wilson, 2005).

Demandasaurus darwini Torcida Fernández-Baldor, Canudo, Huerta, Montero, Suberbiola, Salgado, 2011

Los primeros materiales de *Demandasaurus* fueron descritos por Pereda Suberbiola *et al.* (2003). En los análisis filogenéticos *Demandasaurus* es recuperado como una forma estrechamente relacionada con *Nigersaurus*, en el clado denominado

por Whitlock (2011b) como Nigersaurinae (e.g. Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011; Carballido y Sander, 2014).

Holotipo: MDS-RVII, esqueleto parcial del que se preservan: MDS-RVII 275/232, ambos premaxilares; MDS-RVII 443, dentario izquierdo; MDS-RVII 340/436/437/438/440/441, seis dientes; MDS-RVII 589/606/806, tres vértebras cervicales; MDS-RVII 242/798, dos vértebras dorsales; MDS-RVII 379/458/466/587/811/14/301/364/365/368/382/592/600/611, costillas; MDS-RVII 2/3/4/9/10/11/12/15/101/216/217/218/470/602/605/609/610/629/805, 19 vértebras caudales; MDSRVII, 23/99/231/232/590/591/594/796/797, nueve arcos hemales; MDSRVII18/19, ambos isquiones. MDS-RVII 16 isquion y fémur izquierdos.

Procedencia geográfica: España.

Edad: Formación Castrillo de la Reina (Barremiano superior - Aptiano inferior).

Material consultado: La codificación de los caracteres se basó en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis y la información publicada por Torcida Fernández-Baldor *et al.* (2011).

Flagellicaudata Harris y Dodson, 2004

Definición basada en el nodo: El clado menos inclusivo que contiene a *Dicraeosaurus hansemanni* Janensch, 1914 y a *Diplodocus longus* Marsh, 1878 (revisión de primer orden de Harris y Dodson, 2004).

Diplodocidae Marsh, 1884

Definición basada en el stem: El clado más inclusivo que contiene a *Diplodocus longus* Marsh, 1878 pero no a *Dicraeosaurus hansemanni* Janensch, 1914 (*sensu* Sereno, 2005; revisión de primer orden de Sereno, 1998).

Diplodocus Marsh, 1878

Actualmente se consideran válidas cuatro especies de *Diplodocus* (Upchurch *et al.*, 2004; *D. longus*, Marsh, 1878; *D. carnegii* Hatcher, 1901; *D. hayi* Holland, 1924; *D. lacustris* Marsh, 1884).

Holotipo: YPM 1920 (*D. longus*), dos vértebras caudales medias y un arco hemal.

Material referido: Numerosos materiales han sido asignados a este género, entre ellos, uno de los especímenes más completo es el del holotipo de *D. carnegii* (CM 84) del que se conservan 13 vértebras cervicales, 10 vértebras dorsales, cinco sacras, 12 caudales,

escápulocoracoides izquierdos, ilion derecho, ambos pubis e isquiones, fémur derecho, y placas esternales. Dentro de los numerosos materiales craneanos conocidos para *Diplodocus*, el alojado en el Museo de Historia Natural de Carnegie (CM 1116) es uno de los más completos y sin signos de deformación.

Procedencia geográfica: Estados Unidos.

Edad: Formación Morrison (Kimeridgiano).

Material consultado: La codificación se basa en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, como así también a bibliografía.

Apatosaurus Marsh, 1877

Género con dos especies conocidas, *A. Ajax* y *A. louisae* (Marsh, 1877) provenientes de la Formación Morrison de Estados Unidos. Durante años se han definido varias especies del género *Apatosaurus* como así también reasignado a nuevos géneros otras tantas. La monofilia de *Apatosaurus* es tradicionalmente aceptada (e.g., Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Whitlock, 2011b). Los análisis filogenéticos recuperan a *Apatosaurus* como un diplodócido (e.g. Carballido y Sander, 2014; Tschopp *et al.*, 2015).

Procedencia Geográfica: Estados Unidos.

Edad: Formación Morrison (Tithoniano).

Material consultado: la codificación de *Apatosaurus* proviene de fotos proporcionadas por el director de la presente tesis y de bibliografía.

Barosaurus lentus Marsh, 1890

Barosaurus es un género monotípico redescrito en detalle por McIntosh (2005). Los análisis filogenéticos sitúan indefectiblemente a *Barosaurus* dentro de Diplodocidae (e.g. Carballido and Sander, 2014).

Holotipo: YPM 429, cuatro vértebras cervicales, seis vértebras dorsales, parte del sacro, 13 vértebras caudales, costillas y arcos hemales, placa esternal, y pubis derecho.

Material referido: AMNH 6341, dos vértebras cervicales, ocho vértebras dorsales, cinco vértebras sacras, 29 vértebras caudales, costillas, arcos hemales, una pelvis completa, escápulo coracoides izquierdos, y húmero izquierdo. CM 11984, nueve vértebras cervicales, siete dorsales, y costillas. CM 1198, cuatro vértebras cervicales.

Procedencia geográfica: Estados Unidos.

Edad: Formación Morrison (Kimeridgiano).

Material consultado: La codificación se basó en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y sobre la publicación de McIntosh (2005).

Dicraeosauridae Janensch, 1929b

Definición basada en el stem: El clado más inclusivo que contiene a *Dicraeosaurus hansemanni* Janensch, 1914 pero no a *Diplodocus longus* Marsh, 1878 (*sensu* Sereno, 2005; revisión de primer orden de Sereno, 1998).

Dicraeosaurus Janensch, 1914

Dos especies de *Dicraeosaurus* (*D. hansemanni* y *D. sattleri*) han sido descritas y nominadas por Janensch (1914) y son actualmente consideradas válidas (Upchurch *et al.*, 2004).

Holotipo: HMN (esqueleto D), serie dorsal completa, un sacro, costillas dorsales, y pelvis.

Edad: Formación Tendaguru (Kimeridgiano).

Procedencia geográfica: Tanzania, África.

Material consultado: La codificación de *Dicraeosaurus* se basó en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y en bibliografía (e.g. Janensch, 1914; Schwarz *et al.*, 2015).

Brachytrachelopan mesai Rauhut *et al.*, 2005

Brachytrachelopan ha sido hasta el momento sólo descrito preliminarmente por Rauhut *et al.* (2005). Este taxón del Jurásico Superior de Patagonia representa la última y cuarta forma de dicraeosáurido descrita. Los análisis filogenéticos lo recuperan como una forma más vinculada con *Dicraeosaurus*, del Jurásico Superior de África que con *Amargasaurus* del Cretácico Inferior de Patagonia (e.g. Carballido and Sander, 2014).

Holotipo: MPEF-PV 1716, siete vértebras cervicales, 11 vértebras dorsales, tres vértebras sacras, costillas cervicales y dorsales, íleon izquierdo, parte distal del fémur izquierdo, y distal de la tibia izquierda.

Procedencia geográfica: Provincia de Chubut, Argentina.

Edad: Formación Cañadón Calcáreo (Kimeridgiano-Tithoniano).

Material consultado: La codificación se basó fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y en la información publicada por Rauhut *et al.* (2005).

Amargasaurus cazau Salgado y Bonaparte, 1991

De *Amargasaurus* se conoce un único individuo, descrito por Salgado y Bonaparte (1991) y posteriormente en más detalle los materiales craneanos (e.g. Salgado y Calvo, 1992; Paulina Carabajal *et al.*, 2014). *Amargasaurus* representa el único diplodocoideo no-rebaquisáurido en sobrepasar el límite Jurásico-Cretácico.

Holotipo: MACN-N 15, 22 vértebras presacras, cinco vértebras sacras, nueve vértebras caudales, arcos hemales y costillas, escápulo coracoides, húmero, ulna y radio, íleon, fémur, tibia y fibula, un astrágalo, y dos metatarsianos.

Procedencia geográfica: Provincia de Neuquén, Argentina.

Edad: Formación La Amarga (Barremiano-Aptiano inferior).

Material consultado: La codificación se basó en fotos proporcionadas por el director de la presente tesis, y en bibliografía (e.g. Salgado y Bonaparte, 1991; Salgado y Calvo, 1992; Paulina Carabajal *et al.*, 2014).

Suuwassea emilieae Harris y Dodson, 2004

Este saurópodo de la Formación Morrison de Estados Unidos (Jurásico Tardío) preserva tanto elementos craneanos, como axiales y apendiculares que fueron descritos en varios trabajos (e.g. Harris y Dodson, 2004; Harris, 2006; Harris *et al.*, 2006). Los análisis filogenéticos recuperan a *Suuwassea* como un dicraeosáurido (e.g. Carballido y Sander, 2014; Tschopp *et al.*, 2015).

Holotipo: ANS 21122, esqueleto desarticulado que contiene premaxilar izquierdo incompleto, fragmento de maxilar, cuadrado, neurocráneo completo, atlas, axis, cuatro vértebras cervicales anterior-medias, tres vértebras dorsales anteriores y varias costillas, numerosos centros de vértebras caudales de las regiones anterior, media y posterior de la cola, escápula derecha, coracoide, húmero, tibia incompleta, fibula derecha completa, calcáneo, y varios metatarsales y falanges.

Procedencia geográfica: Montana, Estados Unidos.

Edad: Formación Morrison (Tithoniano).

Material consultado: la codificación se realizó en base a bibliografía (e.g., Harris y Dodson, 2004; Harris, 2006; Harris *et al.*, 2006).

4.2.2 Lista de caracteres

Como se ha mencionado anteriormente, para un análisis filogenético más inclusivo se realizó tanto la adición de varios taxones no neosaurópodos a la matriz base, como así también de caracteres que contemplen las características anatómicas de éstos. Es por esto que además de añadirse caracteres utilizados en trabajos donde se tienen en cuenta variaciones propias de saurópodos derivados (Remes *et al.*, 2009, Xing *et al.*, 2014; Mannion *et al.*, 2019), también se añadieron muchos otros que contemplan aquellas características observadas en sauropodomorfos basales (Pol *et al.*, 2011; Otero *et al.*, 2015). Muchos de estos caracteres son binarios, y algunos pocos poseen más de dos estados, por lo que se han analizado como ordenados (aditivos) o no ordenados según corresponda. Las citas de donde provienen los caracteres son indicadas al final de los mismos entre paréntesis.

1- Proceso posterolateral del premaxilar y proceso lateral del maxilar, forma: sin contacto medio (0); con contacto medio formando una marcada depresión narial, foramen subnarial no visible (1).(Wilson, 2002:ca. 1).

2- Margen anterior del premaxilar, forma: sin escalón (0); con un marcado escalón pero corto (1); con un marcado y largo escalón (2).(Carballido *et al.*, 2015).Ordenado.

3- Premaxilar, forma del proceso ascendente en vista lateral: convexo (0); cóncavo con una larga proyección dorsal (1); sub-rectilíneo y dirigido posterodorsalmente (2).(Whitlock, 2011b: ca. 3)

4- Premaxilar, superficie externa: sin surcos anteroventralmente orientados (0); con surcos anteroventralmente orientados que se originan desde un foramen en el contacto con el maxilar (1).(Whitlock, 2011b:ca. 2)

5- Margen maxilar de la narina externa, longitud: corto, con una contribución menor a 1/4 del perímetro narial (0); largo, mayor a 1/3 de perímetro narial (1).(Wilson, 2002:ca. 3).

6- Maxilar, foramen anterior a la fenestra preantorbital: ausente (0); presente (1).(Hussam *et al.*, 2011:ca. 244).

7- Fenestra preantorbital amplia y abierta lateralmente: ausente (0); presente (1).(Carballido *et al.*, 2015).

8- Foramen subnarial y foramen maxilar exterior, posición: bien separados uno del otro (0); separados por un delgado tabique (1).(Wilson, 2002:ca. 5)

9- Fenestra antorbital: más corta que el diámetro máximo de la órbita, menor del 85% de la órbita (0); o similar al máximo diámetro de la órbita, mayor al 85% del tamaño de la órbita (1).(Carballido *et al.*, 2015).

10- Fenestra antorbital, forma del margen dorsal: recta o convexa (0); cóncava (1). (Whitlock, 2011b:ca. 14).

11- Fosa antorbital: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002:ca. 7).

12- Narina externa, posición: terminal (0); retraídas al nivel de la órbita (1); retraídas hasta una posición entre las orbitas (2).(Wilson, 2002:ca. 8). **Ordenado**

13- Narina externa, diámetro máximo: más corto que (0); o más largo que el diámetro máximo de la órbita (1).(Wilson, 2002:ca. 9)

14- Margen ventral de la órbita, longitud anteroposterior: amplio, con forma subcircular (0); reducido, con el margen bien marcada (1).(Wilson, 2002:ca. 10)

15- Lacrimal, proceso anterior: poco desarrollado, siendo su longitud de anteroposterior aproximadamente menos del 30% de la altura total del hueso (0); bien desarrollado (1). (Carballido *et al.*, 2015)

16- Contribución del yugal al margen ventral del cráneo: ausente (0); presente (1).

17- Contacto entre el cuadrado-yugal y el maxilar: ausente o reducido (0); presente y amplio (1).(Whitlock, 2011b:ca. 10).

18- Contacto entre el yugal y el ectopterigoides: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002:ca. 12)

19- Contribución del yugal a la fenestra antorbital: muy reducida o ausente (0); larga, formando aproximadamente 1/3 de su perímetro (1).(Wilson, 2002: ca- 13)

20- Cuadrado-yugal, posición del extremo anterior: posterior a la órbita (0); debajo de la órbita (1); anterior sobrepasando la órbita.(Carballido *et al.*, 2019:ca. 23).

21- Cuadrado-yugal, longitud del proceso anterior: corto, proceso anterior más corto que el proceso dorsal (0); largo, longitud del proceso anterior más del doble de la longitud del proceso dorsal (1).(Wilson, 2002:ca. 32)

22- Cuadrado-yugal, ángulo entre el proceso anterior y el posterior: menor a 90° (0); mayor a 90° (1).(Whitlock, 2011b: ca. 31).

23- Margen ventral de la superficie anterior del cuadrado-yugal: recto, no se expande ventralmente (0); cóncavo debido a la extensión ventral de la región anterior (1).Upchurch *et al.*, 2004: ca. 26).

24- Participación del escamoso en la fenestra supratemporal: presente, el escamoso es bien visible en vista dorsal (0); reducida o ausente (1).(Curry Rogers, 2005:ca. 37).

- 25-** Contacto escamoso-cuadrado-yugal: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002: ca. 31)
- 26-** Escamoso, margen posteroventral: suave (0); con un proceso prominente y ventralmente dirigido (1).(Whitlock, 2011b:ca. 37).
- 27-** Prefrontal, tamaño del proceso posterior: corto, no se proyecta posteriormente de la sutura frontal-nasal (0); largo, acercándose al parietal (1).(Wilson, 2002:ca. 14)
- 28-** Prefrontal, forma del proceso posterior: plano (0); con forma de gancho (1). (Wilson, 2002:ca. 15)
- 29-** Prefrontal, proceso anterior: ausente (0); presente (1).(Curry Rogers, 2005:ca. 30)
- 30-** Prefrontal-Frontal, longitud del contacto: amplio, igual o mayor que la longitud anteroposterior del frontal (0); angosto, menor a la mitad de la longitud anteroposterior del frontal (1).(Hussam *et al.*, 2011:ca. 239).
- 31-** Postorbital, forma del proceso ventral: transversalmente estrecho (0); más amplio transversalmente que anteroposteriormente (1).(Wilson, 2002:ca. 16).
- 32-** Postorbital, proceso posterior: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002:ca. 17).
- 33-** Postorbital, margen posterior articulando con el escamoso: con un proceso posterior angosto (0); con un proceso posterior amplio (1).(Hussam *et al.*, 2011:ca. 245).
- 34-** Frontal contribución a la fosa supratemporal: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002:ca. 18)
- 35-** Frontales, contacto medio (sífnisis): sutura marcada (0); fusionado en especímenes adultos (1).(Wilson, 2002:ca. 19)
- 36-** Frontal, longitud anteroposterior: aproximadamente dos veces (0); o menor que el ancho transversal mínima (1).(Wilson, 2002:ca. 20)
- 37-** Frontal-nasal, forma de la sutura: plana (0); en forma de V apuntando posteriormente (1).(Whitlock, 2011b:ca. 21)
- 38-** Frontales, superficie dorsal: sin muescas pares (0); presenta muescas pares que se extienden hasta el nasal (1).(Whitlock, 2011b:ca. 22)
- 39-** Frontal, contribución al margen dorsal de la órbita: menor de 1,5 veces la contribución del prefrontal (0); al menos 1,5 veces la contribución del prefrontal (1).(Whitlock, 2011b:ca. 23)

40- Proceso occipital del parietal, altura dorsoventral: corto, menor al diámetro del foramen mágnum (0); altura, cerca de dos veces el diámetro del foramen mágnum (1).(Wilson, 2002:ca.21)

41- Parietal, contribución a la fenestra post-temporal: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002:ca. 22)

42- Parietal, distancia de la separación con la fenestra supratemporal: menor al eje mayor de la fenestra supratemporal (0); o dos veces el eje mayor de la fenestra supratemporal (1).(Wilson, 2002:ca. 24)

43- Foramen postparietal: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 23)

44- Proceso paraoccipital, margen distal: angosto, superficie ligeramente expandida (0); expandido, presencia de un proceso redondeado (1). (Whitlock, 2011b:ca. 42)

45- Fenestra supratemporal: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002:ca. 25)

46- Fenestra supratemporal, orientación del eje mayor: anteroposterior (0); transversal (1).(Wilson, 2002:ca.26)

47- Fenestra supratemporal, diámetro máximo: mayor que el del foramen magnum (0); o similar al del foramen magnum (1).(Wilson, 2002:ca. 27)

48- Región supratemporal, longitud anteroposterior: barra temporal más larga (0); o más corta anteroposteriormente que transversalmente (1).(Wilson, 2002:ca. 28)

49- Fosa supratemporal, exposición lateral: no visible lateralmente, cubierta por la barra temporal (0); visible lateralmente, barra temporal inclinada ventralmente (1). (Wilson, 2002:ca. 29)

50- Supraoccipital, cresta nucal: poco desarrollada (0); bien desarrollada y prominente (1). (Whitlock, 2011b:ca. 45).

51- Fenestra lateraotemporal, extensión anterior: posterior a la órbita (0); ventral a la órbita (1).(Wilson, 2002:ca. 30)

52- Fosa del cuadrado: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 33)

53- Fosa del cuadrado, profundidad: poco profunda (0); profundamente invaginada (1).(Wilson, 2002:ca. 34)

54- Fosa del cuadrado, orientación: posterior (0); posterolateral (1).(Wilson, 2002: ca. 35)

55- Cuadrado, forma de la superficie articular: cuadrangular en vista ventral, orientada transversalmente (0); ligeramente triangular o angosta, forma de media luna con proceso medial anteriormente dirigido (1).(Carballido *et al.*, 2015)

56- Cuadrado, forma de la superficie articular: cuadrangular en vista ventral, orientada transversalmente o ligeramente triangular (0); angosta, forma de media luna con proceso medial anteriormente dirigido (1).

57- Contacto palatobasal, forma: pterigoides con faceta pequeña (0); gancho dorsomedialmente orientado (1); similar a la articulación para el basipterigoides (2). (Wilson, 2002:ca. 36). **Ordenado**

58- Pterigoides, proceso del ectopterigoides, posición: posterior a la órbita (0); entre la órbita y la fenestra antorbital (1); anterior a la fenestra antorbital (2). (Wilson,2002:ca.38)

59- Pterigoides, tamaño del contacto para el cuadrado: largo, articulación palatobasal y para el cuadrado bien separadas (0); corta, palatobasal y para el cuadrado bien separadas (1).(Wilson, 2002:ca. 38)

60- Pterigoides, rama del palatino forma: recta, sobre el nivel del margen dorsal de la rama del cuadrado (0); escalonada, por encima del nivel de la rama del cuadrado (1).(Wilson, 2002:ca.39)

61- Pterigoides, sutura con el ectopterigoides: amplia, extendiéndose a lo largo medial o lateral (0); reducida, restringida al margen anterior del ectopterigoides (1).(Upchurch, 1995)

62- Palatino, rama lateral forma: forma de plato (amplio contacto con el maxilar) (0); en forma de barra (contacto maxilar angosto) (1).(Wilson, 2002:ca. 40)

63- Epipterigoides: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002:ca. 41)

64- Vómer, articula anteriormente con: el maxilar (0); el premaxilar (1).(Wilson, 2002: ca. 42)

65- Altura del supraoccipital: similar a la altura del foramen mágnum (0); o menor a la altura del foramen mágnum (1).(Wilson, 2002:ca. 43)

66- Proceso paroccipital, proceso no articular ventral: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 44)

67- Cresta proótica, tamaño: rudimentario (0); expandido lateralmente de un proceso dorsolateral (1).(Wilson, 2002:ca. 45)

68- Proceso basipterigoideo, longitud: corto, unas dos veces el diámetro basal (0); largo, al menos cuatro veces el diámetro basal (1).(Wilson, 2002:ca. 46)

69- Procesos basipterigoideos, ángulo de divergencia: aproximadamente 45° (0); menos de 30° (1).(Wilson, 2002:ca. 47)

70- Tubera basal, longitud anteroposterior: aproximadamente la mitad de la altura dorsoventral (0); forma de hoja, 20% altura dorsoventral (1).(Wilson, 2002:ca. 48)

71- Tubera basal, más ancha que el cóndilo occipital (0); o más angosta que el cóndilo occipital (1).(Wilson, 2002:ca. 49)

72- Tubera basal: bien diferenciada del basipterigoides (0); reducida a una simple sobresalencia del basipterigoides (1).(Whitlock, 2011b:ca. 53)

73- Tubera basal, forma de la cara posterior: convexa (0); cóncava (1).(Whitlock, 2011b: ca. 54)

74- Depresión del basioccipital entre el foramen mágnum y la tubera basal: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 50)

75- Basiesfenoides/basipterigoides descanso: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002: ca. 51)

76- Basiesfenoides/cuadrado contacto: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002)

77- Basiesfenoides, cresta sagital entre los procesos del basipterigoides: ausente (0); presente (1). (Hussam *et al.*, 2011:ca. 242)

78- Proceso del basipterigoides, orientación: perpendicular al margen ventral del cráneo (0); formando un ángulo de 45° con el margen ventral del cráneo (1). (Wilson,2002:ca. 53)

79- Basipterigoides, área entre los procesos del basipterigoides y el parasfenoides: en una región cóncava media subtriangular (0); forma una profunda ranura similar a la cavidad que pasa posteriormente entre las bases de los procesos basipterigoideos (1). (Mannion *et al.*, 2012:ca. 48)

80- Región occipital del cráneo, forma: anteroposteriormente profunda, proceso paraoccipital orientado posterolateralmente (0); plana, proceso paraoccipital orientado transversalmente (1). (Wilson, 2002:ca. 54)

81- Dentario, altura del margen anterior de la rama: ligeramente menor que la del dentario en la mitad de su longitud (0); mayor, cerca del 150% de la altura del dentario en la mitad de su longitud (1).(Wilson, 2002:ca. 55)

82- Dentario, forma del margen anteroventral: ligeramente redondeada (0); formando un proceso triangular marcado (1).(Wilson, 2002:ca. 56)

83- Dentario, orientación de la sínfisis: formando un ángulo de 15° o más (0); o perpendicular al eje de la rama del maxilar (1).(Wilson, 2002:ca. 57)

84- Dentario, forma de la sínfisis en corte transversal: rectangular u ovoide (0); subtriangular (1); subcircular (2).(Whitlock, 2011b:ca. 60)

85- Dentario, tuberosidad en la superficie labial cerca de la sínfisis: ausente (0); presente (1).(Whitlock, 2011b:ca. 57)

86- Mandíbula, eminencia del coronoides: fuerte, quedando claramente por sobre la altura de alvéolos; ausente o reducida (1)(Whitlock, 2011b:ca. 62)

87- Fenestra mandibular externa: presente (0); ausente (1).(Wilson, 2002:ca. 58)

88- Altura del surangular: menor a dos veces la altura máxima del angular (0); mayor del doble de la altura máxima del angular (1).(Wilson, 2002:ca. 59)

89- Cresta en el surangular separando la fosa aductora y la articular: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 60)

90- Fosa aductora: baja (0); alta, prearticular expandido dorsoventralmente (1). (Wilson, 2002:ca. 61)

91- Proceso posterior del esplenial, posición: superponiéndose con el angular (0); separando las porciones anteriores del prearticular y el angular (1).(Wilson, 2002:ca. 62)

92- Proceso posterolateral del esplenial: presente, aproximándose al margen de la cámara del aductor (0); ausente (1).(Wilson, 2002:ca. 63)

93- Tamaño del coronoides: extendido hasta el margen dorsal de la mandíbula (0); reducido, no se extiende más dorsalmente que el esplenial (1); ausente (2).(Wilson,2002:ca. 64)

94- Hilera de dientes, forma de la sección anterior: ligeramente arqueada, sección anterior de los dientes en forma de V (0); muy arqueada, porción anterior de los dientes en forma de U (1); rectangular, la sección de los alvéolos perpendicular a la rama mandibular (2).(Wilson, 2002:ca. 65)

95- Hilera de dientes, longitud: larga, se extiende hasta la altura de la órbita (0); media, no llega al nivel de la órbita (1); restringida, no llega a la altura de la fenestra antorbital (2); muy restringida, no llega al foramen subnarial (3)(Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**

96- Número de dientes del dentario: mayor que 20 (0); 10-17 (1); 9 o menos (2).(Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**

97- Número de dientes de reemplazo por alveolo: 2 o 3 (0); más de cuatro (1). (Wilson, 2002:ca. 74)

98- Placa dental lateral: ausente (0); presente (1). (Upchurch, 1998)

99- Orientación de los dientes: perpendicular al margen dorsal de las mandíbulas (0); anteriormente orientados (1).(Wilson, 2002:ca. 75)

100- Coronas de los dientes, orientación: alineadas a lo largo de la serie dental, sin superposición de las coronas (0); alineadas ligeramente anterolingualmente, la coronas se superponen, formando una faceta ventral (1).(Wilson, 2002:ca. 69)

101- Oclusión corona a corona: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 67)

102- Facetas de desgaste en forma de V: presente (0); ausente (1). (modificado de Wilson, 2002: ch. 68).

103- Coronas de los dientes, forma en corte transversal a media altura: elípticas (0); forma de D (1); cilíndricas (2).(Wilson, 2002:ca. 70)

104- Superficie del esmalte, liso (0); ornamentado (1).(Wilson, 2002:ca.71)

105- Espesor del esmalte dental con una asimetría labiolingual: ausente (0); presente (1).(Whitlock, 2011b:ca. 74)

106- Dentículos marginales: presentes (0); ausentes sobre el margen posterior; ausentes sobre ambas caras (2).(Wilson, 2002:ca. 72). **Ordenado**

107- Dientes, surcos longitudinales en vista lingual: ausentes (0); presentes (1). (Wilson, 2002:ca. 76)

108- Valores de SI para las coronas de los dientes: menores a 3,0 (0); entre 3,0 y 4,0 (1); entre 4,0 y 5,0 (2); más de 5,0 (3).(Upchurch *et al.*, 2004:cas. 67-69).

Ordenado

109- Número de vértebras cervicales: 10 o menos (0); 12 (1); 13-14 (2); 15 (3); 16 o más (4).(Carballido *et al.*, 2015).

110- Atlas, forma de la cara occipital del centro: rectangular en vista lateral, la longitud del margen dorsal es similar a la del margen ventral (0); Anteroventralmente expandido, en vista lateral la longitud anteroposterior del margen dorsal es menor que la del margen ventral (1).(Wilson, 2002:ca. 79).

111- Centros cervicales, tipo de articulación: anficélicas (0); opistocélicas (1).(Salgado *et al.*, 1997:ca. 1; Wilson, 2002:ca. 82; Upchurch, 1998:ca. 81 y Upchurch *et al.*, 2004:103)

112- Centros cervicales, forma de la superficie ventral: es mayormente plana (0); transversalmente cóncava (1).(Upchurch, 1998:ca. 84 y Upchurch *et al.*, 2004:ca. 107)

113- Centros cervicales, quilla media en la superficie ventral: prominente y bien distinguible (0); reducida a una cresta muy baja o ausente (1).(Upchurch, 1998:ca. 83 yUpchurch *et al.*, 2004: ca. 106)

114- Centros cervicales, pleurocelos: ausentes (0); presentes, con borde anterior, dorsal y ventral bien definidos, pero con el borde posterior suavemente marcado (1); presentes, con bordes bien delimitados (2); presentes, reducidos en tamaño (3). (Carballido *et al.*, 2015)

115- Centros cervicales, pleurocelos: simples sin división (0); divididos por un septo óseo en una excavación anterior y otra posterior (1); divididos en tres o más excavaciones, formando una estructura compleja en vista lateral (2); con una excavación anterior bien definida, y una suave fosa posterior (3). (Carballido *et al.*, 2015).

Ordenado

116- Vértebras cervicales, relación altura/ancho medido en la cara articular posterior: es mayor a 1,1, usualmente cerca de 1,25 (0); alrededor de 1 (1); menor a 0,9 mayor a 0,7 (2); menor a 0,7. (Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**

117- Centros cervicales, pequeña muesca presente en el margen dorsal de la cara articular posterior: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015)

118- Vértebras cervicales, laminación de los arcos neurales: bien desarrollada con láminas y fosas bien marcadas (0); rudimentaria, con láminas diapofisiales ausentes o levemente marcadas, principalmente por la falta de fosas que las definan (1). (Wilson, 2002: ch, 81)

119- Vértebras cervicales con lámina accesoria que corre desde la lámina postzigodiapofisial (PODL) hacia la lámina espinoprezigapofisial (SPRL): ausente (0) presente (1) (Carballido *et al.*, 2015).

120- Neumaticidad en los centros cervicales: ausente (0); presente, cavidades internas simples y amplias (1); presentes, cavidades internas pequeñas y complejas (2). (Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**

121- Vértebras cervicales anteriores, lámina prespinal: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015).

122- Vértebras cervicales anteriores, forma de la espina: simple (0); bífida (1). (Wilson, 2002:ca. 72; Upchurch *et al.*, 2004:ca. 118)

123- Vértebras cervicales medias y posteriores, lámina prespinal: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015)

124- Vértebras cervicales medias, fosas laterales sobre el proceso de la prezigapófisis, debajo de la lámina espinoprezigapofisial (SPRL): ausentes (0); presentes (1). (Carballido *et al.*, 2015)

125- Vértebras cervicales medias, altura del arco neural: menor que la altura de la cara articular posterior (0); mayor que la altura de la cara articular posterior (1). (Wilson, 2002:ca. 87; similar Upchurch *et al.*, 2004:111 y 112)

126- Vértebras cervicales medias, relación de la longitud anteroposterior / altura de la cara articular posterior: menor que 4 (0); mayor que 4 (1). (Wilson, 2002:ca. 74; y Upchurch *et al.*, 2004: ca. 102).

127- Vértebras cervicales medias y posteriores, forma de la lámina centroprezigapofisial (CPRL): simple (0); dividida dorsalmente, formando una lámina lateral y una lámina medial, estando la lámina medial conectada a la lámina intraprezigapofisial (TPRL) y no a la prezigapófisis (1); dividida dorsalmente, formando una lámina lateral y una lámina medial, estando la lámina medial conectada a la prezigapófisis (2) (Carballido *et al.*, 2015)

128- Vértebras cervicales medias y posteriores, forma de la lámina centropostzigapofisial (CPOL): sin división (0); dividida, presencia de una división medial de la CPOL que conecta dorsalmente con las TPOL o la TPOL simple (1). (Carballido *et al.*, 2015)

129- Vértebras cervicales medias y posteriores, superficie articular de las prezigapófisis: planas (0); transversalmente convexas (1). (Upchurch *et al.*, 2004)

130- Vértebras cervicales posteriores, espina neural en vista lateral: forma una pendiente escalonada anterior y posteriormente (0); con un margen anterior escalonado pero con el posterior notablemente más suave (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 119)

131- Vértebras cervicales posteriores, forma de la espina neural: no expandida distalmente (0); expandida lateralmente pero no más que el ancho del centro (1); expandida lateralmente siendo igual o más ancha que el centro vertebral (1). (Carballido *et al.*, 2017b:ca. 150)

132- Vértebras cervicales posteriores y vértebras dorsales anteriores, forma de la espina neural: simple (0); bífida (1). (Wilson, 2002:ca. 89, Upchurch *et al.*, 2004:ca. 118)

133- Vértebras cervicales posteriores, espinas bífidas con un tubérculo medio entre ambas hemiespinas: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 90, Upchurch *et al.*, 2004:ca. 118)

134- Número de vértebras dorsales: 14 o más (0); 13 (1); 12 (2); 10 (3). (Carballido *et al.*, 2015)

135- Centros dorsales, pleurocelos: ausentes (0); presentes (1).(Wilson, 2002:ca. 78; Upchurch *et al.* 2004:128)

136- Vértebras dorsales, procesos transversos: dirigidos lateralmente o con una leve inclinación dorsolateral (0); dirigidos fuertemente en sentido dorsolateral (1).(Upchurch *et al.*, 2004:ca. 138)

137- Vértebras dorsales, extremo distal del proceso transversos: lateralmente expuesto (0); dorsalmente expuesto (1).(Upchurch *et al.*, 2004:ca. 140)

138- Vértebras dorsales anteriores, espina no bífida en vista anterior o posterior: con márgenes laterales subparalelos (0); márgenes laterales divergiendo ligeramente hacia el extremo dorsal (1); márgenes laterales que divergen fuertemente (2); posee márgenes dorsomedialmente inclinados que se acercan entre sí(Carballido *et al.*, 2019.ca. 159)

139- Vértebras dorsales, estructuras neumáticas internas: ausentes (0); presentes, cavidades internas relativamente simples y amplias (1); presentes, cavidades internas pequeñas y complejas (2).(Carballido *et al.*, 2015)

140- Vértebras dorsales anteriores y medias, lámina espinoprezigapofisial (SPRL): ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015).

141- Vértebras dorsales posteriores, lámina espinoprezigapofisial (SPRL): ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015).

142- Vértebras dorsales, espinas simples, lámina prespinal (PRSL): ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015)

143- Vértebras dorsales, espinas simples, lámina prespinal (PRSL): bien desarrollada cerca del margen dorsal de la espina neural de forma triangular, amplia y superficie rugosa (0); extendida a lo largo de toda la espina neural, amplia y de superficie rugosa (1); angosta y de superficie lisa (2). (Carballido *et al.*, 2015)

144- Vértebras dorsales, fosa media simple a lo largo de la espina neural en cara anterior: ausente (0); presente (1).(Carballido *et al.*, 2015)

145- Vértebras dorsales, fosa media simple a lo largo de la espina neural en cara anterior: amplia y bien desarrollada (0); lateromedialmente reducida (1); muy reducida lateromedialmente, presente sólo como una delgada concavidad (2).(Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**

146- Vértebras dorsales anteriores, tipo de articulación entre los centros: anficélica, o platicélica (0); opistocélica (1).(Wilson, 2002:ca. 94; Upchurch *et al.*, 2004:ca. 104)

147- Vértebras dorsales anteriores y medias, forma de los pleurocelos: con margen posterior redondeado (0); margen posterior agudo (1).(Salgado *et al.*, 1997; Upchurch,1998:ca. 06; Upchurch *et al.*, 2004: ca 127)

148- Vértebras dorsales medias, margen anterior de la espina neural en vista lateral: se proyecta anteriormente a la diapófisis (0); converge con la posición de la diapófisis (1); pasa por detrás de la diapófisis (2).(Carballido *et al.*, 2015)

149- Vértebras dorsales anteriores y medias, ángulo de las zigapófisis respecto a la horizontal: horizontal o ligeramente inclinadas (0); inclinadas con un ángulo de unos 30° (1); fuertemente inclinadas con un ángulo mayor a 40° (2).(Carballido *et al.*, 2015)

150- Vértebras dorsales, superficie ventral: transversalmente convexa (0); transversalmente plana (1); transversalmente cóncava, pudiendo presentar una quilla media o dos quillas laterales (2).(Upchurch *et al.*, 2004)

151- Dorsales medias, articulación accesoria del tipo hipósfeno-hipantro: presente (0); ausente (1).(Carballido *et al.*, 2015)

152- Dorsales posteriores, articulación accesoria del tipo hipósfeno-hipantro: presente y muy desarrollada (triangular) (0); presente débilmente desarrollada (laminar) (1); ausente (2).(Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**

153- Vértebras dorsales medias y posteriores, proceso transversal: corto (0); largo, al menos unas 1,5 veces el ancho lateromedial del centro dorsal (1). (Carballido *et al.*, 2015)

154- Vértebras dorsales medias y posteriores con una lámina simple (la intrapostzigapofisial simple, TPOL simple) soportando por debajo el hipósfeno o las postzigapófisis: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015)

155- Vértebras dorsales medias y posteriores, canal neural en vista anterior: rodeado lateralmente por los pedicelos (0); insertado en una profunda fosa anterior, delimitada lateralmente por los pedicelos del arco neural (1).(Upchurch *et al.*, 2004:ca. 136)

156- Vértebras dorsales medias y posteriores, altura de la espina neural comparada con la altura del centro: unas dos veces mayor (0); cuatro veces mayor (1).(Upchurch *et al.*, 2004)

157- Vértebras dorsales medias y posteriores, orientación de la espina neural: vertical (0); ligeramente inclinada, formando con la horizontal un ángulo de unos 70°

(1); fuertemente inclinada posteriormente, formando con la horizontal un ángulo de unos 45° (2). (Carballido *et al.*, 2015)

158- Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina centropostzigapofisial (CPOL): simple (0); dividida (1).(Wilson, 2002:ca. 95)

159- Arcos neurales medios y posteriores, lámina centroparapofisial anterior (ACPL): ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 96; Upchurch *et al.*, 2004:ca. 133)

160- Arcos neurales medios y posteriores, lámina prezigoparapofiseal (PRPL): ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 97)

161- Arcos neurales medios y posteriores, lámina centroparapofisial posterior (PCPL): ausente; presente (1).(Wilson, 2002:ca. 98, Upchurch *et al.*, 2004:ca. 137)

162- Vértebras dorsales medias y posteriores, relación entre la altura y el ancho del centro en vista posterior: centro subcircular, con una relación similar a 1 (1); ligeramente comprimido, con una relación entre 1 y 0,8 (1); fuerte compresión dorsoventral, relación menor a 0,8 (2).(Carballido *et al.*, 2015)

163- Vértebras dorsales medias y posteriores, proceso triangular que sobresale lateralmente de la espina neural: ausente (0); presente pero sólo levemente expandido, no sobrepasa lateralmente el margen lateral de las postzigapófisis, (1); presente y fuertemente expandido, sobrepasa el margen lateral de las postzigapófisis (2).(Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**

164- Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina espinodiapofisial (SPDL): ausente (0); presente (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 157)

165- Vértebras dorsales, lámina espinodiapofisial accesoria (aSPDL): ausente (0); presente (1).(Upchurch *et al.*, 2004:ca. 151)

166- Vértebras dorsales, recorrido de la lámina espinodiapofisial (SPDL): sigue desde su zona ventral la forma del resto de la espina neural (0); el margen ventral comienza lentamente a seguir el contorno de la espina neural “festooned” (1).(Whitlock,2011b:ca.104)

167- Vértebras dorsales anteriores, lámina espinopostzigapofisial lateral (ISPOL): ausente (0); presente (1).(Upchurch, 2007:ca.133)

168- Vértebras dorsales medias y posteriores, lámina espinopostzigapofisial lateral (ISPOL): ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002: 100; Upchurch *et al.*, 2004: ca. 159)

169- Vértebras dorsales medias y posteriores, contacto entre la lámina espinodiapofisial (SPDL) y lámina espinopostzigapofisial lateral (ISPOL): ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 101)

170- Vértebras dorsales medias y posteriores con procesos triangular aliforme, contacto entre la SPDL y la ISPOL: ocurre ventralmente al proceso triangular aliforme (0); el contacto entre la SPDL y la SPOL ocurre justo a la altura del proceso triangular aliforme (1).(Carballido *et al.*, 2015)

171- Vértebras dorsales medias y posteriores, longitud del arco neural por debajo de las postzigapófisis: menor que la altura del centro (0); igual o mayor que la altura del centro (1).(Whitlock, 2011b:ca. 109)

172- Vértebras dorsales posteriores, lámina espinopostzigapofisial media (mSPOL): ausente (0), presente, uniéndose medialmente para formar una lámina media posterior (1).(Carballido *et al.*, 2015)

173- Vértebras dorsales posteriores, proceso transverso en vista lateral: está ubicado posteriormente respecto de la parapófisis (0); o está justo por encima de la parapófisis (1).(Upchurch *et al.*, 2004:ca. 139)

174- Vértebras dorsales posteriores, tipo de articulaciones: anficélicas (0); levemente opistocélicas (1); opistocélicas (2).(Carballido *et al.*, 2015)

175- Vértebras dorsales posteriores, espina neural: angosta, longitud anteroposterior menor que el ancho lateromedial (0); anchas, longitud anteroposterior menor que el ancho lateromedial (1).(Wilson, 2002)

176- Vértebras dorsales posteriores, lámina centrodiapofisial posterior (PCDL): sin expansión ventral (0); ventralmente expandida, pudiéndose reconocer una lámina accesoria (aPCDL) (1).(Salgado *et al.*, 1997)

177- Costillas cervicales: largas, que se superponen con la costilla de la vértebra siguiente (0); cortas, apenas sobrepasan la cara articular posterior del centro cervical (1).(Wilson, 2002:ca. 140)

178- Costillas cervicales, ángulo entre el capítulo y el tubérculo: mayor a 90° (0); menor a 90° (1).(Wilson, 2002:ca. 139)

179- Costillas dorsales, penumatoporos proximales que comunican el exterior con las cavidades neumáticas internas de la costilla: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002: ca.141)

180- Costillas dorsales anteriores, forma en corte transversal: subcircular (0); mediolateralmente comprimidas, con forma de tabla (1).

- 181-** Vértebras sacras, número: 3 (0); 4 (1).5 (2); 6 (3).(Wilson, 2002:ca. 108)
- 182-** Sacro, formando un margen lateral continuo que articula con el ilion (“*sacricostal yoke*”): ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 109)
- 183-** Vértebras sacras que contribuyen a la formación del acetábulo: número, 1 a 3 (0); 2 a 4 (1).(Wilson, 2002:ca. 110)
- 184-** Vértebras sacras, longitud de las espinas neurales neural: aproximadamente el doble de la longitud del centro (0); unas 4 veces la longitud del centro (1). (Wilson,2002: ca. 111)
- 185-** Costillas sacras, longitud dorsoventral: bajo, no se proyectan más allá del margen dorsal del ilion (0); altas, se extienden por sobre el margen dorsal del ilion (1).(Wilson,2002: ca. 112)
- 186-** Vértebras sacras, pleurocelos en vista lateral: ausentes (0); presentes (1).(Upchurch *et al.*, 2004:ca. 165)
- 187-** Número de vértebras caudales: 35 o menos (0); 40 a 55 (1); mayor a 60, usualmente entre 70-80 (2).(Wilson, 2002:ca.114)
- 188-** Vértebras caudales, neumaticidad en el interior de los centros: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 113)
- 189-** Vértebras caudales, proceso transverso: persiste hasta la vértebra número 20 o más posteriormente (0); desaparece en la caudal 15 (1); desaparecen por la caudal 10 (2).(Wilson, 2002:ca. 115)
- 190-** Primera vértebra caudal, articulación: anfiplática (0); procélica (1); opistocélica (2); biconvexa (3).(Wilson, 2002)
- 191-** Primera vértebra caudal, arco neural con fosa sobre la cara lateral de la espina: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 117)
- 192-** Vértebras caudales anteriores, procesos transversos: lateralmente dirigidos (0); dirigidos dorsolateralmente (1).(Whitlock, 2011b:ca. 125)
- 193-** Vértebras caudales anteriores (excluyendo la primera), centros: anfipláticos o anficélicos (0); platicélicos/distopláticos (1); levemente procélicos (2); procélicos (3); superficie posterior marcadamente más cóncava que la anterior (4)(Carballido *et al.*, 2015)
- 194-** Vértebras caudales anteriores, pleurocelo: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002: ca. 119)
- 195-** Vértebras caudales anteriores superficie ventral: transversalmente convexa (0); transversalmente cóncava (1).(Upchurch *et al.*, 2004:ca. 182)

- 196-** Vértebras caudales anteriores, crestas ventrolaterales: ausentes (0); presentes (1).(Upchurch *et al.*, 2004:ca. 183)
- 197-** Vértebras caudales anteriores y medias, proceso triangular lateral en las espinas neurales: ausente (0); presente (1).(Whitlock, 2011b:ca. 123)
- 198-** Vértebras caudales anteriores, forma del proceso transverso: triangular, acuñándose distalmente (0); aliforme, sin acuñarse distalmente (1).(Wilson, 2002: ca.128)
- 199-** Vértebras caudales anteriores, ancho transverso de la espina neural: cercana al 50% de la longitud anteroposterior (0); mayor que la longitud anteroposterior (1). (Wilson, 2002: ca. 126)
- 200-** Vértebras caudales anteriores, proceso transverso, desarrollo proximal: bajo (0); amplio, extendiéndose desde el centro hasta el arco neural (1).(Wilson, 2002:ca. 127)
- 201-** Vértebras caudales anteriores, proceso transverso con láminas diapofisiales bien desarrolladas: ausente (0); presente (1).(Wilson, 2002:ca. 129)
- 202-** Vértebras caudales anteriores, forma de la lámina centrodiapofisial anterior (ACDL): simple (0); dividida (1).(Wilson, 2002:ca. 130)
- 203-** Vértebras caudales anteriores, hipósforo: ausente (0); presente (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 187)
- 204-** Vértebras caudales anteriores, longitud: aproximadamente la misma (0); o cerca del doble, alrededor de la vértebra caudal 20 (1). (Wilson, 2002:ca. 120)
- 205-** Vértebras caudales anteriores, lámina espinoprezigapofisial (SPRL): ausente o muy poco desarrollada (0); presente y extendiéndose sobre el margen lateral de la espina (1); presente, bien desarrollada y extendiéndose sobre el borde anterior o anterolateral de la espina neural (2). (Carballido *et al.*, 2019:ca. 243)
- 206-** Vértebras caudales anteriores, contacto lateral entre la láminaespinoprezigapofisial (SPRL) y la espinopostzigapofisial (SPOL): ausente (0); presente, formando una lámina lateral prominente (1). (Wilson, 2002:ca. 122)
- 207-** Vértebras caudales anteriores, lámina prespinal (prsl): ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 123)
- 208-** Vértebras caudales medias, forma del centro: cilíndrico (0); con solamente la cara ventral plana (1); cuadrangular, caras ventral y lateral planas(2). (Carballido *et al.*, 2015)

- 209-** Vértebras caudales anteriores y medias, fosa longitudinal en la cara ventral del centro: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 132)
- 210-** Vértebras caudales medias, caras articulares: anfipláticas o anficélicas (0); platicélicas/distopláticas (1); levemente procélicas (2); procélicas (3). (Carballido *et al.*, 2015)
- 211-** Vértebras caudales medias, posición de los pedicelos neurales: sobre la zona media del centro, con separaciones similares entre la cara articular anterior y la posterior (0); sobre la cara anterior del centro (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 185)
- 212-** Vértebras caudales medias, altura de los pedicelos por debajo de laspostzigapófisis: cortos, por lo general con el margen anterior curvo (0); largos, por lo general con el margen anterior de los pedicelos recto (1). (Carballido *et al.*, 2015)
- 213-** Vértebras caudales medias, orientación de la espina neural: anterior (0); vertical (1); ligeramente posterior (2); fuertemente dirigida posteriormente (3). (Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**
- 214-** Vértebras caudales posteriores, espina neural desplazada fuertemente hacia el margen posterior: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015).
- 215-** Vértebras caudales medias, relación entre la longitud y la altura del centro: menor a 2, usualmente 1,5 o menos (0); 2 o mayor (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 179)
- 216-** Primeras vértebras caudales posteriores, orientación de la espina neural: vertical (0); levemente posterodorsal (1); con una fuerte inclinación posterior (2). (Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**
- 217-** Vértebras caudales posteriores, tipo de articulación en los centros: (0) anfipláticos o anficélicos; (1) procélicos; opistocélicos (2). (Carballido *et al.*, 2015)
- 218-** Vértebras caudales posteriores, forma del centro: cilíndrico (0); dorsoventralmente aplanado, el ancho es al menos dos veces la altura (1). (Wilson, 2002:ca. 135)
- 219-** Vértebras caudales posteriores, relación entre la longitud y la altura del centro: menor a 5, usualmente 3 o menos (0); 5 o mayor (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 180)
- 220-** Vértebras caudales posteriores, tipo de articulación: platicélica (0); biconvexa (1). (Wilson, 2002:ca. 136)
- 221-** Últimas vértebras caudales biconvexas, cantidad: 10 o menos (0); más de 30 (1). (Wilson, 2002:ca. 137)

- 222- Últimas vértebras caudales biconvexas, relación longitud/altura: menor que 4 (0); mayor que 5 (1). (Wilson, 2002:ca. 138)
- 223- Arcos hemales divididos distalmente con una proyección anterior y otra posterior: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 143)
- 224- Arcos hemales divididos, distribución: segmento distal de la serie caudal (0); en las caudales medias y posteriores (1). (Wilson, 2002:ca. 144)
- 225- Arcos hemales, canal hemal: proximalmente cerrado (0); proximalmente abierto (1). (Wilson, 2002:ca. 145)
- 226- Arcos hemales anteriores, canal hemal: corto, cerca del 25% de la altura total (0); longitud, alrededor del 50% de la altura total (1). (Wilson, 2002:ca. 146)
- 227- Arcos hemales: persisten al menos durante el 80% de la serie caudal (0); desaparecen cerca del 30 % (1). (Wilson, 2002:ca. 147)
- 228- Arcos hemales posteriores, contacto distal: fusionado (0); no fusionado (1). (Wilson, 2002:ca. 148)
- 229- Postura: bípedos (0); columnar, obligatoriamente cuadrúpedos (1) (Wilson, 2002:ca. 149)
- 230- Escápula, tamaño del proceso acromial: angosto (0); amplio, con un ancho mayor al 150% del ancho mínimo de la hoja (1). (Wilson, 2002:ca. 150)
- 231- Escápula, orientación de la hoja respecto de la articulación escápulo-coracoides: perpendicular (0); formando un ángulo de uno 45° (1). (Wilson, 2002:ca. 151)
- 232- Escápula, forma de la hoja: margen acromial no expandido (0); margen acromial expandido (1); forma de raqueta, gran expansión distal que se extiende anteriormente (2); marcada expansión distal debido a la orientación posterodorsal del borde dorsal (3). (Carballido *et al.*, 2017b:ca. 277). **Ordenado**
- 233- Escápula, proceso acromial, margen dorsal: convexo o recto (0); concavidad en forma de U o V (1). (Serenó *et al.*, 2007:ca. 88). **Ordenado**
- 234- Escápula, punto más alto en el margen dorsal de la hoja escapular: por debajo del margen dorsal del extremo proximal (0); al mismo nivel que el margen dorsal del extremo proximal (1); más alto que el margen dorsal del extremo proximal (2). (Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**
- 235- Escápula, desarrollo de un proceso acromial posterodorsalmente orientado: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015)

- 236-** Escápula, relación entre la longitud máxima de la escápula y el ancho mínimo de la hoja escapular: menor que 5,5 (0); mayor que 5,5 (1). (Carballido *et al.*, 2015)
- 237-** Escápula, proceso ventromedial bien desarrollado: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2015)
- 238-** Escápula, posición del proceso acromial: se ubica cerca del nivel de la articulación glenoidea glenoide (0); se ubica cerca del punto medio de la escápula (1). (Carballido *et al.*, 2015)
- 239-** Longitud del acromion: menor que la mitad de la longitud total del la escápula(0); igual o mayor que la mitad de la longitud total de la escápula (1). (Mannion *et al.*, 168)
- 240-** Escápula, orientación de la articulación glenoidea: relativamente plano (0); medialmente expuesto (1). (Wilson, 2002:ca. 153)
- 241-** Escápula, corte transversal en la zona proximal de la hoja escapular: plana o rectangular (0), forma de D, con el margen lateral convexo y el medial plano (1). (Wilson, 2002:ca. 154)
- 242-** Coracoides, longitud proximodistal: menor que la longitud de la articulación escápulo-coracoides (0); aproximadamente el doble que la longitud de la articulación escápulo-coracoides (1). (Wilson, 2002:ca. 155)
- 243-** Coracoides, forma del margen anteroventral: redondeado (0); rectangular (1). (Wilson, 2002:ca. 156)
- 244-** Coracoides, margen dorsal en vista lateral: alcanza o sobrepasa el nivel del margen dorsal de la expansión escapular (0); queda por debajo del nivel de la expansión proximal y separada de esta por una escotadura en forma de V (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 207)
- 245-** Coracoides, surco infraglenoideo: ausente (0), presente(1).
- 246-** Coracoides, labio infraglenoidal: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 157)
- 247-** Placa esternal, forma: ovalada (0); semilunar (1). (Wilson, 2002:ca. 158)
- 248-** Placa esternal, con una expansión posterolateral prominente provocando una forma de “riñón” en vista dorsal ausente (0); presente (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca.211)
- 249-** Placa esternal, prominente cresta parasagitalmente orientada sobre la superficie dorsal: ausente (0); presente (1). (Upchurch *et al.*, 2004: ca. 212)

250- Placa esternal con una cresta sobre la superficie ventral: ausente (0); presente (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca.213)

251- Relación entre la longitud máxima de la placa esternal y la longitud total del húmero: menor que 0,75, usualmente menor que 0,65 (0); mayor que 0,75 (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca.209)

252- Relación entre la longitud máxima del húmero dividida la longitud máxima del fémur: menor que 0,6 (0); entre 0,6 y 0,9 (1); mayor que 0,9 (2). (Upchurch *et al.*, 2004:ca.216). **Ordenado**

253- Húmero, forma del margen proximolateral: redondeada, con la superficie dorsal bien convexa (0), formando un ángulo recto, superficie dorsal plana o ligeramente convexa (1). (Wilson, 2002:ca. 159)

254- Húmero, desarrollo de la fijación deltopectoral: prominente (0); reducida a una cresta baja (1). (Wilson, 2002:ca.160)

255- Húmero, forma de la cresta deltopectoral: relativamente angosta a través de toda su longitud (0); marcadamente expandida distalmente (1). (Wilson, 2002:ca.161)

256- Húmero, forma de la diáfisis en corte transversal: circular (0); elíptica, con su eje más largo orientado transversalmente (1). (Mannion *et al.*, 2012: ca. 170).

Ordenado.

257- Húmero, Índice de Robustez (RI, *sensu* Wilson y Upchurch, 2003): grácil ($RI < 0,27$) (0); medio $0,28 > RI < 0,32$ (1); robusto, $RI > 0,33$ (2). (Carballido *et al.*, 2015)

258- Húmero, cóndilos distales, forma de la superficie articular: restringida a la porción distal del húmero (0); expuestos sobre la cara anterior del húmero (1). (Wilson, 2002: ca. 163)

259- Húmero, forma de los cóndilos distales: divididos (0); planos (1). (Wilson, 2002: ca. 164)

260- Húmero, mitad proximal, orientación del margen lateral: medialmente dirigido (0); recto hasta la mitad de la longitud o incluso más (1); recto hasta el primer tercio proximal de la longitud total. (Carballido *et al.*, 2019:ca. 307)

261- Ulna, forma de los cóndilos proximales: subtriangular (0); trirradiada, con una fosa radial amplia y profunda (1). (Wilson, 2002ca. 165)

262- Ulna, longitudes relativas de los procesos condilares proximales: similares (0); diferentes, brazo anterior más largo (1). (Wilson, 2002:ca. 166)

- 263-** Ulna, desarrollo del proceso del olecranon: prominente, proyectándose sobre la articulación proximal (0); rudimentario, al mismo nivel que la articulación proximal (1). (Wilson, 2002: ca. 167)
- 264-** Ulna, relación entre la longitud y el ancho proximal: grácil (0); robusta (1). (Wilson, 2002: ca. 168)
- 265-** Radio, forma del cóndilo distal: redondeado (0); subrectangular (1). (Wilson, 2002: ca. 169)
- 266-** Radio, ancho distal: ligeramente mayor que el ancho de la diáfisis (0); aproximadamente el doble que el ancho de la diáfisis (1). (Wilson, 2002:ca.170)
- 267-** Radio, orientación de los cóndilos distales: perpendiculares al eje mayor (0); proximolateralmente inclinados, formando un ángulo de unos 20° en relación con el eje mayor del radio (1). (Wilson, 2002:ca.171)
- 268-** Huesos carpales, número: 3 o más (0); 2 o menos (1). (Wilson, 2002:ca.173)
- 269-** Huesos carpales, forma: redondeada (0); de bloque, con superficies distales y proximales inclinadas (1). (Wilson, 2002:ca.174)
- 270-** Metacarpo, forma: metacarpianos extendidos (0); metacarpianos expandidos, con márgenes subparalelos y superficies articulares que se extienden por la mitad de su longitud (1). (Wilson, 2002:ca.175)
- 271-** Metacarpianos, forma de la superficie articular proximal: ligeramente curva formando un arco de unos 90° (0); forma de U, formando un arco de unos 170° (1). (Wilson, 2002:ca.176)
- 272-** Relación entre la longitud del metacarpiano más largo dividida la longitud del radio: cercano a 0,3 (0); 0,45 o mayor (1). (Wilson, 2002:ca.177)
- 273-** Metacarpiano I, longitud: más corto que el metacarpiano IV (0); más largo que el metacarpiano IV (1). (Wilson, 2002:ca.178)
- 274-** Metacarpiano I, forma de los cóndilos distales: divididos (0); sin división (1). (Wilson, 2002:ca. 179)
- 275-** Metacarpiano I, cóndilo distal, orientación del eje transversal: inclinado aproximadamente unos 20° respecto al eje mayor (0); proximodistalmente o perpendicular con respecto al eje mayor (1). (Wilson, 2002:ca. 180)
- 276-** Dígitos II y III, número de falanges: 2- 3-4-3-2 o más (0); reducidas, 2-2-2-2-2 o menos (1); ausentes o no osificadas (2). (Wilson, 2002:ca. 181)

- 277-** Falange I de la mano, forma: rectangular (0); en forma de cuña (1). (Wilson, 2002:ca. 182)
- 278-** Falanges no ungueales de la mano, forma: más largas proximodistalmente que anchas transversalmente (0); más anchas transversalmente que largas proximodistalmente (1). (Wilson, 2002:ca. 183)
- 279-** Pelvis, ancho anterior: angosto, ilion más largo anteroposteriormente que la distancia que separa los procesos preacetabulares (0); ancho, la distancia entre los procesos preacetabulares excede la longitud anteroposterior del ilion (1). (Wilson, 200:ca.1842)
- 280-** Ilion, tamaño del pedúnculo isquiático: largo, prominente (0); corto, redondeado (1). (Wilson, 2002:ca. 185)
- 281-** Ilion, forma del margen dorsal de la hoja: plano (0); semicircular (1). (Wilson, 2002:ca. 186)
- 282-** Ilion, forma del proceso preacetabular: en punta, arqueándose ventralmente (0); semicircular (1). (Wilson, 2002:ca. 188)
- 283-** Ilion, proceso preacetabular, orientación: anterolateral al eje del cuerpo (0); perpendicular al eje del cuerpo (1). (Wilson, 2002:ca. 189)
- 284-** Ilion, el punto más alto del margen dorsal: en una posición más posterior que la línea del proceso púbico (0); se ubica anteriormente respecto de la base del proceso púbico (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 245)
- 285-** Longitud del pubis respecto de la longitud del isquion: pubis ligeramente más pequeño (0); pubis, más largo que el isquion (mayor al 120% de la longitud del isquion) (1). (Carballido *et al.*, 2015)
- 286-** Pubis, desarrollo del proceso para el ambiens: pequeño, confluye con el margen anterior del pubis, (0); se proyecta anteriormente desde el margen anterior del pubis (1). (Wilson, 2002:ca. 189)
- 287-** Pubis, forma del contacto: plano (sínfisis recta) (0); anteromedialmente inclinado (1). (Wilson, 2002:ca. 190).
- 288-** Contacto puboisquiático, largo: aproximadamente una tercera parte de la longitud total del pubis (0); la mitad de la longitud del pubis (1). (Wilson, 2002:ca. 191)
- 289-** Isquion, superficie articular del acetábulo: mantiene aproximadamente el mismo ancho transversal a lo largo de toda su extensión (0); es transversalmente angosta en la porción central y se expande a medida que se acerca a los pedúnculos púbico e iliaco (1). (Mannion *et al.*, 2012:ca. 180)

290- Isquion, pedúnculo iliaco con una marcada constricción o “cuello”: ausente (0); presente (1). (Whitlock *et al.*, 2011b:ca. 173).

291- Isquion, marcada muesca muscular en el margen proximal: ausente (0); presente (1). (Whitlock *et al.*, 2011b:ca. 174)

292- Isquion, forma de la hoja: sobrepasa posteriormente el pedúnculo púbico (0); no sobrepasa posteriormente el pedúnculo púbico (1). (Wilson, 2002:ca. 193)

293- Isquion, articulación púbica: menor o similar a la longitud anteroposterior del pedicelo púbico (0); mayor que la longitud anteroposterior del pedicelo púbico (1). (Salgado *et al.*, 1997)

294- Isquion, ancho de la hoja dividida la longitud total del isquion: menor que 0,5 (0); 0,5 o mayor (1). (Carballido *et al.*, 2015).

295- Isquion, forma de la hoja distal: triangular, ancho de la hoja isquiática aumenta medialmente (0); ancho lateral y medial mantienen aproximadamente las mismas proporciones (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 194)

296- Isquion, márgenes distales en corte transversal: forma de V, con un ángulo de 50° con la otra (0); plano (1). (Wilson, 2002:ca. 195)

297- Isquion, margen distal de la hoja: sólo ligeramente expandido (0); fuertemente expandido dorsoventralmente (1). (Upchurch, 1998:ca. 183)

298- Isquion, ángulo formado entre la hoja isquiática y la línea formada entre los márgenes del acetábulo: formando un ángulo casi recto, entre 80 y 110° (0); ángulo menor a 70° (1). (Carballido *et al.*, 2015)

299- Fémur, desarrollo del cuarto trocánter: prominente (0); reducido a una baja cresta (1); extremadamente reducido, apenas perceptible (2). (Carballido *et al.*, 2015). **Ordenado**

300- Fémur, trocánter menor: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002:ca. 197)

301- Fémur, corte transversal de la diáfisis: longitud y ancho similares (0); ancho lateromedial entre un 125-150% mayor que la longitud anteroposterior (1); el ancho lateromedial cerca de 185% la longitud anteroposterior (2). (Wilson, 2002:ca. 198). **Ordenado**

302- Fémur, comba lateral por debajo del cuarto trocánter: ausente o poco desarrollada (0); presente (1). (Salgado *et al.*, 1997)

303- Fémur, marcada cresta en la cara posterior del fémur, entre el trocánter mayor y la cabeza femoral: ausente (0); presente (1). (Whitlock, 2011b:ca. 181)

- 304-** Fémur, posición de la cabeza femoral respecto al trocánter mayor: a la misma altura o por debajo, cabeza femoral dirigida medialmente (0); por sobre la altura del trocánter, cabeza femoral dirigida dorsomedialmente (1). (Carballido *et al.*, 2015)
- 305-** Fémur, ancho transversal relativo de los cóndilos distales: similar (0); el tibial más ancho que el fibular (1). (Wilson, 2002:ca. 2000)
- 306-** Fémur, cóndilos distales, orientación: perpendicular o ligeramente inclinados dorsolateralmente (0); inclinados dorsolateralmente con un ángulo cercano a los 10° (en relación con el eje mayor del fémur) (1). (Wilson, 2002:ca. 201)
- 307-** Fémur, forma de la superficie articular de los cóndilos distales: restringidos a la parte distal del fémur (0); expandidos hacia la región anterior del fémur (1). (Wilson, 2002:ca. 202)
- 308-** Fémur, posición del cuarto trocánter: sobre la cara posterior del fémur, cerca de la línea media (0); sobre el margen posteromedial, tomando el margen posterior como aquél perpendicular a la línea de los cóndilos (1). (Upchurch *et al.*, 2004:ca. 268)
- 309-** Tibia, forma de los cóndilos proximales: delgado, eje anteroposterior entre un 60 y 70% el eje lateromedial; expandidos transversalmente, eje anteroposterior y lateromedial iguales (1); anchos, eje anteroposterior menos que un 50% el eje lateromedial (1). (Carballido *et al.*, 2019:ca. 363)
- 310-** Tibia, cresta cnemial, orientación: anterior (0) lateral (1). (Wilson, 2002:ca. 204)
- 311-** Tibia, ancho distal: aproximadamente el 125% de la ancho mínima de la diáfisis (0); más del doble que el ancho mínimo de la diáfisis (1). (Wilson, 2002:ca. 205)
- 312-** Tibia, tamaño del proceso postroventral distal: transversalmente ancho, cubriendo la fosa posterior del astrágalo (0); corto transversalmente, fosa posterior del astrágalo visible posteriormente (1). (Wilson, 2002:ca. 206)
- 313-** Fíbula, desarrollo de la cicatriz proximal: poco marcada (0); bien marcada, profundizándose anteriormente (1). (Wilson, 2002:ca. 207)
- 314-** Trocánter fibular lateral: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 208)
- 315-** Fíbula, tamaño de los cóndilos distales: similares a la diáfisis (0); expandida transversalmente, más de dos veces el ancho mínimo de la diáfisis (1). (Wilson, 2002: ca.209)
- 316-** Astrágalo, forma: rectangular (0); en forma de cuña, con reducción de la esquina anteromedial (1). (Wilson, 2002:ca.210)

- 317-** Astrágalo, faceta fibular: lateralmente expuesta (0); posterolateralmente expuesta (1). (Whitlock, 2011b:ca. 186)
- 318-** Astrágalo, foramen en la base del proceso ascendente: presente (0); ausente (1). (Wilson, 2002:ca. 211)
- 319-** Astrágalo, longitud del proceso ascendente: proceso limitado a las dos terceras partes del astrágalo (0); proceso extendiéndose al margen posterior del astrágalo (1).(Wilson, 2002:ca. 212)
- 320-** Astrágalo, forma de la fosa posterior: no dividida (0); dividida por crestas verticales (1). (Wilson, 2002:ca. 213)
- 321-** Astrágalo, longitud transversal: 50% mayor que la altura proximodistal (0); similar a la altura proximodistal (1). (Wilson, 2002:ca. 214)
- 322-** Calcáneo: presente (0); ausente o no osificado (1). (Wilson, 2002:ca. 215)
- 323-** Tarsianos distales 3 y 4: presentes (0); ausentes o no osificados (1). (Wilson, 2002:ca. 216)
- 324-** Metatarso, postura: recto (0); metatarsianos esparcidos (1). (Wilson, 2002:ca. 217)
- 325-** Metatarsiano I, orientación del eje transversal: perpendicular al eje mayor (0); inclinado ventromedialmente, aproximadamente unos 15° (1). (Wilson, 2002:ca. 218)
- 326-** Metatarsiano I proyección posterolateral de los cóndilos distales: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 219)
- 327-** Metatarsiano I, proyección posterolateral del cóndilo distal: ausente (0); presente (1). (Wilson, 2002:ca. 220)
- 328-** Metatarsiano I, ancho mínimo: menor que la de los metatarsianos II-IV (0); mayor que la de los metatarsianos II-IV (1). (Wilson, 2002:ca. 221)
- 329-** Metatarsiano I y V, tamaño del cóndilo proximal: más pequeño que el de los metatarsianos II y IV (0); similar al de los metatarsianos II y IV (1). (Wilson, 2002:ca.222)
- 330-** Metatarsiano III, longitud: mayor que el 30% de la longitud de la tibia (0); menor que el 25% que la longitud de la tibia (1). (Wilson, 2002:ca. 223)
- 331-** Metatarsiano III y IV, diámetro mínimo transversal de la diáfisis: similar al del metatarsiano I o II (0); menor que el 65% del de los metatarsianos I o II (1). (Wilson,2002:ca. 224)

- 332-** Metatarsiano V, longitud: más corto que el metatarsiano IV (0); al menos un 70% del metatarsiano IV (1). (Wilson, 2002:ca. 225)
- 333-** Falange no ungueal, forma: más larga proximodistal que ancha transversalmente (0); más ancha transversalmente que larga proximodistalmente (1). (Wilson, 2002:ca.226)
- 334-** Dígitos II-IV, desarrollo de la penúltima falange: similares en tamaño a las falanges más proximales (0); rudimentarias o ausentes (1). (Wilson, 2002:ca. 227)
- 335-** Dígitos ungueales, orientación: alineados con el eje del dígito (0); dirigidos lateralmente respecto del eje del dígito (1). (Wilson, 2002:ca. 228)
- 336-** Dígito ungueal I, longitud relativa al dígito ungueal II: similar (0); 25% más largo que el del dígito II (1). (Wilson, 2002:ca. 229)
- 337-** Dígito ungueal I, longitud: más corto que el metatarsiano I (0); más largo que el metatarsiano I (1). (Wilson, 2002:ca. 230)
- 338-** Ungueal I, proporción: más ancha transversalmente que dorsoventralmente (0); en forma de hoz, mucho más larga transversalmente que dorsoventralmente (1). (Wilson, 2002:ca. 231)
- 339-** Ungueales II-III, forma: más ancha transversalmente que dorsoventralmente (0); en forma de hoz, más larga dorsoventralmente que transversalmente (1). (Wilson,2002:ca. 232)
- 340-** Dígito ungueal IV, desarrollo: similar en tamaño al de las ungueales de los dígitos II y III (0); rudimentaria o ausente (1). (Wilson, 2002:ca. 233)
- 341-** Falanges ungueales, dígitos II y III, tamaño proximal: tan anchos como largos (0); significativamente más anchos que largos (1). (Allain y Aquesbi, 2008:ca. 253)
- 342-** Desarrollo de las facetas de desgaste en forma de V: bien desarrolladas (0); levemente desarrolladas como facetas marginales (1). (Carballido *et al.*, 2015:ca. 342)
- 343-** Faceta de desgaste única en el lado lingual o labial: ausente (0); presente (1) (Carballido *et al.*, 2015:ca.343)
- 344-** Una faceta de desgaste de ángulo alto y una segunda faceta de desgaste de ángulo bajo: ausente (0); presente (1).
- 345-** Forma de la corona de dientes: coronas delgadas (0); coronas anchas (1).
- 346-** Vértebras dorsales medias a posteriores, margen dorsal del pleurocelo: redondeado (0) angular (1).

- 347-** Vértebras dorsales medias a posteriores, margen dorsal de pleurocelo: muy por debajo del margen dorsal del centro (0) a nivel del margen dorsal del centro o por encima (1).
- 348-** Vértebras dorsales medias a posteriores, fosa pequeña anterior a anteroventral a pleurocelo: ausente (0) presente(1)
- 349-** Sutura premaxilar-maxilar, forma: plana (0) torcida a lo largo de su longitud, dando al contacto una apariencia sinuosa en la vista lateral (1). (D'Emic, 2012: ca.2)
- 350-** Premaxilar, pequeño proceso, similar a un dedo, orientado verticalmente cerca de la esquina anteromedial de la narina externa: ausente (0); presente (1). (D'Emic, 2012: ca. 3)
- 351-** Dentario, forma del proceso posteroventral: único (0) dividida (1). (D'Emic, 2012: ca. 10)
- 352-** Dientes maxilares, forma: recta a lo largo del eje (0); retorcido con un arco de 30–45 ° (1) (Chure *et al.*, 2010; D'Emic, 2012).
- 353-** Axis, forma del centro: más de dos veces y media más largo que alto (0); menos del doble de largo que alto (1). (D'Emic, 2012: ca.20)
- 354-** Vértebras cervicales, forma de las epipófisis: grandes, expansiones en forma de pilares por encima de las poszigapófisis (0); como dedos que sobresalen posteriormente (1). (D'Emic, 2012: ca. 24)
- 355-** Vértebras cervicales media y posterior, forma de parapophyses: subcircular (0); alargado.(1) (D'Emic, 2012: ca.28)
- 356-** Centro vertebral dorsal medio y posterior, quilla ventral: ausente (0); presente (1).(D'Emic, 2012: ca. 49)
- 357-** Vértebras caudales anteriores (principalmente la primera y segunda): abultamiento ventral en el proceso transversal: ausente (0); presente (1). (D'Emic, 2012: ca. 52)
- 358-** Vértebras caudales anteriores y medias, fosas ciegas en el lateral del centro: ausente (0); presente (1). (D'Emic, 2012: ca. 56)
- 359-** Vértebras caudales medias, orientación de los procesos transversales: perpendicular (0); inclinados hacia atrás, alcanzando el margen posterior del centro (1). (D'Emic, 2012: ca. 59)
- 360-** Placa esternal, forma: margen posterolateral curvado (0); margen posterolateral expandido como una esquina (1). (D'Emic, 2012: ca. 76)

- 361-** Húmero, fuerte abultamiento posterolateral alrededor del nivel de la cresta deltopectoral: ausente(0); presente (1). (D'Emic, 2012: ca. 80)
- 362-** Húmero, cóndilos radial y ulnar, forma: cóndilo radial dividido en la cara anterior por una muesca (0); sin división (1). (D'Emic, 2012: ca. 83)
- 363-** Ilión, proceso preacetabular, proceso en el margen ventral: ausente (0); presente (1). (D'Emic, 2012: ca. 99)
- 364-** Fémur, cresta longitudinal en la cara anterior: ausente (0); presente (1). (D'Emic, 2012: ca.107)
- 365-** Fíbula, cresta anterior en el extremo proximal: ausente o poco desarrollada (0); bien desarrollada creando una forma de cruz proximal (1). (D'Emic, 2012: ca. 111)
- 366-** Fíbula, forma de la sínfisis: recta o ligeramente sigmoidal (0); sigmoide, de modo que las caras proximales y distales están oblicuas con respecto a la sínfisis (1). (D'Emic, 2012: ca. 113)
- 367-** Astrágalo, forma: al menos 1,5 veces más ancho que anteroposteriormente largo (0); ambas dimensiones similares (1). (D'Emic, 2012: ca. 115)
- 368-** Metatarso IV, forma del extremo proximomedial: plano o ligeramente cóncavo (0); posee una marcadaconcavidad (1). (D'Emic, 2012: ca. 117)
- 369-** Metatarso IV, orientación del extremo distal: aproximadamente perpendicular al eje largo del hueso (0); biselado hacia arriba medialmente (1). (D'Emic, 2012: ca. 118)
- 370-** Foramen magnum: verticalmente más alto que transversalmente ancho (0); más ancho que alto (1); medidas iguales (2). **No ordenado(Nuevo carácter;** Modificado de Xing *et al.*, 2014: ca. 333; Figura 4.1). En base a una revisión de los neurocráneos preservados en Sauropodomorpha, se ha observado que existe una amplia gama de variaciones en cuanto al tamaño y forma del foramen magnum. Tratando de tener en cuenta más la forma que el tamaño del foramen magnum se creó un carácter donde se trata de plasmar la variación observada. Estas variaciones de forma se contemplan en base a la relación del alto y ancho del foramen como una medida discreta (Fig. 4.1).

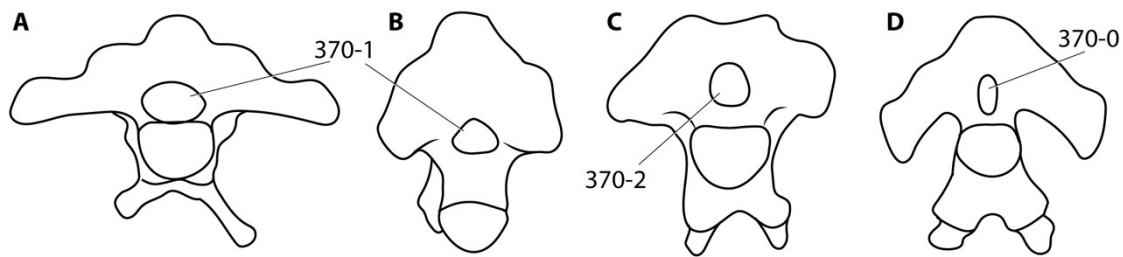


Figura 4.1. Neurocráneos de saurópodos en vista occipital. **A**, *Spinophorosaurus nigerensis* (GCP-CV-4229); **B**, *Nebulasaurus taito* (LDRC-v.d.1); **C**, *Moabosaurus utahensis* (BYU 14360); **D**, *Camarasaurus grandis* (YPM 1905).

371- Supraoccipital: verticalmente más alto que transversalmente ancho (0); más ancho que alto (1). (Xing *et al.*, 2014: ca. 337).

372- Contribución del supraoccipital al margen del foramen magnum: más del 10% del margen total o más del 50% del margen dorsal (0); menos del 10% del margen total o menos del 50% del margen dorsal debido a los exoccipitales expandidos medialmente (1). (Xing *et al.*, 2014: ca. 338).

373- Posición del foramen craneofaríngeo: posterior al tubérculo basal (0); anterior al tubérculo basal (1). (Xing *et al.*, 2014: ca. 343).

374- Diapófisis cervicales, prominente proceso triangular en el borde posterior del proceso transversal, ausente (0); presente (1). (Remes *et al.*, 2009: ca. 78).

375- Prezygapófisis en vértebras cervicales, proceso anterior anteroventral (pre-epipófisis) a la superficie de articulación: ausente (0); presente (1). (Remes *et al.*, 2009: ca. 79).

376- Vértebras cervicales medias, altura de la espina neural con respecto a la altura del centro: menor (0); ligeramente menor o igual (1); más alto (2).

377- Vértebras cervicales medias, posición de las prezygapófisis: no extendidas anteriormente desde el margen anterior del centro (0); extendidas bien por delante del margen anterior del centro (1).

378- Forma de la narina externa (en adultos): redondeada (0) o subtriangular con un ángulo posteroventral agudo (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 17).

379- Relación del nasal con el margen dorsal de la fosa antorbital: no contribuye al margen de la fosa antorbital (0), el margen lateral sobresale de la fosa antorbital y forma su margen dorsal (1), extenso, cubriendo el contacto dorsal lacrimal-maxilar en vista lateral (2). (Otero *et al.*, 2015: ca. 23).

380- Forma de la fosa antorbital: creciente con un margen posterior fuertemente cóncavo que es aproximadamente paralelo al margen anterior de la fosa (0), subtriangular con un margen posterior recto a suavemente cóncavo (1), o fosa antorbital ausente (2) (Otero *et al.*, 2015: ca. 32).

381- Longitud de la rama cuadradoyugal del escamoso en relación al ancho de su base: menor que (0) o mayor que (1), cuatro veces su ancho. (Otero *et al.*, 2015: ca. 61).

382- Forma de las mandíbulas superiores en vista ventral: estrechas con un extremo anterior agudo (0) o anchas y en forma de U (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 95).

383- Concavidades linguales de los dientes: ausentes (0) o presentes (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 118).

384- Concavidades labiales longitudinales en los dientes: ausentes (0) o presentes (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 119).

385- Distribución de los denticulos a lo largo de los bordes mesial y distal del diente: se extienden a lo largo de la mayor parte de la corona (0) o están restringidos a la mitad superior de la corona (1). (Otero *et al.*, 2015: ca.120).

386- Compresión lateral de las vértebras cervicales anteriores: los centros no son más altos que anchos (0) o son aproximadamente 1.25 veces más altos que anchos (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 130).

387- Separación de las superficies laterales de los arcos neurales dorsales anteriores bajo los procesos transversales: ampliamente espaciados (0) o solo separados por un delgado tabique en la línea media (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 163).

388- Altura de los arcos neurales dorsales, desde la sutura neurocentral hasta el nivel de las facetas zigapofisiarias: mucho menor que (0), o igual o mayor que la altura del centro (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 164).

389- Forma del canal neural en vértebras dorsales posteriores: subcircular (0) o en forma de hendidura (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 166).

390- Láminas suprapostzygapophyseales bien desarrolladas: ausentes (0), presentes en al menos las vértebras dorsales posteriores (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 171).

391- Margen posterior del proceso acromial de la escápula: se eleva en un ángulo menor que (0) o mayor que (1), 65 ° desde el eje anteroposterior de la escápula en su punto más inclinado. (Otero *et al.*, 2015: ca.201).

392- Coracoide, superficie plana orientada posteroventralmente entre el proceso glenoideo y coracoideo: ausente (0) o presente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca.203).

393- Ancho transversal distal del húmero: es menor que (0) o mayor que (1), 33% de la longitud del húmero. (Otero *et al.*, 2015: ca. 211).

394- Forma de los extremos distales del segundo y tercer metacarpiano: subrectangular en vista distal (0) o trapezoidal con los bordes flexores de los huecos del ligamento colateral distal que se ensanchan más allá de los bordes extensores (1). (Otero *et al.*, 2015: ca.230).

395- Torsión ventrolateral del eje transversal del extremo distal de la primera falange del dígito manual 1 en relación con su extremo proximal: ausente (0), presente pero mucho menos que 60° (1) o 60° (2). (Otero *et al.*, 2015: ca. 234).

396- Longitud del proceso postacetabular del ilion: entre 40 y 100% de la distancia entre los pedúnculos púbico e isquiático (0), menos del 40% de esta distancia (1), o más del 100% de esta distancia (2) (Otero *et al.*, 2015: ca. 255).

397- Ancho transversal mínimo del apron púbico: mucho más que (0), o menos que (1), 40% del ancho a través de los pedúnculos ilíacos del ilion.(Otero *et al.*, 2015: ca. 262).

398- Componente isquiático del borde acetabular: mayor que (0), o igual a (1), el componente púbico. (Otero *et al.*, 2015: ca. 273).

399- Altura del eje isquiático: mucho menor que (0), o al menos tan grande como (1), el ancho transversal del mismo. (Otero *et al.*, 2015: ca. 276).

400- Forma de la sección transversal a la mitad de la diáfisis del fémur: subcircular (0) o fuertemente elíptica con el eje largo orientado mediolateralmente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 281).

401- Forma de la cabeza del fémur: perfil más o menos rectangular con una esquina distal medial aguda (0) o aproximadamente hemisférica sin una esquina distal medial afilada (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 283).

402- Posición del trocánter menor: cerca de la mitad de la superficie anterior (0), o cerca del margen lateral (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 290).

403- Visibilidad del trocánter menor en vista posterior: no visible (0) o visible (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 291).

404- Posición del cuarto trocánter a lo largo del fémur: en la mitad proximal (0) o cerca del punto medio (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 293).

405- Simetría del perfil del cuarto trocánter del fémur: subsimétrico sin una esquina distal afilada (0) o asimétrico con una pendiente distal más pronunciada que la pendiente proximal y una esquina distal aguda (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 294).

406- Forma de la esquina anteromedial de la superficie articular distal de la tibia: formando un ángulo recto (0) o formando un ángulo agudo (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 310).

407- Profundidad del extremo medial del cuerpo del astrágalo en vista anterior: aproximadamente igual al extremo lateral (0) o mucho menos profundo, creando un cuerpo astragalar en forma de cuña (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 315).

408- Forma del margen posteromedial del astrágalo en vista dorsal: formando una esquina moderadamente aguda dando un astrágalo subrectangular (0) o redondeado de manera uniforme sin la formación de una esquina caudomedial (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 316).

409- Ancho transversal del calcáneo: mayor que (0), o menor que (1), 30% del ancho transversal del astrágalo. (Otero *et al.*, 2015: ca. 324).

410- Dígito cinco del pie: reducido, sin soporte de peso sobre el (0) o grande (quinto metatarsiano al menos el 70% del cuarto metatarsiano), robusto y soportando carga (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 341).

411- Forma de las falanges unguales de los dígitos 2 y 3 del pie: dorsoventralmente alto con una superficie articular proximal que es al menos tan profunda como ancha (0) o dorsoventralmente aplanado con una superficie articular proximal más ancha que alta (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 348).

412- Margen posterior del astrágalo: recto (0) o convexo (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 362).

413- Cóndilo occipital, ángulo con respecto al plano del supraoccipital: menos de 100° (0); más de 100° (1). (Xing *et al.*, 2014: ca. 332).

414- Cóndilo occipital, superficie lateral del basioccipital: plano o ligeramente convexo (0); fuertemente cóncavo (1). (Remes *et al.*, 2009: ca. 50).

415- Cresta vertical que se extiende dorsalmente desde el contacto postorbital del laterosfenoides a lo largo de la sutura frontal-parietal y finalmente llega a la esquina posterolateral del frontal: ausente (0); presente (1). (Xing *et al.*, 2014: ca. 334).

416- Distancia transversal entre los contactos laterosfenoides-postorbital izquierdo y derecho: casi igual a la distancia entre los extremos de las alas laterales del

parietal (0); aproximadamente un 25% más estrecho que la distancia transversal entre las alas laterales del parietal (1). (Xing *et al.*, 2014: ca. 335).

417- Fenestra frontoparietal: ausente (0); presente (1). (Tschoop *et al.*, 2015: ca. 36)

418- Fenestra frontoparietal: encerrada entre los parietales (0); encerrada entre los frontales (1). (Xing *et al.*, 2014: ca. 336).

419- Cresta supraoccipital: transversalmente delgada (0); transversalmente robusta (1); robusta con un proceso cerca del techo del cráneo (2). (Xing *et al.*, 2014: ca. 339).

420- Altura del parietal a lo largo de la sutura supraoccipital-parietal: mayor a la altura de la sutura exoccipital a lo largo de la sutura supraoccipital-exoccipital (0); aproximadamente igual a la altura del exoccipital a lo largo de la sutura supraoccipital-exoccipital (1); menor que la altura del exoccipital a lo largo de la sutura supraoccipital-exoccipital (2). (Xing *et al.*, 2014: ca. 340).

421- Foramen externo para el nervio trigémino (CN V): posterior a la crista antotica (0); directamente debajo o anterior a la crista antotica (1). (Xing *et al.*, 2014: ca. 341).

422- Crista interfenestralis: ausente (0); incipiente (1); separando casi o completamente la fenestra oval y el foramen Metótico (2). (Xing *et al.*, 2014: ca. 342).

423- (Foramen craneofaríngeo) Fosa/foramen basiesfenoideo entre el foramen magnum y la tuberculo basal: ausente (0); presente (1) (Xing *et al.*, 2014: ca. 73).

424- Foramen craneofaríngeo: no forma una muesca que separa los tubérculos basales entre sí (0); forma una muesca que los separa entre sí (1). (Xing *et al.*, 2014: ca. 344).

425- Vértebras dorsales, altura del arco neural dividido la altura del centro: menos de 0.8 (0); Más de 0.8 (1). (Modificado de Pol *et al.*, 2011: ca. 132)

426- Tamaño y posición del proceso posterolateral del premaxilar: grande y lateral al proceso anterior del maxilar (0) o pequeño y medial al proceso anterior del maxilar (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 7).

427- Forma del proceso anteromedial del maxilar: delgado, alargado y proyectado anteriormente a la articulación premaxilar-maxilar (0) o corto, ancho y al nivel de la articulación premaxilar-maxilar (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 10).

428- Desarrollo de la fosa narial externa: ausente a débil (0) o bien desarrollada con bordes agudos posteriores y anteroventrales (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 11).

429- Desarrollo de la fosa narial en la rama anterior del maxilar: débil y orientada lateralmente a dorsolateralmente (0) o bien desarrollada y formando una plataforma horizontal (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 12).

430- Forma del foramen subnarial: redondeado (0) o en forma de ranura (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 14).

431- Nivel del margen posterior de la narina externa: anterior a al mismo nivel que la sutura premaxilar-maxilar (0), posterior al primer alveolo del maxilar (1), o posterior a la longitud media de la fila de dientes maxilares y el margen anterior de la fenestra antorbital (2). (Otero *et al.*, 2015: ca. 19).

432- Longitud de la rama anterior del maxilar: menor que (0), o mayor que (1), su alto dorsoventral. (Otero *et al.*, 2015: ca. 26).

433- Dirección en la que se abre el foramen neurovascular en el extremo posterior de la fila maxilar: posterior (0); anterior, ventral o lateral (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 34).

434- Exposición dorsal del lacrimal: presente (0) o ausente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 37).

435- Orientación del margen orbital del lacrimal: fuertemente inclinado anterodorsalmente (0) o casi vertical (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 39).

436- Extensión de la fosa antorbital en el extremo ventral del lacrimal: presente (0) o ausente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 42).

437- Forma de la región suborbital del yugal: barra anteroposteriormente alargada (0) o una placa anteroposteriormente corta (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 49).

438- Posición del margen anterior de la fenestra infratemporal: detrás de la órbita (0), se extiende debajo de la mitad posterior de la órbita (1), o se extiende hacia adelante hasta la mitad anterior de la longitud de la órbita (2). (Otero *et al.*, 2015: ca. 57).

439- Longitud de la rama yugal del cuadradoyugal: menor (0), o mayor (1), a la rama escamosa. (Otero *et al.*, 2015: ca. 65).

440- Forma del extremo anterior de la rama yugal del cuadradoyugal: punteaguda (0) o expandida dorsoventralmente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 66).

- 441- Foramen splenial: ausente (0), presente y cerrado (1), o presente y abierto anteriormente (2). (Otero *et al.*, 2015: ca. 102).
- 442- Longitud del centro del axis: menor que (0), o al menos (1), tres veces la altura del centro. (Otero *et al.*, 2015: ca. 126).
- 443- Lámina postzygodiapophyseal en arcos neurales cervicales 4-8: presente (0) o ausente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 142).
- 444- Superficie ventral de los centros en la transición cervicodorsal: redondeada transversalmente (0) o con quillas longitudinales (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 145).
- 445- Forma de la superficie anterior del arco neural: lámina centroprezygapophyseal simple (0) o superficie ancha orientada hacia delante limitada lateralmente por la lámina centroprezygapophyseal (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 165).
- 446- Forma del margen posterior de las espinas neurales dorsales medias en vista lateral: aproximadamente recta (0) o cóncava con una esquina posterodorsalsobresaliente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 173).
- 447- Longitud del radio: mayor que (0), o menor que (1), 80% de la longitud del húmero. (Otero *et al.*, 2015: ca. 213).
- 448- Ulna, fosa radial profunda limitada por un proceso anterolateral: ausente (0) o presente pero poco definida (1), o fosa bien definida, más profunda que el ancho transversal del extremo anterior del proceso anterior (2) (Otero *et al.*, 2015). **Ordenado.**
- 449- Extremo lateral del primer carpal distal: separado (0), o solapado con el segundo carpal distal (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 219).
- 450- Extremo proximal del primer metacarpiano: incluido con otros metacarpianos (0) o inserto en el carpo (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 226).
- 451- Longitud del quinto metacarpiano: menor que (0) o mayor que (1), 75% de la longitud del tercer metacarpiano. (Otero *et al.*, 2015: ca. 232).
- 452- Forma de la superficie articular proximal de la primera falange del primer dígito manual: redondeada (0) o con una concavidad en el lado medial (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 236).
- 453- Longitud de la falange ungueal del dígito manual dos: mayor que la longitud de la ungueal del dígito manual uno (0), 75–100% de la ungueal del dígito manual uno (1), menos del 75% de la ungueal de el dígito manual uno (2), o la ungueal del dígito manual dos está ausente (3). (Otero *et al.*, 2015: ca. 242).

454- Extensión anterior del proceso preacetabular del ilion: no (0), o sí (1), se proyecta más hacia adelante que el extremo anterior del pedúnculo púbico. (Otero *et al.*, 2015: ca. 246).

455- Altura del proceso preacetabular del ilion: mucho menor que (0), o igual a (1), la altura del ilion sobre el acetábulo. (Otero *et al.*, 2015: ca. 248).

456- Ancho de los pubis unidos: menor que (0), o mayor que (1), 75% de su longitud. (Otero *et al.*, 2015: ca. 259).

457- Forma del trocánter menor: tubérculo pequeño y redondeado (0), cresta alargada orientada proximodistalmente (1), o trocánter ausente (2). (Otero *et al.*, 2015: ca. 285).

458- Posición del extremo proximal del trocánter menor: al mismo nivel (0), o distal a (1), la cabeza del fémur. (Otero *et al.*, 2015: ca. 286).

459- Posición del punto más alto de la cresta cnemial: cerca del extremo proximal de la cresta (0) o aproximadamente a la mitad de la longitud de la cresta, creando un margen proximal inclinado anterodorsalmente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 302).

460- Ancho transversal del extremo proximal del cuarto metatarsiano: menor que (0), o al menos (1), dos veces el alto del extremo proximal. (Otero *et al.*, 2015: ca. 338).

461- Forma del margen lateral de la superficie proximal del segundo metatarsiano: recta (0) o cóncava (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 335).

462- Longitud de las falanges no terminales del pie: todas más largas que anchas (0), la mayoría de las falanges proximales más largas que anchas, mientras que las falanges más distales son tan anchas como largas (1), o todas las falanges no terminales son tan anchas, o más anchas, que largas (2). (Otero *et al.*, 2015: ca. 342).

463- Número de falanges en el dígito cuatro del pie: cuatro (0) o menos de cuatro (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 351).

464- Superficie articular distal del astrágalo: relativamente plana o débilmente convexa (0) o extremadamente convexa y con forma redondeada (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 355).

465- Superficie distal de la cresta tibiofibular: tan larga anteroposteriormente como ancha mediolateralmente, o más larga (0), o más ancho mediolateralmente que larga anteroposteriormente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 356).

466- Perfil de la superficie articular distal del astrágalo en vistas anterior o posterior: recto (0), cóncavo (1) o convexo (2). (Modificado de Otero *et al.*, 2015: ca. 364).

467- Tubérculo del bíceps del radio: ausente (0) o presente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 368).

468- Posición del margen ventral del proceso anterior del lacrimal: cercal del extremo proximal (0); cerca de la mitad dorsoventral del hueso (1). Este carácter contempla la posición del proceso anterior del lacrimal a lo largo de la longitud dorsoventral del cuerpo principal del mismo. La mayoría de los sauropodomorfos poseen un proceso lacrimal anterior localizado cerca o en el extremo proximal del lacrimal, lo que resulta en una fenestra antorbital alta (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Melanorosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Rapetosaurus*; Figura 4.2). Esto contrasta con la fenestra antorbital baja presente en algunos saurópodos como por ejemplo *Bagualia*, donde el margen ventral del proceso lacrimal anterior se ubica cerca de la mitad dorsoventral del hueso (*e.g.*, *Camarasaurus*, *Jobaria*, *Giraffatitan*, *Nemegtosaurus*; Figura 4.2).

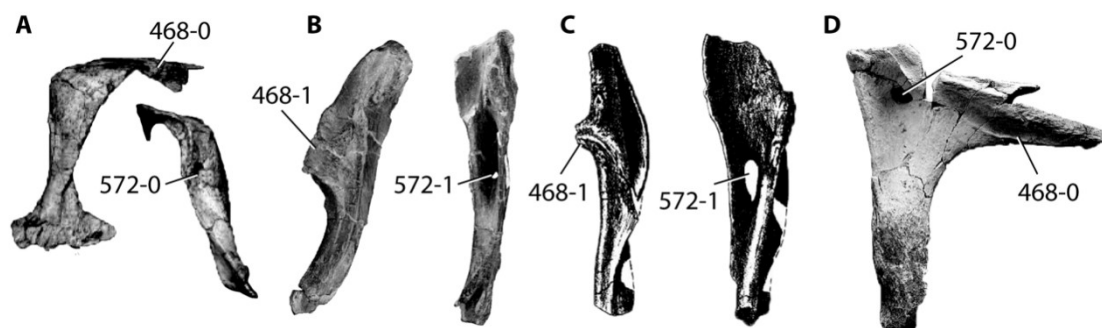


Figura 4.2. Lacrimales de sauropodomorfos. **A**, *Plateosaurus erlenbergiensis* (AMNH FARB 6810) en vistas lateral y posterior; **B**, *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-11) en vistas lateral y posterior; **C**, *Camarasaurus* (UUVP 10070) en vistas lateral y posterior; **D**, *Rapetosaurus krausei* (UA 8698) en vista lateral.

469- Extremo posterior de la fila de dientes del dentario insertado medialmente con una cresta lateral gruesa formando una emarginación bucal: ausente (0) o presente (1) (Otero *et al.*, 2015: cap 97).

470- Neuroapófisis del atlas con una fosa poco profunda de orientación dorsal bordeada por un margen lateral invertido dorsalmente: ausente (0) o presente (1) (Otero *et al.*, 2015: ca. 122).

471- Ancho transversal mínimo del primer metacarpal: menor que (0), o mayor que (1), dos veces el ancho mínimo del segundo metacarpal. (Otero *et al.*, 2015: ca. 225).

472- Desarrollo de la fosa antorbital en la rama ascendente del maxilar: profundamente marcada y delimitada por un borde afilado y escarpado (0), o débilmente marcada y delimitada por un borde redondeado o un cambio en la pendiente (1) (Otero *et al.*, 2015: cap 31).

473- Forma del margen dorsal del postorbital en vista lateral: recto a suavemente curvado (0), o con una marcada separación entre los procesos dorsales anterior y posterior (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 54).

474- Muesca que separa el extremo posteroventral de la placa obturadora isquiática del eje isquiático: presente (0) o ausente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 268).

475- Perfil dorsal del hocico: recto a suavemente convexo (0) o con una depresión detrás del naris (1). (Otero *et al.*, 2015: ca.20).

476- Placa de hueso uniendo las ramas anterior y ventral de lacrimal: ausente con fosa antorbital expuesta lateralmente (0) o presente, tapando la esquina posterodorsal de la fosa antorbital (1). (Otero *et al.*, 2015: cap 41).

477- Posición de los forámenes para la vena cerebral medial: entreelsupraoccipital y parietal (0), o en el supraoccipital (1) (Otero *et al.*, 2015: ca. 73).

478- Extensión lateral del reborde ventrolateral en la superficie plantar del metatarsal II en vista proximal: similar en desarrollo al reborde ventromedial (0) o bien desarrollado, extendiéndose más lateralmente que el reborde ventromedial lo hace medialmente (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 354).

479- Forma proximal del metatarsal III: subtriangular con borde posterior agudo o redondeado (0) o subtrapezoidal, con borde posterior ampliamente expuesto en vista plantar (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 358).

480- Longitud de la primera falange del primer dígito manual: menor que (0) o mayor que (1), la longitud del primer metacarpal. (Otero *et al.*, 2015: ch 235).

481- Forma del margen caudal del proceso postacetabular del ilion: redondeado o puntiagudo (0), de terminación cuadrada (1), o con una esquina ventral

puntiaguda y un margen caudodorsal redondeado (2). (Otero *et al.*, 2015: ca. 258). **No ordenado**

482- Posición de la articulación de la mandíbula: no más bajo que el nivel del margen dorsal del dentario (0) o deprimido muy por debajo de este nivel (1) (Otero *et al.*, 2015: ch 94).

483- Forma del extremo posteromedial del tarsal distal cuatro (tarsal distal lateral): más alto (0) o no más alto que el resto del hueso (1). (Otero *et al.*, 2015: ca. 328).

484- Forma del piso del neurocráneo en vista lateral: relativamente recto con los tubérculos basales, los procesos basipterigoideos y el proceso cultriforme casi alineados (0), curvado con los procesos basipterigoideos y el proceso cultriforme debajo del nivel del basioccipital del cóndilo y los tubérculos basales (1), o curvado con los tubérculos basales por debajo del nivel del basioccipital y el proceso cultriforme elevado por encima (2) (Otero *et al.*, 2015: ca. 81). **No ordenado**

485- Largode la mano: menos del 38% (0), 38–45% (1), o más del 45% (2), del húmero + radio (Otero *et al.*, 2015: ca. 222). **Ordenado**

486- Longitud de la cresta deltopectoral del húmero: menos del 30% (0), 30–50% (1), o más del 50% (2), de la longitud del húmero. (Otero *et al.*, 2015: cap 207). **Ordenado**

487- Longitud del dígito manual uno: menor que (0), o mayor que (1), la longitud del dígito manual dos. (Otero *et al.*, 2015: ch 233).

488- Eje longitudinal del fémur en vista lateral: fuertemente doblado con un desplazamiento entre los ejes proximal y distal mayor de 15 ° (0), débilmente doblado con un desplazamiento de menos de 10 ° (1), o recto. (Cooper, 1984). **Ordenado**

489- Ancho de la expansión dorsal de la escápula: menos (0), o igual a (1), el ancho del extremo ventral de la escápula. (Pol y Powell, 2007).

490- Forma del primer metacarpal: ancho proximal menor que 65% (0), 65–80% (1), 80–100% (2), o mayor que 100% (3), de su longitud. (Otero *et al.*, 2015: ca. 227).

491- Altura de las espinas neurales en vértebras dorsales medias: menor que la longitud anteroposterior de la base (0), mayor que 1.5 veces la longitud de la base (2) (Otero *et al.*, 2015: ch 267). **Ordenado**

492- Extremo anterior del proceso anterior de la ulna: sin desviación o curvatura lateral (0), desviada medialmente (1). (Mc Phee *et al.*, 2018 ch 218).

- 493-** Número de falanges en el dedo III del pie: 4 (0); 3 (1). (González Riga *et al.*, 2016: ch 349).
- 494-** Postorbital, excluido de la fenestra infratemporal debido a la articulación del jugal con el escamoso: ausente (0); presente (1). (Canudo *et al.*, 2018)
- 495-** Escamoso, forma ventral: delgada (0); ancha (1). (Canudo *et al.*, 2018).
- 496-** Fenestra preantorbital, desarrollo: pequeña, diferenciada del foramen maxilar posterior en su dirección (ver Wilson y Sereno, 1998) (0); abierta lateralmente y de tamaño medio (1); abierta lateralmente como una gran abertura (2). (Canudo *et al.*, 2018).
- 497-** Ileon, forma del margen ventral preacetabular: recto (0); cóncavo (1); con una protuberancia cóncava(2).
- 498-** Tuberosidad del isquion: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2017b).
- 499-** Vertebra caudal anterior, SPRL ventral y en la línea media, usualmente descrita como una PRSL bifurcada: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2017b).
- 500-** Hoja escapular, expansión distal: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2017b).
- 501-** Número de falanges en el dedo II del pie: 3 (0); 2 (1). (González Riga *et al.*, 2016: ch 348).
- 502-** Fémur, longitud anteroposterior del cóndilo fibular en vista distal: bien desarrollado, teniendo una longitud similar a la del tibial (0); mucho mas corto que el cóndilo tibial(1).
- 503-** Fémur, desarrollo del epicóndilo: bien desarrollado (0); reducido a casi ausente (1). (Carballido *et al.*, 2017b)
- 504-** Vértebra dorsal posterior, margen dorsal de la espina neural: plano (0); forma de flecha (1); convexo (2). (Carballido *et al.*, 2017b:ch. 177)
- 505-** Metatarsal III, longitud dividida por la del metatarsal I: menor a 1.3 (0); mas que 1.3 (1). (González Riga *et al.*, 2016: ch 331).
- 506-** Metatarsal más largo: metatarsal III (0); metatarsal IV (1). (González Riga *et al.*, 2016: ch 334).
- 507-** Arcos neurales dorsales medios y posteriores, profundidad de la fosa centroprezygapofisial: poco profunda o ausente (0); profunda, pasando casi a través de todo el arco neural (1). (Wilson and Allain, 2015: ch. 101).

508- Vértebra dorsal media-posterior, parapófisis, posición respecto a las prezygapófisis: al mismo nivel o más bajo (0); bien por encima (1). (Wilson and Allain, 2015: ch. 100).

509- Arcos neurales dorsales posteriores, lámina centroprezygapofisial (CPRL), forma: simple (0); dividida (1). (Wilson and Allain, 2015: ch. 107).

510- Arcos neurales de dorsales posteriores, lámina espinoparapofisial (SPPL): ausente (0); presente (1). (Wilson and Allain, 2015: ch. 109).

511- Vértebra caudal media, orientación de las prezygapófisis: orientadas anterodorsalmente (alrededor de 45 °) (0); orientadas anteriormente (casi horizontal) (1). (Canudo *et al.*, 2018).

512- Proceso acromail de la escápula, proceso ventral: ausente (0); presente (1).

513- Pubis, superficie articular isquial: continúa sin un marcado cambio de ángulo (0); marcadamente con un escalón formado por una superficie proximal dirigida posteriormente y una superficie distal más orientada posterodorsalmente (1).

514- Pubis, simfisis proximal: fusionada con la hoja púbica (0); forma un proceso marcado de orientación ventromedial (1).

515- Lámina prespinal (PRSL) de caudales anteriores, de forma triangular producto de una expansión dorsal de la misma: ausente (0); presente (1).

516- Vértebra caudal anterior, par de láminas que rodean las láminas prespinales y divergen dorsalmente: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2017b).

517- Arcos neurales caudales anteriores, lámina espinoprezygapofisial (SPRL): ausente, o presente como un pequeño y corta cresta que rápidamente sedesvanece dentro del margen anterolateral de la espina (0); presente, extendiéndose sobre la superficie lateral de la espina (1); presente, bien desarrollada y extendiéndose sobre los márgenes anterior o anterolateral de la espina neural (2). (Carballido *et al.*, 2017b)

518- Vértebra caudal anterior, superficie articular anterior fuertemente inclinada anteriormente: ausente (0); presente (1). (Santucci and Arruda Campos, 2011: ch 256)

519- Vértebras caudales medias, con una articulación anterior fuertemente inclinada anteriormente: ausente (0); presente(1).

520- Vértebras dorsales medias a posteriores, espinas neurales no bífidas en vistas anterior o posterior: poseen márgenes laterales casi paralelos (0); poseen

márgenes laterales que divergen levemente dorsalmente (1); poseen márgenes laterales los cuales divergen entre si fuertemente hacia el extremo dorsal (2). (Carballido *et al.*, 2017b)

521- Vértebras cervicales posteriores, relación entre el alto total y la longitud del centro: menor a 1.5 (0); mayor que 1.5 (1). (González Riga *et al.*, 2009: ch 32)

522- Vértebras cervicales posteriores, expansión lateral: SPRLs no contactan los márgenes laterales de la espina neural (0); contactan los márgenes laterales (1). (Carballido *et al.*, 2017b)

523- Espina neural de vértebras dorsales anteriores, proceso aliforme triangular: ausente (0); presente pero no se proyecta mucho lateralmente (no más que las zygapófisis posteriores) (1); presente y proyectado muy lateralmente (tanto como las zygapófisis posteriores) (2). (Carballido *et al.*, 2017b)

524- Caudales anteriores, arco neural neummatizado: ausente (0); presente (1).

525- Primer centro caudal, superficie articular posterior: plana (0); cóncava (1); convexa (2). (Carballido *et al.*, 2017b)

526- Vértebras caudales anteriores, orientación de la espina neural: vertical, o levemente inclinada (menos de 20 °) (0); posterodorsalmente inclinada (mas de 20 °) (1); dirigida anteriormente (2).

527- Vértebras dorsales anteriores, relación entre el ancho y largo mínimo de la espina neural: 0.5 o mayor (espina corta y robusta) (0); menor que 1.5 (espina alta y delgada) (1). (Carballido *et al.*, 2017b:ch. 174)

528- Vértebras cervicales, epipófisis bien desarrolladas: ausente (0); presente (1).

529- Vértebras cervicales con una lámina accesoria que corre desde la PODL hasta la SPOL: ausente (0); presente (1). (Carballido *et al.*, 2017b)

530- Vértebras cervicales, forma y orientación de las parapófisis: cortas y poco desarrolladas, proyectadas lateral o algo ventralmente (0); medianamente desarrolladas, ventrales tal que la costilla cervical se ubica ventralmente alrededor de la mitad del alto del centro (1); bien desarrolladas, anchas y ventralmente proyectadas tal que las costillas cervicales están desplazadas más ventralmente que la altura del centro (2).

531- Vértebras dorsales anteriores, longitud de la espina neural (desde la TPRL hasta el extrtremo distal): menor auq el alto del centro (0); algo mayor que el centro (1); el doble de alto que el centro (2). (Carballido *et al.*, 2017b:ch. 175)

- 532-** Vértebras dorsales anteriores, margen dorsal de la espina neural: plano (0); forma de flecha (1); convexo (2). (Carballido *et al.*, 2017b:ch. 176)
- 533-** Supraoccipital-exoccipital-opistótico, par de facetas para la articulación con el proatlas: ausente (0); presente (1) (Poropat *et al.*, 2016).
- 534-** Basioccipital, foramen o hueco en la superficie posterior del tubérculo basal: ausente (0); presente (1). (Mannion *et al.*, 2019).
- 535-** Angulo de divergencia de los tubérculos basales en vista posterior: menos de 50 ° (0); mayor o igual a 50 ° (1). (Curry Rogers, 2005; Poropat *et al.*, 2016).
- 536-** Tubérculos basales, el extremo ventrolateral de cada tubérculo basal sobresale anteriormente, dando a su superficie distal un perfil en forma de L en vista ventral: ausente (0); present (1) (Mannion *et al.*, 2019).
- 537-** Centros caudales anteriores, ancho mediolateral respecto a la altura dorsoventral (excluyendo las facetas para los arcos hemales) de la superficie anterior: menos de 1.0 (0); 1.0 o mayor (1) (Upchurch *et al.*, 2004; Mannion *et al.*, 2013).
- 538-** Espinas neurales de las caudales más anteriores, altura dorsoventral dividida por la altura del centro: 1.2 o mayor (0); menos de 1.2 (1) (McIntosh, 1990; Calvo y Salgado, 1995; Upchurch, 1995, 1998; Mannion *et al.*, 2013).
- 539-** Espinas neurales en caudales mediasextendidas posteriormente al punto medio (o más allá) del centro caudal siguiente: presente (0); ausente (generalmente nose extiende más allá del margen posterior del centro) (1) (Remes *et al.*, 2009; Mannion *et al.*, 2013).
- 540-** Escápula, cresta acromial: ausente, o solo muy débilmente desarrollada (0); presente y bien desarrollada, de modo que define el margen posterior de una fosa en la superficie lateral del acromion (1) (Mannion *et al.*, 2019).
- 541-** Húmero, ancho mediolateral máximo del extremo proximal dividido por la longitud proximodistal total: 0.4 o mayor (0); menos de 0.4 (1) (Mannion *et al.*, 2013).
- 542-** Húmero, margen lateral en vista distal: desviado de modo que queda completamente posterolateralmente (0); plano (orientado lateralmente) o convexo (1). (Mannion *et al.*, 2019)
- 543-** Radio, relación entre el ancho mediolateral respecto al largo anteroposterior del extremo distal: 1,5 o mayor (0), menos de 1,5 (1). (Wilson y Sereno, 1998; Mannion *et al.*, 2013).

- 544-** Radio, relación entre la longitud anteroposterior del extremo proximal y distal: 0,5 o mayor (0), menor a 0,5 (1). (Mateus *et al.*, 2014; Mannion *et al.*, 2017).
- 545-** Radio, perfil del extremo proximal: en forma de D o elíptico (0), ovalado o subtriangular (1). (Upchurch *et al.*, 2015).
- 546-** Ulna, la superficie articular del proceso anteromedial es: plana (0); cóncava a lo largo de su longitud (1) (Upchurch, 1995, 1998).
- 547-** Fémur, margen proximolateral, por encima de la protuberancia lateral: al mismo nivel o lateral al margen lateral de la mitad distal de la diáfisis (0); medial al margen lateral de la mitad distal de la diáfisis (1) (McIntosh, 1990; Calvo y Salgado, 1995; Salgado *et al.*, 1997; Royo-Torres, 2009; Royo-Torres *et al.*, 2012; Mannion *et al.*, 2013).
- 548-** Fémur, relación entre la longitud anteroposterior mayor de la diáfisis (excluyendo al cuarto trocánter) y el ancho mediolateral máximo del extremo distal: menor o igual a 0.5 (0); mayor que 0.5 (1). (Whitlock, 2011b).
- 549-** Espinas neurales en cervicales posteriores, cresta rugosa horizontal en la superficie lateral: ausente, la fosa espinodiapofisiaria se desvanece dorsalmente de forma gradual (0); presente, esta rugosidad sirve como borde dorsal de la fosa espinodiapofisiaria (1) (Tschopp y Mateus, 2013).
- 550-** Arcos neurales cervicales medio-posteriores, TPRL dividiendo la CPRF en dos subfosas: ausente (0); presente (1) (Upchurch y Martin, 2002; Curry Rogers, 2009).
- 551-** Diapófisis en las vértebras dorsales más anteriores, fosa en la superficie anterior cerca del extremo distal: ausente (0); presente (1). (Mannion *et al.*, 2019)
- 552-** Espinas neurales en las vértebras dorsales más anteriores, epipófisis: ausentes (0); present (1) (Mannion *et al.*, 2019).
- 553-** Espinas neurales en las vértebras dorsales más anteriores, altura relativa a las láminas spinopostzygapophyseales (y epipófisis, donde estén presentes): se proyectan mucho más allá de los SPOL (0); aproximadamente al mismo nivel con la SPOL (1) (Mannion *et al.*, 2019).
- 554-** Surangular, foramen anterior: ausente (0); presente (1). (Tschopp *et al.*, 2015).
- 555-** Ancho transversal máximo del prefrontal: menos (0), o más de 0,25 el ancho del cráneo en ese nivel (1). (Yates, 2007).

556- Prefrontal, forma del margen medial: sin proyección anteromedial (0); claramente curvado en sentido medial anterior para abrazar la esquina anterolateral del frontal (1). (Tschoop *et al.*, 2015).

557- Cuadrado, margen dorsal: cóncavo, de modo que el margen pterigoideo está separado del cuerpo principal del cuadrado (0); recto, sin distinción clara entre ambos (1) (Tschoop *et al.*, 2015: ca. 53).

558- Ala pterigoidea del cuadrado: ocupa más del 70% (0); menos del 70% de la longitud del Cuadrado(1).

559- Proceso paroccipital (popr), cara posterior: lisa / plana (0); con cresta longitudinal a lo largo del cuerpo del proceso que se extiende desde las esquinas dorsomedial a ventrolateral (1) (Tschoop *et al.*, 2015).

560- Dientes, estructuras redondeadas en forma de protuberancia ("contrafuertes" o "cúspides cingulares") en los márgenes mesial y distal de la superficie lingual, cerca de la base de la corona: ausente (0); presente (1) (Mannion *et al.*, 2019b: ca. 546)

561- Centros cervicales medio-posteriores, parapófisis: restringidas a la mitad anterior del centro (excluyendo alcóndilo) (0); alargadas, ocupando más de la mitad de la longitud del centro (excluyendo al cóndilo) (D'Emic, 2012; Mannion *et al.*, 2013)

562- Espinas neurales de vértebras dorsales posteriores, alto dorsoventral dividido la altura del centro en su cara posterior: 1 o mayor (0), menor a 1 (1). (McIntosh, 1990; Upchurch, 1995, 1998; Mannion *et al.*, 2013)

563- Arcos neurales de vértebras dorsales medias-posteriores, posición de la parapófisis: posterior al plano vertical de la cara articular anterior del centro (excluyendo cualquier convexidad del cóndilo) (0), al nivel o anterior al plano vertical de la cara articular anterior del centro (excluyendo cualquier convexidad del cóndilo) (1). (Tschopp y Mateus, 2013).

564- Ulna, surco y cresta vertical on la superficie posterolateral del extremo distal de la diáfisis: ausente (0), presente (1). (Royo Torres *et al.*, 2006).

565- Húmero, longitud mediolateral dividida la longitud anteroposterior a la mitad de la diáfisis: mayor que 1,5 (generalmente cercano a 1,8) (0), 1,5 o menor (generalmente cercano a 1,3) (1). (Wilson, 2002; Mannion *et al.*, 2012, 2013).

566- Ultimas vértebras cervicales y primeras dorsales, altura de las espinas neurales dividido la altura del centro en su parte posterior: 1 o mayor (0), menor a 1 (1). (D'Emic, 2012; Mannion *et al.*, 2013).

567- Coronas de dientes, bordes mesial y distal definidos y separados del resto de la corona (labiolingualmente más delgados que el resto de la corona): ausente (0), presente (1). (Mannion, 2011; Mannion *et al.*, 2013).

568- Húmero, extremo proximal: se expande lateralmente relativo a la diáfisis, dando una forma de reloj de arena en vista anterior (0), asimétrico, sin expansión lateral (1). (Tschopp *et al.*, 2015; Poropat *et al.*, 2016)

569- Prefrontal, relación entre la longitud anteroposterior y el ancho lateromedial: menor que 3 (0), mayor a 3 (1). **Nuevo carácter.** En algunos sauropodomorfos la robustez del prefrontal es evidente, siendo estos más anchos lateromedialmente que largos anteroposteriormente en vista dorsal (*e.g.*, *Melanorosaurus*; Yates, 2007:fig. 3), mientras que en otros taxones estos elementos son delgados y elongados, y en algunos casos con forma de varilla (*e.g.*, *Lufengosaurus*; Barret *et al.*, 2005:fig. 3).

570- Contacto prefrontal-frontal: el prefrontal se superpone por encima del frontal (0), o corta al frontal (1). **Nuevo carácter**(basado en Tschopp *et al.*, 2015: ch 312). En algunos sauropodomorfos el proceso posterior del prefrontal se superpone al frontal en una zona triangular (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Thecodontosaurus*, *Shunosaurus*, *Camarasaurus*; Prieto and Norell, 2011:fig. 25A, C; Yates, 2003:fig. 4A; Chatterjee and Zheng, 2002; Madsen *et al.*, 1995:fig. 14A) o redondeada en vista dorsal (*e.g.*, *Lufengosaurus*, *Omeisaurus*; Barret *et al.*, 2005:fig. 3B; He *et al.*, 1988:fig. 8). En *Leyesaurus* la articulación del prefrontal en el frontal es una abertura rodeada por una concavidad en vista dorsal, por lo que el prefrontal no solo penetra cortando el frontal, sino que también se superpone sobre éste (Apaldetti *et al.*, 2011:fig. 4B). En contraste, en otros sauropodos el prefrontal corta al frontal por medio de un proceso posterior en forma de gancho (*e.g.*, *Europasaurus*; Marpmann *et al.*, 2015:fig. 6).

571- Frontal con margen orbital ornamentado con crestas altas y paralelas de orientación vertical: ausente (0), presente (1). **Nuevo carácter**(basado en Tschopp *et al.*, 2015: ch 33; Figura 4.3).

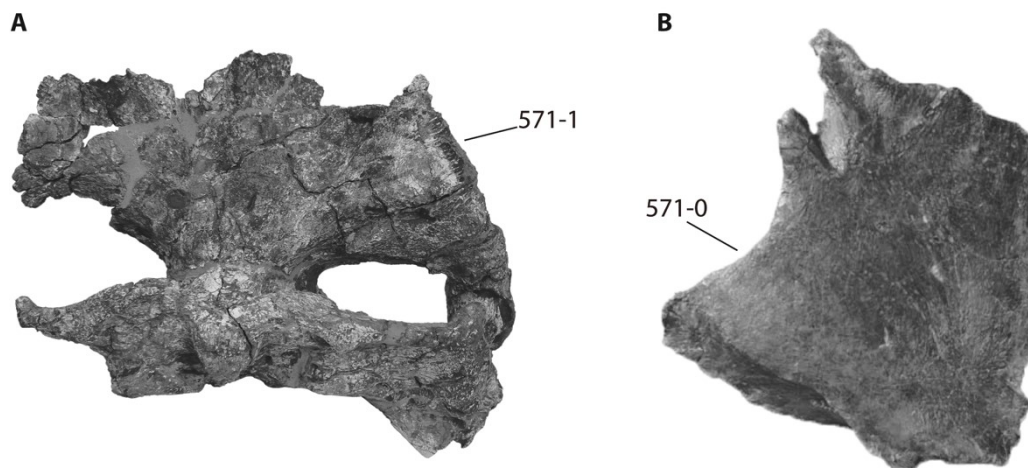


Figura 4.3. Frontales de saurópodos. **A**, techo craneano de *Jobaria tiguidensis* (MNN GAD512) en vista dorsal; **B**, frontal izquierdo de *Europasaurus holgeri* (DFMMh/FV 162) en vista dorsal. Las figuras no están escaladas.

572- Fosa profunda en la superficie posterior del lacrimal encerrando al foramen lacrimal: ausente (0), presente (1). **Nuevo carácter**(Figura 4.2). Mientras que en algunos saurópodomorfos el foramen lacrimal se abre sobre la superficie posterior plana del lacrimal (*e.g.*, *Plateosaurus*; Prieto and Norell, 2011:fig. 10 B), en otros lo hace dentro de una fosa posterior profunda (*e.g.*, *Camarasaurus*; Madsen *et al.*, 1995:fig. 16H).

573- Pterigoide, proceso en el margen posterior distal del proceso lateroventral: presente (0), ausente (1). **Nuevo carácter**(Figura 4.4). Este proceso o protuberancia se desarrolla cerca del extremo distal del margen posterior del proceso lateroventral del pterigoides, justo cerca de su contacto con el ectopterigoides (*e.g.*, *Plateosaurus*; Prieto and Norell, 2011:fig. 19 E).

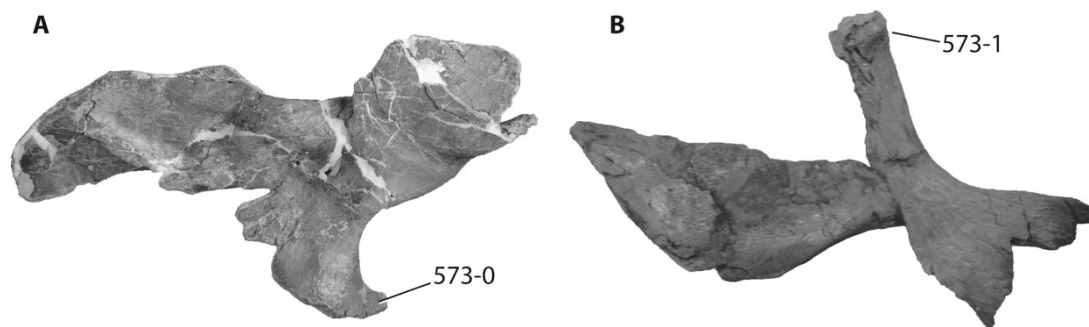


Figura 4.4. Pterigoides de saurópodos. **A**, *Bagualia alba* (MPEF-PV 11017) en vista lateral; **B**, *Bellusaurus sui* (IVPP V17768.10) en vista lateral. Las figuras no están escaladas.

574- Número máximo de dientes de reemplazo en la dentición superior (premaxilar-maxilar): 2 o menos (0), 3 (1), más de 3 (2). **Nuevo carácter. Ordenado.** Debido a que existen diferencias en el número de reemplazos por alveolo entre la dentición superior e inferior, es recomendable tratar a ambos por separado. Estas diferencias también existen a lo largo del eje anteroposterior de un mismo hueso, por lo que sólo se ha scoreado aquellos taxones donde es posible determinar el número máximo de dientes de reemplazo en ambas denticiones superior e inferior.

575- Número máximo de dientes de reemplazo en la dentición inferior (dentarios): 2 o menos (0), 3 (1), más de 3 (2). **Nuevo carácter. Ordenado.** Este carácter ha sido creado en base al mismo criterio del carácter 574.

576- Axis, margen anterior distal de la espina neural con un proceso anteriormente extendido: ausente (0), presente (1). **Nuevo carácter** (Figura 4.5). El extremo distal anterior de la espina neural de axis en *Bagualia* se extiende anteriormente como un proceso redondeado en vista lateral. Esta característica está también presente en otros taxones donde toma diferentes formas (*e.g.*, *Jobaria*, *Europasaurus*; MNN TIG 3-5; Carballido and Sander, 2014:fig. 2).

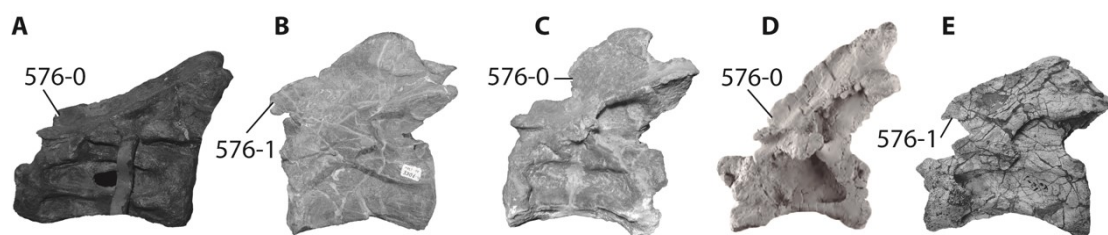


Figura 4.5. Axis de diferentes saurópodos en vista lateral izquierda. **A**, *Lufengosaurus huenei* (IVPP V 15); **B**, *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301-13); **C**, *Patagosaurus fariasi* (MACN-CH 1912); **D**, *Moabosaurus utahensis* (BYU 9460); **E**, *Jobaria tiguidensis* (MNN GAD512). Las figuras no están escaladas.

577- Vértebras cervicales anteriores y medias, CPOL: ausente (0), presente (1). (basado en Allain y Aquesbi, 2008). **Nuevo carácter** (Figura 4.6). Considerando que la lámina centropostzygapofisial une la postzygapófisis con la porción posterior de

la sutura neurocentral en el centro (Wilson, 1999), podemos observar que ésta no se encuentra presente en toda la región cervical. La lámina que suele confundirse con la CPOL es aquella que parte de la zona medial de las postzygapófisis, y baja medialmente hasta el canal neural, y sin contactarse con su lámina opuesta forma la pared lateral del mismo en las vértebras cervicales anteriores y medias (Allain y Aquesbi, 2008). Esta lámina podría ser homóloga a la TPOL descrita por Wilson (1999) cuando aparecen las verdaderas CPOLs (CPOL lateral *sensu* Carballido y Sander, 2013) separadas de éstas y el canal neural (Figura 4.6).

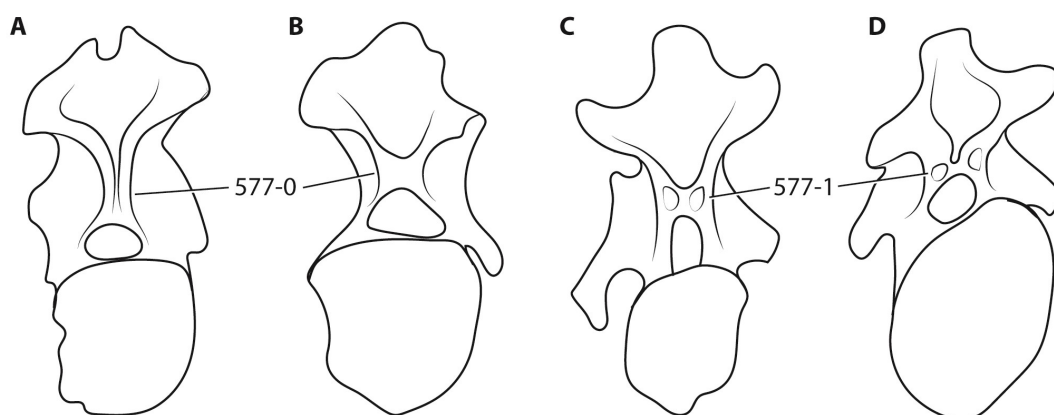


Figura 4.6. Vértebras cervicales anteriores-medias de saurópodos en vista posterior. **A**, *Tazoudasaurus naimi* (To1-354); **B**, *Patagosaurus fariasi* (PVL 4170); **C**, *Moabosaurus utahensis* (BYU 9460); **D**, *Europasaurus holgeri* (DFMMh/FV 710). Las figuras no están escaladas.

578- Vértebras cervicales, CPOL: simple (0); dividida (1). **Nuevo carácter.**

579- Vértebras cervicales con una quilla ventral anterior y otra posterior con pequeña o nula conexión entre ambas: ausente (0), presente (1). **Nuevo carácter** (Figura 4.7). La mayoría de los sauropodomorfos posee una quilla ventral en sus vértebras cervicales, la cual está restringida a la porción anterior del centro, pero como en el caso de *Bagualia*, algunos taxones poseen también una quilla en la porción posterior con una leve o nula conexión con la quilla anterior (*e.g.*, *Spinophorosaurus*; GCP-CV 4229).

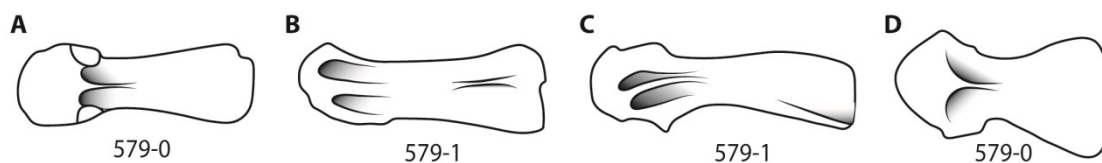


Figura 4.7. Vértabras cervicales medias de saurópodos en vista ventral. **A**, *Tazoudasaurus naimi* (To1-354); **B**, *Bagualia alba* (MPEF-PV 11040-2); **C**, *Spinophorosaurus nigerensis* (GCP-CV 4229); **D**, *Patagosaurus fariasi* (MACN-CH 935). Las figuras no están escaladas.

580- Fémur, ancho lateromedial proximal respecto al ancho lateromedial distal: menor (0), igual o mayor (1). **Nuevo carácter.** La morfología del fémur, por lo general es analizada en base a diferentes índices que utilizan el ancho a la mitad de la diáfisis (*e.g.*, RI: robustness index *sensu* Wilson and Upchurch, 2003; ECC: eccentricity index *sensu* Carrano, 2001), pero no contemplan las diferencias entre las porciones proximal y distal que se observan entre los sauropodomorfos. Por ejemplo, en algunos taxones la porción proximal es lateromedialmente menos ancha que la distal (*e.g.*, *Antetonitrus*, *Isanosaurus*; McPhee *et al.*, 2014:fig. 17; Buffet *et al.*, 2000:fig. 2), mientras que en otros es similar o levemente más ancha que ésta (*e.g.*, *Volkheimeria*, *Barapasaurus*; Bonaparte, 1986:fig. 75; Bandyopadhyay *et al.*, 2010:fig. 13).

581- Tubérculo por encima del proceso transverso en vértebras caudales anteriores y medias: ausente (0), presente (1). **Nuevo carácter** (Figura 4.8). Como se ha descrito en las vértebras caudales anteriores y medias de *Bagualia*, existe un tubérculo redondeado por encima del proceso transverso, el cual está también presente en algunos eusaurópodos y taxones más derivados (*e.g.*, *Losillasaurus*; Casanovas *et al.*, 2001: plate V. fig. 1).

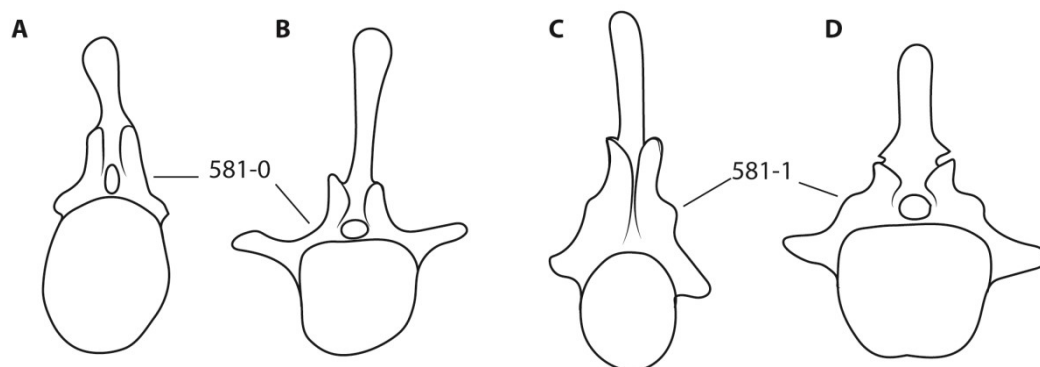


Figura 4.8. Vértabras caudales anteriores-medias de saurópodos en vista anterior. **A**, *Patagosaurus fariasi* (MACN-CH 935); **B**, *Spinophorosaurus nigerensis* (GCP-CV 4229); **C**, *Mamenchisaurus youngi* (ZDM0083); **D**, *Losillasaurus giganteus* (Lo-12). Las figuras no están escaladas.

582- Dientes de corona ancha no gastados, con margen distal marcadamente cóncavo: ausente (0); presente (1). **Nuevo Carácter** (Figura 4.9). Algunos saurópodos poseen dientes de tipo de corona ancha o “forma de cuchara” que son asimétricos debido a que el margen distal es marcadamente cóncavo, y el mesial convexo, tanto en vista lingual o labial (e.g., *Mamenchisaurus*, *Losillasaurus*: Ouyang y Ye, 2002.fig. 9; Royo Torres *et al.*, 2021.fig. 4). Sin embargo otros saurópodos exhiben dientes simétricos con ambos márgenes planos o levemente convexos en ambas vistas lingual o labial (e.g., *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*, *Moabosaurus*; Allain and Aquesbi, 2008:fig. 7; MPEF-PV 1670; Britt *et al.*, 2017:fig. 11A).

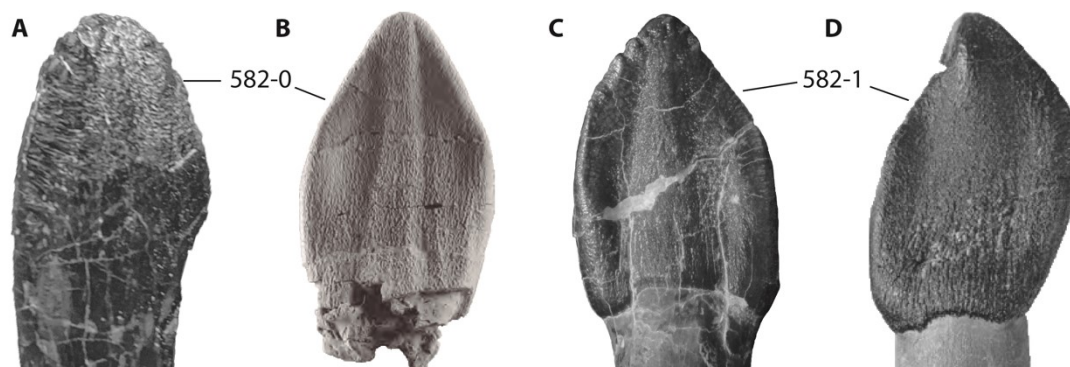


Figura 4.9. Dientes de corona ancha de saurópodos. **A**, diente in situ en el dentario de *Patagosaurus fariasi* (MPEF-PV 1670) en vista lingual; **B**, diente aislado de *Moabosaurus utahensis* (BYU 20818) en vista lingual; **C**, diente aislado de *Bagualialba* (MPEF-PV 3176) en vista lingual; **D**, diente aislado del dentario de *Losillasaurus giganteus* (MAP-6035) en vista lingual. Las figuras no están escaladas.

583- Dientes de corona ancha en vista lingual o labial: se estrechan mesiodistalmente a lo largo del tercio apical (0); se estrechan mesiodistalmente a lo

largo de la mitad apical, lo que les da un contorno en forma de “corazón” (1). (Mannion *et al.*, 2019a:ch 402).

4.3 Metodología y resultados

Una vez confeccionada la matriz se realizó el análisis filogenético de parsimonia bajo pesos iguales con el software TNT 1.5 (Goloboff *et al.*, 2008). Para el enraizamiento de las topologías se ha seleccionado al sauropodomorfo basal *Plateosaurus*, el cual es la forma más basal utilizada en varios trabajos y está representado por abundante material. Previo al análisis se amplió la capacidad de guardado de árboles en memoria a 400.000. El análisis se llevó a cabo utilizando la opción de búsqueda sectorial y fusión de árboles en “Nuevas Tecnologías” hasta encontrar 50 veces la longitud mínima. Este primer análisis arrojó un total de 192 árboles más parsimoniosos (MPTs) de 2.423 pasos. Luego se realizó una búsqueda tradicional con una ronda de intercambio de ramas del tipo TBR sobre los MPT en memoria, la cual resultó en más de 400.000 MPTs. El árbol de consenso estricto posee una gran politomía que abarca una gran parte de los sauropodomorfos no eusaurópodos, turiasaurios y neosaurópodos basales, y otras politomías más pequeñas dentro de Neosauropoda (Figura 4.10). Con el fin de evaluar la baja resolución en las relaciones filogenéticas por fuera de Neosauropoda y detectar si la misma se debe a una combinación de taxones y caracteres, o si se debe a la presencia de uno o más taxones inestables, se utilizó el método iterPCR (“Positional Congruent Reduced”; Pol y Escapa, 2009). Un total de 14 taxones inestables fueron detectados (entre paréntesis se indica el número de nodos recuperados al quitarlos): *Glacialisaurus* (2); *Chinshakiangosaurus* (5); NHMUK PV R36834 (10); *Sanpasaurus* + NHMUK PV R36834 (13); *Haestasaurus* (9); *Haestasaurus* + *Zby* (11); *Tehuelchesaurus* (1); *Cedarosaurus* + *Lusotitan* (2); *Padillasaurus*+ *Venenosaurus*+ *Cedarosaurus* + *Lusotitan* (3); *Wintonotitan* (1); *Mendozasaurus* (1); *Trigonosaurus* (3). Siguiendo los objetivos, y debido a que no es la intención resolver las relaciones filogenéticas dentro de Neosauropoda, se realizó un consenso reducido quitando únicamente los taxones no neosaurópodos más inestables, aquellos que al ser eliminados de los MPTs (*a posteriori* del análisis) mayor número de nodos eran recuperados (i.e., *Glacialisaurus*,

Chinshakiangosaurus, *Sanpasaurus*, NHMUK PV R36834, *Haestasaurus*, y *Zby*). La eliminación de estos taxones de los MPTs resultó en una filogenia mejor resuelta (Figura 4.11). Al quitar los taxones inestables y eliminar árboles repetidos, el número del número de árboles se redujo a 18.391, los cuales fueron guardados para posteriores mapeos de caracteres de interés (Capítulo 5). Analizando los taxones problemáticos se pudo observar que gran parte de la inestabilidad de los mismos se debe a la falta de información, reflejada en sus muy bajos valores de CET (*Glacialisaurus*: 3.6%; *Chinshakiangosaurus*: 0.4%; *Sanpasaurus*: 8.4%; NHMUK PV R36834: 0.9%; *Haestasaurus*: 1.4%; *Zby*: 5.4%). Con el fin de evaluar el soporte general de las ramas se calcularon los valores de Bootstrap (absoluto con remplazo estándar), Bremer y Jacknife (con una probabilidad de eliminación de un carácter del 36%) utilizando las funciones del TNT. Los valores de Bremer indican la cantidad de pasos necesarios para que un grupo pierda la monofilia. Los resultados (soporte Bremer mayor a 1, y Bootstrap y Jacknife mayores a 50%) se muestran en el consenso estricto (Figura 4.10) y reducido (Figura 4.11). En líneas generales se observa que los valores de soporte son bajos en la mayoría de los nodos, siendo pocos los que poseen valores de Bremer superiores a 1 y de Bootstrap y Jacknife superiores al 50%. Esto puede ser el resultado de la falta de información o bien que existen varios taxones que con pocos cambios resultan inestables. Realizando los cálculos de soporte excluyendo del análisis a los taxones inestables fuera de Neosauropoda, aún se observa que los nodos en general poseen bajos valores de soporte, pero hay un leve incremento de los mismos en nodos que ya anteriormente se observaban consolidados. Dentro de estos se encuentra el nodo conformado por *Bagualia*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus* y *Nebulasaurus* (que aquí llamamos Clado A), los mamenchisaúridos *Mamenchisaurus* y *Omeisaurus*, y los turiasaurios *Turiasaurus* y *Losillasaurus* (Figura. 4.11).

La distribución de los principales grupos dentro de Sauropodomorpha es similar a la obtenida por los análisis filogenéticos más recientes enfocados tanto en sauropodomorfos basales (e.g., Pol y Powell, 2007; Otero *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2018) como eusaurópodos (e.g., Xing *et al.*, 2015; Mannion *et al.*, 2019a; Royo Torres *et al.*, 2021). Comparando los últimos trabajos con un amplio muestreo taxonómico de eusaurópodos y grupos más derivados (e.g., Mannion *et al.*, 2019a; Royo Torres *et al.*, 2021), el presente análisis posee 31 sauropodomorfos no eusaurópodos, lo cual provee de un grupo externo bastante amplio, y por ende se pueden reflejar con mayor seguridad las primeras etapas en la evolución de Eusauropoda. En base a los datos empleados en la

matriz aquí utilizada, el clado Sauropoda (según la definición utilizada; Tabla 4.1) es diagnosticado en base a dos sinapomorfias no ambiguas: alto del arco neural de las vértebras dorsales igual o mayor que el alto del centro vertebral (ch 388); vértebras dorsales posteriores con lámina espinopostzygapofisial (ch 390). Por su parte Eusauropoda es diagnosticado en base a tres sinapomorfias: dientes que se superponen en la fila dentaria (ch 100); dientes con surcos labiales longitudinales (ch 384); dientes en forma de cuchara con estrechamiento mesiodistal a lo largo de su mitad apical (ch 583).

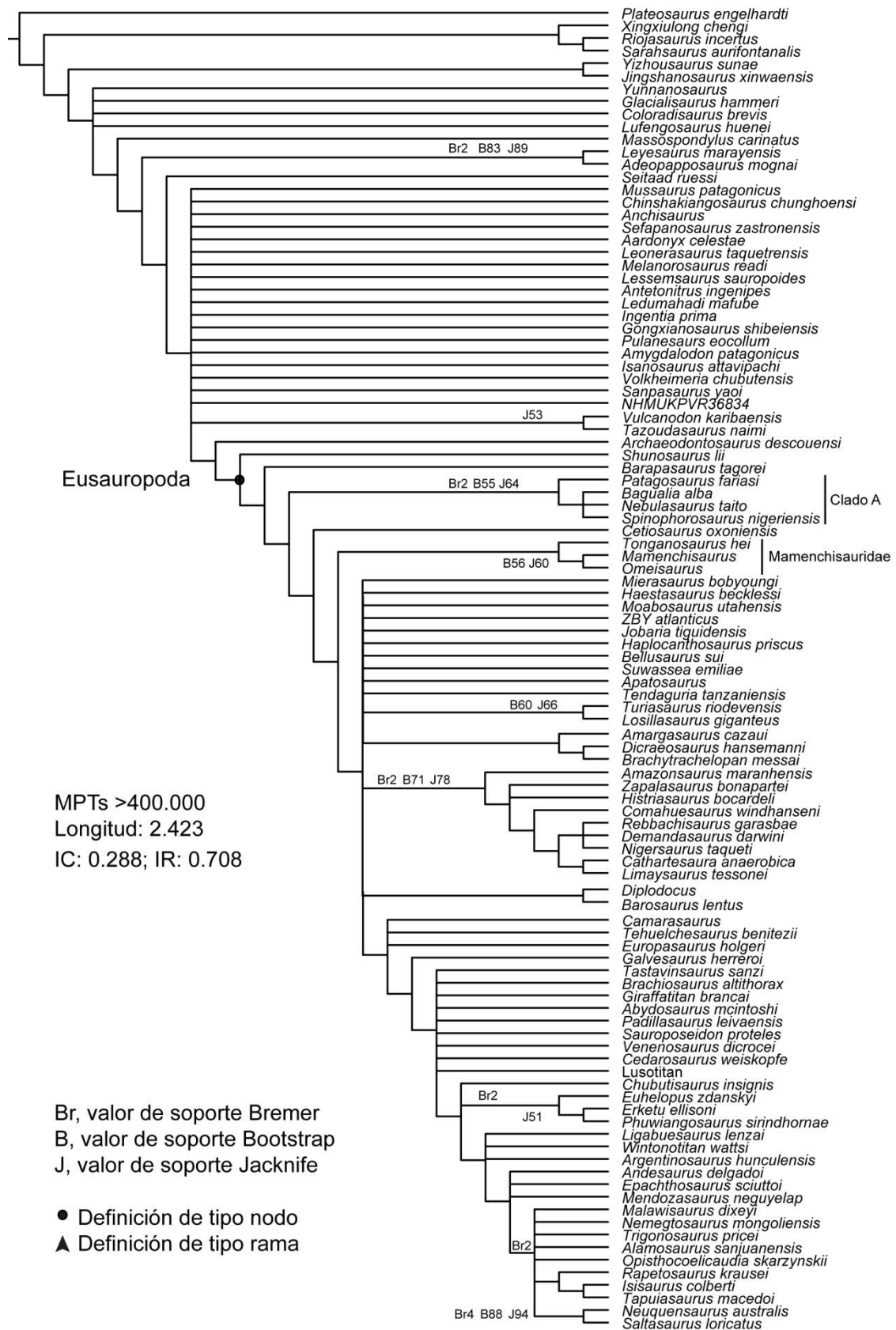


Figura 4.10. Árbol de consenso estricto obtenido del análisis filogenético. Los valores de soporte se indican en cada nodo (Bremer mayor a 1; Bootstrap y Jackknife mayores a 50%).

El consenso reducido muestra los principales grupos de Sauropodomorpha al igual que el consenso estricto, salvo que también muestra una gran resolución de las politomías por fuera de Neosauropoda. La politomía en la base de Sauropodomorpha se resuelve cuando se quita a *Glacialisaurus*, taxón cuya información es muy reducida habiendo sido scoreado en un 3.6% de los caracteres de la matriz. Las posibles cuatro posiciones de *Glacialisaurus* lo muestran cercano a *Yunnanosaurus*, *Coloradisaurus*, y *Lufengosaurus*, taxones con quien formaba la politomía (Figura 4.11). No obstante, la mayor politomía se encuentra en la base de Sauropoda, la cual involucra 20 taxones (Figura 4.10). Esta politomía se resuelve al excluir a *Chinshakiangosaurus*, el espécimen NHMUK PV R36834, y *Sanpasaurus*, taxones muy inestables probablemente debido a que tienen una gran cantidad de información faltante, con un porcentaje de codificación del 4.8%, 5%, y 14.8%, respectivamente. *Chinshakiangosaurus* posee cinco posibles posiciones, de las cuales una se encuentra por fuera de Sauropoda, relacionado a *Mussaurus*, y las restantes cuatro cerca de la base de Sauropoda (Figura 4.11), lo cual se debe a que comparte ciertos caracteres dentales presentes en varios taxones de este grupo, como por ejemplo una mandíbula en forma de U con entre 10-17 dientes bordeados por una placa lateral, y un esmalte altamente rugoso, entre otras. El espécimen NHMUK PV R36834 (representado por dos vértebras cervicales medias) puede tomar tres posibles posiciones, una por fuera y dos por dentro de Sauropoda (Figura 4.11). Esto es diferente a la posición como eusaurópodo basal obtenida por Nicholl et al. (2018), probablemente debido a que la matriz utilizada en la presente tesis posee un muestreo mayor de caracteres axiales, y las vértebras de este espécimen resultan ser bastante simples, sin pleurocelos ni láminas desarrolladas en el arco neural. Por su parte *Sanpasaurus* tiene dos posibles posiciones dentro de Sauropoda, una más basal dentro de una politomía con *Gonxianosaurus*, *Amygdalodon* e *Isanosaurus*, y otra más derivada relacionada a *Tazoudasaurus*, quienes forman un grupo monofilético (Figura 4.11). Ambas posiciones de *Sanpasaurus* dentro de Sauropoda se corresponden con lo expuesto por McPhee et al. (2016) en base a las similitudes anatómicas con *Tazoudasaurus*.

Clado	Definición	Referencia
Sauropodomorpha	El clado más inclusivo que contiene a <i>Saltasaurus</i> pero no a <i>Passer</i> o <i>Triceratops</i>	Marsh, 1878
Sauropoda	El clado más inclusivo que contiene a <i>Saltasaurus</i> pero no a <i>Melanorosaurus</i>	Yates, 2007 a, b
Eusauropoda	El clado menos inclusivo que contiene a <i>Shunosaurus</i> y <i>Saltasaurus</i>	Upchurch <i>et al.</i> , 2004
Turiasauria	El clado menos inclusivo que incluye a todos los eusaurópodos más cercanos a <i>Turiasaurus</i> que a <i>Saltasaurus</i>	Royo Torres <i>et al.</i> , 2006
Neosauropoda	El clado más inclusivo que contiene a <i>Saltasaurus</i> y a <i>Diplodocus</i>	Bonaparte, 1986
Macronaria	El clado más inclusivo que contiene a <i>Saltasaurus</i> pero no a <i>Diplodocus</i>	Wilson y Sereno, 1998
Camarasauromorpha	El clado menos inclusivo que contiene a <i>Camarasaurus</i> y <i>Saltasaurus</i>	Salgado <i>et al.</i> , 1997
Diplodocoidea	El clado más inclusivo que contiene a <i>Diplodocus</i> pero no a <i>Saltasaurus</i>	Marsh, 1884
Rebbachisauridae	El clado más inclusivo que contiene a <i>Rebbachisaurus</i> pero no a <i>Diplodocus</i>	Bonaparte, 1997
Diplodocidae	El clado más inclusivo que contiene a <i>Diplodocus</i> pero no a <i>Dicraeosaurus</i>	Marsh, 1884
Dicraeosauridae	El clado más inclusivo que contiene a <i>Dicraeosaurus</i> pero no a <i>Diplodocus</i>	Janensch, 1929b

Tabla 4.1. Definiciones filogenéticas utilizadas en el presente estudio.

Al igual que los resultados de Pol *et al.* (2020), *Bagualia* es recuperado como un eusaurópodo basal relacionado a otros taxones del Jurásico Temprano y Medio (i.e., *Nebulasaurus*, *Spinophorosaurus* y *Patagosaurus*) con quienes forma un clado monofilético (clado A). Este grupo es más derivado que *Barapasaurus*, y a diferencia del resultado de Pol *et al.* (2020), es recuperado dos nodos por debajo de Mamenchisauridae, ósea algo más basal que lo previamente sugerido. En este caso

Bagualia forma una tricotomía con *Nebulasaurus* y *Spinophorosaurus*, quedando *Patagosaurus* como taxón hermano de ésta (Figura 4.10). La monofilia del Clado A está soportada por las siguientes sinapomorfias: hasta tres dientes de reemplazo por alvéolo en el dentario (presente en *Bagualia* y *Patagosaurus*; ch 575); vértebras cervicales con epipófisis que se proyectan posteriormente como delgadas protuberancias (presente en *Bagualia*, *Patagosaurus* y *Spinophorosaurus*; ch 354); vértebras cervicales con pre-epipófisis (presente en *Bagualia*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, y convergente en *Mamenchisaurus*, algunos turiasaurios y neosaurópodos; ch 375); vértebras dorsales muy anteriores con epipófisis (presente en *Bagualia*, *Patagosaurus*, y convergente en *Mamenchisaurus*, *Moabosaurus*, *Jobaria*, y algunos neosaurópodos; ch 552); vértebras dorsales posteriores con lámina espinopostzygapofisial medial (presente en *Bagualia*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, compartido con varios neosaurópodos; ch 172); primeras vértebras caudales posteriores con la espina neural fuertemente inclinada hacia atrás (presente *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, y convergentemente adquirido en *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus* y algunos neosaurópodos; ch 216); largo del proceso postacetabular del íleon de entre un 40-100% la distancia entre los pedúnculos púbico e isquiático (presente en *Bagualia*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, y ampliamente distribuido en Neosauropoda; ch 396). Dentro del Clado A, *Patagosaurus* es el taxón hermano de la politomía formada por *Bagualia*, *Nebulasaurus*, y *Spinophorosaurus*, la cual está soportada por las siguientes sinapomorfias: dientes en forma de cuchara con estrechamiento mesiodistal a lo largo de su mitad apical (ampliamente distribuido a lo largo de los saurópodos, y sinapomorfía ambigua de Turiasauria; ch 583); vértebras dorsales medias y posteriores con el alto del arco neural (debajo de las postzygapófisis) menor al alto del centro (presente en *Moabosaurus*, Turiasaurus, *Jobaria*, y varios neosaurópodos; ch 171); cabeza del fémur dirigida dorsalmente por encima del nivel del trocánter mayor (presente en *Shunosaurus*, *Moabosaurus* y algunos neosaurópodos; ch 304); fémur con cóndilos distales de igual ancho transversal (ampliamente distribuido en sauropodomorfos no eusaurópodos; ch 305); fémur con el cuarto trocánter cerca de la línea media de la superficie posterior de la diáfisis (compartido con *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus* y algunos neosaurópodos; ch 308).

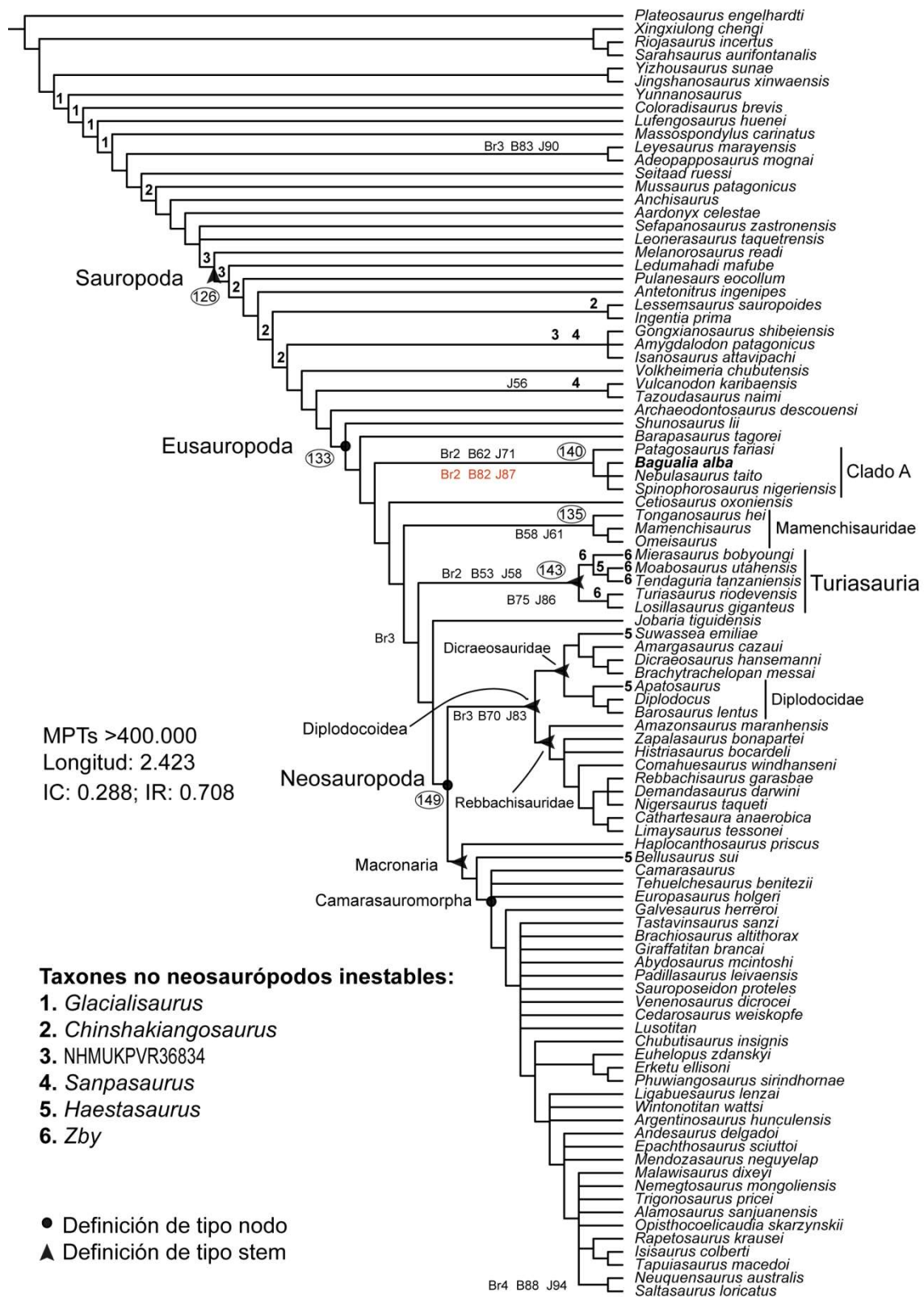


Figura 4.11. Árbol de consenso reducido obtenido del análisis filogenético. Los valores de soporte se indican en cada nodo (Bremer mayor a 1; Bootstrap y Jackknife mayores a 50%). En rojo se indican los valores de soporte excluyendo a *Nebulasaurus*.

Para evaluar posiciones alternativas de los taxones del Clado A y también las posiciones alternativas de otros taxones de interés, se realizó un test de Templeton en TNT. Este test compara dos topologías diferentes, una correspondiente al MPT y otra donde uno o más taxones están forzados en diferentes posiciones, produciendo un árbol o hipótesis alternativa menos parsimoniosa (Carballido *et al.*, 2019). El script desarrollado por Carballido *et al.* (2020) estima las probabilidades de rechazar la topología forzada, basándose en la prueba de Templeton, una prueba de rango con signo no paramétrico de Wilcoxon, que evalúa si un conjunto de datos dado admite dos topologías alternativas (Templeton, 1983; Larson, 1994). Este script proporciona, además la probabilidad obtenida del test, la lista de caracteres en conflicto (aquellos con signo + como los optimizados en el MPT, y signo – como los optimizados en el árbol forzado), y su índice de consistencia. Si el número de caracteres en conflicto (n) es menor a 30, las probabilidades se basan en las tablas de Wilcoxon, mientras que si es mayor a 30, éstas se estiman en base a una distribución normal. Los tres taxones que conforman la politomía dentro del clado A (i.e. *Bagualia*, *Spinophorosaurus*, *Nebulasaurus*) fueron forzados de manera individual un nodo por abajo del clado A, y otro por fuera de la politomía. Al no pertenecer a la politomía, *Patagosaurus* sólo fue forzado un nodo por abajo del clado A.

La posición de *Bagualia* o *Spinophorosaurus* por fuera del clado A requiere 12 y 11 pasos extra (respecto al MPT) respectivamente. Ambos taxones tienen caracteres en conflicto (*Bagualia*: 18; *Spinophorosaurus*: 22) que en su mayoría se optimizan en el MPT (15 y 17 respectivamente; Tabla 4.2). La topología forzando la ubicación de *Bagualia* fuera del clado A posee un valor p menor a 0.05 (0.01), por lo que esta hipótesis alternativa puede ser rechazada con un 0,99 de probabilidad. En el caso de *Spinophorosaurus*, su ubicación por fuera del clado no puede ser descartada con el 95% de confiabilidad con respecto a el MPT (11 pasos adicionales y valor $p > 0.05$; Tabla 4.2). Sin embargo, de los 22 caracteres en conflicto solo 5 están optimizados en la hipótesis alternativa, y el valor p no está muy alejado al límite ($p = 0.0501$), por lo que ésta posición alternativa no estaría muy alejada de ser rechazada. En el caso de *Patagosaurus*, su ubicación alternativa fuera del clado A requiere de 6 pasos extra, con 8 caracteres en conflicto, de los cuales 7 se optimizan en el MPT (valor $p > 0.05$; Tabla 4.2), por lo que esta topología alternativa no podría ser rechazada (con el 95% de confiabilidad) con la matriz de datos aquí utilizada, pero como ocurre con *Spinophorosaurus*, el valor p no está muy alejado del límite de rechazo (0.0625) y la

cantidad de pasos extra requeridos (6) implica una hipótesis marcadamente menos parsimoniosa. Por otra parte, tanto *Bagualia* como *Spinophorosaurus*, requieren 4 y 3 pasos extra respectivamente para abandonar la politomía que forman con *Nebulasaurus*. A su vez, buena parte del total de caracteres en conflicto (8 en *Bagualia* y 12 en *Spinophorosaurus*) están optimizados en esta hipótesis (ambos con un valor $p > 0.05$; Tabla 4.2). En el caso de *Nebulasaurus*, su posición por fuera del clado A y de la politomía que forma con *Bagualia* y *Spinophorosaurus*, requiere de 3 y 1 pasos extra respectivamente. De los 5 caracteres en conflicto con la posición de este taxón por fuera del clado A, 4 de ellos se optimizan en el MPT, pero el soporte de la hipótesis forzada es considerable ($p > 0.2$; Tabla 4.2). Teniendo en cuenta lo anterior, en líneas generales, los taxones *Spinophorosaurus* y *Bagualia* están bien soportados dentro del clado A, siendo *Nebulasaurus* quien posee más posibilidades de salir de éste. Esto podría deberse principalmente a la falta de información, ya que *Nebulasaurus* está representado sólo por parte de una caja craneana, constituyendo un 6.2% del total de los caracteres de la matriz. En cuanto a *Patagosaurus*, a pesar de poseer un valor de $p > 0.05$, se obtuvo un valor cercano. Por su parte *Bagualia* y *Spinophorosaurus* poseen mayor sustento como integrantes del clado A, pero cuentan con conflicto de caracteres en las hipótesis por fuera de la politomía que forman con *Nebulasaurus*. Si bien los valores de soporte del clado A son bajos (Bremer: 2; Bootstrap: 62; Jackknife: 71; Figura 4.11), cuando se excluye a *Nebulasaurus*, este se incrementa levemente (Bootstrap: 82; Jackknife: 87; Figura 4.11), lo que queda también expuesto cuando se analiza la probabilidad de exclusión de este taxón (ver arriba). Más allá de esto, *Bagualia* está bien soportado dentro del clado A en la base de Eusauropoda.

Dentro de Eusauropoda también se recuperan dos clados previamente reconocidos por otros autores, Mamenchisauridae y Turiasauria (Figura 4.11). El clado Mamenchisauridae, tradicionalmente reconocido en varios análisis y conformado principalmente por los taxones chinos *Mamenchisaurus* y *Omeisaurus* (e.g., Remes *et al.*, 2009; Carballido y Sander, 2014; Tschopp *et al.*, 2015; Holwerda y Pol, 2018; Carballido *et al.*, 2020), es recuperado como un clado derivado al Clado A. En el presente análisis, este clado se compone también de *Tonganosaurus* como taxón hermano del grupo monofilético compuesto por *Mamenchisaurus* y *Omeisaurus* (Figura 4.10). Estos últimos taxones tradicionalmente son recuperados juntos, aunque algunos autores recuperan a *Omeisaurus* por fuera de Mamenchisauridae, tanto un nodo por debajo (Mannion *et al.*, 2019:fig. 41; Royo Torres *et al.*, 2021:fig. 18) como un nodo por

arriba (Mannion *et al.*, 2019:fig. 42), lo que en el MPT aquí obtenido requiere 7 y 13 pasos extra respectivamente. La posición de *Omeisaurus* un nodo por arriba de Mamenchisauridae es poco probable ($p < 0.05$ y de los 20 caracteres en conflicto, 16 se optimizan en el MPT; Tabla 4.2), mientras que la posición por debajo de Mamenchisauridae, como la recuperan otros autores (Mannion *et al.*, 2019:fig. 41; Royo Torres *et al.*, 2021) puede ser otra alternativa probable ($p > 0.05$ y de los 26 caracteres en conflicto, 10 se optimizan en la topología forzada; Tabla 4.2).

Otro clado recuperado en el análisis es Turiasauria, como grupo derivado a Mamenchisauridae. Este clado definido por Royo Torres *et al.* (2006) está compuesto por taxones del Jurásico y Cretácico de Europa (*e.g.*, *Losillasaurus*, *Turiasaurus*, *Haestasaurus*), América del Norte (*e.g.*, *Moabosaurus*, *Mierasaurus*), y África (*i.e.*, *Tendaguria*). Estos taxones forman una gran politomía con algunos neosaurópodos en la base de Neosauropoda (Figura 4.10), la cual se resuelve al excluir a los taxones inestables *Haestasaurus* y *Zby* (Figura 4.11). Dentro de Turiasauria, *Turiasaurus* y *Losillasaurus* forman un clado hermano de un linaje más diverso conformado por *Mierasaurus*, *Moabosaurus*, y *Tendaguria*. La pertenencia de estos taxones dentro de Turiasauria es similar a la obtenida por otros autores (*e.g.*, Mannion *et al.*, 2019; Royo Torres *et al.*, 2021). El consenso reducido muestra que *Haestasaurus* posee 4 posibles posiciones, una dentro de Turiasauria, relacionado a *Moabosaurus* y *Tendaguria*, y otras tres dentro de Neosauropoda, como un dicraeosáurido, o un macronario basal (Figura 4.11). La posición de *Haestasaurus* dentro de Turiasauria es compartida con el análisis de pesos iguales de Mannion *et al.* (2019a), aunque este análisis también lo recupera junto con *Tehuelchesaurus* y *Bellusaurus*, taxones que el análisis los recupera como macronarios basales. La posición de *Tehuelchesaurus* como macronario también es obtenida por otros autores (*e.g.*, Carballido *et al.*, 2011, 2019; González Riga *et al.*, 2018; Mannion *et al.*, 2019:fig. 42) y requiere de 13 pasos extra en la topología aquí obtenida para ubicarse como un turiasaurio. Esta última hipótesis además posee una gran probabilidad de ser rechazada ($p < 0.05$ y 16 caracteres en conflicto de los cuales 14 se optimizan en el MPT; Tabla 4.2). Por su parte la topología donde *Bellusaurus* se encuentra por fuera de Neosauropoda (tanto dentro como fuera de Turiasauria) es poco probable según los datos aquí obtenidos ($p < 0.05$ y mayor parte de los caracteres en conflicto optimizados en el MPT; Tabla 4.2), contrastando así con los resultados de otros autores (Mannion *et al.*, 2019; Royo Torres *et al.*, 2021). La posición de *Bellusaurus* como un macronario basal es similar a la obtenida recientemente por otros

autores (e.g., Canudo *et al.*, 2008; Carballido *et al.*, 2020). Por otro lado, la posición de *Haestasaurus* como un macronario basal es similar a lo obtenido por otros autores (e.g., Upchurch *et al.*, 2015; Moore *et al.*, 2020).

Otro taxón inestable que resuelve la politomía de Turiasauria+Neosauropoda es *Zby*, el cual en el consenso reducido muestra que tiene 5 posibles posiciones dentro de Turiasauria (Figura 4.11), algo similar a lo que obtienen otros autores (e.g., Mannion *et al.*, 2019a; Royo Torres *et al.*, 2021). Por su parte la relación de *Mierasaurus*, *Moabosaurus* y *Tendaguria* dentro de Turiasauria es similar a la obtenida por los mismos autores. La posición de *Mierasaurus* y *Moabosaurus* por fuera de Turiasauria está poco soportada, ya que requieren de 11 y 17 pasos extra para esta topología respectivamente, y la probabilidad de rechazo de la misma es considerable ($p < 0.05$; Tabla 4.2). Por su parte *Tendaguria* sólo requiere de 5 pasos extra para abandonar el clado, y la probabilidad de rechazo de esta alternativa es baja ($p > 0.2$). Si bien existen diferencias con otros autores, los análisis aquí realizados recuperan al clado Turiasauria compuesto por los taxones tradicionalmente reconocidos dentro de él, aunque no se encuentra bien soportado (Figura 4.11). Tanto *Mierasaurus* como *Moabosaurus* están bien soportados en este clado debido a que las posiciones alternativas de éstos son poco probables, y ambos están scoreados en un 48 y 45.8% del total de caracteres de la matriz respectivamente. La gran probabilidad de *Zby* de abandonar el clado y su poca información representada en la matriz (5%), hacen que éste sea el taxón más inestable del grupo, y por lo tanto es muy probable que sea quien causa el bajo soporte del mismo.

Derivado a Turiasauria, es recuperado *Jobaria*, taxón cuya posición por fuera de Neosauropoda es compartida por otros análisis (e.g., Remes *et al.*, 2009; Carballido *et al.*, 2013; Holwerda y Pol, 2018; González Riga *et al.*, 2018; Carballido *et al.*, 2020; Holwerda *et al.*, 2021), aunque algunos autores lo recuperan dentro de este clado como un macronario basal (e.g., Upchurch *et al.*, 2004; Xing *et al.*, 2015). Esta posición, con los datos aquí presentados, requiere de 10 pasos extra, y podría ser rechazada con más del 95% ($p < 0.05$; Tabla 4.2). Otra diferencia con los últimos análisis filogenéticos radica en que *Jobaria* es recuperado como un taxón primitivo respecto a Turiasauria y derivado a Mamenchisauridae (i.e., Mannion *et al.*, 2019; Royo Torres *et al.*, 2021). Esta posición de *Jobaria* en los MPTs obtenidos en el presente trabajo, requiere de 1 paso extra, y es claramente una posición que en base al test de Templeton no podría ser

desechada por completo y que resulta ligeramente menos parsimoniosa ($p > 0.2$; Tabla 4.2).

Pese a que no está dentro del objetivo de la presente tesis evaluar las relaciones filogenéticas dentro de Neosauropoda, se puede observar que en líneas generales (a pesar de la presencia de politomías) se recuperaron los principales grupos internos tradicionalmente reconocidos (Figura 4.11). Una diferencia notable con el análisis de pesos implicados de Mannion et al. (2019a) y Royo Torres et al. (2021) es que estos autores recuperan a *Camarasaurus* como no neosaurópodo, taxón que, según el análisis aquí presentado, es un camarasauomorfo basal (Figura 4.10, 4.1), posición obtenida por otros autores (e.g., Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004; Remes et al., 2009; Carballido et al., 2013). Según la matriz de caracteres aquí utilizada, la hipótesis alternativa de *Camarasaurus* por fuera de Neosauropoda requiere 14 pasos extra, siendo una topología que puede ser rechazada ($p < 0.05$; Tabla 4.2).

Taxón	% Matriz	Posición	Pasos extra	Chs en conflicto			Valor p
				Total	+	-	
<i>Patagosaurus</i>	51.5	ec	6	8	7	1	0.0625
<i>Bagualia</i>	76	ec	12	18	15	3	0.01
		ep	4	8	6	2	>0.2
<i>Spinophorosaurus</i>	58.5	ec	11	22	17	5	0.0501
		ep	3	12	8	4	>0.2
<i>Nebulasaurus</i>	6.2	ec	3	5	4	1	>0.2
		ep	1	3	2	1	-
<i>Omeisaurus</i>	89.3	dm	7	26	16	10	>0.2
		am	13	20	16	4	0.0136
<i>Mierasaurus</i>	48	at	11	15	13	2	0.0103
<i>Moabosaurus</i>	45.8	at	17	23	20	3	0.0011
<i>Tendaguria</i>	5	at	5	9	7	2	>0.2
<i>Tehuelchesaurus</i>	27.7	t	13	16	14	2	0.0052
<i>Bellusaurus</i>	54	t	19	28	23	5	0.0017
		at	19	22	20	2	0.0003

<i>Jobaria</i>	69.5	dt	1	9	5	4	>0.2
		mc	10	13	11	2	0.0215
<i>Camarasaurus</i>	90.7	fn	14	27	21	6	0.0221

Tabla 4.2. Resultados del test de Templeton para ciertos taxones. Abreviaturas: **am**, arriba de Mamenchisauridae; **at**, arriba de Turiasauria; **dm**, debajo de Mamenchisauridae; **dt**, debajo de Turiasauria; **ec**, excluido del clado; **ep**, excluido de la politomía; **fn**, fuera de Neosauropoda; **mc**, Macronaria; **t**, Turiasauria; **+B**, con *Bellusaurus*. + indica los caracteres optimizados en el MPT, mientras que – indica los caracteres optimizados en el árbol con la posición forzada de un taxón.

4.4 Discusión

Además de los resultados obtenidos, en el que se observaron las relaciones filogenéticas de *Bagualia* con taxones tanto temporal como filogenéticamente cercanos, se pudo también ampliar la diagnosis presentada por Pol et al. (2020) para este taxón. Dicha diagnosis ampliada ha sido recientemente publicada por Gomez et al. (2021), y se ha presentado en el Capítulo 3. Los caracteres diagnósticos de *Bagualia* surgidos del análisis filogenético se detallan a continuación: foramen magnum más alto dorsoventralmente que ancho transversalmente (diferente al foramen magnum más ancho que alto presente en *Spinophorosaurus* y *Nebulasaurus*; ch 370); vértebras dorsales sin pleurocelos (diferente a los pleurocelos con márgenes marcados presentes en eusaurópodos y taxones derivados; ch 135); vértebras dorsales con una lámina prespinal simple (compartido con *Omeisaurus* y *Mamenchisaurus*, Turiasauria y varios neosaurópodos; ch 142); vértebras dorsales medias y posteriores algo comprimidas dorsoventralmente, con una relación alto/ancho entre 0.8 y 1 (compartido con *Cetiosaurus*, *Omeisaurus*, y algunos neosaurópodos; ch 162); canal neural de vértebras dorsales posteriores de forma circular (diferente al canal con forma de hendidura vertical presente en *Patagosaurus* y *Spinophorosaurus*; ch 389); PRDL en las vértebras caudales más anteriores (compartido con *Tazoudasaurus* y ausente en *Spinophorosaurus* y *Patagosaurus*; ch 201); tubérculo redondeado por encima del proceso transversal en vértebras caudales anteriores y medias (presente en *Mamenchisaurus*, *Losillasaurus*, y algunos neosaurópodos; ch 581); cóndilo radial del

húmero no dividido en su superficie anterior (diferente al cóndilo dividido presente en otros eusaurópodos basales; ch 362); tibia con el cóndilo proximal expandido transversalmente (compartido con mamenchisáuridos, *Mierasaurus* y neosaurópodos; ch 309); forámenes pequeños en la base del proceso ascendente del astrágalo (diferente a la mayoría de los eusaurópodos y neosaurópodos; ch 318).

El análisis filogenético presentado ha mostrado similitudes y diferencias con los últimos trabajos filogenéticos publicados. Los principales grupos de sauropodomorfos han sido recuperados como tradicionalmente lo han hecho otros autores, mientras que las diferencias menores radican en la posición de algunos taxones. Centrándonos en los saurópodos no neosaurópodos, en el presente capítulo se detallaron las diferencias y similitudes obtenidas entre el análisis aquí presentado y otros estudios filogenéticos, habiendo ciertos taxones para los cuales no existe un consenso en cuanto a su posición (i.e., *Glacialisaurus*, *Chinshakiangosaurus*, NHMUK PV R36834, *Sanpasaurus*, *Haestasaurus*, y *Zby*). Estas diferencias se reflejaron comparando los resultados aquí presentados con los más recientes publicados, y cuyo muestreo taxonómico por fuera de Neosauropoda es considerable (i.e., Mannion *et al.*, 2019a; Royo Torres *et al.*, 2021). Las diferencias entre estos trabajos, y las posibles hipótesis alternativas en cuanto a la ubicación de ciertos saurópodos no neosaurópodos han sido detalladas en la sección anterior. Estas diferencias pueden deberse a uno o la combinación de los siguientes factores:

- Amplio muestreo taxonómico: si bien las matrices utilizadas cuentan con un amplio muestreo taxonómico, las matrices de los autores mencionados no cuentan con un suficiente número de sauropodomorfos no eusaurópodos, y su grupo externo es el eusaurópodo basal *Shunosaurus*, lo cual no permite evaluar claramente el origen de Eusauropoda. Por su parte, la matriz de caracteres aquí presentada no sólo cuenta con un mayor número de eusaurópodos sino que también de formas basales de Sauropodomorpha, quienes conforman un grupo externo amplio. Incluir estos taxones basales permite comprobar que existen ciertos caracteres cuya distribución no se restringe a grupos derivados, lo cual puede cambiar las optimizaciones de los mismos en las diferentes hipótesis filogenéticas. Tal es el caso del carácter 583, cuyo estado 1 (i.e., Dientes de corona ancha en vista lingual o labial que se estrechan mesiodistalmente a lo largo de la mitad apical, lo que les da un contorno en forma de “corazón”) ha sido considerado como un carácter diagnóstico de Turiasauria (Mannion *et al.*,

2019a), mientras que el presente análisis lo recupera como un carácter también presente en *Bagualia* y *Spinophorosaurus*, pero también con una mayor distribución en los sauropodomorfos basales. Esto indica que el amplio muestreo taxonómico de la matriz aquí presentada puede haber influido en las diferencias encontradas entre las diferentes hipótesis filogenéticas descritas en los últimos análisis filogenéticos publicados.

- Amplio muestreo de caracteres: de las últimas matrices publicadas, la utilizada en el presente capítulo es una de las que posee un mayor muestreo de caracteres (i.e., 583 caracteres), mientras que las utilizadas por los autores de los más recientes análisis filogenéticos poseen un muestreo algo menor (e.g., Mannion *et al.*, 2019a: 542). Si bien en la presente matriz se han incluido numerosos caracteres de las matrices de otros autores (caracteres de interés para resolver relaciones filogenéticas por fuera de Neosauropoda), la presencia de más caracteres y las relaciones entre estos y su optimización en las hipótesis filogenéticas puede influir en la presencia de diferencias.

Más allá de las diferencias halladas con otros autores en cuanto a la posición de ciertos taxones de eusaurópodos basales, los principales grupos de Sauropoda han sido recuperados en el presente análisis. Siguiendo el Objetivo 2 de la presente tesis (Evaluar la posición filogenética de la fauna de eusaurópodos de la Formación Cañadón Asfalto dentro del contexto de Sauropoda), las hipótesis planteadas han sido contrastadas con el resultado obtenido del análisis filogenético.

Como se mencionó anteriormente, *Bagualia* ha sido recuperado indefectiblemente como un eusaurópodo basal, como parte de un grupo conformado por otros saurópodos del Jurásico Temprano (Clado A). Según las últimas dataciones radioisotópicas, los sedimentos de la localidad Cañadón Bagual han sido datados con alta precisión en unos 179.17 ± 0.12 Ma, situándolos en el Jurásico Temprano, precisamente Toarciano (Pol *et al.*, 2020). Esto indica que *Bagualia* (en la filogenia calibrada para todo el conjunto de taxones en base a la bibliografía actualizada), es el eusaurópodo más antiguo conocido hasta la actualidad, arrastrando hasta ese momento el origen de Eusauropoda (Figura 4.12), por lo que se confirma la Hipótesis 1 del Objetivo 2 de la presente tesis. *Bagualia* es un eusaurópodo y por lo tanto el representante más antiguo -Toarciano medio- de este clado).

El Clado A al que pertenece *Bagualia* también está conformado por *Patagosaurus*, taxón de los niveles superiores de la Formación Cañadón Asfalto. Además de *Patagosaurus*, este clado posee a los eusaurópodos *Spinophorosaurus* y *Nebulasaurus*, taxones del Jurásico Medio de Nigeria y China respectivamente (Figura 4.11), corroborando la Hipótesis 2 del objetivo 2 de la presente tesis (Hipótesis 2: *Bagualia* presenta afinidades filogenéticas con *Spinophorosaurus* y *Nebulasaurus*).

Dentro de los saurópodos de la formación Cañadón Asfalto, *Volkheimeria* es el único que hasta ahora ha sido recuperado como un no eusaurópodo por los últimos análisis filogenéticos, incluido el de la presente tesis (Figura 4.11). Por otro lado, *Bagualia* es el saurópodo más antiguo, perteneciente a los niveles inferiores de la formación. Aunque *Volkheimeria* y *Patagosaurus* provienen de estratos superiores al de *Bagualia* (178.07 ± 0.21 Ma; Pol *et al.*, 2020), todos han sido datados en el Jurásico Temprano (Figura 4.12). Esto implica que el origen y diversificación de los eusaurópodos ocurrió, al menos, durante finales del Toarciano y no durante el Jurásico Medio como tradicionalmente se creía, por lo cual se corrobora la Hipótesis 3 del Objetivo 2 (Hipótesis 3: La diversidad y afinidades filogenéticas de los saurópodos de los niveles inferiores de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Temprano) indica una radiación de la mayoría de los linajes de Eusauropoda previa al Jurásico Medio).

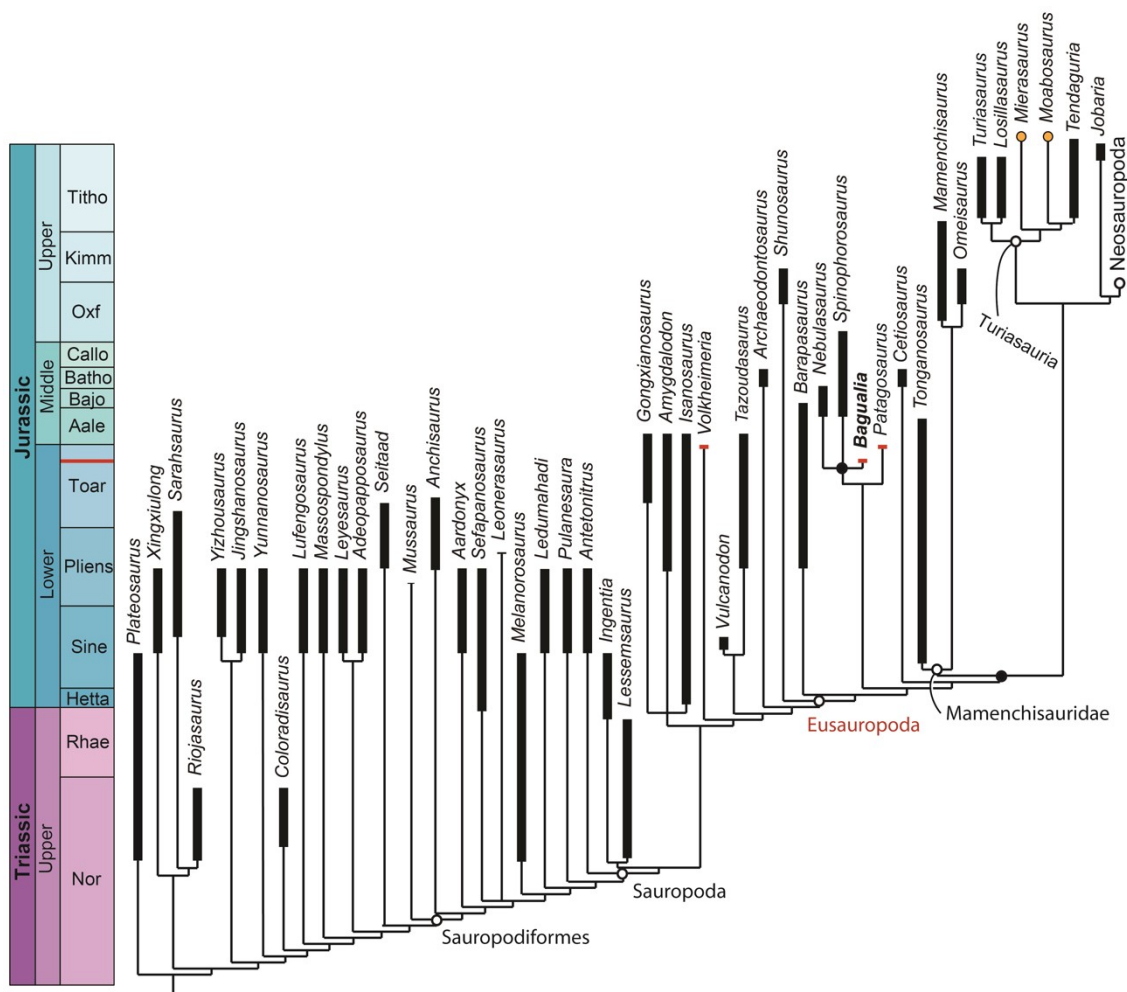


Figura 4.12. Filogenia calibrada de Sauropodomorpha. En rojo se indican los taxones pertenecientes a la formación Cañadón Asfalto. Los círculos naranjas indican los taxones cretácicos.

El análisis filogenético aquí presentado no sólo ha permitido resolver relaciones filogenéticas dentro de Sauropodomorpha con un amplio muestreo de caracteres y taxones, sino que también permitió confirmar la posición de *Bagualia* en la filogenia. Debido a que *Bagualia* es un taxón que, dentro de los numerosos materiales presentes, contiene una buena representación de la zona axial, su posición en el contexto de Sauropodomorpha permitirá conocer la evolución de ciertos caracteres axiales importantes en la evolución del grupo. Es por esto que con las hipótesis filogenéticas obtenidas en el presente capítulo, y las características anatómicas axiales descritas en el capítulo 3, en el próximo capítulo se realizará un estudio sobre la evolución axial de los saurópodos.

CAPÍTULO 5:

EVOLUCIÓN DEL ESQUELETO AXIAL EN SAUROPODOMORPHA

5.1 Introducción

La evolución temprana de los saurópodos está caracterizada por un incremento del tamaño corporal, alargamiento del cuello, y una transición desde una postura bípeda hacia una cuadrúpeda obligatoria (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Rauhut *et al.*, 2011). La región axial de los saurópodos es muy informativa debido a la alta variabilidad morfológica en sus elementos (Bonaparte, 1999; Wilson, 1999). Es por esto que las características vertebrales contribuyen en alrededor de un tercio, o más, al total de los caracteres utilizados en los análisis filogenéticos publicados (*e.g.*, Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Mannion *et al.*, 2019a; Pol *et al.*, 2020). Estas características no sólo varían dentro de Eusauropoda basales, sino que también se observan cambios y diferencias, a veces notables, entre los principales grupos de todo Sauropodomorpha. Dentro de la gran variabilidad morfológica observada en la región axial, el cuello de los saurópodos es una de las características más llamativas, ya que excede, proporcionalmente, el largo de cualquier otro animal que haya existido en la Tierra (Wedel, 2006). Este excepcional alargamiento del cuello es una innovación crucial en la evolución de los Sauropoda y el aumento de la masa corporal documentado en este grupo. Si bien inicialmente se interpretaba que estos largos cuellos tenían la principal ventaja de alcanzar una mayor altura de alimentación (algo que si sucede en varios grupos; Vidal *et al.*, 2020), actualmente se considera que la principal ventaja adaptativa de estos largos cuellos radica en la posibilidad de cubrir un área amplia de alimentación sin la necesidad de mover sus masivos cuerpos (Sander *et al.*, 2011; Barret, 2014). Esta ventaja energética, asociada a otras adaptaciones anatómicas y fisiológicas (*e.g.*, presencia de sacos aéreos; ausencia de masticación; cráneos pequeños) permitieron a diferentes linajes de este grupo alcanzar tamaños descomunales sin precedentes en la historia de vida sobre la Tierra.

A su vez, con el incremento del largo del cuello y el tamaño corporal, también se observa a lo largo de la evolución del grupo un marcado aumento en la complejidad de los elementos axiales, tanto en el sistema de láminas que conforman el arco neural como

de estructuras relacionadas a la presencia de sacos aéreos. La presencia de estos sacos aéreos se refleja en la aparición de estructuras neumáticas, sobre todo en el esqueleto axial (Rauhut *et al.*, 2011; Wedel, 2003) Esta neumaticidad observada en los saurópodos es muy similar a la presente en aves, lo cual ha sido considerada como evidencia de una evolución temprana del sistema respiratorio aviano (Britt *et al.*, 1998; Wedel, 2003). La neumaticidad puede desarrollarse tanto interna (*e.g.*, cámaras, camellas; Wedel 2003; Wedel, 2007) como externamente (*e.g.*, pleurocelos, fosas profundas; Wilson *et al.*, 2011; Carballido and Sander, 2014) afectando tanto al centro como al arco neural de las vértebras. Así mismo, también se observa una mayor complejidad en la laminación de los arcos neurales documentándose un patrón complejo de láminas óseas (*e.g.*, Wilson, 1999; Wilson *et al.*, 2011). Todos estos cambios toman especial relevancia dentro de la región cervical, en donde un menor tamaño del cráneo permite minimizar la fuerza de palanca, permitiendo cuellos más largos (Sander *et al.*, 2011). Este alargamiento se vio claramente favorecido por el aumento de la neumaticidad, permitiendo que los cuellos de los saurópodos puedan ser más largos que los de sus ancestros, pero a la vez ser livianos (Wedel, 2003). Incluso se postuló que la presencia de estructuras neumáticas en los cuellos de los saurópodos podría haber funcionado como un sistema de refuerzo extra para ayudar al sistema muscular (Schwarz *et al.*, 2007).

La mayor parte de los estudios acerca de la elongación del cuello en arcosaurios ha sido llevada a cabo utilizando embriones en diferentes estados ontogenéticos de cocodrilos y aves (Mansfield and Abzhanov, 2010; Böhmer *et al.*, 2019; Bui and Larsson, 2020), pero pocos se han enfocado en saurópodos debido a la escasez de series axiales completas preservadas en este grupo (*e.g.*, Wedel, 2003; Parrish, 2005; Rauhut *et al.*, 2011; Wedel and Taylor, 2013) por lo que nuestro conocimiento acerca de los procesos que dieron origen a un cuello extremadamente largo en saurópodos es actualmente pobre. Se ha postulado que la elongación del cuello en los saurópodos ha ocurrido como resultado de tres procesos o la combinación de ellos: aparición de una nueva vértebra en el cuello; conversión de una vértebra dorsal y su incorporación al cuello; por la elongación individual de cada vértebra del cuello (Upchurch, 1994; Wilson and Sereno, 1998). Según Rauhut *et al.* (2011) el incremento en el largo del cuello de los saurópodos se da principalmente por el aumento en el número o recuento de vértebras cervicales más que por el incremento en la longitud de las mismas, aunque

es algo que debería contrastarse con los nuevos taxones surgidos en estos últimos años, cuya serie axial se encuentra casi o totalmente completa.

Mientras que todos los sauropodomorfos basales poseen 10 vértebras cervicales, en los eusaurópodos existen al menos 12 (Galton y Upchurch, 2004; Upchurch *et al.*, 2004), lo cual también se relaciona con el número de vértebras dorsales, el cual disminuye. Los sauropodomorfos basales poseen cuellos cuyo largo es menor al largo de la serie dorsal (relación menor a 1), mientras que los saurópodos derivados poseen una relación mayor, como por ejemplo el eusaurópodo *Shunosaurus*, donde ésta es de 1,2 (Rauhut *et al.*, 2011). Si bien los saurópodos son comúnmente descritos como cuadrúpedos de cuello y cola larga, dentro del grupo se observa una gran diferenciación en cuanto al largo de cuello. Dentro de los saurópodos no sólo existe variación en el número de elementos que lo componen, sino que también en la elongación de cada uno de ellos (Upchurch y Barret, 2000). Mientras que algunos presentan un cuello extremadamente largo, como en el caso del eusaurópodo chino *Mamenchisaurus*, donde la relación entre el largo del cuello y el de la serie dorsal es de 3 (Ouyang y Ye, 2002; Parrish, 2005), otros se caracterizan por cuellos más cortos. Este último es el caso de los dicraeosáuridos, los cuales al contrario que su grupo hermano (los diplodócidos) presentan cuellos cuya relación entre el largo del cuello y el largo de la sección dorsal es menor a 1 (*e.g.*, *Brachytrachelopan*; Rauhut *et al.*, 2005). Aunque estos valores son relativos, existe una marcada tendencia hacia cuellos que exceden los 2 metros de largo en los eusaurópodos en relación a sus ancestros (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Cetiosaurus*, *Mamenchisaurus*; Tabla 5.1). Con respecto al largo de cada elemento que compone el cuello, también se registran variaciones en Sauropodomorpha (Rauhut *et al.*, 2011). Estas variaciones hacen que existan taxones cuyo recuento vertebral es ancestral (10), y poseen elementos cervicales muy elongados (*e.g.*, *Leyesaurus*), y taxones donde tanto el recuento vertebral como la elongación de cada elemento es alta (*e.g.*, *Mamenchisaurus*). Pero también existen taxones cuyo número de vértebras cervicales es mayor al ancestral pero la elongación de las mismas es baja, teniendo cuellos relativamente cortos (*e.g.*, *Dicraeosaurus*). Estos ejemplos dan a entender que la evolución del cuello a lo largo de Sauropodomorpha es compleja, pero con los nuevos descubrimientos en los últimos años de taxones con cuellos relativamente completos, se podrá analizar cómo fue que los saurópodos desarrollaron cuellos extremadamente largos.

En este capítulo se hará una breve descripción de las vértebras cervicales de *Bagualia alba*, y con el fin de comprender la evolución de algunos caracteres axiales, se

los optimizará en las topologías obtenidas en el análisis filogenético (Capítulo 4). Esta optimización estará centrada en aquellos caracteres que propiciaron un incremento en el largo del cuello en los saurópodos, lo cual no sólo nos ayudará a comprender la evolución de esta región axial, sino que también dará luz acerca de aquellos cambios ocurridos durante el Jurásico Temprano que permitieron a los eusaurópodos ser un grupo exitoso luego de la crisis toarciana.

5.2 Materiales y métodos

Elongación de los centros cervicales. La elongación de los centros cervicales ha sido calculada según el Índice de Elongación (IE) definido por Wedel et al. (2000a) como la longitud anteroposterior del centro vertebral dividida por el alto de la cara articular posterior del centro. En el caso de elementos muy deformados, debido a un aplastamiento lateromedial o dorsoventral y cuyo alto real de la cara posterior no sea el real, se utilizó el promedio del ancho y el alto posterior en la ecuación, es decir, la definición de IE propuesta por Chure et al. (2010).

Largo del cuello. El largo de cuello de los saurópodos, donde las series axiales se encuentran completas o prácticamente completas, se ha calculado simplemente sumando el largo de todas las vértebras cervicales que lo componen, pero este valor no refleja el largo del cuello relativo a cada taxón, sino que sirve a modo de comparación para reflejar un incremento en el tamaño corporal general de los saurópodos. Para evaluar de forma relativa el incremento del largo del cuello en saurópodos algunos autores utilizan la relación entre el número de vértebras cervicales y el número de vértebras dorsales de cada taxón (*e.g.*, Rauhut *et al.*, 2011). Aquí utilizaremos el valor CP (por sus siglas en inglés) definido por Muller et al. (2010) como la relación entre el número de vértebras cervicales y el total de vértebras presacras, con el fin de evaluar la proporción relativa de los elementos del cuello en la serie axial presacra, y así poder (en base a las optimizaciones de este valor y otros caracteres en las topologías obtenidas en el Capítulo 4) estimar qué tipo de eventos estuvieron involucrados en el alargamiento del cuello en el contexto de Sauropodomorpha.

Masa corporal. Diversos estudios han encontrado que las circunferencias mínimas de la diáfisis a la longitud media del húmero y fémur se escalan con la masa corporal en tetrápodos cuadrúpedos terrestres (Benson *et al.*, 2014; Anderson *et al.*, 1985;

Campione y Evans, 2012). Por lo tanto, la preservación de estos huesos largos en *Bagualia* permitió realizar la estimación de su masa corporal. Para esto se utilizó el promedio de las circunferencias de los húmeros y fémures preservados de *Bagualia* en la fórmula actualizada de Campione (2017). La utilización del promedio de la circunferencia se debe a que los elementos repetidos (fémures y húmeros) son de tamaños muy similares, representando especímenes de igual estadio ontogenético, por lo que los valores serían una aproximación más acertada al valor real.

Optimización de caracteres. Partiendo de las topologías obtenidas en el análisis filogenético del Capítulo 4, se procedió a optimizar ciertos caracteres axiales (utilizando el programa TNT 1.5; Goloboff *et al.*, 2008) tanto discretos como continuos de interés para evaluar la evolución del esqueleto axial de los saurópodos. Algunos de estos caracteres tienen relevancia directa para evaluar, al menos en rangos generales, el largo del cuello, un atributo de claro interés paleoecológico y que representa uno de los objetivos planteados. Los caracteres axiales discretos optimizados fueron: ausencia o presencia de pleurocelos en vértebras cervicales (i.e., presentes con sus márgenes anterior, dorsal y ventral pero no posterior; presentes con todos sus márgenes definidos; presentes pero muy reducidos en tamaño) (ch. 114); pleurocelos con o sin divisiones óseas en vértebras cervicales (ch. 115); laminación bien desarrollada o poco desarrollada en arcos neurales cervicales (ch. 118); ausencia o presencia de neumaticidad interna en vértebras cervicales (i.e., cámaras; camelas) (ch. 120); ausencia o presencia de pleurocelos en vértebras dorsales (ch. 135); ausencia o presencia de neumaticidad interna (i.e., camerado, policamerado, semicamelado/camelado) en vértebras dorsales (ch. 139). Mientras que los caracteres continuos optimizados (Tabla 5.2) fueron: valor CP; índice de elongación (EI) de las vértebras cervicales; peso corporal.

5.3 Resultados

Como se ha mencionado anteriormente, los restos axiales preservados de *Bagualia* representan a toda la región axial, tanto cervical, dorsal, sacra y caudal. En líneas generales (ver Capítulo 3 para detalles anatómicos) los centros cervicales de *Bagualia* son de tipo opistocélicos, es decir, poseen una superficie articular anterior marcadamente convexa y una posterior muy cóncava, y son elongados, siendo hasta más

de cuatro veces más largos que altos en la séptima vértebra cervical del holotipo. También poseen una quilla marcada en la superficie ventral del centro, restringida al tercio anterior, la cual se desvanece posteriormente desde la mitad de la longitud del centro. El pleurocelo se desarrolla como una fosa profunda en las superficies laterales del centro, con sus márgenes anterior, dorsal y ventral marcados, y el posterior ausente, careciendo de divisiones internas. Los arcos neurales poseen un buen desarrollo de láminas y fosas, así como la presencia de estructuras como por ejemplo un proceso triangular en el margen posterior del proceso de la diapófisis, y estructuras relacionadas al anclaje muscular como las pre- y epi-pófisis.

Si bien no existe una secuencia completa de vértebras cervicales de *Bagualia*, podemos inferir el largo del cuello en base al material tipo y referido para este taxón. Según sus afinidades filogenéticas y características osteológicas compartidas con otros eusaurópodos con series axiales bastante completas como *Spinophorosaurus*, *Bagualia* podría haber tenido una fórmula presacra de 13 vértebras cervicales y 12 dorsales, la cual es común a los eusaurópodos basales. Siete de un total de 13 vértebras del cuello de *Bagualia* (consideradas parte del holotipo) se encontraron en articulación y fueron medidas (Tabla 3.3). En base al largo de estas vértebras, las referidas, y las proporciones observadas en otros taxones, se pudo inferir el largo de los elementos faltantes y por ende el largo total aproximado del cuello de *Bagualia*. Según esto *Bagualia* podría haber tenido un cuello de alrededor de 2.70 metros (Tabla 5.1), similar al de otros eusaurópodos como *Shunosaurus* (2.23) y *Cetiosaurus* (2.73). Este valor es mayor al de los sauropodomorfos basales cuyos cuellos no superan los 2 metros (*e.g.*, *Plateosaurus*: 0.95; *Adeopapposaurus*: 0.62; *Yunnanosaurus*: 1.81), y menor al de los eusaurópodos derivados (*e.g.*, *Mamenchisaurus*: 5.96; *Jobaria*: 4.03) o neosaurópodos diplodocoideos (*e.g.*, *Diplodocus*: 6.74; *Apatosaurus*: 3.84). No obstante, el largo neto del cuello de cada taxón no es un parámetro útil para entender el alargamiento del mismo en la evolución de los saurópodos, ya que no es comparable entre ellos. Por otro lado el cálculo de la masa corporal de *Bagualia* arrojó que este taxón pesaba alrededor de 10 toneladas, una masa mayor a la mayoría de los sauropodomorfos no saurópodos cuyas masas no suelen superar las 6 toneladas (*e.g.*, *Plateosaurus*: 0.92 tn; *Lufengosaurus*: 2.3 tn; *Antetonitrus*: 5.6 tn). Tanto las características de las vértebras cervicales de *Bagualia*, como su masa corporal son útiles para comprender la evolución axial de los saurópodos. Para esto se analizó la optimización de ciertos parámetros (*i.e.*, EI, CP, masa corporal; Tabla 5.2) y caracteres axiales (ver Materiales y Métodos) en las

topologías obtenidas en el análisis filogenético del Capítulo 4, las cuales son resumidas en la Figura 5.1)

5.3.1 Alargamiento del cuello

El alargamiento del cuello es un punto importante en la evolución de los saurópodos, lo cual no solo les permitió alcanzar vegetación de gran altura, sino que también cubrir un mayor rango de superficie de alimentación sin la necesidad de mover sus masivos cuerpos (Sander *et al.*, 2011; Barrett, 2014). Como se ha mencionado, se ha postulado que el alargamiento del cuello pudo ocurrir a través de tres procesos o la combinación de algunos de ellos, los cuales son: 1) Aparición de nuevos elementos en la región cervical; 2) Conversión de una vértebra dorsal en una cervical y su incorporación en el cuello; 3) Elongación de de elementos pre-existentes (Upchurch, 1994; Wilson and Sereno, 1998). Los procesos 1 y 2 son el resultado de cambios somitogénéticos o crecimiento somático (procesos merísticos), mientras que el proceso 3 (proceso homeótico; Kessel and Gruss, 1991) posiblemente se debe a cambios en la expresión de los genes Hox durante los estadios tempranos de desarrollo de los embriones (Burke *et al.*, 1995; Richardson *et al.*, 1998; Carroll, 2005). El patrón de expresión de los genes Hox está correlacionado con cambios en la morfología vertebral, la cual posibilita el agrupamiento de las vértebras en las diferentes regiones o subregiones axiales de un animal (Böhmer *et al.*, 2015). Para explorar los procesos que pudieron dar lugar a la generación de cuellos largos en los saurópodos, analizamos dos tipos de mecanismos: adición de nuevos elementos en el cuello (tanto por somitogénesis o regionalización); y elongación de los centros cervicales.

Adición de nuevos elementos en el cuello. La mayor parte de los estudios sobre desarrollo axial en arcosaurios se ha enfocado en la observación de los diferentes estadios ontogénéticos de cocodrilos y aves (Mansfield and Abzhanov, 2010; Böhmer *et al.*, 2019; Bui and Larsson, 2020). A pesar de que no existen series ontogénéticas completas preservadas de saurópodomorfos, utilizamos el recuento vertebral de los taxones con series axiales completas (o casi completas) para inferir los mecanismos posibles de elongación del cuello en la filogenia, como se ha realizado previamente para otros grupos de animales (Müller *et al.*, 2010).

Mientras que la fórmula axial presacra de los sauropodomorfos basales es en general de 10 cervicales y 14 dorsales, el patrón general de los eusaurópodos muestra un mayor número de vértebras cervicales y menos dorsales. Por ejemplo, el eusaurópodo basal *Shunosaurus* posee 13 cervicales y 13 dorsales (es decir, fórmula presacra 13-13) y *Spinophorosaurus* tiene una fórmula presacra 13-12 (Remes *et al.*, 2009). Otros eusaurópodos como *Omeisaurus*, poseen un número de cervicales aún mayor, alcanzando así fórmulas presacras de 16-12 o 17-12 (Wilson and Sereno, 1998). Este incremento fue convergentemente adquirido en Neosauropoda, donde existen linajes cuyos cuellos son extremadamente largos, como por ejemplo sucede en Diplodocidae (fórmula 15-10), y en algunos titanosaurios como *Futalognkosaurus* que probablemente tenía 14 cervicales y 10 dorsales (Wilson, 2002; Calvo *et al.*, 2007).

Ambos cambios tanto merísticos como homeóticos no están correlacionados, por lo que la relación entre el número total de vértebras cervicales y el total de vértebras presacras (índice CP) de los taxones puede ser informativo sobre si la variación en la fórmula axial se debe tanto a diferencias en la regionalización mediada por genes Hox o por somitogénesis (Muller *et al.*, 2010).

La primer radiación de Sauropodomorpha en el Noriano-Rhaetiano está caracterizada por bajos valores de CP (0.39-0.40; Figura 5.2), tal como se evidencia en taxones cuyas series axiales se encuentran completas como *Plateosaurus* o *Riojasaurus*. Desde esta radiación emergieron varios linajes de sauropodomorfos que continuaron hacia principios del Jurásico Temprano, momento en el cual se diversificaron aún más en diferentes clados. Los valores de CP se mantienen relativamente bajos (0.40-0.42) durante esta última diversificación, tal como se observa en muchos sauropodomorfos registrados para este tiempo (*e.g.*, *Massospondylus*, *Lufengosaurus*, *Sarhsaurus*, *Yunnanosaurus*, *Yizhousaurus*), los cuales poseen una fórmula presacra de 10-14 y retienen la condición ancestral de un total de entre 24 y 25 vértebras presacras presentes en plateosaurianos tempranos. Una notable excepción es *Adeopapposaurus*, ya que presenta un CP alto (0.46) debido a la presencia de 11 vértebras cervicales en su cuello pero al mismo tiempo posee el mismo número total de vértebras presacras que sus taxones cercanos massospondilidos. Esto podría representar, evolutivamente, un primer pulso en la adición de un nuevo elemento al cuello, probablemente debido a cambios en la expresión de genes homeóticos.

Un grupo importante que surgió en la radicación del Jurásico Temprano es Sauropodiformes, el cual está representado por *Melanorosaurus* que posee un CP

similar al de los plateosaurinos tempranos (0.38). Esta condición es optimizada como una reversión hacia la condición ancestral de los sauropodomorfos en esta rama terminal, pero la ausencia de información de otros sauropodiformes tempranos impide determinar si este es un patrón generalizado en el grupo. De hecho, la falta de información sobre los valores de CP se extiende desde los primeros sauropodiformes hasta el origen de Eusauropoda, en donde el rango de valores de CP es mayor (por encima de 0.5; Figura 5.2). Esta brecha en el conocimiento de valores de CP incluye lessemsauridos (saurópodos basales sensu Yates, 2007) y otros saurópodos (*e.g.*, *Gongxianosaurus*, *Pulanesaura*, *Tazoudasaurus*) que son fundamentales para comprender el origen del aumento en el CP de Eusauropoda. Los esqueletos axiales más completos de cualquiera de estos taxones podrían arrojar información importante sobre los cambios que podrían haber ocurrido durante el Triásico Tardío o durante el Jurásico Temprano, antes del Toarciano.

La radiación de Eusauropoda (durante el Toarciano y principios del Jurásico Medio; ver Pol *et al.*, 2020) está caracterizada por valores de CP mayores que 0.5 (Figura 5.2). La mayoría de los eusaurópodos basales tienen una fórmula presacra de 13-12 (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*). Esos valores de CP son altos respecto a la condición ancestral, pero el número total presacro es el mismo (*i.e.*, 25), por lo que podemos inferir que la aparición de un nuevo elemento cervical en los eusaurópodos basales fue como resultado de cambios en la expresión de genes homeóticos y un cambio en la regionalización de algunos elementos. Por su parte, el linaje de eusaurópodos no neosaurópodos registrados en China durante el Jurásico Tardío (*e.g.*, *Mamenchisaurus*, *Omeisaurus*) muestra valores de CP muy altos (cerca de 0.6) y un mayor número de vértebras presacras respecto a la condición ancestral, por lo que se puede asumir que este linaje experimentó, en el transcurso de su evolución, cambios merísticos (generación de nuevos elementos).

Dentro de Neosauropoda se presentan valores de CP de 0.5 en la mayoría de los principales clados (Dicraeosauridae, Macronaria, Camarasauromorpha, Brachiosauridae; Figura 5.2). Sin embargo, el caso de los Diplodocidae es diferente, ya que poseen valores de CP similares a los de los eusaurópodos mamenchisaúridos (mayores que 0.6; Figura 5.2), pero a diferencia de éstos, el número de vértebras presacras es similar a la condición ancestral, por lo que probablemente sólo estuvieron involucrados cambios de tipo homeóticos operando en la generación de cuellos extremadamente largos en este grupo (*e.g.*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Barosaurus*).

Otros taxones dentro de ciertos clados de Neosauropoda también tienen indicios de haber tenido los dos tipos de procesos como es el caso de *Euhelopus* o el titanosaurio *Rapetosaurus* (entre otros grupos de titanosaurios), lo cual indica que la evolución del cuello en los macronarios tuvo una historia compleja y dinámica con convergencias y paralelismos evolutivos.

A lo largo de la evolución de Sauropodomorpha, los primeros casos de aparición de nuevos elementos cervicales parecen ser el resultado de regionalización presacra, probablemente operada por cambios en la expresión de genes homeóticos. Durante los primeros 40 millones de años de evolución de los sauropodomorfos, parece haber un solo caso de cambio evolutivo en el cuello (*Adeopapposaurus*), lo que sugiere la presencia de una restricción del desarrollo que mantuvo estable el recuento cervical. La radiación de Eusauropoda (o quizás Sauropoda) parece estar caracterizada por una liberación de esta restricción y por ende configuraciones más diversas de la región cervical. Esta plasticidad evolutiva probablemente refleja la presencia de procesos homeóticos y merísticos que operan en la región presacra, procesos que también caracterizan la dinámica evolutiva dentro de los neosaurópodos.

Elongación de los centros cervicales. El incremento en el número de vértebras cervicales en Sauropodomorpha estuvo acompañado de un alargamiento individual de las mismas, lo que produjo que los saurópodos tengan cuellos llamativamente largos (Wilson y Sereno, 1998). Las vértebras postaxiales de *Bagualia* se alargan hacia la zona media del cuello, lo cual se evidencia no sólo observando la longitud total de cada centro, sino también por el incremento del IE (Tabla 3.3 del Capítulo 3). Esto es un patrón que se repite en Sauropodomorpha, donde el IE posee un pico máximo en la zona media del cuello, y luego decrece hacia los extremos anterior y posterior de la serie cervical (Carballido y Sander, 2014). Desde su radicación durante el Triásico Tardío-Jurásico Temprano, los sauropodomorfos basales tenían vértebras cervicales con centros alrededor de 2 o 3 veces más largos que altos (Figura 5.3), excepto por algunos taxones en los cuales el IE es mayor (*e.g.*, *Leyesaurus*: 5.12; *Adeopapposaurus*: 4.11). Esto demuestra que al comienzo de la radiación de los sauropodomorfos (probablemente en el Noriano) hubo un primer evento de elongación de los centros cervicales en taxones cuyo número de vértebras cervicales es menor al número de dorsales, es decir, un bajo CP.

A pesar de la ausencia de series axiales completas en sauropodiformes tempranos, el IE medido en la quinta vértebra cervical de éstos es similar al medido en

la misma posición en sauropodomorfos más basales (*e.g.*, *Mussaurus*: 2.31; *Leoneerasaurus*: 2.75; *Ingentia*: 3.29; *Lessemsaurus*: 2.00; Tabla 5.2, Figura 5.3). Los saurópodos primitivos del Jurásico Temprano poseen valores de IE que se encuentran dentro del rango de valores medidos para sauropodomorfos basales (*e.g.*, *Amygdalodon*: 3.30; *Tazoudasaurus*: 2.50). Del mismo modo, casi todos los eusaurópodos basales del Jurásico Temprano y Medio poseen valores de IE similares a los de los sauropodomorfos basales (*e.g.*, *Shunosaurus*: 2.64; *Patagosaurus*: 2.40; *Spinophorosaurus*: 3.00). La única excepción a esto último es *Bagualia*, el cual posee una gran elongación de sus centros cervicales (IE= 4.6), lo cual es interpretado como una característica convergentemente adquirida, dentro de eusaurópodo, con formas algo más derivadas con cuellos extremadamente largos (con valores de IE mayor a 3.5), como los mamenchisáuridos del Jurásico Tardío de China (*e.g.*, *Omeisaurus*: 5.96; *Mamenchisaurus*: 3.76).

Dentro de Neosauropoda, los Flagellicaudata (Dicraeosauridae+Diplodocidae) mantienen un IE relativamente bajo en las vértebras cervicales medias (*e.g.*, *Dicraeosaurus*: 2.58; *Amargasaurus*: 2.20; *Apatosaurus*: 3.27; Figura 5.3). Sin embargo, dentro de este clado existen taxones cuyo IE se ve aumentado (*e.g.*, *Diplodocus*: 4.95; *Suuwassea*: 4.73). Un IE similar al de los Flagellicaudata se observa en Macronaria, donde existen taxones cuyas vértebras cervicales son más de tres veces más largas que altas (*e.g.*, *Haplocanthosaurus*: 4.22; *Camarasaurus*: 3.5). Ya en Titanosauriformes el IE se incrementa considerablemente (Figura 5.3) debido a que las vértebras cervicales se vuelven extremadamente elongadas, siendo hasta más de seis veces más largas que la altura de su centro (*e.g.*, *Giraffatitan*: 4.6; *Malawisaurus*: 6.48; *Rapetosaurus*: 6.43).

De esta manera, *Bagualia* indicaría que durante la radiación temprana de los eusaurópodos en las últimas etapas del Jurásico Temprano, existieron eventos de elongación de las vértebras cervicales que anticiparon otros tres eventos independientes que probablemente ocurrieron en eusaurópodos del Jurásico Tardío (*e.g.*, mamenchisáuridos, diplodocoideos, titanosauriformes), algunos de los cuales combinaron este incremento de elongación con un aumento en el número de vértebras cervicales.

5.3.2 Neumaticidad

Como se ha mencionado, la neumaticidad en las vértebras presacras de los eusaurópodos presenta diferentes grados de desarrollo, tanto interna (*e.g.*, Wedel 2003; Wedel, 2007) como externamente (*e.g.*, fosas laterales en el centro, pleurocelos; Wilson *et al.*, 2011; Carballido and Sander, 2014) afectando al tanto al centro como a los arcos neurales de las vértebras, donde en estos últimos usualmente se desarrolla como un complejo patrón de láminas óseas. Además, aunque menos común, también se observa evidencia de neumaticidad en las vértebras sacras y caudales anteriores a medias de algunos grupos de saurópodos derivados (Schwarz *et al.*, 2007; Wedel *et al.*, 2000b; Wedel 2003, 2007, 2009; Cerda *et al.*, 2012). Las vértebras presacras de los sauropodomorfos no eusaurópodos, por lo general carecen de estructuras neumáticas internas (Wedel, 2005; Figura 5.4, 5.8). Esto sucede también en *Bagualia* y la mayoría de los eusaurópodos basales, en los cuales no se registran estructuras neumáticas internas, algo que se repite en vértebras sacras y caudales. A continuación se discute el desarrollo de estructuras neumáticas en vértebras presacras de sauropodomorfos.

Vértebras cervicales. En general los sauropodomorfos basales carecen de pleurocelos en sus vértebras cervicales (Wilson and Sereno, 1998; Wedel, 2007; Figura 5.5). El saurópodo más basal (según los resultados del análisis filogenético) en presentar un pleurocelo bien marcado es el saurópodo no eusaurópodo *Volkheimeria*, proveniente del Jurásico Temprano de la Formación Cañadón Asfalto. Teniendo en cuenta que los restos de *Volkheimeria* provienen estratigráficamente de niveles superiores, el registro más antiguo de esta estructura corresponde a *Bagualia*, halladas en los niveles inferiores de la misma Formación. Dentro de Eusauropoda los pleurocelos ya se evidencian ampliamente en la mayoría de los taxones del Jurásico Medio y Tardío (*e.g.*, *Spinophorosaurus*, *Shunosaurus*, *Turiasaurus*; Figura 5.5). En general, los pleurocelos presentes en los eusaurópodos del Jurásico Temprano y Medio son simples y no poseen divisiones óseas internas (Figura 5.6). Sólo en el eusaurópodo *Patagosaurus* existe una cresta dentro del pleurocelo justo por debajo de la diapófisis, cuya orientación posteroventral divide al pleurocelo en dos subfosas, una característica que se encuentra incipiente en *Spinophorosaurus* pero más desarrollada en eusaurópodos derivados (*e.g.*, *Jobaria*) y varios neosaurópodos. Algunos eusaurópodos derivados del Jurásico Tardío llevan esta característica a un mayor nivel, con la presencia de pleurocelos subdivididos

por varios septos óseos, resultando en varias subfosas (*e.g.*, *Mamenchisaurus*, *Moabosaurus*), una condición derivada convergentemente adquirida en algunos linajes de Neosauropoda como Diplodocidae (*e.g.*, *Apatosaurus*, *Barosaurus*; Figura 5.6) y algunos brachiosáuridos (*e.g.*, *Giraffatitan*, *Brachiosaurus*; Figura 5.5). La distribución de esta característica a lo largo de Sauropodomorpha indica que aunque la condición generalizada y plesiomórfica de los eusaurópodos tempranos en el Jurásico Temprano-Medio sea la presencia de pleurocelos simples, existieron eventos independientes de incremento en la complejidad de la neumaticidad de los centros cervicales desde el Jurásico Temprano, como se evidencia en *Patagosaurus*. Seguidamente, múltiples linajes desarrollaron aún más una neumaticidad compleja de los centros cervicales durante el Jurásico Tardío, como se puede ver en varios linajes de neosaurópodos y mamenchisáuridos (Figura 5.6). En cuanto a la neumaticidad interna de los centros cervicales, ésta comienza a hacerse evidente a partir del Jurásico Tardío con *Mamenchisaurus*, y se extiende ampliamente durante el Cretácico con el turiasaurio *Moabosaurus* y la mayoría de los neosaurópodos, donde se presenta como una gran variedad de espacios internos (*e.g.*, cámaras, camelas, policámaras; Figura 5.4). Por su parte, los arcos neurales cervicales de *Bagualia* poseen estructuras neumáticas, pero el origen de éstas tiene un epicentro más profundo en la evolución de Sauropodomorpha. Varios saurópodos no eusaurópodos registrados en las últimas etapas del Triásico Tardío cuentan con estructuras neumáticas incipientes en el arco neural de sus vértebras cervicales, como la presencia de fosas con subfosas internas en la SDF y la PRCDF de las vértebras cervicales posteriores (*e.g.*, *Thecodontosaurus*, *Ingentia*, *Lessemsaurus*; Yates, 2003; Apaldetti *et al.*, 2018) o dorsales muy anteriores (*e.g.*, *Lessemsaurus*; Pol and Powell, 2007). Sin embargo, los arcos neurales cervicales de los eusaurópodos poseen un mayor desarrollo de láminas y cavidades (Figura 5.7), como se observa en varios taxones de las últimas etapas del Jurásico Temprano (*e.g.*, *Barapasaurus*, *Patagosaurus*). Tal es el caso de *Bagualia*, quien posee el mayor desarrollo laminar y de fosas en el arco neural entre los eusaurópodos del Jurásico Temprano. Este mayor desarrollo de estructuras externas en el arco neural de *Bagualia* es evidenciado por la presencia de láminas accesorias dentro de la SDF en las vértebras cervicales medias y posteriores, lo cual se registra más tarde en los turiasaurios del Jurásico Tardío y Cretácico Temprano (*e.g.*, *Mierasaurus*, *Moabosaurus*), y algunos clados de Neosauropoda (*e.g.*, Rebbachisauridae, Macronaria). Otros linajes de eusaurópodos desarrollan aún más la neumaticidad del arco neural cervical, como lo demuestra la

presencia de fosas en la superficie lateral del proceso prezygapofisial en algunos taxones (*e.g.*, *Omeisaurus*, *Moabosaurus*, *Apatosaurus*).

Vértebras dorsales. Los pleurocelos muestran variaciones a lo largo de la serie axial dorsal en los saurópodos del Jurásico Temprano (Figura 5.8). Mientras que los pleurocelos se encuentran restringidos a las vértebras dorsales anteriores en algunos taxones (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Bagualia*), algunos eusaurópodos durante las últimas etapas del Jurásico Temprano, poseen pleurocelos extendidos a lo largo de toda la serie dorsal (*Patagosaurus*; Holwerda *et al.*, 2020). Esta última condición estará ampliamente presente en la mayoría de los eusaurópodos del Jurásico Medio-Tardío y Cretácico (*e.g.*, *Cetiosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Turiasaurus*). Tal como sucede en las vértebras cervicales, los centros de las vértebras dorsales pueden desarrollar espacios internos, lo cual sólo se observa en eusaurópodos derivados registrados durante el Jurásico Tardío y Cretácico (Figura 5.9). Por su parte, la neumaticidad interna en los arcos neurales dorsales aparece como “cavidades neurales” simples en algunos eusaurópodos durante el Jurásico Temprano-Medio (*e.g.*, *Barapasaurus*, *Patagosaurus*, *Cetiosaurus*; Upchurch and Martin, 2003; Wedel, 2005; Figura 5.9).

5.4 Discusión

En la presente sección se discutirán los resultados obtenidos del análisis general de la anatomía axial de *Bagualia* dentro del contexto evolutivo de Sauropodomorpha para esta región anatómica. Dicho análisis dará luz acerca de la importancia del esqueleto axial como fuente de información sistemática y evolutiva en la historia temprana de los saurópodos, cumpliendo así con el Objetivo 3 de la presente tesis.

La región cervical de los sauropodomorfos basales permanece relativamente constante durante la primera radiación del grupo hacia fines del Triásico, pero se ha observado que a lo largo de la evolución de Sauropodomorpha, las cuatro regiones axiales (cervical, dorsal, sacra, y caudal) es variable entre los principales clados, lo cual confirma la Hipótesis 1 del Objetivo 3. Tal variabilidad se discutirá a continuación.

En general los sauropodomorfos no eusaurópodos poseen vértebras cervicales simples sin estructuras neumáticas internas o externas, con un desarrollo laminar rudimentario, y un cuello relativamente corto, evidenciado esto último tanto en el conteo vertebral (10 vértebras cervicales; CP: 0.40–0.50; Figura 5.1) como en la

elongación de cada elemento del cuello ($IE < 3$). Esas características son mantenidas a lo largo de la diversificación de los sauropodiformes registrada entre el Triásico Tardío y el Jurásico Temprano, donde ocurre un marcado incremento del tamaño corporal con taxones que superan las 5 toneladas de peso (*e.g.*, *Lessemsaurus*, *Ledumahadi*, *Antetonitrus*; Figura 5.10).

Los cambios más notables en el cuello de los sauropodomorfos ocurrieron durante la radiación de Eusauropoda (Figura 5.1). Los eusaurópodos registrados hacia finales del Jurásico Temprano y Jurásico Medio exhiben un incremento del tamaño corporal con varias especies que exceden las 10 toneladas (Figura 5.10). Este incremento del tamaño corporal estuvo acompañado por cambios en el cuello, tal como el desarrollo de estructuras externas relacionadas a la neumaticidad vertebral (*i.e.*, aparición de pleurocelos en el centro vertebral, y un gran desarrollo de láminas óseas en el arco neural; Wedel, 2007; Rauhut *et al.*, 2011). Esto confirmaría la Hipótesis 2 del Objetivo 3 de la presente tesis. Estos cambios, a su vez, estuvieron acompañados por una mayor elongación del cuello (Wedel, 2006) tanto por el incremento en el número de vértebras (13–16 vértebras cervicales; PC: 0.50–0.60; Figura 5.1) como por una mayor elongación de sus centros ($3 < IE < 5$), confirmando así la Hipótesis 3 del Objetivo 3 de la presente tesis. Durante el Jurásico Tardío, los grupos más derivados como Turiasauria y Neosauropoda han desarrollado convergentemente pleurocelos con márgenes bien marcados (Figura 5.1). Estas características se mantienen a lo largo de Neosauropoda, aunque existe una reducción de los pleurocelos en Eutitanosauria y Dicraeosauridae. Otra característica importante que aparece en eusaurópodos derivados es la presencia de pleurocelos divididos por varios septos, como es el caso de los mamenchisáuridos (*e.g.*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*), *Jobaria*, y Neosauropoda (una reversión de esta característica se observa en titanosaurios derivados donde los pleurocelos no se encuentran divididos). Finalmente, un gran desarrollo de neumaticidad interna en las vértebras cervicales se encuentra ampliamente distribuido en Neosauropoda, donde existen grandes cavidades internas en diplodocoideos y macronarios, y un sistema de tipo camelar en diplodócidos y titanosauriformes (Britt, 1997; Wedel, 2003; Figura 5.4).

A pesar de tener un plan corporal bastante conservado, y un peso que excede las 10 toneladas, los eusaurópodos muestran una gran variabilidad en la anatomía del cuello, lo cual no siempre se correlaciona con variaciones en el tamaño corporal. En resumen, la evidencia actual indica que: los primeros sauropodomorfos mantuvieron una configuración del cuello plesiomórfica, y los casos de alargamiento del cuello entre

los sauropodomorfos basales ocurrieron en ausencia de estructuras neumáticas y un pequeño tamaño corporal (*e.g.*, *Adeopapposaurus*), confirmando la Hipótesis 4 del Objetivo 3 planteada. Los sauropodomorfos con cuellos más largos aparecen en linajes con un mayor tamaño corporal (mayor a 10 toneladas) y generalmente con estructuras neumáticas asociadas (*e.g.*, mamenchisáuridos), lo cual confirma la Hipótesis 5 del Objetivo 3; Sin embargo, tener un gran tamaño corporal no requiere la presencia de un cuello largo o estructuras neumáticas sofisticadas (Hipótesis 6 del Objetivo 3), como en el caso de aquellos taxones con gran tamaño corporal (6–14 tn) y cuellos relativamente cortos con neumaticidad reducida (*e.g.*, lessemsáuridos, dicraeosáuridos).

La edad toarciana de *Bagualia* revela el momento de la aparición de ciertos caracteres axiales mencionados anteriormente, como la presencia de pleurocelos en los centros cervicales y láminas accesorias en el arco neural, así como también un aumento en la elongación de los centros cervicales. Esta morfología indica un evento temprano de elongación y neumaticidad del cuello en animales con un gran tamaño corporal (10 toneladas) inmediatamente después de la crisis Pliensbachiana-Toarciana registrada en Patagonia. Un cuello largo permite cubrir una gran área de alimentación y alcanzar vegetación que no es accesible para otros herbívoros (Dodson, 1990; Christian and Szemski, 2007). A su vez el incremento en la neumaticidad de las vértebras del cuello reducen el peso del mismo y facilita la pérdida de calor (Sander *et al.*, 2011). Luego del evento volcánico registrado en Patagonia durante el Pliensbachiano-Toarciano (180–185 Ma) la flora cambió drásticamente, estando dominada por Araucariaceae, Cupressaceae y Cheirolepidiaceae (Cúneo *et al.*, 2013; Figari *et al.*, 2015), las cuales eran abundantes globalmente durante el Jurásico, y fueron un componente importante de la dieta de los grandes saurópodos como *Bagualia* debido al gran contenido energético de los mismos (Hummel *et al.*, 2008). A su vez, los dientes con forma de cuchara y con un esmalte grueso descritos en *Bagualia* (Pol *et al.*, 2020; ver Capítulo 6) les permitieron la ingesta de este tipo de vegetación dura (Upchurch and Barret, 2000; Sellers *et al.*, 2019). Así, sin duda *Bagualia* representa el primer registro de ciertos caracteres axiales que permitieron a los Eusauropoda ser un grupo exitoso frente a las nuevas condiciones ambientales que surgieron luego de la crisis Pliensbachiana-Toarciana en la Patagonia (Hipótesis 7 del objetivo 3 de la presente tesis), lo que posiblemente los ayudó a convertirse en el grupo de herbívoros dominante en los ecosistemas del Jurásico Medio.

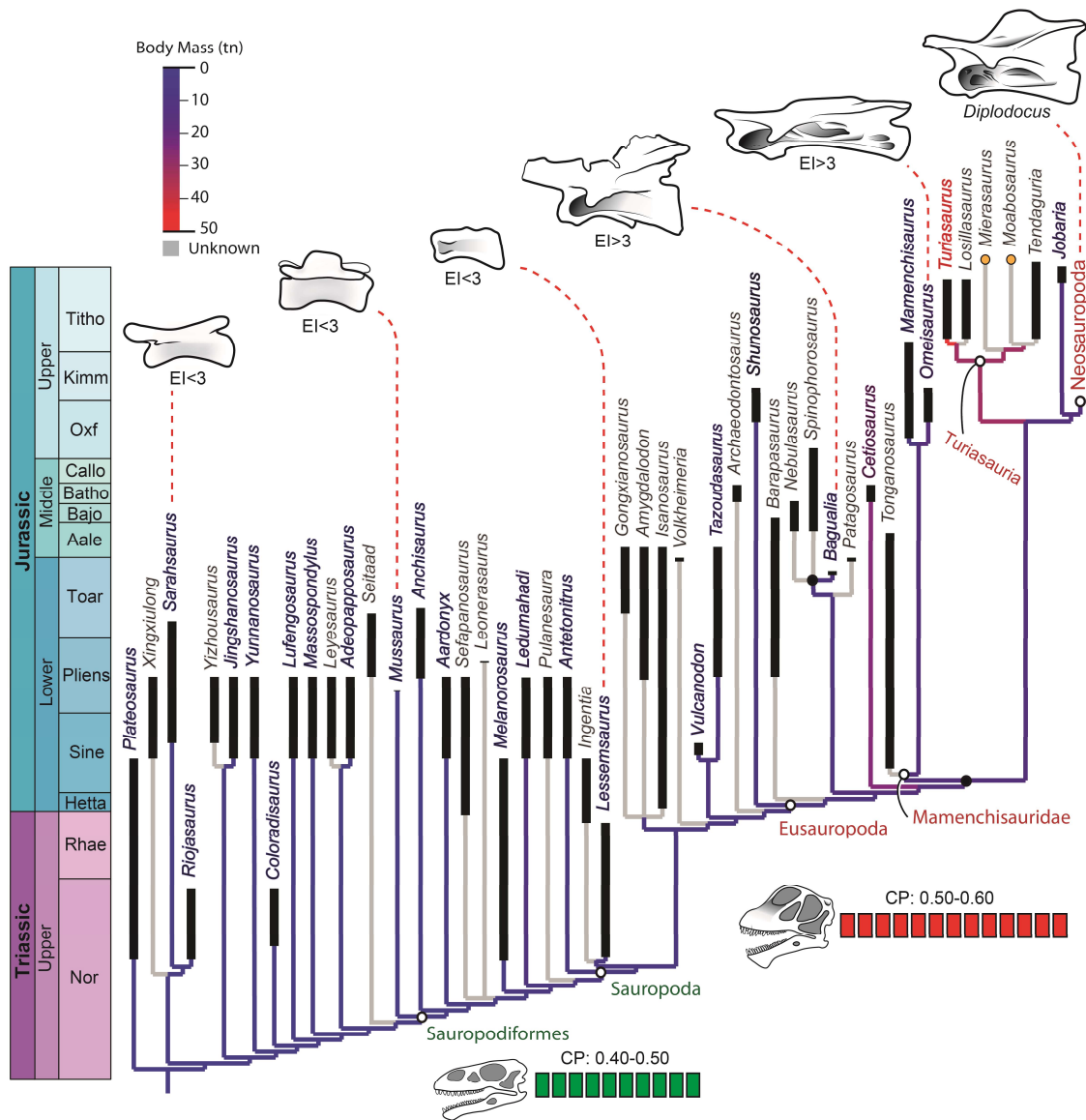


Figure 5.1. Consenso estricto reducido mostrando la filogenia calibrada de sauropodomorfos no neosaurópodos y la optimización de los principales caracteres axiales del cuello (i.e. CP, IE, tamaño corporal, y pleurocelos). Los círculos negros indican cambios marcados en el IE, mientras que los círculos naranjas indican taxones cretácicos.

En conclusión, la anatomía axial de *Bagualia* está caracterizada por la presencia de vértebras cervicales opistocélicas con un buen desarrollo de pleurocelos en el centro vertebral y buena laminación que incluye láminas accesorias en el arco neural. También las vértebras cervicales poseen una quilla ventral, prepipófisis y epipófisis bien desarrolladas. Las vértebras dorsales carecen de pleurocelos y SDLs. Tanto las vértebras

sacras como caudales poseen fosas laterales en el centro, y las caudales más anteriores tienen una PRDL y una protuberancia redondeada por encima del proceso transversal. Las vértebras de *Bagualia* muestran diferencias no sólo con aquellos taxones registrados en la misma Formación (i.e. *Patagosaurus* and *Volkheimeria*), sino que también con aquellos temporal y filogenéticamente cercanos (e.g., *Tazoudasaurus*, *Barapasaurus*, *Spinophorosaurus*).

La posición basal dentro de Eusauropoda de *Bagualia* permite entender aquellos cambios axiales durante un momento del tiempo en el que los registros de saurópodos son pobres a nivel global. La optimización de ciertos caracteres axiales en las hipótesis filogenéticas obtenidas (ver Capítulo 4) muestran aquellos cambios más relevantes en la anatomía axial que ocurrieron a lo largo de la evolución de Eusauropoda: un mayor alargamiento del cuello debido tanto al aumento en el recuento cervical (CP mayor) como a una mayor elongación de cada vértebra (mayor IE), un incremento del tamaño corporal ancestral superando las 10 toneladas, y la aparición de estructuras neumáticas, primero en la superficie externa (e.g., pleurocelos, láminas dentro de los pleurocelos, láminas accesorias en el arco neural), y luego dentro de los cuerpos vertebrales.

De esta forma la edad toarciana de *Bagualia* revela la aparición temprana de aquellos cambios importantes en la evolución del cuello de los eusaurópodos.

CAPÍTULO 6:

ECOLOGÍA ALIMENTARIA DE *BAGUALIA ALBA***6.1 Introducción**

La reconstrucción de los mecanismos de alimentación de los dinosaurios resulta fundamental a la hora de entender la paleobiología de estos y su rol en los ecosistemas terrestres mesozoicos. En los vertebrados la morfología de los dientes provee de información sobre qué alimentos podrían consumir, pero no resulta ser completa, es decir, no contempla aquellos momentos donde un animal pudo consumir otro alimento debido a la escasez de recursos o si éste era generalista a pesar de tener un aparato bastante especializado (Williams *et al.*, 2009). Es decir, para entender la ecología alimentaria de un animal extinto hace falta realizar un estudio combinado de varias características no sólo dentales sino que también anatómicas del animal. Avanzar en el conocimiento sobre la alimentación de los saurópodos es de extrema importancia para comprender el funcionamiento de los ecosistemas del Mesozoico ya que éstos fueron los megaherbívoros dominantes durante la mayor parte del Jurásico y Cretácico. Muchos de los caracteres dentales de saurópodos han sido utilizados para reconocer ciertos clados (*e.g.*, Lim *et al.*, 2001; Barret, 2005; Barret y Wang, 2007; Maisch y Matzke, 2019) o definir especies (*e.g.*, Díez Díaz *et al.*, 2013, 2014), ya que varios son utilizados en los análisis filogenéticos (McIntosh *et al.*, 1990; Upchurch, 1998; Wilson, 2005; Becerra *et al.*, 2017). Hasta el momento, pocos estudios han abordado la paleobiología de saurópodos teniendo en cuenta sus características dentales, y la mayoría se centran en formas de Neosauropoda, ya que el registro que se tiene de éstos es más completo (*e.g.*, Chure *et al.*, 2010; Whitlock, 2011a; Salakka, 2014; Schwarz *et al.*, 2015). Por ejemplo, para Neosauropoda se han realizado estudios sobre las características del microdesgaste, patrón de reemplazo de dientes, forma del cráneo, y plan general corporal (*e.g.*, Whitlock, 2011a; Williams *et al.*, 2009; Fiorillo, 2011; D'Emic *et al.*, 2013). Estos estudios pueden brindar información acerca de los mecanismos alimenticios, y por ende qué tipo de alimentos podrían formar parte de la dieta de los animales.

En rasgos generales, los dientes de los saurópodos han sido históricamente clasificados como de corona ancha (o tipo cuchara o espatulados) o corona delgada (o tipo forma de lápiz) en cuanto a la morfología externa (Janensch, 1929a), aunque se ha definido un índice que tiene en cuenta esta característica. El Slenderness Index (SI) refleja qué tan expandida es una corona dentaria, calculándose como la relación entre el alto y ancho mesiodistal de la misma (*sensu* Upchurch, 1998). Este índice permite discernir entre coronas anchas (SI menor o igual a 4) y coronas delgadas (SI mayor o igual a 4) según Barret y Upchurch (2005). Si bien los sauropodomorfos basales y saurópodos poseen dientes de corona ancha, estos últimos mostraron un mayor ensanchamiento de las mismas hacia fines del Jurásico Medio (Chure *et al.*, 2010). Este tipo de corona se mantiene en algunos macronarios durante el Jurásico Tardío, coexistiendo con la morfología de tipo corona delgada surgida con los diplodocoideos (*e.g.*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*). Ya para el Cretácico Tardío, con la extinción de los Rebbachisauridae (últimos diplodocoideos en el registro) durante fines del Cretácico Temprano, los macronarios evolucionan hacia formas con coronas delgadas, única forma de dientes que subsiste hacia finales del Cretácico con los titanosaurios como el único linaje sobreviviente (Barret y Upchurch, 2005; Wilson, 2005; Chure *et al.*, 2010). Otras características como un esmalte rugoso o liso, la presencia de surcos labiales o linguales, o la presencia de dentículos en los márgenes mesial y distal han sido también objeto de estudio en los dientes de saurópodos, mostrando también cambios a lo largo de la evolución. La presencia de un esmalte rugoso ha sido referida como sinapomorfía de Eusauropoda (Wilson y Sereno, 1998), aunque ciertos sauropodomorfos basales muestran un esmalte rugoso incipiente en sus dientes (*e.g.*, *Mussaurus*). Los surcos labiales o linguales se presentan en taxones con corona ancha tanto saurópodos como eusaurópodos (Barret y Upchurch, 2005; Barret y Upchurch, 2007; Carballido y Pol, 2010; Upchurch y Barret, 2000; Upchurch *et al.*, 2004; Upchurch *et al.*, 2007). La presencia de dentículos en ambos márgenes mesial y distal de los dientes es una característica presente en sauropodomorfos basales y varios eusaurópodos (Upchurch, 1998; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Wilson y Upchurch, 2009), estando ausente en la mayoría de los neosaurópodos (Upchurch *et al.*, 2004; Wilson and Upchurch, 2009). Otra característica importante es la presencia de facetas de desgaste en forma de V en los dientes, lo que indica una oclusión dental corona-corona, y ha sido reconocida como sinapomorfía de Eusauropoda, (Upchurch, 1998; Wilson, 2005). Todas estas características dentales muestran variaciones tanto seriales en una misma

hilera de dientes como entre la dentición superior e inferior (Holwerda *et al.*, 2015), así como también puede existir variación ontogenética como en el caso de la rugosidad y grosor del esmalte en algunos taxones (Diez Díaz *et al.*, 2012; García y Cerda, 2010a).

Otro punto importante para comprender el tipo de alimentación de taxones fósiles es el grosor del esmalte de los dientes, el cual era más delgado en los saurodomorfos no saurópodos respecto al de sus descendientes (Pol *et al.*, 2020). Un esmalte grueso permite una mayor capacidad del diente para soportar un mayor desgaste y una mayor fuerza compresiva durante una mordida sin que éste se rompa (Lucas *et al.*, 2008; Loch *et al.*, 2015). A su vez aquellos animales con un esmalte grueso pueden tener un número limitado de reemplazos, ya que los pierden luego de mucho tiempo de uso. De todas formas un esmalte más grueso concuerda con una mayor resistencia en la mordida, por lo que este es variable en una misma serie dentaria dependiendo de la distribución de fuerzas en la boca del animal (Sellers *et al.*, 2019). El grosor del esmalte ha sido estudiado principalmente en ornitisquios y algunos terópodos (Hwang, 2005). Estudios de grosor del esmalte en saurópodos se han realizado en los taxones derivados *Camarasaurus* y *Diplodocus*, los cuales reflejan diferencias en la tasa de reemplazos dentales y por ende diferentes estrategias de alimentación (D'Emic *et al.*, 2013).

Durante su historia evolutiva los herbívoros experimentaron numerosos mecanismos para hacer frente al incremento del desgaste de los dientes, incluidos cambios en las propiedades mecánicas del tejido dental (Erickson *et al.*, 2012; Teaford *et al.*, 2000), incremento del número de dientes funcionales al mismo tiempo (Serenó y Wilson, 2005; Sereno *et al.*, 2007), crecimiento continuo y erupción de numerosas generaciones de dientes a lo largo de la vida del animal (Richman *et al.*, 2013), incremento en el número de dientes de reemplazo, cambios en la forma y o volumen de las coronas (White, 1959; Damuth y Janis, 2011; Chure *et al.*, 2010; Stromberg, 2006), e incremento en la tasa de reemplazo (Erickson, 1996a; Erickson, 1996b). Evolutivamente, las respuestas al alto desgaste de dientes en saurópodos (incluidos cambios en el volumen de los dientes y tasa de reemplazo) fueron inmediatas luego de la divergencia de éstos desde sus ancestros saurodomorfos (D'Emic *et al.*, 2013). La mayor parte de los estudios de microdesgaste se han realizado para reconstruir las dietas tanto de mamíferos fósiles o actuales (*e.g.*, Solounias *et al.*, 1988; Nelson *et al.*, 2005; Scott *et al.*, 2005; Charles *et al.*, 2006; Townsed y Croft, 2008; Calandra *et al.*, 2016; Ramdarshan *et al.*, 2016), como en peces (*e.g.*, Purnell *et al.*, 2006; Purnell *et al.*, 2007; Purnell y Darras, 2016). Dentro de los dinosaurios, muchos estudios de desgaste han

sido realizados en ornitisquios (*e.g.*, Barret, 2001; Williams *et al.*, 2009; Rybczynski y Vickaryous, 2001; Fiorillo, 2011; Kubo y Kubo, 2014; Varriale, 2016; Osi *et al.*, 2016), mientras que lo son también numerosos en dinosaurios saurópodos, aunque estos están mayormente restringidos a neosaurópodos (*e.g.*, Fiorillo, 1991; Fiorillo, 1998; Upchurch y Barret, 2000; Sereno *et al.*, 2007; García y Cerda, 2010b; Whitlock, 2011a). Sólo del saurópodo basal *Amygdalodon* se ha indicado la presencia de ciertos tipos de microdesgaste, pero no se ha estudiado en detalle (Carballido y Pol, 2010). Los estudios de microdesgaste no sólo pueden brindar información sobre qué tipo de vegetación consumían los saurópodos estudiados sino también el tipo de oclusión que poseían al alimentarse. También se ha observado que un estudio combinado del microdesgaste con la forma del hocico, provee información sobre el tipo de alimentación de los saurópodos (Whitlock *et al.*, 2011a).

El volumen de los dientes está relacionado a diferentes tiempos de formación y expectativa de vida de los mismos, así como también al número de dientes de remplazo que puede haber dentro de cada alveolo (Chure *et al.*, 2010; Erickson, 1996a). Los saurópodos, al igual que otros reptiles, tienen un reemplazo de dientes continuo a lo largo de sus vidas, el cual ocurre en olas progresivas alternadas a lo largo de las series de dientes (Edmun, 1960, 1962, 1969). Estas secuencias alternadas de reemplazos se conocen como Zahnreihen (Edmun, 1962; Whitlock y Richman, 2013), es decir, son grupos de dientes en un estado de desarrollo similar pero que pertenecen a familias dentarias diferentes (Whitlock y Richman, 2013). De esto se desprende la medición del espaciado z (*z* spacing), que se define como el número de posiciones de dientes o familias dentarias entre dientes que se encuentran en el mismo estado de crecimiento o desgaste (o desarrollo), o en otras palabras, la distancia entre los ciclos de reemplazos lo largo de las mandíbulas. Este espaciado z ayuda a comprender como sucede el reemplazo de los dientes, es decir, la progresión de las olas de reemplazo (Chatterjee y Zheng, 2002; Galton, 2009). Un espaciado z de 2 está ampliamente representado en los reptiles (DeMar, 1971). Si el espaciado z es mayor a 2, el sentido de reemplazo es de posterior a anterior, y si este es menor a 2 el sentido es inverso (Osborn, 1970). La mayor parte de la información sobre reemplazo en sauropodomorfos proviene de estudios en neosaurópodos como diplodocoideos (*e.g.*, *Nigersaurus*, *Dicraeosaurus*, *Diplodocus*; Sereno *et al.*, 2007; Schwarz *et al.*, 2015; D'Emic *et al.*, 2013), macronarios (*e.g.*, *Camarasaurus*, *Bellusaurus*, *Europasaurus*; Wiersma y Sander, 2016; Moore *et al.*, 2018; Marpmann *et al.*, 2015), y titanosauriformes (*e.g.*, *Euhelopus*,

Giraffatitan, *Malawisaurus*, *Tapuiasaurus*, *Nemegtosaurus*; Salakka, 2014; Kosch *et al.*, 2014; Gomani, 2005; Zaher *et al.*, 2011; Nowinski, 1971). Muy poco se conoce acerca del reemplazo en sauropodomorfos basales (*e.g.*, *Plateosaurus*, *Massospondylus*; D'Emic *et al.*, 2013) así como también en saurópodos no neosaurópodos (*e.g.*, *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Mierasaurus*; Chatterjee y Zheng, 2002; Ouyang y Ye, 2002; Royo Torres *et al.*, 2017). Estudios de reemplazo en formas sudamericanas son conocidos en taxones cretácicos, precisamente titanosaurios (*e.g.*, MPCA 79, MCSPv 061; *Bonitasaura*; Coria y Chiappe, 2001; García y Cerda, 2010b; Gallina y Apesteguía, 2011). Sólo el eusaurópodo jurásico *Patagosaurus* ha sido estudiado en base a la exposición de dientes de reemplazo en un dentario roto (MPEF-PV 1670; D'Emic *et al.*, 2013). Todas las investigaciones sugieren que la tasa de reemplazo y formación de los dientes son diferentes tanto entre los grupos de saurópodos (Serenó *et al.*, 2007; D'Emic *et al.*, 2013) como entre denticiones superior e inferior, y dentro de una misma serie (ver discusión; *e.g.*, Schwarz *et al.*, 2015).

Un estudio paleoecológico combinando los puntos de estudio anteriormente mencionados (o la mayoría de ellos) con aspectos anatómicos generales de los taxones analizados (*e.g.*, tamaño corporal, largo del cuello, forma del cráneo y hocico) permitirá una buena aproximación en el entendimiento de la ecología alimentaria de estos dinosaurios.

En esta sección se analizarán (además de las características generales de los dientes descritas en el Capítulo 3), el reemplazo dentario, el microdesgaste, y la forma general del cráneo y hocico de *Bagualia alba*, y otros especímenes (ver sección 4.2- Metodología) con el fin de inferir la ecología alimentaria de éstos y partición de nichos durante el Jurásico Temprano-Medio de Patagonia.

6.2 Materiales y métodos

De los dientes tanto *in situ*, aislados, o dentro del hueso (mediante las reconstrucciones en 3D) se tomaron diferentes medidas siempre y cuando fue posible según el estado de preservación de los mismos: alto de la corona; ancho mesiodistal y labiolingual máximo; índice de delgadez (SI). También se describieron los tipos de facetas de desgaste y el grado de desarrollo de las mismas. Los tipos de microdesgaste descritos son aquellos definidos por Nelson *et al.* (2005), mientras que su relación a las

estrategias de alimentación con la forma del hocico fue inferida según las observaciones realizadas por Whitlock (2011a; tabla 1).

Microdesgaste. Para el estudio del microdesgaste se realizaron copias en resina incolora de 6 dientes del maxilar MPEF-PV 3341a representando lo mejor posible todas las zonas del hueso (diente 2, 4, 5, 6, 10, y 11), y de tres dientes aislados (MPEF-PV 11034/11036/11039). Estas copias fueron realizadas a partir de moldes de silicona obtenidos directamente de los dientes. Una vez realizadas las copias éstas fueron observadas bajo microscopio óptico con aumentos de 25y 100X. Las imágenes fueron tomadas usando una cámara con pantalla digital Nikon SMZ 1000 acoplada al microscopio. Sólo los dientes 1 y 6 del maxilar MPEF-PV 3341a fueron sometidos a un estudio de microdesgaste por medio de la utilización del microscopio electrónico de barrido (SEM por sus siglas en inglés) de la planta industrial ALUAR Aluminio Argentino SAIC (Puerto Madryn, Chubut). Las imágenes analizadas se tomaron con un aumento de 27, 75 y 200X. Utilizando herramientas del SEM fueron posibles las mediciones del grosor del esmalte en el primer diente del maxilar MPEF-PV 3341a con buena exactitud. También se tomaron medidas de grosor del esmalte del diente 6 de este maxilar por medio de fotografías con el programa ImageJ. Tanto las medidas del diente 1 como del 6 surgen del promedio de tres o más medidas del lado lingual y mesial de cada diente y de una zona similar (entre la mitad dorsoventral de la corona y el ápice).

Reemplazo de dientes. Para conocer el reemplazo de dientes en *Bagualia* se sometieron los huesos de las mandíbulas superior e inferior (premaxilar MPEF-PV 3305, maxilar MPEF-PV 3341a, y los dentarios MPEF-PV 3302) a una tomografía computada (CT por sus siglas en inglés) utilizando un tomógrafo hospitalario de corte múltiple(TSX-035 A) TOSHIBA Aquilion Lightning 16 del Centro de Imágenes Médicas IDECH (Trelew, Chubut). Las imágenes tomográficas fueron trabajadas en el programa 3D Slicer para la generación de los modelos en 3D. Los mismos fueron guardados en formato stl (StereoLithography) para luego con el software Design Spark Mechanical 4.0 exportarlos en formato 3D PDF para una mejor visualización, estudio, y publicación de las imágenes.

D'Emic et al. (2013) generó dos modelos para calcular la tasa de reemplazo en sauropodomorfos. Ambos modelos se realizaron a partir del cálculo de la tasa de reemplazo en dos taxones, uno de corona ancha (*Camarasaurus*) y otro de corona

delgada (*Diplodocus*). Con estos modelos pudieron calcular la tasa de reemplazo de algunos sauropodomorfos (*Massospondylus*, *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Nigersaurus*, MPCA-79). La tasa de reemplazo de *Camarasaurus* y *Diplodocus* se calculó en base a la diferencia en el tiempo de formación de un diente funcional y su sucesivo reemplazo, a partir del conteo de líneas de von Ebner. Esto es difícil de examinar cuando no existen dientes funcionales en posición o éstos están muy gastados y con sus raíces reabsorbidas, lo que provoca errores de medición. A su vez, debido a que existen diferencias en las tasas de reemplazo entre denticiones superior e inferior, y a lo largo de una misma serie dental, los cálculos de las tasas de reemplazo y sus comparaciones con otros taxones deberían ser entre huesos y en lo posible posiciones homólogas.

Debido a todo esto y a que no tenemos dientes funcionales completos con su respectivo diente de reemplazo visiblemente bien preservado en *Bagualia* y los demás taxones a estudiar, definimos un nuevo índice que puede dar una idea de la tasa de reemplazo. El Índice de Reemplazo (IR) está dado por el producto entre la suma de los grados de desarrollo de los dientes de reemplazo, y la cantidad total de reemplazos en un mismo alveolo. Dicho grado de desarrollo es calculado dividiendo la longitud apicobasal total (incluida la raíz) de un diente de reemplazo (en mm) por la del primer diente de reemplazo o diente más desarrollado del alvéolo, cuyo grado de desarrollo es siempre tomado como 1. Según esto el IR máximo para un alveolo con un sólo diente de reemplazo es 1, para dos dientes es 4, para tres es 9, etc. Los IRs se comparan entre los taxones estudiados para similares posiciones y cantidades de reemplazos, así como también el promedio de IR total de cada hueso.

Por otro lado, el espaciado z se calculó a partir del grado de desgaste y estado de reemplazo de los dientes. Al igual que otros autores (e.g., Chatterjee y Zheng, 2002; Wiersma y Sander, 2016) definimos estados de crecimiento y desgaste de los dientes de *Bagualia* basados en el tamaño de los dientes, exposición, y grado de desgaste observados en el maxilar MPEF-PV 3341a. Todos los estados fueron agrupados en una única secuencia de 10 fases. Cuatro de las fases fueron asignadas a los dientes de reemplazo, mientras que las restantes seis corresponden a los dientes erupcionados. Los estados se detallan a continuación en orden creciente de desarrollo:

- 1- Pequeño e incipiente extremo apical de una corona en formación (<50% del total de una corona completa)
- 2- Formación de al menos un 50% o más de una corona.

- 3- Corona totalmente formada sin una raíz visible.
- 4- Corona totalmente formada con parte de su raíz, y puede tener el ápice de su corona inserto en la raíz del diente funcional por encima de éste, o apenas erupcionado.
- 5- Diente totalmente formado y erupcionado sin signos de desgaste (ornamentación y dentículos presentes).
- 6- Corona con una única pequeña faceta de oclusión o una mesial, y con dentículos y ornamentación algo desgastados.
- 7- Corona con una segunda faceta de desgaste en el margen mesial o distal, y ornamentación y dentículos ausentes.
- 8- La faceta de oclusión y mesial se fusionan en una sola y larga faceta.
- 9- Las tres facetas de desgaste se fusionan entre sí dándole una forma redondeada a la corona.
- 10- Las tres facetas de desgaste se reducen a una sola faceta horizontal y plana extendida hasta la base de la corona. La raíz de este diente funcional muy gastado es penetrada y empujada desde abajo por parte de la corona del primer diente de reemplazo que estaría en el estado 4.

Forma general del cráneo y hocico. Para caracterizar la forma general del cráneo de *Bagualia*, se realizó el escaneo de todos los huesos craneanos preservados. Debido a que todos los elementos craneanos mandibulares de *Bagualia* se encuentran deformados, tanto por compresión lateromedial como dorsoventral, estos fueron retrodeformados con el programa ZBrush. La mayoría de los huesos craneanos preservados no poseen su homólogo opuesto, por lo que se realizó la generación del elemento espejular de éstos, como para tener un cráneo lo más completo posible. Una vez retrodeformados, todos los huesos craneanos fueron articulados de forma digital con el programa de acceso libre MeshLab 2021.07. A partir de la reconstrucción digital general del cráneo (Figura 6.1), se realizó la medición de ciertos parámetros del hocico que se utilizan como algunos de los indicadores del tipo de estrategia de alimentación de los saurópodos (Whitlock, 2011a), y se describen a continuación:

- El índice de arcada superior (o uAI por sus siglas en inglés; Whitlock, 2011a) es definido como el ancho de la arcada dental de un solo lado, dividido la longitud anteroposterior de la misma (desde el borde anterior del premaxilar hasta el último alveolo del maxilar).

- El índice de arcada inferior (o LAI por sus siglas en inglés) se mide como el uAI pero en la mandíbula inferior, siendo una modificación del índice de Boué (1970) ya que se utiliza la mitad del ancho de la arcada, y no el ancho total de ésta.
- El índice premaxilar-maxilar (o PMI por sus siglas en inglés; Whictlock, 2011a) es una modificación del índice de forma del premaxilar (PSI por sus siglas en inglés; Dompierre y Churcher, 1996). Primero se traza una línea perpendicular a la línea media sagital del cráneo y tangente a la parte más anterior del cráneo. Luego se traza una línea paralela a la línea media de la línea tangente al punto más ancho del hocico. Una tercera línea se traza con un ángulo de 26° desde el eje anteroposterior axial del cráneo conectando las dos primeras líneas, lo que forma un ángulo agudo. Luego se calcula el área del cráneo dentro del triángulo usando una herramienta para tal fin disponible en Photoshop y se la compara con el área del triángulo.
- El índice dentario (o DI por sus siglas en inglés) es el análogo utilizado en la dentición superior (PMI), aplicado a la inferior.
- El ángulo de divergencia del premaxilar (o PMDA por sus siglas en inglés; Whictlock, 2011a) es un método para medir la forma del hocico directamente del material de una forma simple para comparar taxones. Para esto se mide el ángulo formado entre las esquinas anteromedial y anterolateral del premaxilar, y la línea dibujada perpendicular a la sínfisis.

Algunos índices se midieron en la dentición superior, o en la inferior según los materiales que un taxón tenga preservados. En el caso de poseer cráneos completos, se decidió sólo medir los índices en la dentición superior, ya que (excepto por el PMDA) se corresponden a sus homólogos inferiores. En el caso de *Bagualia*, debido a la deformación de los materiales tanto superiores como inferiores del cráneo, se midieron los índices en ambos, y se realizó un promedio de éstos cuando fuere conveniente.

Además de los estudios realizados en *Bagualia*, de forma simultánea se realizaron algunos en otros taxones con fines comparativos. Los taxones, sus materiales estudiados y los análisis realizados se detallan a continuación:

- Cf. *Amygdalodon patagonicus*: de la localidad Cañadón Puelman, perteneciente a la Formación Carnerero de Chubut (Pliensbachiano) se examinó un premaxilar derecho (MPEF-PV 11552) y un maxilar izquierdo (MPEF-PV 11551) alojados en el MEF, los cuales tentativamente asignamos como pertenecientes al

saurópodo *Amygdalodon* ya que de ese lugar surgieron sus restos (Cabrera, 1947). De estos materiales se ha estudiado la morfología de un diente expuesto en el maxilar, el grosor del esmalte en unos dientes de reemplazo expuestos y rotos al nivel de la mitad dorsoventral de la corona, y el patrón de reemplazo por medio de las CTs de los huesos. También se midieron ciertos parámetros respecto a la forma del hocico, a través de la articulación digital en 3D de este elemento con su homólogo especular generado a partir de él. El grosor del esmalte en este caso fue medido a partir de fotografías macro, así como también el SI, a partir de las tomografías, ambos con las herramientas del software ImageJ.

- Sauropoda indet MPEF-PV 12010: este espécimen está representado por un premaxilar izquierdo aislado y casi completo, con ausencia de su rama dorsal y parte de la sínfisis. Este material proviene de la localidad Cerro Cóndor Este, la cual pertenece a la Formación Cañadón Asfalto (Capítulo 2). Este premaxilar ha sido sometido a una CT y se ha medido el grosor del esmalte del único diente funcional expuesto el cual se encuentra roto cerca de su ápice. También se midieron algunos parámetros respecto a la forma del hocico a partir de la articulación en 3D del premaxilar con su homólogo generado a partir del mismo. El SI de los dientes fue medido usando el software ImageJ a partir de las imágenes tomográficas y reconstrucciones 3D.
- Sauropoda indet MACN-CH 934: los materiales de este taxón surgieron de la localidad Cerro Cóndor Sur y fueron primeramente referidos a *Patagosaurus* por Bonaparte (1986) pero luego de un análisis en la morfología dental y apendicular de éste, Rauhut (2003) concluyó de que pertenecen a otro taxón distinto a *Patagosaurus*. Teniendo en cuenta estas conclusiones consideramos al espécimen MACN-CH 934 como otro posible taxón para la Formación Cañadón Asfalto. Los materiales de este taxón estudiados son dos maxilares de un individuo joven, los cuales fueron sometidos a una CT. Además, como en los demás taxones, se describió la morfología de los dientes, se midió el SI, grosor del esmalte, y se estudió el reemplazo. Los parámetros sobre la forma del hocico no pudieron calcularse ya que no existen premaxilares pertenecientes a este taxón.
- *Patagosaurus fariasi*: este eusaurópodo es conocido en base a varios individuos que comprenden tanto restos craneanos como poscraneanos, los cuales fueron

colectados de las localidades Cerro Cóndor Sur y Cerro Cóndor Norte de Chubut, pertenecientes a la sección superior de la Formación Cañadón Asfalto. De *Patagosaurus* se estudiaron dos dentarios, de los cuales uno es derecho (MPEF-PV 1670) y el otro es izquierdo (MACN-CH 933). Estos huesos fueron sometidos a una CT para observar el patrón de reemplazo. De estos huesos se observó la morfología dentaria, se midió el grosor del esmalte y SI por medio de las herramientas del software ImageJ en base a fotografías y tomografías, respectivamente. Debido a que el dentario MACN-CH 933 se encuentra restaurado de forma tal que éste es casi recto (una condición fuera de lo normal), sólo se calcularon los parámetros posibles de la forma del hocico en el dentario MPEF-PV 1670.

Análisis de morfoespacio. Este análisis se realizó siguiendo parte de la metodología empleada por Apaldetti et al. (2021). La diversidad morfológica (disparidad) de los caracteres utilizados en el análisis filogenético fue cuantificada usando el paquete Claddis (Lloyd, 2016) del programa R. Este análisis se realizó partiendo de la matriz de caracteres confeccionada en el Capítulo 4, donde se evaluó la disparidad utilizando la matriz con su total de caracteres (Matriz A: 583 caracteres), y la misma pero con sólo caracteres dentales (Matriz B: 31 caracteres). En esta última también se excluyeron previo al análisis a aquellos taxones que no poseen caracteres escoreados. En ambas matrices se realizó el análisis de disparidad comparando seis intervalos de tiempo definidos: Triásico, Jurásico pre Toarciano, Toarciano, Jurásico Medio, Jurásico Tardío, y Cretácico. La matriz de distancia se generó a partir de las matrices de caracteres mencionadas utilizando la Distancia Máxima Observable Reescalada (MORD por sus siglas en inglés) porque la Distancia Euclidiana Generalizada (GED por sus siglas en inglés) produce un fuerte sesgo metodológico en matrices con gran porcentaje de entradas faltantes (Ezcurra y Butler, 2018; Lehmann *et al.*, 2019). Tal es el caso de los datos presentados aquí, donde la correlación de Pearson entre la distancia al centroide y la cantidad de datos faltantes de cada taxón es significativa en ambas matrices (ver Apéndice). La matriz de distancia se utilizó para calcular la Disimilitud por Pares de Media Ponderada (WMPD por sus siglas en inglés) previa a la ordenación de la métrica para todos los intervalos temporales definidos con el fin de capturar la densidad de cada morfoespacio (Lehmann *et al.*, 2019). Las matrices de distancia se ordenaron mediante un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA por sus siglas en inglés) con corrección de Lingoes (Apaldetti et al., 2021). En el caso de la Matriz A, un total de 13 taxones con

gran porcentaje de entradas faltantes (*Nebulasaurus*: 93.6%; *Archaeodontosaurus*: 97.3%; *Haestasaurus*: 94.3%; *Glacialisaurus*: 96%; NHMUKPVR36834: 95%; *Zby*: 86.4%; *Chinshakiangosaurus*: 95.2%; *Erketu*: 90.2%; *Argentinosaurus*: 89%; *Nemegtosaurus*: 74.2%; *Histriasaurus*: 94%; *Coloradisaurus*: 63%; *Venenosaurus*: 83.2%) fueron recortados para realizar la ordenación debido a la ausencia de superposición de caracteres escoreados entre pares de taxones. Por su parte de la Matriz B fueron recortados previo a la ordenación un total de 3 taxones con un porcentaje de entradas faltantes mayor al 90% (*Xingxiulong*: 90.3%; *Barosaurus*: 96.8%; *Comahuesaurus*: 96.8%). Posterior a la ordenación, se calcularon dos medidas de disparidad: Suma de Varianzas (SoV por sus siglas en inglés), y Suma de Rangos (SoR por sus siglas en inglés). Se probó cómo cada una de estas medidas captura el tamaño, densidad y posición de los morfoespacios usando la función `test.metric` del paquete `dispaRity` (Guillermé, 2018; Guillermé *et al.*, 2020). En ambas matrices A y B los SoV y SoR capturaron bien el tamaño y densidad (ver Apéndice). También en ambas matrices los cálculos se realizaron utilizando las primeras 23 coordenadas elegidas a partir de la visualización del gráfico de porcentajes de varianza explicada para cada coordenada, y la detección del último cambio importante de pendiente en la curva (Apaldetti *et al.*, 2021). Todas las métricas posteriores a la ordenación se calcularon para las matrices A y B, pero también para ambas matrices excluyendo previamente del análisis a ciertos taxones problemáticos. En el caso de la matriz A, se realizó un análisis de disparidad y cálculo de métricas excluyendo cuatro taxones cuyo rango temporal es indefinido, y su porcentaje de datos faltantes es mayor al 60% (*Isanosaurus*: 90.2%; *Amygdalodon*: 91.8%; *Barapasaurus*: 60.4%; *Tonganosaurus*: 67%). Por su parte, con la matriz B se realizó el mismo procedimiento excluyendo a los taxones cuyo rango temporal es indefinido y el porcentaje de entradas faltantes supera el 70% (*Gongxianosaurus*: 80%; *Barapasaurus*: 74%). Luego se generaron gráficos bivariados de morfoespacio para cada matriz en función del análisis de PCoA. La metodología empleada y resultados se detallan en el apéndice del presente Capítulo.

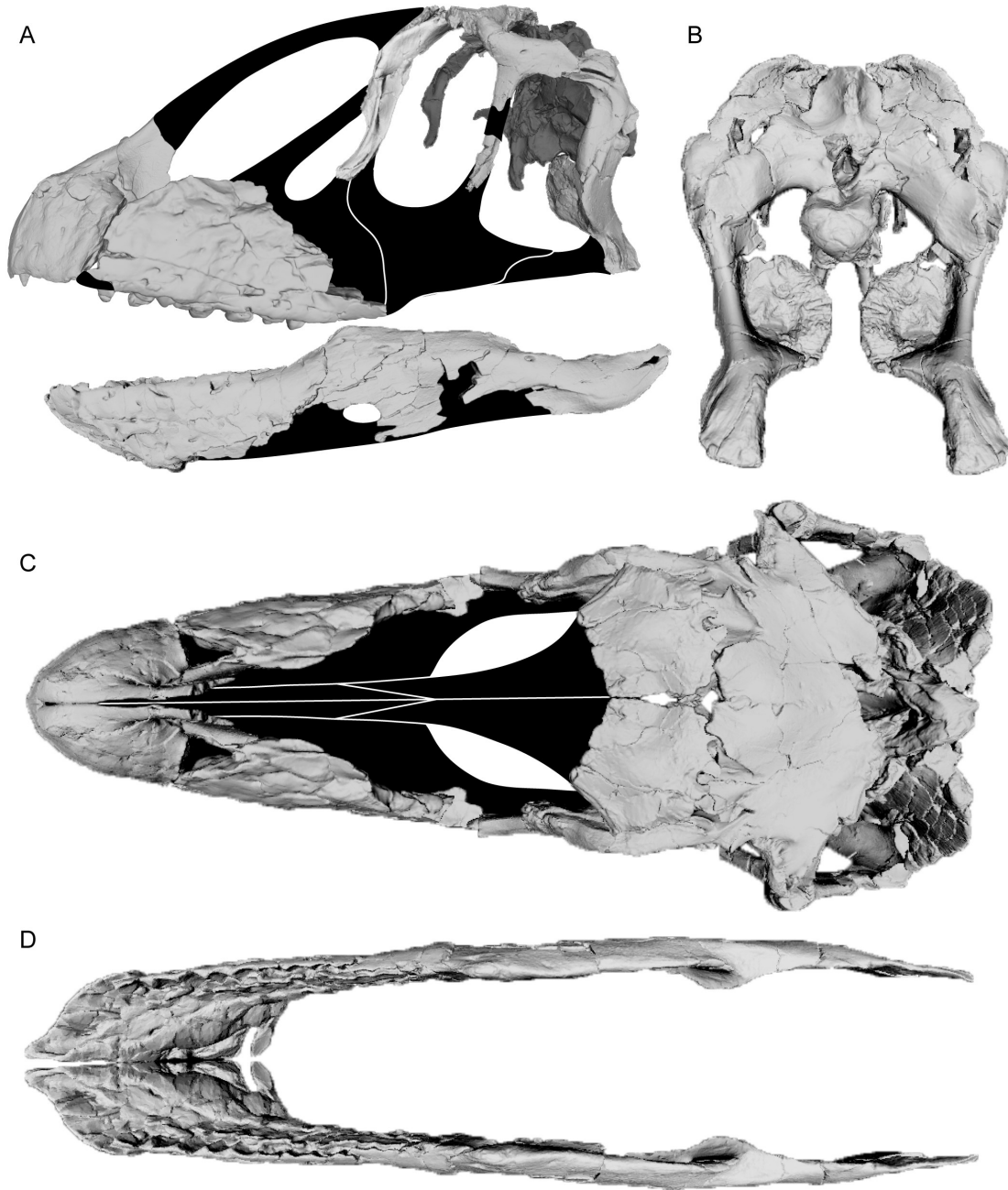


Figura 6.1. Reconstrucción digital del cráneo de *Bagualia alba*. **A**, cráneo en vista lateral izquierda; **B**, cráneo en vista posterior; **C**, cráneo en vista dorsal; **D**, mandíbula en vista dorsal.

6.3 Resultados

6.3.1 Morfología dental

Si bien la morfología dental de *Bagualia* ha sido descrita en el Capítulo 3, aquí se hará una breve descripción y comparación destacando diferencias de sus dientes y características dentales con los de los demás taxones de la Formación Cañadón Asfalto. Al igual que otros sauropodomorfos las coronas de dientes de *Bagualia* son más anchas que sus raíces, existiendo una expansión marcada de éstas encima del límite corona-raíz (Yates, 2003). Esta expansión mesiodistal de la corona de *Bagualia* se ve reflejada en su SI, cuyo rango de valores en la dentición erupcionada o de reemplazo tanto superior e inferior es de 1.1-1.7 (Tablas 6.1-6.2), mientras que el de los dientes aislados es de 1.1-1.6 (Tabla 6.3). Estos valores son similares a los observados en la dentición de cf. *Amygdalodon*, cuyo rango de SI es de 1.2-1.6 (Tabla 6.4). Por su parte, las coronas dentales de los dientes de *Patagosaurus* y MACN-CH 934 son menos expandidas, siendo más elongados apicobasalmente que mesiodistalmente. Los dientes de *Patagosaurus* poseen un rango de SI de 1.5-2.6 en la dentición inferior del espécimen MPEF-PV 1670 (Tabla 6.5), mientras que en MACN-CH 934 (el cual está representado por dentición maxilar) el rango es de 1.9-2.9 (Tabla 6.6). Ambos valores de estos taxones son similares y los mayores medidos entre los especímenes estudiados. En el caso del espécimen MPEF-PV 12010, el rango de valores de SI es intermedio entre los de *Bagualia* y cf. *Amygdalodon*, y los de *Patagosaurus* y MACN-CH 934, con un valor de entre 1.5-1.9 (Tabla 6.7). Comparando la dentición superior de *Bagualia* y cf. *Amygdalodon*, se observa que el promedio de SI de ambos es similar tanto en la dentición erupcionada como de reemplazo, mientras que en los especímenes MACN-CH 934 y MPEF-PV 12010 el promedio es mayor, siendo los dientes de los maxilares de MACN-CH 934 los más elongados (Tabla 6.8). Estos valores son muy evidentes al observar la morfología de los dientes de los taxones a simple vista, donde los dientes del espécimen MACN-CH 934 son más delgados y altos que los de *Bagualia* y cf. *Amygdalodon*. A su vez los valores de SI medidos para cf. *Amygdalodon* se corresponden con el rango de valores de dientes aislados de este taxón previamente estudiados (SI: 1,34-1,49; Carballido y Pol, 2010). Por otra parte, al comparar los valores de SI en la dentición inferior, se observa que los dentarios de *Bagualia* poseen dientes con un SI de entre 1,1 y 1,7, siendo el promedio de 1.4, algo similar a lo que

ocurre con el saurópodomorfo basal *Leonerasaurus*, cuyo SI promedio es de 1.3 (Pol *et al.*, 2011). Por su parte, en el dentario de *Patagosaurus* (MPEF-PV 1670) el rango de SI es mayor (1,5-2,6), con un promedio de 2.2, debido a que las coronas de dientes en este taxón son muy delgadas y altas respecto a las de *Bagualia* (Tabla 6.8). Cabe destacar que los dientes casi erupcionados en el dentario MPEF-PV 1670 de *Patagosaurus* son posteriores (alveolos 9 y 12) por lo que, teniendo en cuenta que el SI disminuye posteriormente en la serie dental, se tomaron como valores comparables de SI los medidos en los dientes de reemplazo de la sección anterior y media del hueso. Por su parte, el dentario MACN-CH 933, referido a un ejemplar juvenil de *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986), está pobremente preservado, por lo que no se pudo medir el SI a partir de las reconstrucciones 3 D, pero si se puede deducir que éste es mayor a 2 debido a la similitud entre estos dientes y los del dentario MPEF-PV 1670.

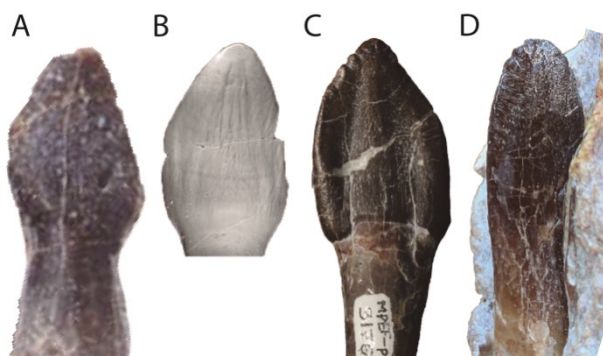


Figura 6.2. Dientes de saurópodos representativos del Jurásico Temprano de Chubut en vista lingual. **A**, *Leonerasaurus taquetrensis* (MPEF-PV 1663); **B**, *Amygdalodon patagonicus* (MLP 46-XIII-21-1/15); **C**, *Bagualia alba* (MPEF-PV 3176); **D**, *Patagosaurus fariasi* (MPEF-PV 1670).

Otra de las características de los dientes de *Bagualia* es la presencia de un esmalte rugoso, el cual, según Holwerda *et al.* (2015), ubican a este taxón dentro del mismo morfotipo que los dientes de MACN-CH 934. Este morfotipo se caracteriza por la presencia de arrugas en la base de la corona (cerca del límite corona-raíz) compuestas por crestas continuas y fosas subcirculares de orientación apicobasal. Hacia la mitad apicobasal de la corona las crestas se vuelven discontinuas lo que da como resultado crestas y surcos reticulados apicobasales. Cerca del ápice las arrugas son suaves y se vuelven protuberancias redondeadas (Holwerda *et al.*, 2015). Este morfotipo de rugosidad del esmalte es diferente al de *Patagosaurus* (MACN-CH 933, MPEF-PV 1670), el cual consiste en surcos apicobasales en la base de la corona que se extienden hacia la zona apical de forma sinuosa y luego se convierten en pequeñas protuberancias redondeadas (Holwerda *et al.*, 2015). También los dentarios de *Patagosaurus* poseen

dentículos mucho más pequeños que los de *Bagualia* y están restringidos a la parte más apical de la corona (Figura 6.2). Por otro lado estos dentículos están ausentes en los dientes de *Amygdalodon* (Carballido y Pol, 2010) y MACN-CH 934. Por su parte, el único diente expuesto del premaxilar MPEF-PV 12010 posee rugosidades sobre el margen distal de la corona, pero no las consideramos como verdaderos dentículos, aunque podrían representar un estadio intermedio entre la carencia y la presencia de dentículos desarrollados como los que posee *Bagualia*.

Otra característica ampliamente distribuida en los saurodomorfos no neosaurópodos es la presencia de una corona cuya superficie labial es convexa y la lingual cóncava, lo que provoca que los dientes tengan una forma de D en sección transversal. Esta convexidad medial labial y a veces lingual está definida por surcos de orientación apicobasal cerca de los márgenes mesial y distal, siendo el distal el más marcado en la mayoría de los casos. La convexidad medial se desarrolla más del lado labial que en el lingual, por lo que, en combinación con los bordes mesial y distal adelgazados por los surcos apicobasales, la sección transversal toma una forma de “sombrero”. Esta forma se observa en los dientes de cf. *Amygdalodon*, *Bagualia* y MACN-CH 934 (Figura 6.3 A-H). En el caso de los dientes del espécimen MPEF-PV 12010, la superficie lingual de éstos es más plana, con una elevación medial y surcos linguales sutiles, mientras que la superficie labial posee una gran convexidad y surcos marcados, por lo que las coronas poseen la tradicional forma de D (Figura 6.3I). A diferencia de todos los demás especímenes, *Patagosaurus* exhibe dientes cuya sección transversal es elíptica, debido a que tanto la superficie medial y lingual son igualmente convexas, y no poseen surcos apicobasales marcados (Figura 6.3J). Esta morfología es similar a la observada en un diente aislado proveniente de la misma Formación, pero a diferencia de *Patagosaurus*, este posee un límite entre la corona y raíz bien marcado además de una sola faceta apical, indicando que son morfotipos diferentes (Carballido *et al.*, 2017a).

En el premaxilar de *Bagualia* (MPEF-PV 3305) ambos surcos mesial y distal están igualmente marcados en los dientes de reemplazo por lo que el ancho labiolingual máximo siempre está en la mitad mesiodistal de la corona (Figura 6.3 C). En el maxilar MPEF-PV 3341a tanto los dientes funcionales o erupcionados como los de reemplazo, poseen un mayor desarrollo del surco distal, por lo que el máximo ancho labiolingual de la corona se sitúa en la mitad anterior de la misma (Figura 6.3 D-E). En este caso también existe un adelgazamiento del margen mesial, que llega a ser hasta la mitad del

ancho labiolingual del margen distal. Por su parte los dentarios parecen mostrar un reflejo de los cambios que ocurren en la dentición superior, ya que, los dientes anteriores de éstos tienen ambos surcos labiales marcados (Figura 6.3 F), mientras que los posteriores sólo exhiben surcos labiales distales bien marcados.

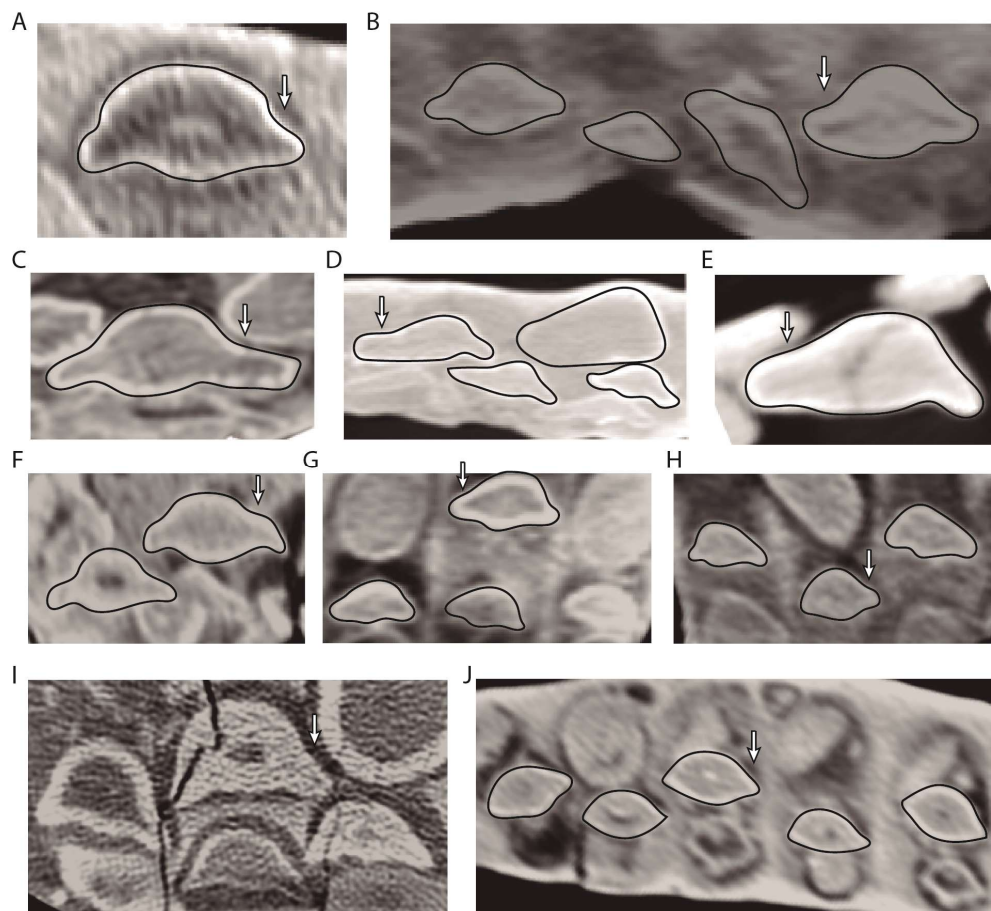


Figura 6.3. Forma en sección transversal de las coronas dentales en diferentes saurópodos del Jurásico Temprano de Chubut. **A-B**, cf. *Amygdalodon patagonicus*, premaxilar derecho MPEF-PV 11552 (**A**) y maxilar izquierdo MPEF-PV 11551 (**B**); **C-F**, *Bagualia alba*, premaxilar izquierdo MPEF-PV 3305 (**C**), maxilar izquierdo MPEF-PV 3341a (**D-E**), y dentario derecho MPEF-PV 3302-3 (**F**); **G-H**, espécimen MACN-CH 934, maxilar izquierdo (**G**), y maxilar derecho (**H**); **I**, premaxilar izquierdo MPEF-PV 12010; **J**, dentario derecho de *Patagosaurus fariasi* (MPEF-PV 1670). Las flechas marcan el surco distal. Las imágenes no están escaladas.

Como se mencionó previamente, el grosor del esmalte estaría relacionado con la dureza del tipo de material al cual va a estar sometido el diente durante la alimentación del animal. A su vez este varía a lo largo de una misma serie de dientes, demostrando que las fuerzas de mordida son variables según las zonas de la boca (Sellers *et al.*, 2019). Por otro lado pueden existir diferencias en el grosor del esmalte en un mismo diente, ya sea del lado lingual o labial, y también entre taxones. Por ejemplo el neosaurópodo *Camarasaurus* posee dientes premaxilares que poseen un esmalte de igual grosor tanto en el lado lingual como labial (D'Emic *et al.*, 2013) pero los diplodocoideos *Nigersaurus*, *Diplodocus* y *Dicraeosaurus* poseen un engrosamiento del esmalte del lado labial (*e.g.*, Sereno *et al.*, 1999; Wilson, 2002; D'Emic *et al.*, 2013; Schwarz *et al.*, 2015), algo también presente en hadrosáuridos y ceratópsidos (Sereno y Wilson, 2005). En el caso de *Diplodocus* el esmalte del lado labial puede ser entre un 25 y 50% más grueso que del lado lingual en su premaxilar (D'Emic *et al.*, 2013), mientras que para *Nigersaurus* Sereno y Wilson (2005) mencionan que el esmalte del lado labial puede ser hasta ocho veces más grueso que del lado lingual, una proporción considerada actualmente como un carácter derivado presente únicamente en rebaquisáuridos. También existen diferencias de grosor a lo largo de la ontogenia, como por ejemplo en los titanosaurios, donde se ha observado que el grosor del esmalte es similar en toda la circunferencia del diente en embriones (*e.g.*, García y Cerda, 2010a), mientras que en otros especímenes presumiblemente adultos existe la misma asimetría descrita en los diplodocoideos (*e.g.*, Canudo *et al.*, 2002).

Volviendo a los sauropodomorfos no neosaurópodos, el sauropodomorfo basal *Plateosaurus* posee un esmalte muy delgado que no supera los 0.04 mm de grosor (Sander, 1999). Mediciones de grosor del esmalte en el sauropodomorfo *Mussaurus* muestran que no hay diferencias significativas entre los lados lingual y labial y su esmalte es más grueso que el de *Plateosaurus* (0.16 mm; Tabla 6.9). En cf. *Amygdalodon* se midió el grosor del esmalte en dos dientes anteriores del maxilar, uno erupcionado y otro de reemplazo, y no se observaron diferencias significativas tanto entre los dientes como dentro de los mismos (Tabla 6.9), con un promedio de 0.45 mm (Tabla 6.8). En *Bagualia* el grosor del esmalte posee un rango de entre 0.58 y 0.76 mm en el maxilar (Figura 6.4), siendo éste mucho más grueso que el presente en los sauropodomorfos basales. A su vez se observa que este grosor es alrededor de un 24 % mayor del lado labial que del lingual en el primer diente del maxilar, y un 8% en el noveno diente del mismo hueso (Tabla 6.9). Comparando los lados labiales de ambos

dientes el incremento de grosor del esmalte hacia posterior es muy pequeño (alrededor de un 5%), mientras que las diferencias son muy significativas al observar el lado lingual, donde el grosor del esmalte en el diente 9 es un 20% mayor que el del diente 1 (Tabla 6.9). Esto podría indicar que en el diente 1 la resistencia a la compresión al morder es más puntual en el lado labial, mientras que el diente 9 no sólo resiste mayor fuerza de mordida (porque posee un mayor grosor que el diente 1), sino que es igualmente importante la resistencia en el lado lingual, es decir, las fuerzas actuantes en este diente son más homogéneas. El dentario de *Patagosaurus* exhibe dientes con un rango de grosor de esmalte de entre 0.23 y 0.37 mm, siendo menor al medido en el maxilar de *Bagualia* y el maxilar del espécimen MACN-CH 934 (ver abajo; Tabla 6.9). No poseemos medidas de grosor de dientes de dentario de *Bagualia* y MACN-CH 934, ni medidas de grosor de esmalte de dentición superior del espécimen referido a *Patagosaurus* MACN-CH 933, por lo que resulta difícil conocer con certeza a qué se deben estas diferencias. Es probable que no haya diferencias entre el grosor del esmalte en la dentición superior e inferior de *Patagosaurus*, pero no se pudo acceder al material holotipo disponible (premaxilar) para realizar las mediciones. En el caso de existir diferencias, éstas podrían deberse a dos factores: que la dentición superior posea un esmalte más grueso que la inferior debido a que estos pueden tener un mayor estrés durante la mordida y arranque de vegetación; o que en MACN-CH 933, al tratarse de un individuo juvenil, sus dientes y por ende el esmalte se encuentren menos desarrollados que en un ejemplar adulto. Esta última opción puede estar relacionada con las diferencias ontogenéticas observadas en la forma de los dientes (*e.g.*, Díez Díaz *et al.*, 2012; Díez Díaz *et al.*, 2013), y en la relación entre el esmalte y la dentina durante el desarrollo de los dientes (García y Cerda, 2010a), soportada eventualmente por una alimentación diferencial de los juveniles respecto de los adultos, lo cual es evidencia a favor de la partición ontogenética de nichos (*e.g.*, Whitlock, 2010; Sander *et al.*, 2013; y referencias en ellos). Además de tener un grosor de esmalte menor, el dentario de *Patagosaurus* muestra dientes cuyo grosor de esmalte es similar tanto en el lado labial como lingual, y existe una disminución de éste (alrededor de un 38%) cuando pasamos del diente 6 hasta uno más posterior (posible 10). Esta disminución en el grosor del esmalte hacia la zona posterior podría deberse a que en el dentario las fuerzas aplicadas en los dientes de esa zona no son importantes, sino que los dientes que son sometidos a una mayor presión son los anteriores y medios. Por su parte el primer diente del maxilar izquierdo MACN-CH 934 posee un esmalte algo más grueso que el de *Bagualia*, con un

grosor máximo de 0.83 mm del lado labial, lo que representa casi un 30% más que el grosor del lado lingual (Tabla 6.9). Es decir que tanto en *Bagualia* como en MACN-CH 934 existe una leve asimetría en el grosor del esmalte, siendo éste mayor en el lado labial. A su vez, el primer diente de reemplazo del primer alveolo del maxilar derecho de MACN-CH 934 posee un esmalte también algo más grueso del lado labial, aunque las diferencias son menores que las vistas en el diente erupcionado del maxilar izquierdo (aproximadamente un 14% más ancho del lado labial). También este diente de reemplazo posee un grosor de esmalte de entre un 18 % (lado lingual) y un 33 % (lado labial) menos que el grosor del esmalte del diente 1 erupcionado del maxilar izquierdo (Tabla 6.9). Esto indica que el esmalte continúa creciendo incluso cuando la corona está totalmente formada durante su estadio previo a erupcionar. Por último, el premaxilar MPEF-PV 12010 posee sólo un diente erupcionado al cual, gracias a que se encuentra roto, se pudo medir el grosor del esmalte. El grosor del esmalte en este espécimen es un 65% mayor en el lado labial que el lingual, teniendo un grosor de 1.3 y 0.85 mm respectivamente (Tabla 6.9). Este grosor es el mayor medido en todos los especímenes analizados en esta sección (Tabla 6.8).

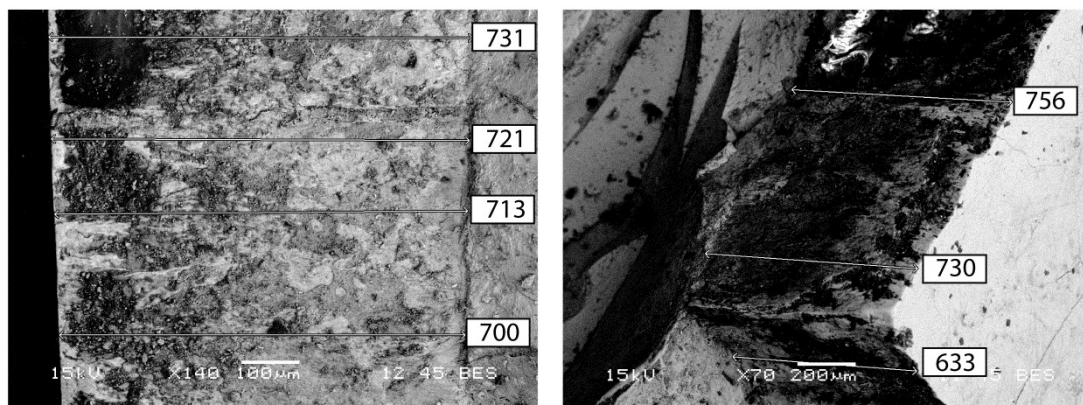


Figura 6.4. Medidas de grosor de esmalte del diente 1 del maxilar MPEF-PV 3341a de *Bagualia alba*. Los valores están dados en micrones.

Otra característica que muestra diferencias entre los saurópodos estudiados es la presencia de los septos interalveolares que separan las familias dentarias. Todos los huesos de *Bagualia* (Figura 6.5 A-B, F), y los de cf. *Amygdalodon* (Figura 6.5D-E) y el espécimen MPEF-PV 12010 (Figura 6.5H) carecen de septos, aunque externamente los alveolos están separados por crestas interalveolares que surgen del margen labial y la placa interdental. Tal condición es similar a la observada en *Camarasaurus* (D Emic et

al., 2013:fig. 2B) y *Euhelopus* (Salakka, 2014:fig. 6, 12, 13) donde los dientes de reemplazo no están empaquetados en una misma línea. En el premaxilar de *Bagualia* se ve claramente cómo estas crestas se extienden dentro del hueso hasta el nivel de la porción apical del primer diente de reemplazo, justo en la mitad dorsoventral del cuerpo del premaxilar. Luego estas desaparecen justo cuando el diente de reemplazo invade parte del alveolo adyacente. Debido a esto, las coronas de dientes de reemplazo de una familia invaden el alvéolo adyacente de forma intercalada (ver abajo). En contraste a esto, *Patagosaurus* (Figura 6.5C, G) y el espécimen MACN-CH 934(Figura 6.5 I, J) poseen claramente septos interalveolares, los cuales separan las diferentes familias dentarias con sus dientes de reemplazo perfectamente alineados lingualmente a los maduros. Aquí los dientes de reemplazo no pueden invadir los alveolos adyacentes, algo que sí sucede en cf. *Amygdalodon* y *Bagualia*.

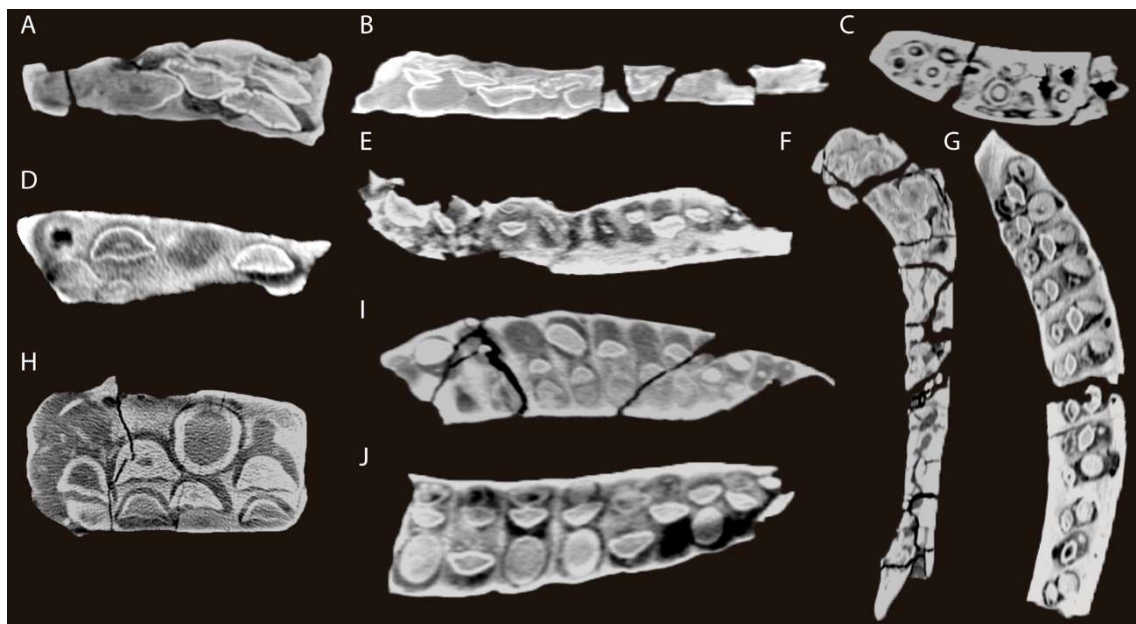


Figura 6.5. Cortes tomográficos en sentido longitudinal de los elementos mandibulares superiores e inferiores estudiados. **A**, premaxilar izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3305); **B**, maxilar izquierdo de *Bagualia alba*(MPEF-PV 3341a); **C**, porción anterior del dentario izquierdo de *Patagosaurus fariasi* (MACN-CH 933); **D**, premaxilar derecho de cf. *Amygdalodon patagonicus* (MPEF-PV 11552); **E**, maxilar izquierdo de cf. *Amygdalodon patagonicus* (MPEF-PV 11551); **F**, dentario derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3302-3); **G**, dentario derecho de *Patagosaurus fariasi* (MPEF-PV 1670); **H**, premaxilar izquierdo del espécimen MPEF-PV 12010; **I**, maxilar derecho del espécimen

MACN-CH 934; J, maxilar izquierdo del espécimen MACN-CH 934. Los elementos no están escalados.

6.3.2 Microdesgaste dental

En los dientes de *Bagualia* se presentan tres tipos de facetas de desgaste, una apical, una mesial, y otra distal, las cuales son reconocidas en otros saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*, *Camarasaurus*; Allain y Aquesbi, 2008; Ouyang y Ye, 2002:fig. 8-12; Wiersma y Sander, 2016). La orientación de los dientes es la causa de un desgaste diferencial, lo cual provoca que las superficies donde se desgastan primero las coronas sean las apicales y mesiales, y finalmente las distales. La presencia de una sola faceta en el margen mesial del premaxilar y el mayor desarrollo de esta faceta en el maxilar de *Bagualia* podría indicar que al menos en los dientes superiores la faceta mesial está más desarrollada que la distal y se forma antes que esta. Esta faceta mesial se ha producido por contacto con la faceta distal de los dientes inferiores, por lo que, a diferencia de los dientes superiores, en estos la faceta distal estaría más desarrollada que la mesial. Esta última condición se observa en algunos dientes aislados (MPEF-PV 11036; MPEF-PV 3146; MPEF-PV 3208), por lo que se puede identificar a éstos como parte de la dentición inferior. Las facetas mesial y apical de los primeros dientes del maxilar son perpendiculares al eje anteroposterior del hueso, mientras que en los dientes cuarto, sexto y undécimo estas facetas de desgaste son paralelas a este eje. Si las facetas distales de los dientes dentarios contactan con el margen mesial de los dientes superiores en un plano paralelo respecto al eje mayor de los huesos, los dientes dentarios también tendrían una orientación oblicua al eje longitudinal, con el margen mesial ubicado lingualmente al distal al menos en los dientes ubicados posteriormente al sexto diente dentario. La diferente orientación de las facetas mesial y apical observada en los primeros dientes premaxilares y maxilares puede deberse a que estos dientes tienen una orientación diferente con respecto al eje longitudinal del hueso ya que el premaxilar está orientado oblicuamente al eje anteroposterior del cráneo, y los dientes superiores en la parte anterior de la boca deben coincidir con los inferiores organizados en un dentario también curvo en su parte anterior. En el undécimo diente del maxilar tiene solo una cara apical y no desarrolla una mesial. Esto puede deberse a que, los dientes maxilares posteriores pueden no estar bien intercalados con los

inferiores, por lo que las coronas tienen primero un contacto apical en lugar de uno mesial o distal.

En resumen, el desgaste dentario observado en los dientes premaxilares, maxilares y aislados muestra que existe una variación de los mismos con respecto a si son superiores o inferiores, así como en qué parte del hueso se encuentran (anterior o posterior), y la orientación del mismo con respecto a su eje longitudinal. Al igual que en *Camarasaurus*, estas características del desgaste dental pueden usarse para identificar dientes aislados como superiores o inferiores. (Wiersma y Sander, 2016).

El microdesgaste fue estudiado en el maxilar izquierdo de *Bagualia*, ya que es donde existe una serie casi completa de dientes erupcionados con diferentes estadios de desgaste, lo que permite observar una secuencia de desgaste en un mismo hueso. Del premaxilar sólo se observó el desgaste del diente 1, el cual es el único preservado *in situ*. El margen alveolar se encuentra alrededor de 1 cm por encima del lingual, por lo que la corona del único diente preservado en posición en el primer alveolo está totalmente expuesto del lado lingual, mientras que en vista lateral solamente es visible el tercio distal. El plano sagital de este diente es perpendicular al eje anteroposterior del hueso. La corona es más alta apicobasalmente que ancha mesiodistalmente (SI: 1,5) y tiene una leve torsión por lo que el ápice forma un arco de aproximadamente 35 ° respecto a la base de la corona, lo que causa que los márgenes mesial y distal estén lingual y labialmente orientados respectivamente. En el margen mesial se observan dos incipientes dentículos cerca del ápice, mientras que en el margen distal sólo uno. En este diente hay dos facetas de desgaste: una incipiente faceta apical, y una faceta mesial desarrollada cerca del ápice. Esta faceta mesial se desvanece lingualmente. Todo parece indicar que este diente no ha sido muy usado hasta el momento de la muerte del animal, porque, a pesar de tener dos facetas, estas son muy pequeñas y el diente aún conserva dentículos. El mayor desarrollo de la faceta mesial indica que al menos en este diente el desgaste comienza sobre el margen mesial. Esta faceta ha sido causada por el contacto con el margen distal del primer diente del dentario, por lo que éste se ubicaría por delante del primer diente premaxilar. En el margen distal no hay facetas, pero hay un dentículo incipiente y gastado lo que podría indicar que el desgaste en este margen fue menor y producto del contacto de éste con el margen mesial del segundo diente del dentario. Debido a que el primer diente premaxilar está totalmente erupcionado, las diferencias en el desgaste entre los márgenes mesial y distal pueden deberse a que el segundo diente del dentario estaba en un estadio menor de erupción que su diente

anterior. Otra causa del desgaste diferencial en ambos márgenes del primer diente premaxilar puede deberse a que la torsión indicada anteriormente deja más expuesto al margen mesial al desgaste lingual por los dientes inferiores.

Del maxilar izquierdo de *Bagualia* (MPEF-PV 3341a), sólo los dientes 1 y 6 se sometieron al análisis de microdesgaste por medio de la utilización del SEM. Los restantes fueron analizados por medio de moldes en resina.

En el diente 1 la faceta mesial se encuentra posterolingualmente orientada formando un ángulo de aproximadamente 60° respecto al eje anteroposterior del maxilar. A su vez esta faceta está inclinada lingualmente. Las características del microdesgaste visibles en las fotografías del SEM muestran predominancia de rayas, y no puede identificarse claramente la presencia de huecos circulares (Figura 6.6 E, G). Las rayas profundas son largas, paralelas entre sí y más marcadas en la dentina que en el esmalte, lo cual se correlaciona con la diferente dureza de ambos tejidos, la cual es mayor en el esmalte. Algunas de estas rayas se continúan hacia el esmalte. La mayoría de estas rayas poseen orientación vertical con un ángulo aproximado de 45° respecto al eje anteroposterior de la faceta de desgaste, y son producto del contacto de este diente con su contraparte inferior al momento de la oclusión mandibular y la presión de vegetación dura o partículas duras en medio de este contacto. Por su parte en el esmalte predominan rayas menos profundas, delgadas, cortas, y con orientación irregular, es decir, en diferentes sentidos (Figura 6.6 E, G). Algunas están perpendiculares a las rayas observadas en la dentina y otras se extienden fuera de la faceta de desgaste, sobre las superficies lingual y labial del diente. En la dentina se observan algunos huecos de pequeño tamaño. Adicionalmente en las imágenes se observa una forma de microdesgaste que consiste en un muy pequeño hueco continuo con una raya profunda el cual es fácilmente identificable con un mayor aumento (200x; Figura 6.6 E). Este podría haberse producido cuando los dientes chocaron entre sí con alguna partícula de grano muy fino en medio (por ejemplo polvo) por lo que ésta no sólo dejó un hueco producto de la presión de ambos dientes en contacto, sino que también dejó una raya luego del momento en que los dientes se deslizaron uno sobre otro al cerrarse la boca. La disposición de rayas más cortas, y paralelas entre sí, pero perpendiculares al sentido de oclusión del diente (Figura 6.6 E) podría indicar que fueron producidas por el raspado de vegetación dura como resultado de un movimiento hacia abajo de la cabeza al momento del arranque de la misma.

El diente 2 del maxilar se encuentra muy desgastado, por lo que sólo está representado por una corona cuya faceta de desgaste basal llega casi hasta el límite de la corona-raíz del lado lingual, mientras que del lado labial está un poco más arriba de éste. Esto se debe a que la faceta está inclinada lingualmente. Es interesante observar la presencia de muchas grietas en sentido concéntrico tanto en el esmalte como en la dentina, siendo más numerosas en esta última (Figura 6.7 A). Estas grietas posiblemente se deban al alto grado de desgaste del diente, el cual estaba cerca de cumplir su vida útil, experimentando un resquebrajamiento general de su corona. El molde de resina de esta faceta exhibe también una predominancia de rayas profundas y largas, y en la zona más labial de la misma. Las rayas más profundas y largas poseen una organización algo paralela y en sentido labiolingual (Figura 6.7 A). Debido a que este diente se encuentra por debajo de la línea de dientes funcionales, resulta difícil que haya estado en contacto con su opuesto inferior. Como entre los dientes 1 y 3 quedaba un hueco, el microdesgaste observado en el diente 2 podría haberse originado por el contacto con la vegetación encerrada entre ellos luego de la oclusión de la boca y el movimiento ya sea ventral o lateral de la cabeza a modo de arrancar la vegetación. También existe un mayor número de líneas más pequeñas y menos profundas cerca del centro y lado lingual de la faceta cuyo sentido es más desordenado. La superficie aquí parece estar desgastada debido a la interacción de este diente con vegetación que quedaba alojada en el hueco entre el diente 1 y 3, por lo que la misma no generaba rayas profundas ni otro tipo de microdesgaste al menos en esta zona.

En el diente 4 del maxilar MPEF-PV 3341a sólo se observa una faceta apical incompleta y algo extendida sobre el margen mesial, mientras que el margen distal no hay faceta de desgaste, pero sí un denticulo, lo que indica que esta zona aún no había sido sujeta a desgaste. Como se dijo anteriormente, este diente no presenta un desgaste marcado debido a que no fue funcional durante mucho tiempo hasta la muerte del animal. Al igual que las demás facetas, ésta se encuentra algo inclinada lingualmente, por lo que las características de microdesgaste se extienden sobre la zona superior de la superficie lingual de la corona. El tipo de microdesgaste predominante consiste en rayas profundas principalmente de orientación perpendicular al eje anteroposterior de la corona y en sentido de oclusión (Figura 6.7 B). Muchas de estas rayas son continuas hacia el lado lingual. También hay otras rayas delgadas y desordenadas que se distribuyen tanto en la faceta como en los lados lingual y labial de la corona, cerca del margen de la faceta. Son pocos los huecos presentes, aunque la mayoría son muy

pequeños. No obstante, como se describió en los dientes observados bajo el MEB, aquí se han observado algunos pocos huecos combinados con una raya profunda y corta, producto de algún grano de sedimento presionado y deslizado entre los dientes en contacto. Por lo general la mayor parte del microdesgaste observado en esta faceta se debe a la interacción diente con diente, y en segundo lugar a la vegetación dura la cual generó rayas de menor calibre, en sentidos diversos, y hasta extendidas hacia la superficie lingual.

Por su parte el diente 5 del maxilar de *Bagualia* posee un estado de desgaste similar al del diente 2, es decir, se encuentra totalmente gastado, con una faceta basal cerca del límite de la corona con la raíz. Esta faceta también tiene una leve inclinación lingual y está totalmente fraccionada de manera radial, indicando que al diente le faltaba muy poco para culminar su vida útil. En este diente no se han observado características de microdesgaste debido a la pobre preservación del mismo (Figura 6.7 C).

El diente 6 del maxilar MPEF-PV 3341 posee sus facetas de desgaste bien marcadas. Todas las facetas están inclinadas lingualmente y perpendiculares al margen labial del hueso. La faceta mesioapical (mesial continuada con la apical) está orientada 10° respecto al eje mayor del hueso, mientras que la distal se orienta unos 54° . La faceta mesiodistal es vertical y paralela al alto apicobasal de la corona. Por su parte el plano de la faceta distal se encuentra lingualmente menos inclinado. La faceta mesioapical está dominada por rayas orientadas verticalmente con un ángulo de 25° respecto al eje mayor de la faceta (Figura 6.6 F). Al igual que en el diente 1, las rayas orientadas labiolingualmente son más numerosas, gruesas y profundas en la dentina que en el esmalte. Pequeños huecos se observan tanto en el esmalte como en la dentina (Figura 6.6 D, F). Al igual que en el diente 1, los huecos se observan claramente a un aumento de 200X, mientras que a un aumento de 25X se presentan minúsculos (Figura 6.7 D-E). En el esmalte se observan rayas finas y poco marcadas con disposición desordenada. En contraste, en la faceta distal la mayoría de las rayas son largas y menos profundas que los presentes en la faceta mesial (Figura 6.6 D). Aquí también las rayas están más marcadas en la dentina (Figura 6.7 D), aunque a diferencia con lo que ocurre en la faceta mesial, la mayoría está desordenada. Sólo aquellas rayas más profundas y marcadas poseen una orientación apicobasal ordenada, lo cual se observa bien en la dentina cerca del borde labial.

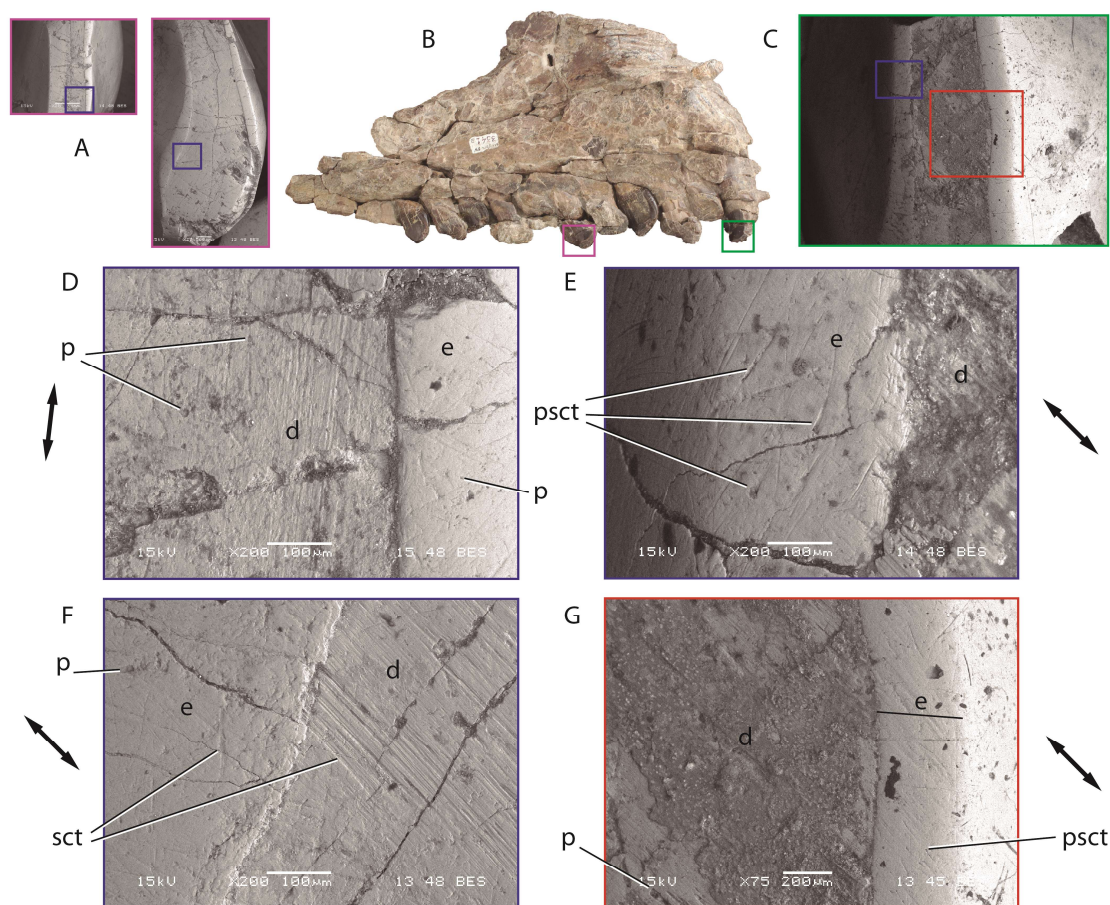


Figura 6.6. Características del microdesgaste observadas en el maxilar de *Bagualia alba* con microscopio electrónico de barrido (SEM). **A**, vista de la faceta distal y mesioapical del sexto diente del maxilar con aumento de 25X; **B**, maxilar MPEF-PV 3341a con detalles de los dientes 1 y 6 examinados; **C**, vista de la faceta mesial del diente 1 con aumento de 25X; **D**, detalle de la faceta distal del diente 6 a 200X; **E**, detalle de la faceta mesial del diente 1 a 200X; **F**, detalle de la faceta apical del diente 6 a 200X; **G**, detalle de la faceta mesial del diente 1 a 75X. **Abreviaturas:** **e**, esmalte; **d**, dentina; **p**, hueco; **psct**, hueco plus raya; **sct**, raya. Recuadro rosa y verde indican detalles del diente 6 y 1 respectivamente. Recuadros azul y rojo indican las zonas donde se tomaron las fotografías en los respectivos dientes con aumentos de 200X y 75X respectivamente. Las flechas indican el sentido de oclusión diente con diente.

El diente 10 del maxilar posee un estado de desgaste similar al del diente 3, siendo este avanzado pero no tanto como en los dientes 2 y 5. En este diente se encuentran las tres facetas (mesial, apical y distal) fusionadas por lo que la corona adopta una forma redondeada, pero con una marcada faceta distal cóncava producto de

su desgaste al contacto con la faceta mesial del diente opuesto inferior. La faceta mejor conservada es la apical, la cual cuenta con algunas rayas profundas y numerosos huecos que son observados claramente con un gran aumento (Figura 6.7 F-G). Si bien la presencia de huecos muy pequeños supera en número a la poca cantidad de rayas, este diente se encuentra muy pulido, lo cual seguramente se debió a la acción de la vegetación que tenía contacto con él pero no durante la mordida, ya que este diente no sólo se encuentra muy posterior, sino que debió haber tenido poco o nulo contacto con su opuesto inferior. Esto se debe a que no hay facetas oclusales planas, sino redondeadas. Es por esto que el diente 10 es un estado previo al de los dientes 2 y 5, donde prácticamente la poca abrasión de la vegetación sólo actúa puliéndolos y borrando el microdesgaste de los mismos producido cuando había una interacción entre dientes con diente y a su vez vegetación de por medio.

Por último, el diente 11 del maxilar muestra una pequeña faceta triangular distal, lo que indica que tenía poco uso al momento de la muerte del animal, como se observa en el diente 4. El margen mesial de este diente está roto pero podemos deducir que no tiene desgaste ya que preserva un denticulo sin signos de desgaste. En contraste, en el margen distal no hay denticulos, pero tampoco una faceta de desgaste. Su faceta distal está dominada por rayas de orientaciones diversas tanto en el esmalte como dentina (Figura 6.7 H). Algunas son profundas y poseen una orientación en sentido oclusal por lo que fueron realizadas durante la interacción diente-vegetación-diente.

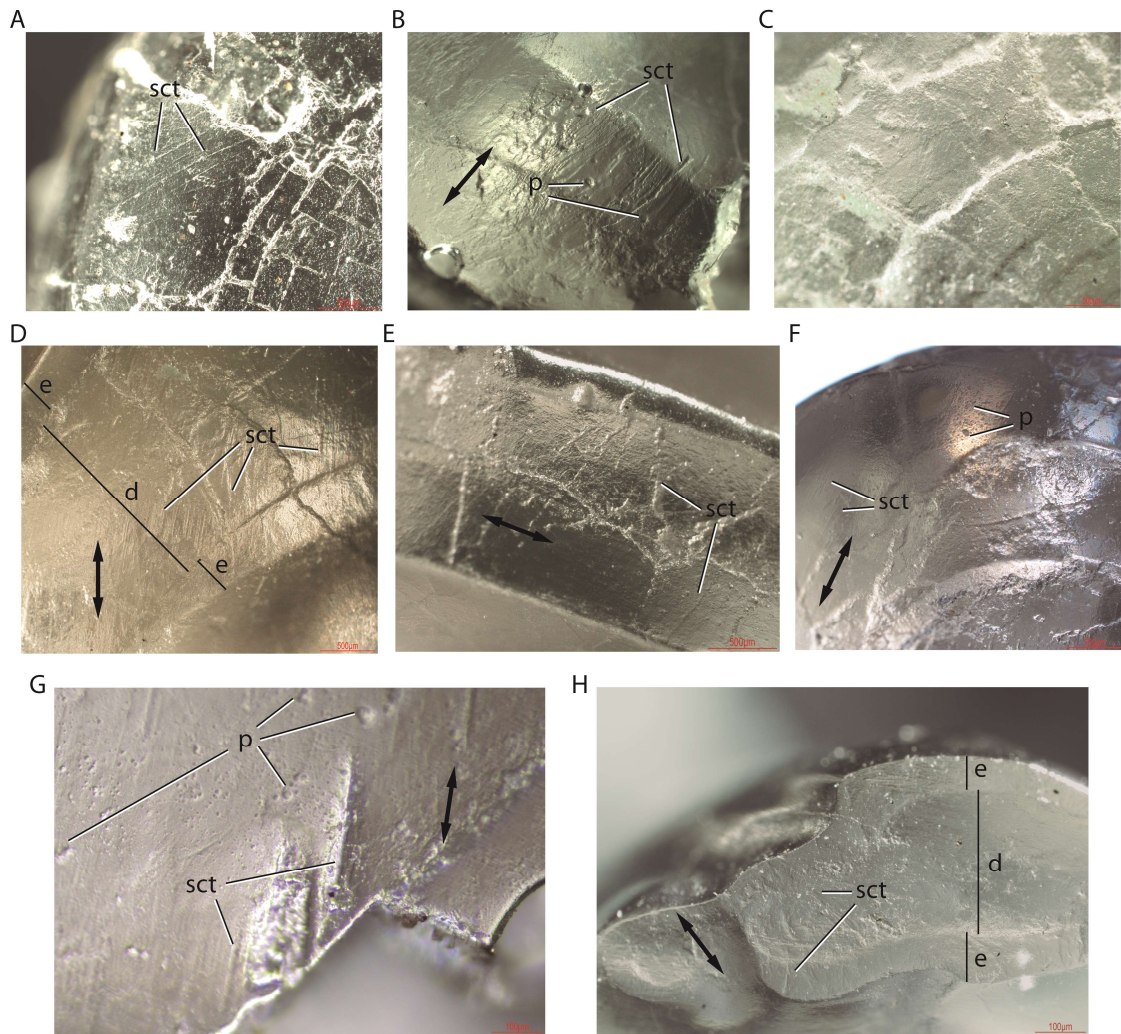


Figura 6.7. Características del microdesgaste observadas en el maxilar de *Bagualia alba* por medio de moldes de resina. **A**, vista de la faceta basal del diente 2 con aumento de 25X; **B**, vista de la faceta apical del diente 4 con aumento de 25X; **C**, vista de la faceta basal del diente 5 con aumento de 25X; **D**, vista de la faceta mesiodistal del diente 6 con aumento de 25X; **E**, vista de la faceta distal del diente 6 con aumento de 25X; **F**, vista de la faceta apical del diente 10 con aumento de 25X; **G**, vista de la faceta apical del diente 10 con aumento de 100X; **H**, vista de la faceta apical del diente 11 con aumento de 100X. **Abreviaturas:** e, esmalte; d, dentina; p, hueco; sct, raya. Las flechas indican el sentido de oclusión diente con diente.

6.3.3 Reemplazo dental

Premaxilares

Bagualia alba. El premaxilar de *Bagualia* (MPEF-PV 3305) posee 12 dientes de reemplazo (Figura 6.8 A, D). Debido a la preservación del material, sólo las coronas de los dientes de reemplazo pudieron ser reconstruidas. Existen 3 dientes de reemplazo en todos los alveolos (Figura 6.8A, D), superando así los reemplazos observados en cf. *Amygdalodon* y el espécimen MPEF-PV 12010 (ver abajo). Cada diente de reemplazo se encuentra lingual y algo posterior a su diente más maduro (Figura 6.8 D). Las coronas del segundo y tercer reemplazo están comprimidas labiolingualmente en relación con los dientes erupcionados y los primeros reemplazos. Esto puede deberse a que la cavidad pulpar de estos dientes todavía no se había llenado con dentina al momento de la muerte del animal, como se describió en los dientes de reemplazo de *Camarasaurus* (Madsen *et al.*, 1995). El primer diente de reemplazo del primer alveolo se ubica lingual a la raíz del diente funcional y su eje mesiodistal es paralelo al eje anteroposterior del hueso, es decir, perpendicular al plano mesiodistal del diente funcional (Figura 6.8 D). Aquí ocurre una resorción de la raíz del diente funcional, la cual deja un hueco del lado lingual que es ocupado por el primer diente de reemplazo (Figura 6.8 A). Este hueco ocupa los dos tercios distales de la raíz del diente funcional y es de forma ovalada. El segundo y tercer diente de reemplazo se encuentran desplazados más posteriormente que el primero (Figura 6.8 A). Esta posición más posterior de los reemplazos es mayor en el tercer diente de reemplazo del primer alveolo a tal punto que éste se ubica casi al mismo nivel que el segundo alveolo (Figura 6.8 A). Esto indica un sentido de reemplazo en el cual los nuevos dientes generados se ubican posteriores al funcional, y a medida que crecen migran anteriormente hasta ubicarse en su respectivo alveolo. Todas las filas de reemplazo están al mismo nivel. El tercer diente de reemplazo de los alveolos 1 y 3 está menos desarrollado que el de los alveolos 2 y 4 (Figura 6.8 A, D). También el tercer reemplazo se posiciona algo más ventral que el segundo (Figura 6.8 A). Este patrón podría indicar que, además del movimiento anterior, los nuevos dientes poseen un movimiento algo dorsal durante su posicionamiento en el alveolo correspondiente (Figura 6.11 A). Entre los alveolos, la disposición de los primeros dientes de reemplazo es intercalada, es decir, el primer diente de reemplazo del primer alveolo es lingual al primer reemplazo del segundo

alveolo, y éste a su vez es labial a su homólogo del tercer alveolo, y así sucesivamente (Figura 6.8 D). Esto también ocurre con los segundos dientes de reemplazo por lo que cada margen mesial o distal de los dientes de reemplazo se superponen entre sí con los de los alveolos adyacentes (Figura 6.8 D). Este arreglo de los dientes puede que sirva para maximizar el número y tamaño de dientes que el premaxilar pueda soportar (ver discusión).

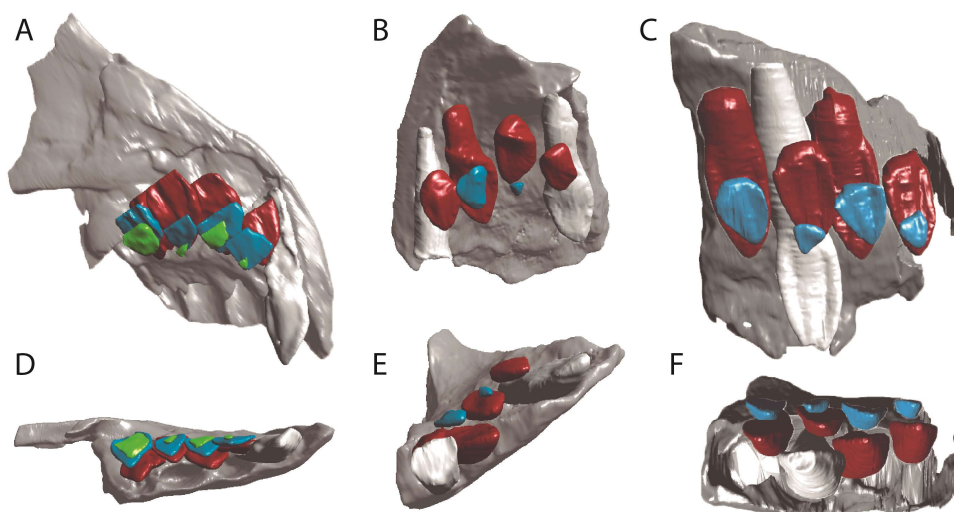


Figura 6.8. Reconstrucción en 3D de los dientes de reemplazo de los premaxilares de los saurópodos en estudio. **A** y **D**, premaxilar de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3305) en vista medial(**A**) y ventral (**D**); **B** y **E**, premaxilar de cf. *Amygdalodon patagonicus* (MPEF-PV 11552) en vista posterior (**B**) y ventral (**E**); **C** y **F**, premaxilar del espécimen MPEF-PV 12010 en vista medial(**C**) y ventral (**F**). En color blanco se indican aquellos dientes erupcionados y o funcionales, en rojo los primeros dientes de reemplazo, en celeste los segundos dientes de reemplazo, y en verde los terceros dientes de reemplazo. Los premaxilares no están escalados.

Cf. *Amygdalodon patagonicus*. El premaxilar de cf. *Amygdalodon* (MPEF-PV 11552) conserva su cuerpo principal. Sólo la base del proceso ascendente y dorsomedial están preservados, los cuales definen una fosa narial marcada. La sínfisis es alrededor de tres veces más alta dorsoventralmente que anteroposteriormente ancha. Su superficie es plana y cerca del margen posterior en su mitad dorsoventral se encuentra expuesto una pequeña porción del primer diente de reemplazo del primer alveolo. El cuerpo principal del premaxilar es tan largo como alto y posee cuatro alveolos. Debido a la ausencia de

la porción anteroventral del cuerpo premaxilar, en el primer alveolo se encuentra expuesto en corte transversal el primer diente erupcionado a nivel de la base de la corona, por lo que sólo se preserva un pequeño borde de esmalte del lado lingual.

El premaxilar posee 6 dientes de reemplazo, con al menos dos en el segundo y tercer alveolo (Figura 6.8 B, E). Los dientes son de tipo cuchara y con una constricción entre la corona y la raíz. Cada diente inmaduro de reemplazo se encuentra lingual y algo mesial al diente más maduro, excepto por el primer diente de reemplazo del primer alveolo el cual está perfectamente alineado con su correspondiente diente erupcionado (Figura 6.8B, E). El margen distal del primer diente de reemplazo del primer alveolo se encuentra entre los márgenes mesiales del primer y segundo reemplazo del segundo alveolo (Figura 6.8B). El primer diente de reemplazo del segundo alveolo tiene una corona totalmente formada y su raíz bastante completa (Figura 6.8B). En el cuarto alveolo existe un diente que es el más desarrollado de todo el premaxilar, con una raíz más completa que el del segundo alveolo (Figura 6.8B). A su vez este diente posee la porción distal de su corona erupcionada. Éste diente podría considerarse como funcional, pero debido a su posición (aún dentro del alveolo) y desarrollo de la raíz diferente al diente erupcionado del primer alveolo, lo consideramos como un diente de reemplazo apenas erupcionando, pero aún sin ser funcional.

A pesar de existir dientes de reemplazo casi totalmente formados y erupcionados en el alveolo 1 y 4, estos alveolos no poseen un segundo diente de reemplazo en formación, mientras que sí los hay en los alveolos 2 y 3 donde el primer diente de reemplazo se encuentra menos desarrollado que en los alveolos 1 y 4 (Figura 6.8B). Esto podría indicar que el máximo número de reemplazos en este premaxilar es de 2, ya que a pesar de tener un buen desarrollo de dientes de primer reemplazo tanto muy dentro del hueso como próximos a erupcionar completamente (alveolo 4), no se genera un tercer reemplazo. Esto es diferente al premaxilar de *Bagualia*(MPEF-PV 3305) donde, a pesar de tener un diente erupcionado y sin uso en el primer alveolo, en este sitio hay tres dientes de reemplazo (ver arriba). Por otra parte, el primer diente de reemplazo del primer alveolo puede invadir el área de reemplazos del segundo diente debido a que no existen septos interalveolares separando las familias dentarias, como sucede en *Bagualia* (ver arriba).

Espécimen MPEF-PV 12010. Este premaxilar izquierdo se encuentra casi completo, careciendo sólo de su proceso dorsal y parte de la sínfisis. Posee un total de cuatro

alveolos de los cuales sólo el tercero está ocupado por un diente erupcionado cuyo ápice de la corona se encuentra roto y deja ver el grosor del esmalte en ese nivel. En ambas superficies lingual y labial existen dos surcos dorsoventralmente orientados y cercanos a los bordes mesial y distal (ver arriba). Estos se continúan al menos hasta un tercio de la superficie mesial y distal de la raíz, lo cual se observa muy bien en el diente erupcionado.

Este premaxilar posee un total de 9 dientes, de los cuales 1 está erupcionado pero es probable que no haya sido funcional debido a que (si estuviera completo) no alcanza a sobrepasar el margen alveolar medial del hueso. El resto de los 8 dientes de reemplazo (Figura 6.8C, F) están repartidos en dos olas de reemplazo en los cuatro alveolos. Es decir, que el número máximo de dientes de reemplazo de este premaxilar es de 2. Los dientes de reemplazo maduros se ubican labiales a los inmaduros y perfectamente alineados a éstos (Figura 6.8F).

Maxilares

Bagualia alba. En el maxilar MPEV-PV 3341a se contabilizan 13 alveolos, de los cuales los primeros 11 poseen dientes funcionales en diferentes estados de desarrollo y preservación (Figura 6.9 A, B). La reconstrucción de los dientes de reemplazo está afectada por el grado de fragmentación del material. Los dientes están orientados anteriormente y con un arreglo de tipo “en-echelon”. Al igual que en el premaxilar el margen alveolar labial está aproximadamente 1 cm por encima del lingual. Debido a esto, del lado labial sólo son visibles las coronas de los dientes, mientras que del lado lingual también se exponen parte de las raíces. Al igual que en el premaxilar, los dientes del maxilar tienen un arreglo de tipo “en-echelon” por lo que el margen mesial de un diente es lingual al margen distal de su diente sucesivo.

En el maxilar hay al menos 24 dientes de reemplazo (Figura 6.9A, B). En este elemento hay hasta 3 dientes de reemplazo sólo en el alveolo 2 (Figura 6.9A). Los alveolos 11 y 12 solo tienen un diente de reemplazo. Los primeros dientes de reemplazo tienen coronas casi completas, excepto en los últimos tres alveolos donde éstas son incipientes. El primer diente de reemplazo de los alveolos 2, 5 y 7 se encuentran más cerca del margen alveolar que los demás, y a su vez están insertos dentro de la raíz reabsorbida de sus correspondientes dientes funcionales que se encuentran por encima de ellos (Figura 6.9A). Esto y el hecho de que esos dientes funcionales están muy

gastados, indica que estos estaban pronto a caerse por el empuje desde debajo de los primeros reemplazos. Los segundos dientes de reemplazo poseen coronas con un grado de desarrollo menor que en los dientes de la primera fila de reemplazos. Estos segundos dientes de reemplazo no se observan en los alveolos 9, 12 y 13 (Figura 6.9A, B). Al igual que en el premaxilar, los dientes de reemplazo del maxilar se encuentran linguales y algo posteriores a sus dientes más maduros. También el segundo diente de reemplazo se ubica algo más ventral que el primer reemplazo (Figura 6.9A). Esto indica que el movimiento de reemplazo es similar al descrito en el premaxilar (Figura 6.11 B). También, al igual que en el premaxilar, los dientes de reemplazo están intercalados por lo que no existen septos interalveolares (ver arriba).

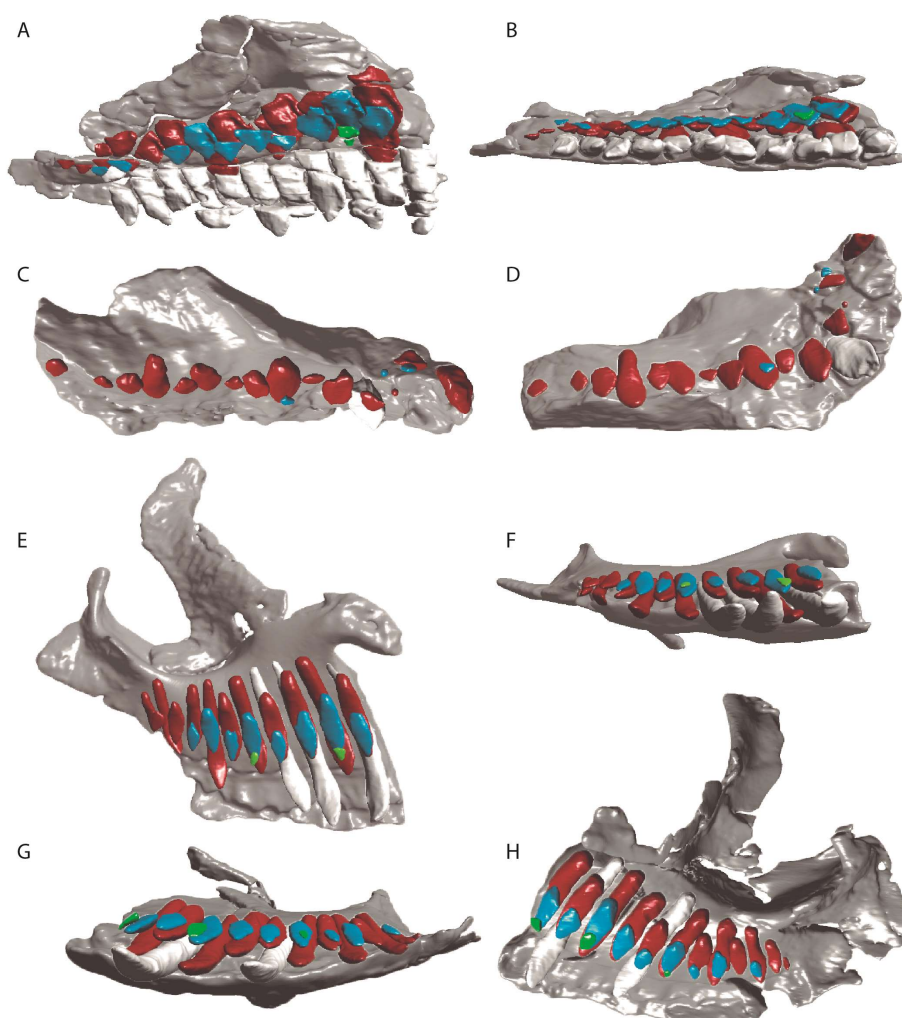


Figura 6.9. Reconstrucción en 3D de los dientes de reemplazo en los maxilares de los saurópodos en estudio. **A-B**, maxilar izquierdo de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3341a) en vistas medial (**A**) y ventral(**B**); **C-D**, maxilar izquierdo de *cf. Amygdalodon patagonicus* (MPEF-PV 11551) en vistas medial (**C**) y ventral(**D**); **E-F**, maxilar izquierdo del

espécimen MACN-CH 934 en vistas medial (**E**) y ventral (**F**); **G-H**, maxilar derecho del espécimen MACN-CH 934 en vistas ventral (**G**) y medial (**H**). En color blanco se indican aquellos dientes erupcionados y o funcionales, en rojo los primeros dientes de reemplazo, en celeste los segundos dientes de reemplazo, y en verde los terceros dientes de reemplazo. Los maxilares no están escalados.

Cf. *Amygdalodon patagonicus*. El maxilar MPEF-PV 11551 está casi completo, careciendo sólo de su porción más distal de su margen anterior, y los procesos premaxilar y ascendente. Además, la porción más anterior se encuentra aplastada y medialmente curvada (Figura 6.9C, D). Debido a este estado de preservación no fue posible contabilizar exactamente el número de alveolos y reconstruir algunos dientes de la porción anterior del maxilar. El margen dorsal de la porción anterior del maxilar se encuentra ausente por lo que quedan expuestas tres coronas de dientes de reemplazo en corte transversal en vista dorsal (el primer y segundo reemplazo del alveolo 2, y el segundo reemplazo del alveolo 3). Sólo hay dos coronas erupcionadas en este maxilar. La primera se encuentra en el alveolo 1 y consiste en una mitad distal de una corona en corte transversal y sagital. El otro diente erupcionado se encuentra en el alveolo 5, y consiste en una corona casi completa sin su margen distal y apical. Este diente tiene esmalte rugoso y surcos linguales con orientación dorsoventral (o apicobasal), donde el surco mesial es más profundo y largo que el distal, el cual está restringido a la mitad apical de la corona (ver arriba).

En este maxilar hay al menos 18 dientes de reemplazo (Figura 6.9C, D). En general existe un diente de reemplazo excepto en los alveolos 2 y 8 donde parece haber un incipiente segundo diente de reemplazo (Figura 6.9C, D). Los dientes de reemplazo se encuentran linguales a los más maduros. Sólo el primer diente de reemplazo del alveolo 13 tiene una raíz claramente formada, aunque estas no son posibles de visualizar y por ende reconstruir en los dientes anteriores debido a la pobre preservación de la zona. Las coronas totalmente formadas pertenecen a los primeros dientes de reemplazo de los alveolos 6, 8, 11, 13, 14, y posiblemente 17. El primer diente de reemplazo de los alveolos 6, 8 y 13 se encuentran más cerca del margen alveolar respecto a los otros (Figura 6.9C, D). Al igual que en el premaxilar los dientes de reemplazo están intercalados por lo que se interrumpen entre sí, es decir, algunos están linguales y otros labiales entre sí, y también invaden los alveolos adyacentes por medio de sus márgenes distales o mesiales (Figura 6.9D). Esto se debe a que, al igual que lo que sucede en el

premaxilar, no hay septos que separen los alveolos (ver arriba). Aunque el alveolo 5 tiene un diente erupcionado, los dientes de reemplazo no son visibles, quizás debido a la mala preservación. El segundo diente de reemplazo, observado en los alveolos 2 y 8, consiste en una pequeña porción distal de la corona en formación, la cual se ubica lingual y dorsal al extremo apical de la corona del primer diente de reemplazo.

Espécimen MACN-CH 934. El maxilar izquierdo posee un total de 25 dientes preservados in situ en 12 familias dentarias, de los cuales solo tres se encuentran erupcionados en los alveolos 1, 3 y 4 (Figura 6.9E, F). Se observan hasta 3 dientes de reemplazo en los alveolos 2 y 5, mientras que dos reemplazos en los alveolos 1, 3, 4, 6, 7 y 8, y solo uno en los alveolos 9-12 (Figura 6.9E). Los dientes de reemplazo inmaduros se ubican perfectamente alineados dentro del alveolo lingualmente a los más maduros (Figura 6.9F). Podemos observar que hasta el alveolo 5 inclusive pueden existir hasta tres dientes de reemplazo, y posteriormente a él solo se observan 2 (Figura 6.9E, F). Los alveolos 2 y 5 poseen 3 dientes de reemplazo ubicados profundamente dentro del hueso. En estos alveolos el primer diente de reemplazo se encuentra totalmente formado y su ápice está lejos del margen alveolar por lo que es probable que haya existido un diente funcional en posición próximo a caerse o ya caído por encima de éste. En estos alveolos la corona del segundo diente de reemplazo se encuentra totalmente formada, y en el alveolo 2 también existe una pequeña formación de raíz (Figura 6.9E). A su vez los terceros dientes de reemplazo están representados por pequeños ápices de coronas de dientes en formación (Figura 6.9E). A pesar que los alveolos 6, 7 y 8 poseen primeros dientes de reemplazo totalmente formados como en los alveolos 2 y 5, en estos alveolos no existen dientes de reemplazo correspondientes a una tercera generación, sino que solo hay coronas de dientes casi totalmente formadas de una segunda generación dental. Los alveolos 3, 4 y 5 poseen tres generaciones de dientes, de las cuales la primera ya es casi funcional ya que estos dientes se encuentran erupcionados. Las raíces de los dientes erupcionados son tan largas que ocupan casi toda la longitud dorsoventral del cuerpo del maxilar (Figura 6.9E). A pesar de poseer un diente erupcionado totalmente listo para su uso, en estos alveolos no hay formación de un tercer diente de reemplazo. Teniendo en cuenta que la raíz del diente erupcionado aún no está reabsorbida por el primer diente de reemplazo, ésta ocupa un volumen que, sumado a los anchos lateromediales de los dos reemplazos, casi igualan el ancho del hueso, por lo que no hay posibilidad de que el mismo albergue otro reemplazo. Sólo

habrá un tercer reemplazo cuando el diente erupcionado madure, su raíz sufra resorción (manteniéndose funcional o cayéndose del alveolo) y de lugar al primer diente de reemplazo, como sucede en los alveolos 2 y 5. Gracias a la presencia de alveolos con familias de dientes en diferentes estadios, podemos deducir una secuencia de desarrollo dental para MACN-CH 934: desde la mitad de la altura del cuerpo principal del maxilar, el diente comienza a formarse desde el ápice de su corona; sin moverse desde ese punto, la corona completa su formación, y luego la raíz comienza a extenderse dorsalmente dentro del hueso a medida que se forma (*e.g.*, primer diente de reemplazo del alveolo 6); luego la raíz llega a un punto dorsal dentro del hueso al cual no sobrepasa y que se corresponde al nivel del comienzo de la fosa narial del maxilar (*e.g.*, primer diente de reemplazo del alveolo 8); una vez alcanzado ese punto, la raíz continua creciendo por lo que el diente comienza a bajar dentro del maxilar, y aquí la corona sobrepasa el nivel donde comenzó a formarse (*e.g.*, primer diente de reemplazo del alveolo 7); a medida que el diente crece continua bajando y ubicándose labialmente en el hueso hasta erupcionar (*e.g.*, alveolo 1, 3, 4).

Al igual que el maxilar izquierdo, el derecho también posee 12 alveolos. Un total de 26 dientes pudieron ser reconstruidos dentro del hueso, de los cuales solo dos están algo erupcionados en los alveolos 2 y 5 (Figura 6.9G, H). En este maxilar hay hasta tres dientes de reemplazo en los alveolos 1, 3 y 6, dos dientes de reemplazo en los alveolos 2, 4, 5, 7, 8 y 10, mientras que solo uno en los alveolos 9, 11 y 12. El patrón de desarrollo de los dientes observado es similar al explicado en el maxilar izquierdo. Debido a la presencia de septos interalveolares en ambos maxilares (ver arriba), los dientes no invaden alveolos adyacentes (Figura 6.9G, H).

Dentarios

Bagualia alba. Ambos dentarios del espécimen MPEF-PV 3302 se encuentran casi completos pero pobremente preservados, por lo que en las imágenes tomográficas no pueden informar sobre la presencia o no de septos interalveolares, pero sí puede verse que existen crestas linguales y labiales que separan los alveolos sobre el margen dorsal del hueso (Figura 6.5). A su vez al igual que los huesos anteriores, el margen labial se encuentra por encima del lingual.

El dentario derecho MPEF-PV 3302-3 se encuentra comprimido lateromedialmente y carece del margen ventral de su mitad posterior. Se han

contabilizado alrededor de 17 alveolos en este elemento, de los cuales solo el segundo posee un diente erupcionado. Este diente no tiene signos de desgaste. Al igual que otros dientes de *Bagualia*, este diente posee una distribución asimétrica de denticulos, siendo más numerosos en el margen mesial (Tabla 6.1). Todos estos denticulos están restringidos a la zona apical de la corona. En este dentario hay al menos 29 dientes de reemplazo, con un máximo de 2, aunque en el alveolo 8 hay una incipiente formación de un tercero (Figura 6.10 A). Los primeros dientes de reemplazo poseen coronas que están más desarrolladas en la parte anterior del dentario. Los segundos dientes de reemplazo no están presentes en los últimos tres alveolos. Los dientes de reemplazo se ubican algo posterior y linguales a los dientes más maduros (Figura 6.10 A). A su vez, los primeros reemplazos se ubican linguales a los dientes erupcionados, es decir, no ocupan ningún hueco de reabsorción por debajo o dentro de la raíz por encima de ellos como se observa en el premaxilar y el maxilar (ver arriba). Solo en el primer diente de reemplazo del primer alveolo se reconoce una raíz con un grado considerable de desarrollo, la cual posee una superficie lingual cóncava que es ocupada por la superficie labial del primer diente de reemplazo del segundo alveolo. Lo mismo es observado entre el segundo reemplazo del primer y segundo alveolo. La raíz del diente erupcionado en el segundo alveolo no pudo ser reconstruida, por lo que no se puede saber qué dientes ocupan su pozo de resorción. A juzgar por el gran empaquetamiento de dientes en esa zona y la ubicación que podría tener esta raíz, es probable que los primeros dientes de reemplazo de los alveolos 1, 2 y 3 estén ocupando al mismo tiempo el espacio de resorción de la raíz del diente funcional del segundo alveolo.

Por su parte, en el dentario MPEF-PV 3302-1 los dientes erupcionados ocupan los alveolos 1, 6, 9, 13 y 14, de un total de 14 alveolos contabilizados. Todos estos dientes poseen denticulos y no tienen signos de desgaste. Este dentario posee al menos 23 dientes de reemplazo, de los cuales, el primer diente de reemplazo del alveolo 5 se encuentra aislado debido a la rotura del hueso (Figura 6.10 B). En este dentario hay hasta 2 dientes de reemplazo. Solo en el alveolo 6 no se preserva el primer diente de reemplazo. Los alveolos 6, 7, 12-14 carecen de un segundo reemplazo. El segundo diente de reemplazo se ubica lingual al primero y su corona tiene un grado de desarrollo menor que éste (Figura 6.10 B). Estas coronas de los dientes de reemplazo de la segunda fila se encuentran al mismo nivel que los dientes del primer reemplazo. Al igual que los huesos superiores, los dientes de reemplazo se ubican algo posteriores a sus respectivos dientes maduros. El margen mesial de la corona del primer diente de

reemplazo del alveolo 3 penetra la raíz y parte de la corona del primer diente de reemplazo del alveolo 2. Lo mismo ocurre entre este último y la raíz del diente erupcionado del primer alveolo. Aquí el primer diente de reemplazo del alveolo 1 se ubica lingual al diente erupcionado y no invade la raíz del mismo. Lo que ocurre aquí es que el hueco de resorción del diente erupcionado del primer alveolo es ocupado por el primer diente de reemplazo del segundo alveolo. Así, es probable que el primer diente de reemplazo del segundo alveolo sea responsable (en el momento de la erupción) de empujar la raíz del diente funcional del primer alveolo desde un hueco de reabsorción. Una vez que este diente ha sido desplazado, toma su lugar el primer diente de reemplazo del primer alvéolo. Lo mismo parece ocurrir entre el primer diente de reemplazo del tercer alvéolo, que se inserta sobre el margen lingual del primer diente de reemplazo del segundo alvéolo. En este caso, el primer diente de reemplazo del tercer alvéolo empuja a su adyacente. Dado que esta interacción entre los dientes de reemplazo en la parte anterior también se observa en el diente MPEF-PV 3302-3, esto no se puede atribuir a la deformación, ya que este hueso se encuentra bien conservado.

En los alveolos 9, 13 y 14 el primer diente de reemplazo, a pesar de estar cerca del margen alveolar, se ubica lingualmente al diente erupcionado, en lugar de estar debajo y penetrando la raíz como se describió en los huesos superiores. El diente de reemplazo aislado (MPEF-PV 3302-1a) posee numerosos dentículos que se extienden hasta casi la mitad dorsoventral de la corona. En el margen mesial los dentículos están más desarrollados cerca del ápice y gradualmente se reducen ventralmente. En contraste, en el margen distal hay dos dentículos grandes cerca del ápice (el más ventral es un poco más pequeño que el dorsal), e inmediatamente el tamaño de los dentículos siguientes se reducen notablemente. El resto de las características del diente son comunes a la morfología general descrita en *Bagualia*.

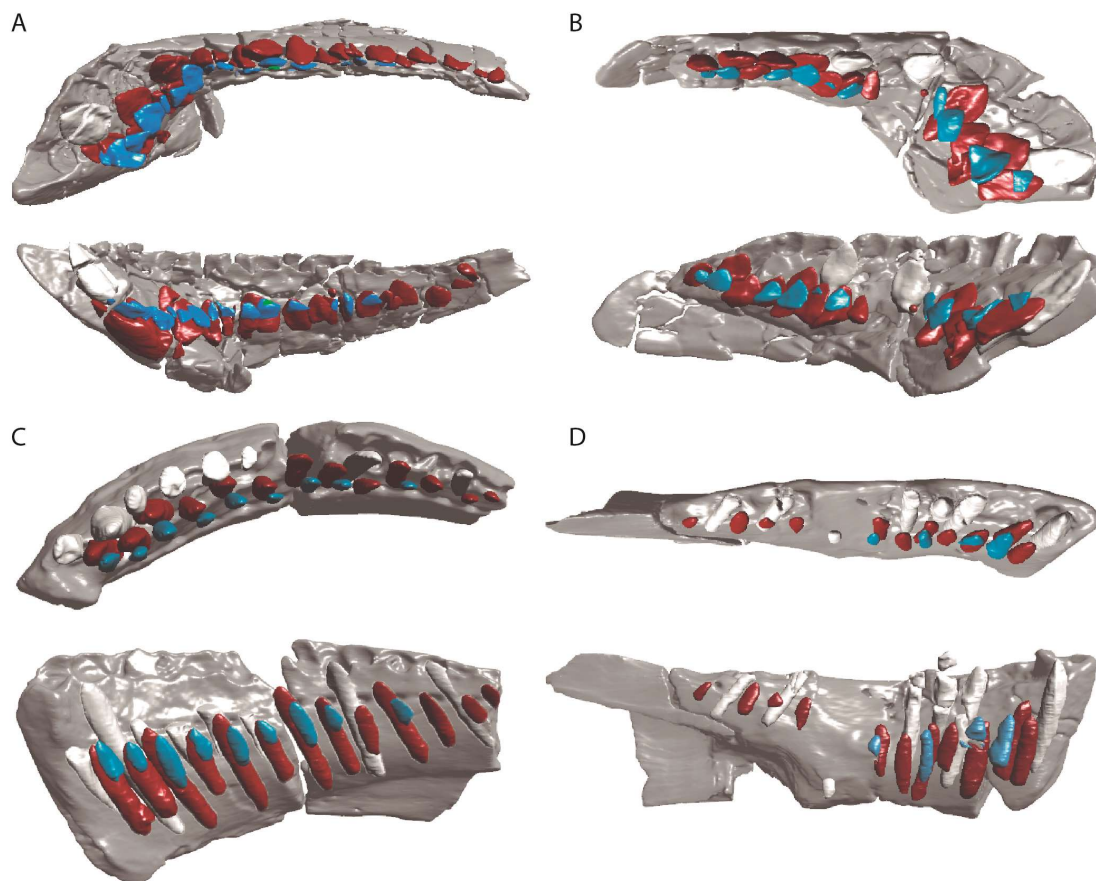


Figura 6.10. Reconstrucción en 3D de los dientes de reemplazo en los dentarios de los saurópodos en estudio. *Patagosaurus fariasi* y *Bagualia alba*. **A**, dentario derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3302-3) en vista dorsal y medial; **B**, dentario derecho de *Bagualia alba* (MPEF-PV 3302-1); **C**, dentario derecho de *Patagosaurus fariasi* (MPEF-PV 1670) en vista dorsal y medial; **D**, dentario izquierdo de *Patagosaurus fariasi* (MACN-CH 933) en vista dorsal y medial. En color blanco se indican aquellos dientes erupcionados y o funcionales, en rojo los primeros dientes de reemplazo, en celeste los segundos dientes de reemplazo, y en verde los terceros dientes de reemplazo. Los dentarios no están escalados.

***Patagosaurus fariasi*.** El dentario MPEF-PV 1670 fue referido a un ejemplar juvenil tardío o subadulto de *Patagosaurus* fue previamente estudiado por Rauhut (2003) quien notó que los dientes poseen denticulos pequeños y restringidos a la parte más apical o usualmente los últimos tres cuartos de la corona, y carecen de surcos labiales. Este dentario está fracturado y dividido en dos partes. Dos dientes parcialmente erupcionados

se encuentran en los alveolos 9 y 12, mientras que dos dientes de reemplazo del alveolo 7 están expuestos debido a la ruptura del material.

Este dentario tiene al menos 28 dientes de reemplazo repartidos en 13 familias o alveolos. En la mayoría de los alveolos existen 2 dientes de reemplazo, excepto en alveolo 11 y 13 que solo tienen un diente de reemplazo (Figura 6.10 C). En el alveolo 2 hay tres dientes dentro del hueso, siendo el más labial el de mayor desarrollo y parcialmente erupcionado. Aquí existe controversia en si consideramos al diente más desarrollado como de reemplazo (por lo que habría tres dientes de reemplazo en este alveolo) o si lo consideramos como un diente funcional a pesar de estar apenas erupcionado (por lo que habría solo dos reemplazos en este alveolo). Si comparamos el alveolo 2 y 7, se puede observar que los dos dientes de reemplazo presentes en el alveolo 7 son homólogos a los dos dientes linguales al diente más desarrollado del alveolo 2, es decir, se ubican al mismo nivel y poseen similar desarrollo (Figura 6.10 C). Ahora si comparamos los dos dientes de reemplazo del alveolo 7 y los dos dientes del alveolo 9 y 12, podemos ver que todos son homólogos, es decir, pertenecen a la misma línea de reemplazos, pero en los alveolos 9 y 12 el diente más desarrollado (que sería el homólogo del primer reemplazo del alveolo 7) se encuentran erupcionados, por lo que en ellos se considera que solo hay un diente de reemplazo. Por su parte el alveolo 10 posee dos dientes dentro del hueso y ambos alejados del margen alveolar, por lo que ambos serían de reemplazo. Estas diferencias entre los alveolos se da como producto de la mayor altura del hueso en la zona anterior del dentario, es decir, en esta zona puede haber hasta tres dientes dentro del hueso (como en el alveolo 2) sin que haya uno bastante expuesto como sucede en los alveolos 9 y 12, donde el hueso se vuelve más bajo (Figura 6.10 C). Pero también puede suceder que a pesar de que el hueso sea bajo, los reemplazos no se acerquen al margen alveolar debido a que están ocupados por el funcional (como en los alveolos 7, 8, y 10). Considerando todo esto podemos afirmar la presencia de dos dientes de reemplazo en este dentario, pero no descartamos la posibilidad de un tercer diente de reemplazo en la parte anterior del hueso. Observando los diferentes grados de desarrollo de los dientes en este dentario, podemos tener una idea de cómo era el proceso de formación de los mismos: los dientes comienzan a formarse a partir del ápice de la corona inmediatamente por debajo del nivel de los forámenes nutricios/vasculares; luego de formada la corona, la raíz comienza a formarse y extenderse hacia abajo hasta casi alcanzar el margen ventral del dentario en la zona anterior, o el margen dorsal del canal Meckeliano en la zona posterior (donde el ancho

lateromedial del hueso puede admitir dientes); una vez que la raíz alcanza el extremo ventral del hueso, el diente comienza a crecer y extenderse hacia el margen alveolar donde erupciona; hasta que la raíz no llegue al margen ventral del hueso, la corona del diente se mantiene en el mismo nivel donde comenzó a formarse. Todos los dientes están inclinados anteriormente y alineados en sus respectivos alveolos. Cada alveolo está separado de sus adyacentes por septos interalveolares que se extienden a lo largo de toda la longitud dorsoventral del hueso (ver arriba).

Por su parte, en el dentario MACN-CH 933 pudieron ser reconstruidos un total de 22 dientes, de los cuales 6 están erupcionados en los alveolos 1, 4, 5, 6, 12 y 14 (Figura 6.10 D). Al igual que el dentario MPEF-PV 1670 estos dientes son de forma elíptica en corte transversal. Hay un máximo de 2 dientes de reemplazo en este dentario en los alveolos 2, 3, 5 y 7 (Figura 6.10 D). Los nuevos dientes de reemplazo se ubican alineados y linguales a los más maduros. Los dientes erupcionados de los alveolos 1, 4 y 6 se extienden (su corona y raíz) alrededor de toda la longitud dorsoventral del dentario. A su vez en estos alveolos existe solo un diente de reemplazo. En el alveolo 5 también hay un diente erupcionado, pero éste a pesar de estar muy roto, pudo haber sido funcional debido a que posee un estado madurativo mayor a los anteriores. Esto se evidencia al observar que su raíz no llega al margen ventral del hueso, sino que está reabsorbida, y su primer diente de reemplazo ya comienza a ocupar el pozo de resorción debajo de ésta. Es por esto que en este alveolo ya hay formado gran parte de un segundo diente de reemplazo. Los demás alveolos donde existen dos dientes de reemplazo no poseen dientes erupcionados o funcionales preservados (Figura 6.10 D). Posteriormente en el alveolo 12 el diente erupcionado posee solo un reemplazo, indicando que el número de reemplazos disminuye posteriormente en la serie.

Espaciado z y tasa de reemplazo

Teniendo en cuenta tanto los dientes erupcionados como los revelados por las reconstrucciones 3D, se pudo identificar diferentes estadios de desarrollo y desgaste para cada uno, siempre y cuando las condiciones de preservación del material lo permitieron. En el premaxilar se pudo observar como máximo el estado de desarrollo 6 (Tabla 6.10) ya que en el no existen dientes expuestos con desgaste notorio. Por su parte, el maxilar exhibe todos los estadios de desarrollo y desgaste definidos (Tabla

6.11). En este hueso no sólo se observan dientes de reemplazo que muestran toda la secuencia de desarrollo de un diente, sino que también los dientes erupcionados muestran los tres tipos de facetas de desgaste (apical u oclusal, mesial y distal) y la combinación de ellas, además de una faceta basal cuando el diente está totalmente gastado. En cuanto a los dentarios, el máximo grado de desarrollo identificado es el dentario izquierdo es 5, debido a que sólo hay cuatro dientes erupcionados pero sin desgaste (Tabla 6.12), mientras que en el derecho el máximo grado de desarrollo que se observa es el 4 (Tabla 6.13).

Teniendo en cuenta los grados de desarrollo y desgaste identificados en *Bagualia*, se procedió a calcular el espaciado Z. El espaciado Z en el premaxilar de *Bagualia* es de 1, es decir, existen dientes de igual estado de desarrollo separados por una sola posición de dientes por lo que las olas de reemplazo se extienden como máximo sobre cuatro dientes (Figura 6.11 A, C). Este espaciado aumenta a 2 en el maxilar y los dentarios, es decir, aquí las olas de reemplazo se extienden como máximo sobre tres dientes (Figura 6.11B, D, E-F). En el maxilar y los dentarios las olas de reemplazo se acortan posteriormente extendiéndose solo sobre uno o dos dientes entre las últimas familias dentarias. Como se observó en el premaxilar todos los alveolos poseen un tercer diente de reemplazo el cual está más desarrollado que el presente en solo un alveolo del maxilar y dentarios.

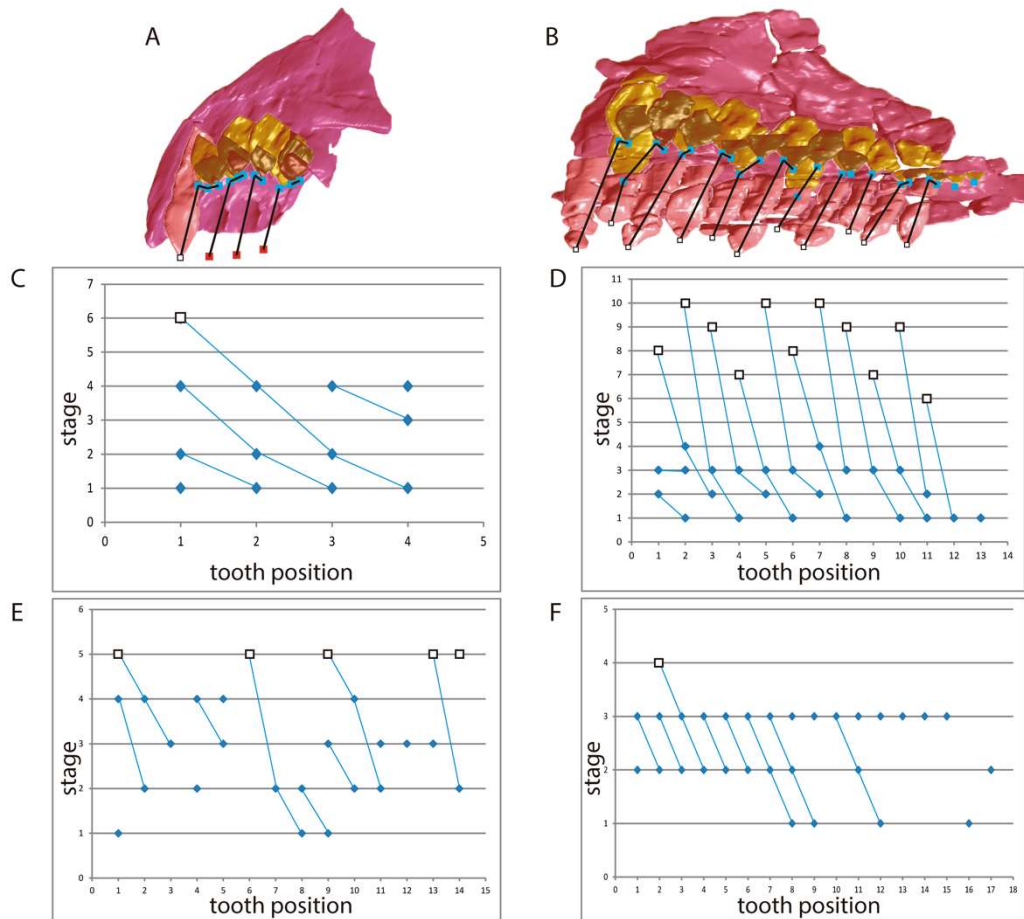


Figura 6.11. Reemplazo dental para la dentición superior e inferior de *Bagualia alba*. **A**, detalle del sentido de reemplazo en el premaxilar MPEF-PV 3305; **B**, detalle del sentido de reemplazo en el maxilar MPEF-PV 3341a; **C**, patrón de Zahnreihen con un espaciado z de 1 en el premaxilar MPEF-PV 3305; **D**, patrón de Zahnreihen con un espaciado z de 2 en el maxilar MPEF-PV 3341a; **E**, patrón de Zahnreihen con un espaciado z de 2 en el dentario izquierdo MPEF-PV 3302-1; **F**, patrón de Zahnreihen con un espaciado z de 2 en el dentario derecho MPEF-PV 3302-3. Puntos celestes indican dientes de reemplazo, y las líneas que los unen representan los Zahnreihen. Cuadrados blancos indican dientes erupcionados, y cuadrados rojos indican dientes erupcionados hipotéticos. Las líneas que unen los puntos en las figuras A y B indican el movimiento de reemplazo. Los huesos premaxilar y maxilar no están escalados.

Por su parte las mediciones del IR arrojan un promedio de 5,78 para el premaxilar y 2,77 para el maxilar de *Bagualia* (Tablas 6.14 y 6.15). Esto se debe a que el premaxilar posee todas sus familias dentarias con tres dientes de reemplazo, mientras

que el maxilar solo posee una con el mismo número. En cf. *Amygdalodon*, el premaxilar posee un IR promedio de 2,59, mientras que solo pudo ser medido un IR de 2,42 en el alveolo 8 del maxilar donde hay dos dientes de reemplazo (Tabla 6.16). Una posición homóloga en el maxilar de *Bagualia* con dos dientes de reemplazo muestra un IR mayor al de cf. *Amygdalodon* (2,84 y 2,42 para el alvéolo 8 respectivamente (Tabla 6.20). Por su parte el espécimen MPEF-PV 12010 posee un RI promedio de 2,69, el cual es cercano al de cf. *Amygdalodon* y por ende menor al de *Bagualia* (Tabla 6.17). Las diferencias entre el RI del premaxilar de cf. *Amygdalodon* y MPEF-PV 12010 con *Bagualia* se debe a que este último posee hasta tres dientes de reemplazo, pero si comparamos los valores de desarrollo de los segundos dientes de reemplazo de estos taxones, observamos que éstos son igualmente mayores en *Bagualia* (Tablas 6.14, 6.16-6.17). Comparando el IR del maxilar izquierdo del espécimen MACN-CH 934, observamos que el promedio de éste es de 2,65, siendo menor al de *Bagualia*, incluso cuando se comparan alveolos con el máximo número de reemplazos (Tabla 6.18). Por ejemplo, comparando el alvéolo 2 donde existen tres dientes de reemplazo en ambos taxones, el IR de *Bagualia* es mayor (6,45) al de MACN-CH 934 (4,86). Esto no sucede en los alveolos donde hay dos dientes de reemplazo, es decir, las diferencias de IR entre estos dos taxones no es significativa. Otro punto importante es que *Bagualia* posee dos dientes de reemplazo hasta el alveolo 11, cuando en el maxilar MACN-CH 934 sólo hay dos reemplazos hasta el alveolo 8, por lo que la diferencia en el promedio de IR de ambos se debe también a que éste último posee menos reemplazos que *Bagualia*. Considerando esto, *Bagualia* y el espécimen MACN-CH 934 poseen un RI similar en los alveolos con dos dientes de reemplazo, pero éste es algo mayor en *Bagualia* cuando existe un tercer reemplazo. Por otro lado *Bagualia* posee más alveolos con dos dientes de reemplazo pero MACN-CH 934 posee un alveolo más con tres dientes de reemplazo, por lo que la tasa de recambio no sería algo mayor en este último.

Los dentarios de *Bagualia* poseen un IR promedio de 2,82 (MPEF-PV 3302-3) y 2,50 (MPEF-PV 3302-1) para alveolos con hasta dos dientes de reemplazo (Tabla 6.15), mientras que este valor no es muy diferente al obtenido en el dentario de *Patagosaurus* (2,63; Tabla 6.19). Comparando de forma individual por alveolo los valores de RI entre ambos taxones se observa que *Bagualia* posee valores levemente mayores a *Patagosaurus* (Tabla 6.20). Mientras que los alveolos con tres dientes de reemplazo tampoco muestran un RI muy diferente entre ambos taxones (Tabla 6.20).

6.3.4 Forma de hocico

Los resultados del análisis de la forma del hocico se resumen en las Tablas 6.21 y 6.22.

uAI o lAI. Los valores del índice de arcada superior e inferior de *Bagualia*, son similares (uAI: 0.30; lAI: 0.40, 0.29). Esto era de esperar, ya que la dentición superior e inferior deben coincidir perfectamente para una oclusión efectiva (Figura 6.12). Así, el índice de arcada promedio de *Bagualia* es de 0.33, un valor bajo como en otros sauropodomorfos donde por lo general no se supera el valor de 0.3 (e.g., *Plateosaurus*: 0.25; *Melanorosaurus*: 0.30; *Mamenchisaurus*: 0.29; *Jobaria*: 0.25). Este índice es mayor en otros sauropodomorfos tanto basales como neosaurópodos, donde el rango es de entre 0.37 y 0.6 (e.g., *Coloradisaurus*, *Adeopapposaurus*, *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*). Aunque estos taxones poseen valores mayores al obtenido en *Bagualia*, no son tan altos como los observados en los diplodocoideos, donde los cráneos están altamente modificados (e.g., *Diplodocus*: 1.2; *Apatosaurus*: 1.5; *Nigersaurus*: 4). La distribución de valores de arcada en Sauropodomorpha muestra que este índice no tiene en cuenta la forma anterior del hocico en ciertos taxones como los demás índices, ya que utiliza el ancho máximo y la profundidad máxima de la arcada, algo que puede ser independiente a la forma general del mismo. Esto se puede comprobar mirando taxones cuyo índice de arcada son similares, pero a simple vista los cráneos son muy diferentes (e.g., *Melanorosaurus* y *Mamenchisaurus*). Esto se debe a que, independientemente de la forma anterior del hocico, si el ancho máximo se sitúa al mismo nivel en ambos taxones (igual profundidad de arcada), el valor del índice resultará similar. Es por esto que este índice diferencia a los taxones cuando la profundidad de la arcada comienza a variar marcadamente en el eje anteroposterior del hocico, como en el caso de los diplodocoideos cuya dentición se restringe a la parte anterior (profundidad de arcada corta) al igual que el ancho máximo de la arcada.

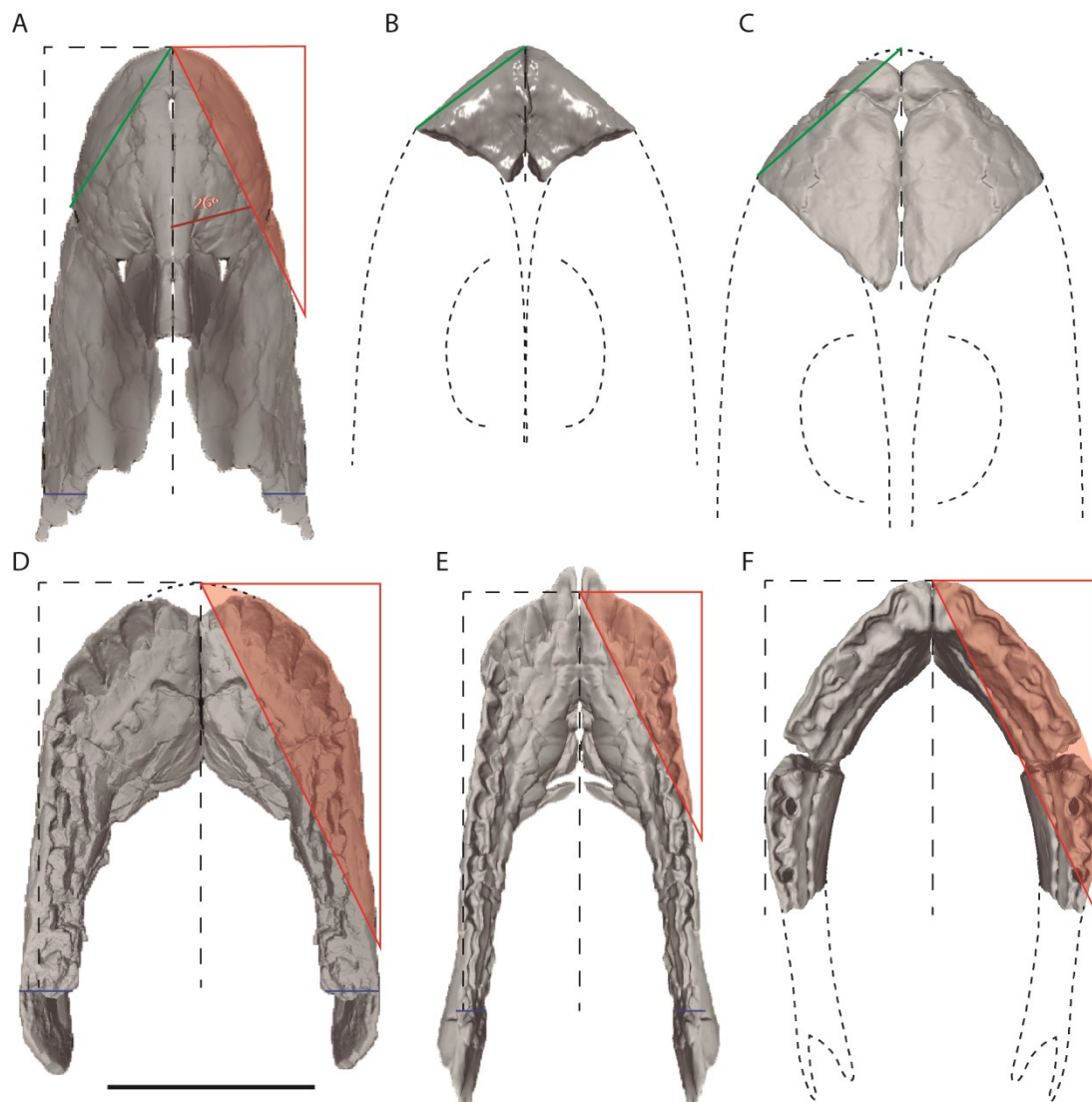


Figura 6.12. Forma del hocico en saurópodos del Jurásico Temprano de Chubut. **A**, reconstrucción del hocico de *Bagualia alba* (en base a los especímenes MPEF-PV 3305 y MPEF-PV 3341) en vista dorsal; **B**, reconstrucción del hocico de *cf. Amygdalodon patagonicus* (en base a MPEF-PV 11552) en vista dorsal; **C**, reconstrucción del hocico del espécimen MPEF-PV 12010 en vista dorsal; **D**, mandíbula de *Bagualia alba* (reconstruida en base al dentario MPEF-PV 3202-1) en vista dorsal; **E**, mandíbula de *Bagualia alba* (reconstruida en base al dentario MPEF-PV 3202-3) en vista dorsal; **F**, mandíbula de *Patagosaurus fariasi* (reconstruida en base al dentario MPEF-PV 1670) en vista dorsal. La línea azul marca el límite posterior de la serie alveolar. La línea verde indica el PMDA. La forma naranja representa el PMI o DI según se trate de la dentición superior o inferior respectivamente. Escala de 10 cm.

PMI o DI. Como se mencionó anteriormente, el PMI o DI según se trate de la dentición superior o inferior respectivamente, mide el porcentaje que ocupa el hocico dentro de un triángulo rectángulo formado según ciertos parámetros (ver Metodología), por lo que permite comparar a los taxones, con un valor numérico, qué tan expandido lateromedialmente se encuentra el hocico en su parte anterior. Cuanto mayor es este índice, mayor es la expansión del hocico. Esto se visualiza en los resultados obtenidos en los sauropodomorfos más representativos donde fue medido. Los sauropodomorfos basales por lo general cuentan con un hocico alargado y puntiagudo, siendo en forma de V en vista dorsal, es por esto que los valores de PMI o DI son bajos, con un rango de entre 4.7 y 18% (e.g., *Plateosaurus*, *Coloradisaurus*, *Adeopapposaurus*, *Melanorosaurus*; Figura 6.13). Por su parte el saurópodo del Jurásico Temprano *Tazoudasaurus* muestra un gran incremento de este índice (DI: 57.2%) ya que posee una mandíbula inferior robusta y en forma de U. En el caso de *Bagualia*, el PMI resulta ser de 39.6%, mientras que el DI promedio es del 60%. Esta gran diferencia entre la arcada superior e inferior se debe a que ambas están basadas en material retrodeformado, el cual introduce un error en la medida (Figura 6.12). A pesar de esto, teniendo en cuenta que la mandíbula inferior es muy similar a la de *Patagosaurus* (cuyo DI es del 60%; Figura 6.12), consideramos que el valor más cercano al real de este índice para *Bagualia* es de 60%. Estos valores son comunes en los eusaurópodos y algunos neosaurópodos (e.g., *Mamenchisaurus*: 52%; *Jobaria*: 64%; *Camarasaurus*: 63%). Al igual que lo que sucede con el uAI, los mayores valores de PMI son observados en los diplodocoideos, donde los hocicos se vuelven más cuadrados (Figura 6.14), como en el caso de *Diplodocus* (PMI: 84%) y *Apatosaurus* (PMI: 84%), o en *Nigersaurus*, cuyo hocico está muy expandido lateromedialmente (PMI: 95%).

PMDA. Este índice guarda relación con el PMI o DI. Esto se debe a que de forma indirecta uno afecta al otro, es decir, cuanto mayor es el PMI, por lo general menor es el PMDA, y viceversa. Como el PMDA es el ángulo formado entre la esquina anteromedial y la posterolateral del premaxilar desde su plano anterior perpendicular al eje longitudinal axial del cráneo (Figura 6.12, 6.13), cuanto mayor sea éste, quiere decir que menos expandido lateromedialmente se encuentra el hocico, es decir, menos cuadrado es. Es por esto que en la mayoría de los sauropodomorfos basales, el PMDA es mayor a 50° (e.g., *Plateosaurus*: 63°; *Adeopapposaurus*: 55.4°; *Melanorosaurus*: 58°), mientras que en la mayoría de los saurópodos toma valores menores a 50° ya que en estos el hocico comienza a ser más redondeado (e.g., cf. *Amygdalodon*: 37°; *Jobaria*:

46°; *Camarasaurus*: 40°; *Brachiosaurus*: 33°). En el caso de *Bagualia*, el PMDA es de 58°, aunque esto puede tener un error debido a que está basado en el premaxilar cuyo aplastamiento lateromedial ha sido retrodeformado. Dentro de los restantes saurópodos del Jurásico Temprano de Chubut estudiados, cf. *Amygdalodon* presenta un PMDA menor al del espécimen MPEF-PV 1210 (41°), por lo que sería el taxón con el hocico más redondeado o ensanchado anteriormente de los estudiados en la presente tesis (Figura 6.12). Como sucede con los demás índices, los hocicos de los diplodocoideos muestran una modificación extrema, que se refleja también en el PMDA, cuyos valores son muy bajos, con un rango de entre 3.5° y 7.4° (e.g., *Nigersaurus*, *Diplodocus*; Figura 6.14 E-F).

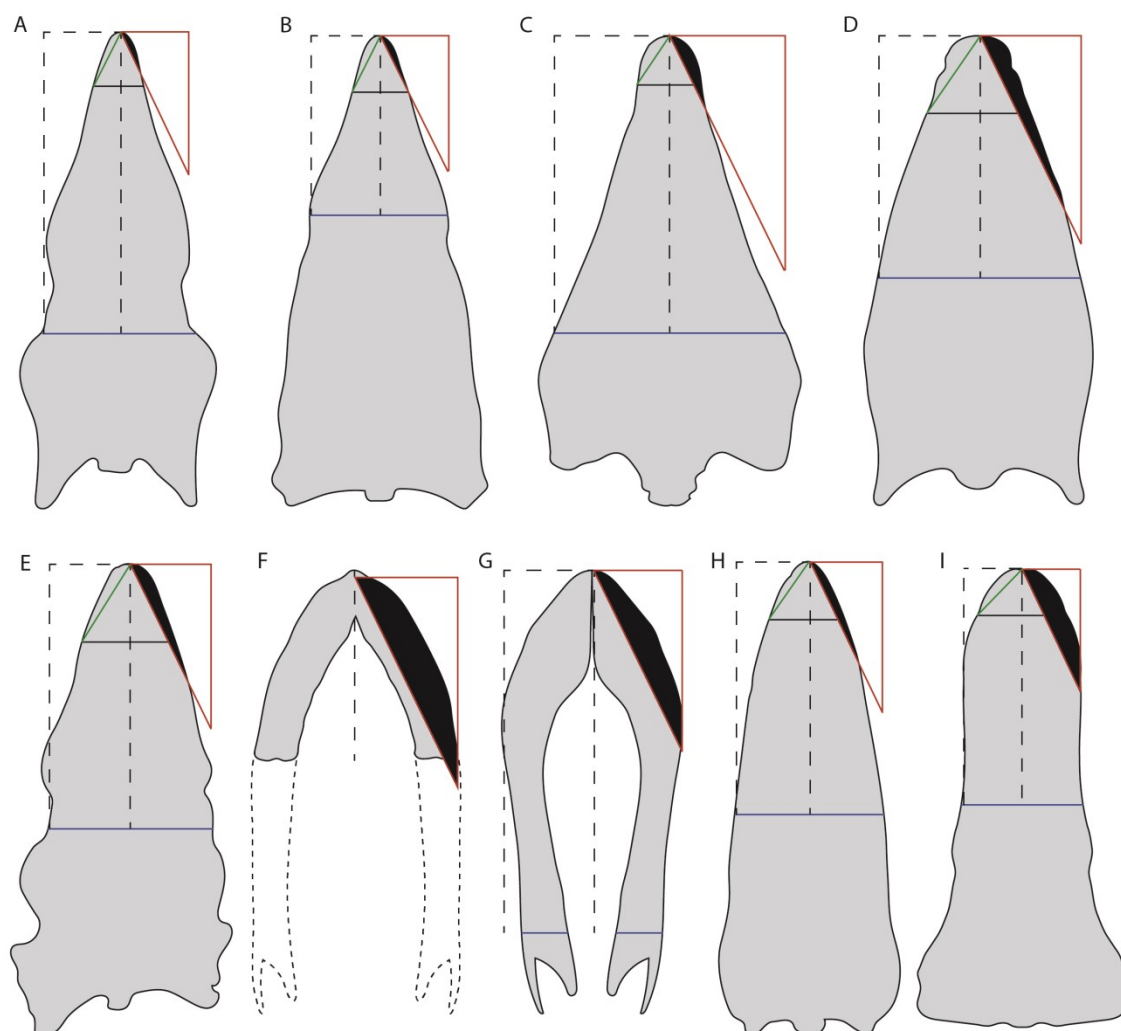


Figura 6.13. Forma del hocico en saurópodomorfos no neosaurópodos representativos. **A**, cráneo de *Plateosaurus engelhardti* (basado en Wilson y Sereno, 1998:fig. 5D) en vista dorsal; **B**, cráneo de *Thecodontosaurus caducus* (basado en Yates, 2003:fig. 2B)

en vista dorsal; **C**, cráneo de *Coloradisaurus brevis* (basado en Apaldetti *et al.*, 2014:fig. 8) en vista dorsal; **D**, cráneo de *Adeopapposaurus mognai* (basado en Martínez, 2009:fig. 5) en vista dorsal; **E**, cráneo de *Melanorosaurus readi* (basado en Yates, 2007:fig. 3) en vista dorsal; **F**, mandíbula inferior de *Tazoudasaurus naimi* (Peyer y Allain, 2010:fig. 6) en vista dorsal; **G**, mandíbula inferior de *Mamenchisaurus sinocanadorum* (reconstruido en base a Russel y Zheng, 1993:pl.1/4); **H**, cráneo de *Mamenchisaurus youngi* (basado en Ouyang y Ye, 2002:fig. 5) en vista dorsal; **I**, cráneo de *Jobaria tiguidensis* (basado en Sereno *et al.*, 1999:fig. 2B) en vista dorsal. La línea negra, perpendicular al eje longitudinal del cráneo, representa el límite premaxilar-maxilar. La línea azul, perpendicular al eje longitudinal del cráneo, marca el límite posterior de la serie alveolar. La línea verde indica el PMDA. La forma negra representa el PMI o DI según se trate de la dentición superior o inferior respectivamente. Las figuras no están escaladas.

Teniendo en cuenta los índices estudiados, se puede observar que todos están relacionados entre sí, pero individualmente no proporcionan información concreta de la forma del hocico. Como se mencionó, el uAI o lAI sólo puede diferenciar marcadamente taxones cuyos cráneos son muy distantes en cuanto a las variaciones morfológicas, como por ejemplo comparando sauropodomorfos basales con diplodocoideos. Más allá de esto, el AI está relacionado a los demás índices en los cráneos cuya dentición se comienza a restringir a la zona anterior. Tanto el PMI o DI, y el PMDA contemplan el ensanchamiento de la zona anterior del hocico, tanto directamente (PMI o DI) como de forma indirecta (PMDA). Estas relaciones entre los índices se resumen en la Figura 6.14. Aquí se puede observar cómo, a medida que la dentición se restringe a la zona anterior del hocico (disminución de la profundidad de arcada), y éste se ensancha, la participación del premaxilar disminuye en la parte anterior. Debido a esto, tanto el AI como el PMDA toman valores muy bajos, mientras que el PMI o DI aumentan. Así, estos índices reflejan los cambios en la forma del hocico, desde aquellos triangulares o puntiagudos de los sauropodomorfos basales, pasando por los redondeados de los saurópodos y algunos macronarios, hasta los cuadrados de neosaurópodos derivados como los diplodocoideos, o el rebbaquisárido *Nigersaurus*, cuyo cráneo se ensancha aún más en su parte anterior. Sin duda estos cambios poseen significancia paleobiológica (ver Discusión).

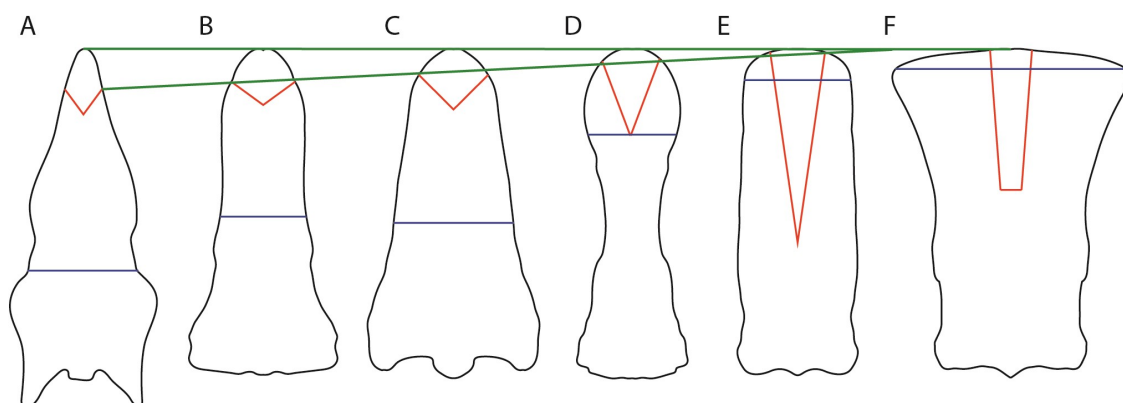


Figura 6.14. Forma del hocico en sauropodomorfos representativos. **A**, cráneo de *Plateosaurus engelhardti* (basado en Wilson y Sereno, 1998:fig. 5D) en vista dorsal; **B**, cráneo de *Jobaria tiguidensis* (basado en Sereno *et al.*, 1999:fig. 2B) en vista dorsal; **C**, cráneo de *Europasaurus holgeri* (basado en Marpmann *et al.*, 2015:fig. 1C) en vista dorsal; **D**, cráneo de *Nemegtosaurus mongoliensis* (basado en Nowinski, 1971:fig. 2) en vista dorsal; **E**, cráneo de *Diplodocus* (basado en Whitlock, 2011a:fig. 3) en vista dorsal; **F**, cráneo de *Nigersaurus taqueti* (basado en Sereno *et al.*, 2007:fig. 1B) en vista dorsal. La línea azul, perpendicular al eje longitudinal del cráneo, marca el límite posterior de la serie alveolar. La línea roja representa la articulación premaxilar-maxilar. Las líneas verdes marcan la proyección anterior del premaxilar desde la unión posterolateral con el maxilar. Las figuras no están escaladas.

6.4 Discusión

En la siguiente sección se discutirán los aspectos relevantes de la dentición de *Bagualia* y los demás taxones de la Formación Cañadón Asfalto estudiados en el presente capítulo a fin de evaluar semejanzas y diferencias entre ellos, y trazar cambios dentales importantes en la evolución de los saurópodos. A su vez, estas características dentales estudiadas se combinarán con aspectos anatómicos de los saurópodos en estudio y particularmente *Bagualia*, con el objetivo de inferir su ecología alimentaria. De esta forma se cumplen los objetivos 4 y 5 planteados en la presente tesis. También se explicarán y discutirán los resultados del análisis de disparidad morfológica a fin de

entender la evolución de los principales grupos de Sauropodomorpha en el morfoespacio.

6.4.1 Características dentales y anatómicas generales

En el presente estudio se han descrito denticiones que presentan surcos labiales y linguales en las coronas dentarias. Estos surcos labiales o linguales se presentan en taxones cuyas coronas son anchas tanto saurópodos como eusaurópodos (Barret y Upchurch, 2005; Barret y Upchurch, 2007; Carballido y Pol, 2010; Upchurch y Barret, 2000; Upchurch *et al.*, 2004; Upchurch *et al.*, 2007). En el sauropodomorfo *Chinshakiangosaurus* se desarrolla sólo el surco distal, lo que demuestra que éste apareció antes que el mesial (Upchurch *et al.*, 2007). Esto tiene sentido ya que siempre que ambos surcos están presentes, el distal es el que muestra un mayor desarrollo. En *Bagualia*, los surcos labiales están presentes tanto en la dentición superior como inferior (tanto en dientes erupcionados como de reemplazo), siendo más desarrollado el distal, lo que se observó en los demás taxones bajo estudio, excepto *Patagosaurus*, quien no muestra surcos labiales ni linguales marcados, por lo que sus coronas dentales son elípticas en sección transversal, difiriendo así de la sección en forma de D presente en los saurópodos no neosaurópodos (Wilson, 2002).

Si bien los dientes de los sauropodomorfos han sido clasificados en dos tipos, de corona ancha o corona delgada/forma de lápiz (Barret y Upchurch, 2005), se ha observado que la variación morfológica de éstos es mayor. Esto se debe a que los valores de SI (alto apicobasal dividido el ancho mesiodistal de la corona) representan una variable continua, y discretizarla supone un desafío cuando existen taxones cuyos rangos de SI caen en valores intermedios a los definidos por Barret y Upchurch (2005) para separar los grupos. Es por esto que lo correcto es comparar valores de SI entre taxones, pero no clasificarlos según la forma tradicional a menos que las diferencias sean muy notorias entre los taxones, por ejemplo, al comparar *Camarasaurus* con *Diplodocus*, podemos utilizar el término corona ancha y forma de lápiz para diferenciarlos respectivamente.

Tanto *Bagualia* como cf. *Amygdalodon* poseen dientes con un SI medio de 1.4, mientras que *Patagosaurus* y el espécimen MACN-CH 934 poseen un valor de 2.2, siendo el espécimen MPEF-PV 12010 un estado intermedio con un promedio de 1.8. A

pesar de poseer valores diferentes, todos los taxones estudiados caen dentro del rango de valores de SI que definen ciertos autores como dientes de corona ancha (Upchurch *et al.*, 2004; Galton y Upchurch, 2004; Barret y Upchurch, 2005). Teniendo en cuenta que los dientes de los sauropodomorfos del Jurásico Temprano de Chubut son claramente diferentes a simple vista, aquí se considera que los dientes de *Bagualia* y *Amygdalodon* son de tipo cuchara *sensu stricto*, mientras que los dientes de *Patagosaurus*, MACN-CH 934 y quizás MPEF-PV 12010 serían un estado intermedio entre los de tipo cuchara y los más elongados de forma de lápiz ampliamente distribuidos en Neosauropoda.

Sin duda la forma general de los dientes juega un rol importante en el arreglo de los mismos dentro del hueso. Se ha visto que aquellos especímenes cuyas coronas son anchas, es decir, poseen un SI bajo, carecen de septos interalveolares entre las familias dentarias, lo que permite que los dientes de reemplazo invadan los alveolos adyacentes (i.e., *Bagualia*, cf. *Amygdalodon* y MPEF-PV 12010). En contraste en *Patagosaurus* y MACN-CH 934, los dientes delgados se ubican perfectamente alineados dentro de sus alveolos, sin invadir familias dentarias adyacentes debido a que existen marcados septos interalveolares en toda la longitud dorsoventral del hueso. La presencia de septos interalveolares separando las familias dentarias ha sido descrita en diplodocoideos (e.g., *Dicraeosaurus*, *Diplodocus*; Schwarz *et al.*, 2015; D'Emic *et al.*, 2013:fig. 2C). En *Nigersaurus* los septos interalveolares son solo descritos en el maxilar, y están ausentes en el premaxilar y dentarios, donde los dientes están empaquetados en un surco alveolar abierto (Sereny y Wilson, 2005), lo cual, sin duda, refleja una gran modificación que acompaña a la forma general del cráneo en este taxón. En *Demandasaurus* los septos interalveolares son observados externamente como la fusión entre las crestas lingual y labial en el borde alveolar, pero se desconoce si éstos se extienden internamente en el hueso (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011:fig. 3 B). Así, la presencia de septos interalveolares y el número de reemplazos puede estar influenciada por el ancho mesiodistal de la corona de los dientes de reemplazo. Un gran número de dientes de tipo corona estrecha o forma de “lápiz” puede acomodarse en el mismo alveolo (e.g., *Dicraeosaurus*, *Diplodocus*, *Nemegtosaurus*), mientras que aquellos de corona ancha o forma de “cuchara” debe acomodarse de forma imbricada dentro del hueso invadiendo familias dentarias adyacentes (e.g., *Bagualia*, *Camarasaurus*). Este arreglo donde los márgenes distal y mesial de un diente están superpuestos a los de su adyacente dentro del hueso, es posible debido a la ausencia de septos interalveolares.

Todos los dientes estudiados muestran un esmalte altamente rugoso, característica referida como sinapomorfia de Eusauropoda (Wilson y Sereno, 1998), aunque ciertos sauropodomorfos basales muestran un esmalte rugoso incipiente en sus dientes (*e.g.*, *Mussaurus*). Estas rugosidades muestran diferencias que han sido clasificadas dentro de diferentes morfotipos (Holwerda et al 2015), los cuales incluyen a los dientes de *Bagualia* dentro del mismo grupo que a los del espécimen MACN-CH 934, pero diferente a los de *Patagosaurus*. Todas las características observadas en los dientes de *Bagualia* son propias de los Eusauropoda, lo cual confirma la Hipótesis 1 del Objetivo 4. Además se ha observado que un esmalte altamente rugoso se relaciona con la presencia de un tejido conectivo gingival (Wiersma y Sander 2016) quien, en conjunto con un esmalte grueso (ver abajo), darían resistencia y contención a los dientes a la hora de consumir material vegetal duro.

Además de las características externas del esmalte, se encontraron diferencias en cuanto al grosor del mismo en los taxones estudiados. Se ha encontrado que los dientes de *Bagualia* poseen un grosor de esmalte cercano a los valores obtenidos en los dientes de los especímenes MACN-CH 934 y MPEF-PV 12010. Si bien el grosor del esmalte en *Patagosaurus* es menor al de estos taxones, esto puede deberse a que provienen de un espécimen juvenil, por lo que los dientes aún estaban en crecimiento. Los datos de grosor de esmalte aquí presentados son considerablemente mayores a los presentes en sauropodomorfos basales, algo común para grupos derivados de Sauropoda (Pol *et al.*, 2020). En este sentido los valores obtenidos para cf. *Amygdalodon* representan un estado intermedio de grosor entre los esmaltes delgados de sauropodomorfos basales y los altamente gruesos presentes en saurópodos derivados como los aquí descritos, o neosaurópodos como *Camarasaurus* (Tabla 6.8). Esta condición de esmalte grueso parece revertirse en diplodocoideos, quienes muestran dientes cuyo grosor de esmalte es similar al de cf. *Amygdalodon* (Tabla 6.8), como se ha descrito en *Diplodocus* (D'Emic *et al.*, 2013).

Un esmalte grueso permite una mayor capacidad del diente para soportar un mayor desgaste y fuerza compresiva durante la mordida sin que se rompa (Lucas *et al.*, 2008; Loch *et al.*, 2015), y éste a su vez varía a lo largo de una misma serie dentaria dependiendo de la distribución de fuerzas en la boca del animal (Sellers *et al.*, 2019). Como se ha descrito, el esmalte es algo más grueso del lado labial que del lingual en los dientes superiores de *Bagualia* y demás especímenes estudiados en el presente capítulo.

En el caso de los dientes inferiores, esta relación se invierte, lo que indica que los dientes estaban adaptados a soportar una fuerza transversal al eje mesiodistal del diente.

Aquellos animales con un esmalte grueso pueden tener un número limitado de reemplazos, ya que los pierden luego de mucho tiempo de uso, como en el caso de los mamíferos (Sellers *et al.*, 2019). Los estudios de grosor del esmalte reflejan diferencias en la tasa de reemplazos dentales y por ende diferentes estrategias de alimentación (D'Emic *et al.*, 2013). Como se ha mencionado, el número de dientes de reemplazo disminuye posteriormente en un mismo hueso, debido a que las tasas de reemplazo en la parte anterior son más altas que en la posterior como resultado de un mayor uso de los dientes en esa zona. También existe variación en el número máximo de dientes de reemplazo entre los huesos superiores e inferiores, siendo menor en los dentarios (Salakka 2014; Schwarz *et al.*, 2015). Debido a estas variaciones, a la hora de comparar reemplazo dental entre taxones, sería adecuado hacerlo entre huesos y posiciones homólogas.

La mayoría de los estudios de reemplazo dental se han realizado en neosaurópodos (*e.g.*, D'Emic *et al.*, 2013; Salakka 2014; Sereno *et al.*, 2007; García y Cerda 2010b) por lo que el conocimiento de esto en saurópodos basales es escaso. En los saurópodomorfos basales se ha observado que el número de reemplazos dentales máximo no supera los dos, tal es el caso de *Massospondylus* que al menos posee un reemplazo en sus dentarios (D'Emic *et al.*, 2013), o *Mussaurus* que tiene al menos 2 dientes en su dentición tanto superior como inferior (Pol com. pers.). Tal como se ha descrito, cf. *Amygdalodon* posee un máximo de dos dientes de reemplazo, coincidiendo con la condición presente en saurópodomorfos basales. Esta condición primitiva se observa dentro de Eusauropoda en la dentición superior del mamenchisáurido *Mamenchisaurus* (Ouyang y Ye 2002:fig. 12) y los dentarios del turiasaurio *Mierasaurus* (Royo Torres *et al.*, 2017). Dentro de Neosauropoda, un máximo de dos dientes de reemplazo ha sido reportado en la dentición superior o inferior de algunos camarasauromorfos (*Bellusaurus*, *Europasaurus*; Moore *et al.*, 2018; Marpmann *et al.*, 2015) y titanosauriformes (*Giraffatitan*, *Malawisaurus*, MCSPv-061; Kosch *et al.*, 2014; Gomani 2005; García y Cerda 2010). En el caso de *Euhelopus* se observa que posee cuatro dientes de reemplazo en la dentición superior, mientras que en la inferior posee sólo dos (Salakka, 2014). Otros neosaurópodos tienen al menos 3 dientes de reemplazo en su dentición superior (*e.g.*, *Camarasaurus*, *Tapuisaurus*, MPCA-79, *Bonitasaura*, *Dicraeosaurus*; D'Emic *et al.*, 2013; Zaher *et al.*, 2011; Coria y Chiappe

2001; Gallina y Apesteguiá 2011; Schwarz *et al.*, 2015) mientras que los diplodocoideos exhiben el mayor número registrado, como *Nigersaurus*, que tiene hasta 7 dientes de reemplazo por alvéolo, siendo el mayor número conocido dentro de Sauropodomorpha (Serenó *et al.*, 2007). Según los resultados obtenidos en el presente trabajo, *Bagualia* y *Patagosaurus* poseen al menos tres dientes de reemplazo, siendo hasta ahora los únicos registros de esta condición por fuera de Neosauropoda. La presencia de más de 3 dientes de reemplazo ha sido descrita como una característica de Neosauropoda (D Emeric *et al.*, 2013), pero la presencia de este número en el premaxilar y dentario de *Bagualia* y el dentario de *Patagosaurus*, indicaría un origen temprano de esta característica en la base de Eusauropoda, lo cual confirma la Hipótesis 2 del Objetivo 4 de la presente tesis.

Sin duda un mayor número de dientes de reemplazo por alveolo se debe a que la tasa de reemplazo es mayor respecto a taxones cuyos números de reemplazo son menores. El espaciado *Z* en *Bagualia* varía entre 1 y 3, al igual que *Camarasaurus* (Wiersma y Sander, 2016). Un espaciado *Z* superior a 2 indica que la onda de reemplazo procede de posterior a anterior. Con este valor *Z*, las ondas de reemplazo se extienden sobre tres dientes en todos los huesos de *Bagualia*. En el maxilar las ondas de reemplazo se acortan posteriormente y se extienden sólo sobre uno o dos dientes. En los últimos siete dientes del dentario derecho las ondas de reemplazo son tan largas como un diente, como en los alveolos 11, 12, 13 y 15 de su homólogo izquierdo. Como se ve en el premaxilar, todos los alveolos tienen un tercer diente de reemplazo que está más desarrollado que los que se ven en el maxilar y dentarios. El acortamiento de las ondas de reemplazo posteriormente y el mayor desarrollo de un tercer diente de reemplazo en el premaxilar indica una alta tasa de reemplazo en la dentición anterior y superior debido al mayor uso en estas zonas. A su vez, la presencia de dientes de reemplazo similares en tamaño al funcional indicaría una tasa de reemplazo rápida (Chure *et al.*, 2010). Esto se ve reflejado también con los valores de RI medidos. En *Bagualia*, el RI promedio del premaxilar es de 5,78, mientras que el del maxilar es de 2,77. Esto se debe a que el premaxilar posee todos sus alveolos con tres dientes de reemplazo, mientras que el maxilar solo posee uno con el mismo número. También los dientes superiores se forman más rápido que los inferiores (Schwarz *et al.*, 2015), y esto se ve al comparar el RI de ambas denticiones, donde el promedio de RI en los dentarios es menor a la mitad del medido en el premaxilar (2,74), y algo menor al del maxilar.

Comparando los valores de RI entre los taxones de la Formación Cañadón Asfalto estudiados se observa que *Bagualia* posee un mayor valor en el premaxilar que cf. *Amygdalodon* y MPEF-PV 12010 (cuyos RIs son similares), lo cual se evidencia también por un mayor número de reemplazos, llegando a tener hasta tres en todos los alveolos. En cuanto a los maxilares, *Bagualia* tiene un RI algo menor al espécimen MACN-CH 934 quien a su vez posee dientes con un mayor desarrollo de corona y raíz. No obstante, ambos taxones poseen un RI mayor al de cf. *Amygdalodon*, indicando que la tasa de recambio dental en estos era mayor. Si bien el RI de la dentición inferior de *Patagosaurus* y *Bagualia* es similar, en *Patagosaurus* se observó que los dientes están más desarrollados, con las raíces casi totalmente formadas al menos en los primeros dientes de reemplazo, algo que no se ve en *Bagualia* donde sólo las coronas de los dientes están totalmente formadas.

Estas diferencias indican que de los taxones bajo estudio, *Bagualia* presenta una mayor tasa de reemplazo en la dentición superior anterior, mientras que en los maxilares y dentarios ésta no es mayor que la del espécimen MACN-CH 934 y *Patagosaurus* respectivamente. Esto también quedaría soportado por el hecho de que los dientes de morfología simple y delgada con menor volumen de esmalte y dentina tienden a reemplazarse más rápidamente que los de morfología compleja como los descritos en *Bagualia*, ya que permiten el consumo de material vegetal abrasivo (D'Emic *et al.*, 2013; Melstrom *et al.*, 2021). En este sentido *Bagualia* podría haber tenido una tasa de reemplazo mayor a la de *Patagosaurus* y cercana a la de *Camarasaurus* (quien posee también hasta tres dientes de reemplazo), ambas calculadas en 58 y 62 días respectivamente (D'Emic *et al.*, 2013).

Tanto el crecimiento continuo y erupción de dientes en los huesos a lo largo de vida de un animal como el incremento de la tasa de reemplazo, son algunos de los mecanismos que utilizaron los herbívoros durante su historia evolutiva para hacer frente al desgaste de los mismos (Erickson, 1996a; Erickson, 1996b; Richman *et al.*, 2013). Existen dos tipos de abrasión, la que produce únicamente facetas de desgaste apical, o aquella en la que se generan facetas tanto en el borde mesial como distal de la corona (Madsen *et al.*, 1995). En el caso de *Bagualia*, los dientes poseen los tres tipos de facetas, algo común en otros saurópodos (*e.g.*, *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*, *Camarasaurus*; Allain y Aquesbi, 2008; Ouyang y Ye, 2002:fig. 8-12; Wiersma y Sander, 2016). El patrón de microdesgaste observado en *Bagualia* está dominado por rayas profundas, y en segundo grado pequeños huecos (ver arriba). La presencia de

facetas de desgaste inclinadas lingualmente impide un movimiento lateral al momento del cerrado de la boca, así como también la ausencia de rayas en sentido anteroposterior indican que no existía un movimiento de tipo propalinal. La predominancia de rayas profundas, ordenadas y paralelas en sentido de oclusión en el maxilar de *Bagualia*, indica que fueron el producto de la interacción diente-diente como consecuencia de un movimiento ortal como único mecanismo de cierre de la boca, lo cual confirma la Hipótesis 3 del Objetivo 4 de la presente tesis. Por otro lado, la presencia de rayas cortas, profundas y desordenadas se corresponden a una interacción del diente con vegetación dura, no sólo porque no respetan el sentido de oclusión, sino que también porque se extienden por fuera de la faceta de desgaste hacia las superficies linguales y labiales, lo cual debió producirse por el raspado de la materia vegetal. Este tipo de interacción será la que, luego de un uso prolongado del diente, redondeará los bordes de la faceta de desgaste, como se ha descrito en los dientes muy desgastados del maxilar de *Bagualia*. A su vez, la presencia de rayas paralelas entre sí, pero perpendiculares al sentido de oclusión observadas en los dientes anteriores del maxilar, podría indicar que fueron producidas por el raspado de vegetación cuando el animal realizaba un movimiento ventral de la cabeza al arranque de la misma. Por otro lado sólo se han observado huecos circulares con grandes aumentos en los dientes 1, 6 y 10 del maxilar. Estos huecos muy pequeños podrían ser el resultado de la compresión de partículas muy pequeñas, incluso más finas que un grano de arena, entre los dientes. Estas características de microdesgaste diferencian a *Bagualia* de otros saurópodos como los diplodocoideos *Diplodocus* y *Nigersaurus*, quienes poseen una mayor proporción de huecos respecto a rayas, lo que indica que la altura de alimentación de éstos sería baja cerca del nivel del suelo (Whitlock, 2011a). Por su parte, la presencia de rayas profundas y marcadas por sobre los pequeños huecos descritos en *Bagualia*, son semejantes a los descritos en *Camarasaurus*, *Dicraeosaurus*, y *Brachiosaurus*, quienes son considerados taxones que se alimentaban de vegetación de altura, la cual podía superar los 10 metros (Whitlock, 2011a). En el caso de *Bagualia*, la altura de su extremidad anterior (estimada en 1.7 m) y largo de cuello (estimado en 2.7 metros), indican que podría haber alcanzado fácilmente la vegetación hasta al menos 4 metros del suelo. A esta altura no hay rastros de materiales como arena en la vegetación, pero sí partículas de menor tamaño como polvo, el cual puede ser el causante de los pequeños huecos observados como microdesgaste (ver arriba).

Estudios de forma del hocico y microdesgaste en diplodocoideos han demostrado que la forma de éste y las características del microdesgaste son útiles para inferir las estrategias de alimentación ya sea selectiva o no selectiva (Whitlock, 2011a). En *Bagualia* los valores de PMI o DI, y PMDA son similares a los presentes en otros saurópodos (e.g., *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Jobaria*; Tabla 6.22) e incluso neosaurópodos como *Camarasaurus* y *Brachiosaurus*, donde el hocico redondeado dorsalmente es evidente, y se ha inferido un tipo de alimentación selectiva (Whitlock, 2011a). Esto difiere de los diplodocoideos de alimentación de baja altura, cuya forma del hocico es más cuadrada y ancha anteriormente, los cuales son considerados como herbívoros no selectivos (Whitlock, 2011a). Dentro de los taxones de la Formación Cañadón Asfalto estudiados, cf. *Amygdalodon* muestra un hocico más redondeado, seguido del espécimen MPEF-PV 12010, y luego *Patagosaurus* y *Bagualia* quienes muestran valores de PMI o DI similares. Con este escenario, y no teniendo una edad precisa para cf. *Amygdalodon*, *Bagualia* parece haber alcanzado el hocico de tipo redondeado (diferente al puntiagudo de saurópodomorfos basales, y cuadrado de diplodocoideos) visto en otros eusaurópodos y macronarios, más tempranamente en la evolución.

6.4.2 Análisis de disparidad morfológica

Tal como se mencionó anteriormente, el análisis de disparidad morfológica se realizó a partir de dos matrices, una con el total de caracteres, y la otra con sólo caracteres dentales. A su vez cada matriz se analizó sin y con exclusión de taxones problemáticos ya sea porque poseen un rango temporal indefinido o un alto porcentaje de entradas faltantes (ver Materiales y Métodos). En todos los casos el arreglo espacial de los morfoespacios muestra grupos evidentes y claramente diferenciados con algunos solapamientos (Figuras 6.15 y 6.16). Los cálculos de las métricas de disparidad se realizaron utilizando las primeras 23 coordenadas elegidas a partir de la visualización del gráfico de porcentajes de varianza explicada para cada coordenada, y la detección del último cambio importante de pendiente en la curva tanto para la matriz A como B. A su vez en ambas matrices A y B los SoV y SoR capturaron bien el tamaño y densidad de los morfoespacios.

El arreglo morfoespacial de los diferentes grupos temporales definidos es claro tanto cuando se utiliza el total de caracteres morfológicos como sólo dentales (Figuras 6.15, 6.16). En el primer caso, la disposición morfoespacial de los taxones triásicos, pre toarcianos y toarcianos posee una superposición notable (Figura 6.15 A), la cual se reduce cuando se excluyen del análisis aquellos taxones cuyo rango temporal es incierto y el porcentaje de entradas faltantes es alto (i.e., *Isanosaurus*, *Amygdalodon*, *Barapasaurus*, y *Tonganosaurus*; Figura 6.15 B). Por otro lado, cuando se utilizaron sólo caracteres dentales, sólo se excluyeron dos taxones por los mismos motivos (i.e., *Gongxianosaurus* y *Barapasaurus*), lo cual se refleja en una mejor resolución de los morfoespacios del Toarciano y Jurásico Medio (Figura 6.16 B).

Los sauropodomorfos del Triásico ocupan una región limitada y bien diferenciada del morfoespacio, la cual representa un plan corporal pequeño, bípedo y altamente plesiomórfico (Apaldetti *et al.*, 2021; Figura 6.15 B). Esto también se observa cuando se tienen en cuenta sólo caracteres dentales (Figura 6.16 B). Estas formas triásicas poseen un leve solapamiento morfoespacial con taxones del Jurásico pre Toarciano, los cuales muestran un incremento morfoespacial notable (Figura 6.15 B, 6.16 B). Esto se ve reflejado por el aumento en la disimilitud por pares de medias ponderadas (WMPD), es decir, por el aumento en la densidad del morfoespacio, así como también por un incremento en la cantidad de morfoespacio ocupado (SoR) tanto para el total de caracteres (Figura 6.15 C-F) como sólo los dentales (Figura 6.16 C-F), siendo en este último caso mayor este incremento. Este incremento de la disparidad (WMPD) y morfoespacio ocupado (SoR) se debe a la diversificación de los primeros linajes de sauropodomorfos, la cual ocurre durante el Noriano-Rhaetiano (Apaldetti *et al.*, 2021). Muchos de estos linajes surgidos durante la radiación Noriano-Rhaetiana superan con éxito el evento de extinción del Triásico-Jurásico y se diversificarán aún más en el Jurásico Temprano (Pol *et al.*, 2021). Durante esta etapa los taxones triásicos y pre-toarcianos incluidos en el análisis representan diferentes linajes que surgieron durante la radiación noriana, con la aparición de los grupos inclusivos Plateosauria (*Plateosaurus*), Massopoda (*Riojasaurus*, *Sarhsaurus*, *Massospondylus*, *Leyesaurus*, *Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus*, *Lufengosaurus*, *Yunnanosaurus*, *Jingshanosaurus*, *Aardonyx*) y Sauropodiformes (*Yizhousaurus*, *Leoneosaurus*, *Mussaurus*, Lessemsauridae), los cuales también muestran diferentes planes corporales (tamaño corporal que va de los 370 kg a los 7000 kg, locomoción de bípeda a cuadrúpeda, entre otros; Apaldetti *et al.*, 2021) lo que indica la primera partición de nicho entre los

dinosaurios herbívoros (Pol *et al.*, 2021). Estas características anatómicas comunes hacen que estos linajes triásicos y pre-toarcianos ocupen una zona diferente del morfoespacio respecto a los saurópodos del Toarciano y Jurásico Medio, y demás grupos derivados (Figuras 6.15 B), lo cual también se ve reflejado por la combinación de caracteres dentales típicos de sauropodomorfos basales (*e.g.*, mandíbula en forma de V puntiaguda anteriormente, una larga fila de dientes extendida hasta el nivel de la órbita debido a un gran número de dientes, el cual supera los 20, y ausencia de una placa lateral y de una oclusión diente con diente; Figura 6.16 B), algo relacionado a la adquisición de una dieta principalmente herbívora (Benton, 1983; Barret *et al.*, 2011, 2014).

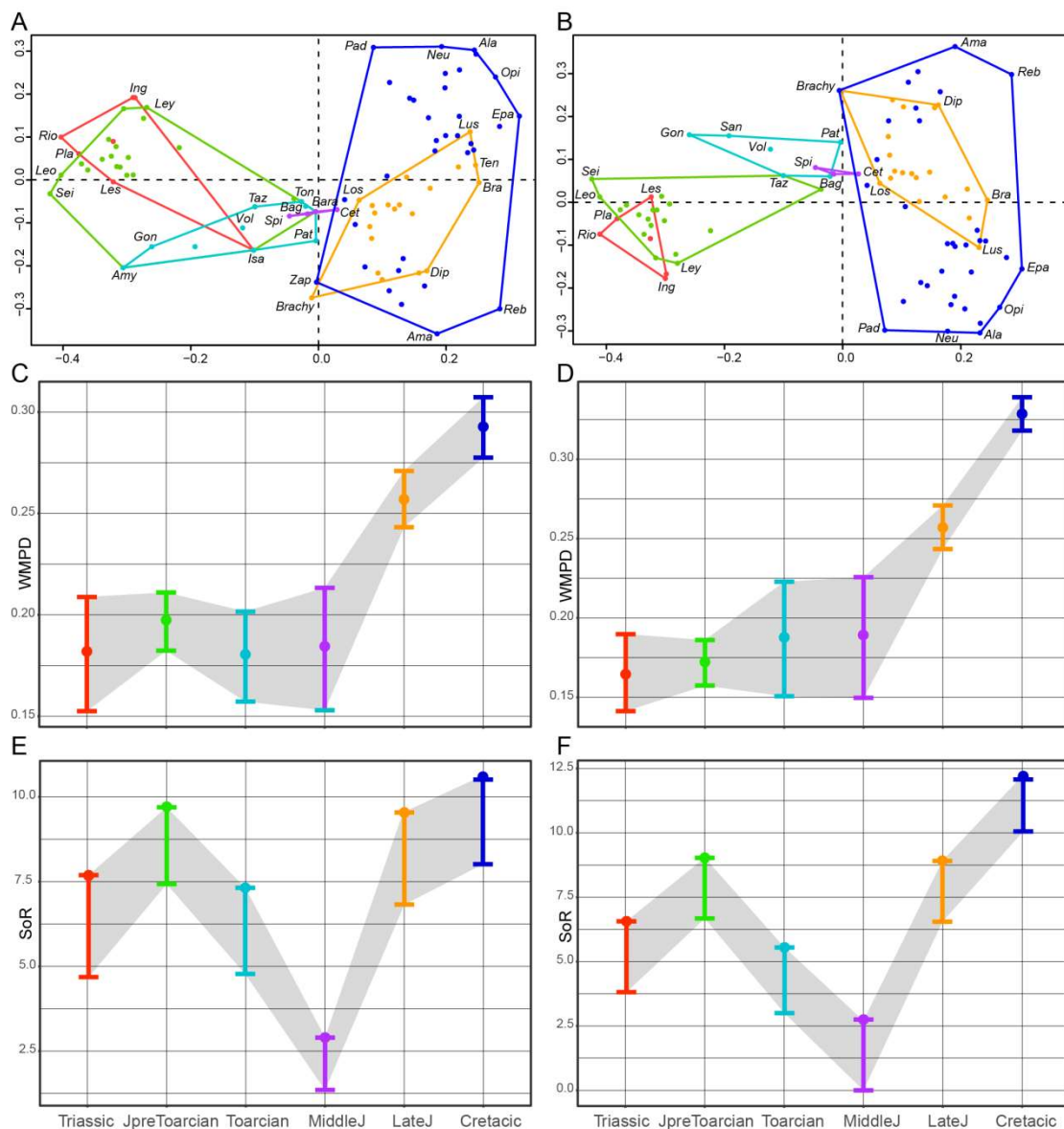


Figura 6.15. Ocupación de morfoespacio de los principales grupos de Sauropodomorpha utilizando el total de caracteres (Matriz A). **A** y **B**, distribución de morfoespacios en las dos primeras coordenadas sin y con exclusión de taxones problemáticos respectivamente. **C** y **D**, valores de WMPD para los diferentes grupos temporales sin y con exclusión de taxones respectivamente. **E** y **F**, valores de SoR para los diferentes grupos temporales sin y con exclusión de taxones respectivamente. **Abreviaturas:** *Ala*, *Alamosaurus sanjuanensis*; *Ama*, *Amargasaurus cazau*; *Amy*, *Amygdalodon patagonicus*; *Bag*, *Bagualia alba*; *Bara*, *Barapasaurus tagorei*; *Bra*, *Brachiosaurus altithorax*; *Brachy*, *Brachytrachelopan messai*; *Cet*, *Cetiosaurus oxoniensis*; *Dip*, *Diplodocus*; *Epa*, *Epachthosaurus sciutto*; *Gon*, *Gongxianosaurus shibeiensis*; *Ing*, *Ingentia prima*; *Isa*, *Isanosaurus attavipachi*; *Leo*, *Leoneosaurus taquetrensis*; *Les*, *Lessemsaurus sauropoides*; *Ley*, *Leyesaurus marayensis*; *Los*,

Losillasaurus giganteus; **Lus**, *Lusotitan*; **Neu**, *Neuquensaurus australis*; **Opi**, *Opisthocoelicaudia skarzynskii*; **Pad**, *Padillasaurus leivaensis*; **Pat**, *Patagosaurus fariasi*; **Pla**, *Plateosaurus engelhardti*; **Reb**, *Rebbachisaurus garasbae*; **Rio**, *Riojasaurus incertus*; **Spi**, *Spinophorosaurus nigeriensis*; **Taz**, *Tazoudasaurus naimi*; **Ten**, *Tendaguria tanzaniensis*; **Ton**, *Tonganosaurus hei*; **Vol**, *Volkheimeria chubutensis*; **Zby**, *Zby atlanticus*; **Zap**, *Zapalasaurs bonapartei*.

Hacia finales del Jurásico Temprano (Toarciano) la densidad del morfoespacio muestra un leve aumento, pero el tamaño de éste disminuye notablemente cuando se utiliza el total de caracteres morfológicos (Figura 6.15 D, F). Este patrón también ocurre cuando se utilizan caracteres dentales, aunque aquí la densidad o disparidad también disminuye notablemente (Figura 6.16 D, F). En ambos casos los taxones del Toarciano ocupan una zona más pequeña y diferente del morfoespacio respecto a las formas basales con las cuales sólo posee un leve solapamiento. Esta región está ocupada tanto por saurópodos no eusaurópodos como *Tazoudasaurus*, *Amygdalodon* y *Volkheimeria*, como eusaurópodos basales como *Patagosaurus* y *Bagualia* (Figuras 6.15, 6.16). Esta drástica disminución de la disparidad morfológica y el morfoespacio entre el Jurásico pre Toarciano y el Toarciano se debe principalmente a la extinción Plienbachiana-Toarciana, donde la gran variedad de linajes de Sauropodomorpha surgida a finales del Triásico desaparece como producto de los importantes cambios ambientales, y por ende de vegetación, ocurridos en ese lapso temporal (Pol *et al.*, 2020). Luego de este evento crítico, durante el Toarciano surgen nuevos linajes como Vulcanodontidae y Eusauropoda cuyo plan corporal es único y diferente al de las formas basales de Sauropodomorpha (Apaldetti *et al.*, 2021). Estos cambios no sólo comprenden aquellos relacionados al tamaño corporal sino también a cambios locomotores y alimenticios (*e.g.*, Allain y Aquesbi *et al.*, 2008; Klein *et al.*, 2011; Pol *et al.*, 2020). Este nuevo plan corporal consiste en una postura cuadrúpeda obligatoria, extremidades alargadas y columnares, y un aumento de la masa corporal (la cual supera las 10 tn; Pol *et al.*, 2020), cambios que se consolidan hacia el Jurásico Medio. Esto se hace evidente cuando se observa que la disparidad morfológica se mantiene constante desde el Toarciano, a pesar de una reducción en el tamaño del morfoespacio (Figura 6.15 D, E). Cuando se examinan los caracteres dentales se observa que hay un gran incremento en la disparidad hacia el Jurásico Medio (Figura 6.16 C-D). En esta zona se superponen los

morfoespacios ocupados por eusaurópodos tanto toarcianos (e.g., *Bagualia*, *Patagosaurus*) como del Jurásico Medio (e.g., *Spinophorosaurus*), Jurásico Tardío (e.g., Mamenchisauridae), y Cretácico (e.g., Turiasauria) con formas de Neosauropoda como los macronarios *Camarasaurus* y *Bellusaurus* (Figura 6.16 B). Este agrupamiento taxonómico en esta zona del morfoespacio se debe a que comparten características dentales inéditas antes del Toarciano como un cráneo robusto con una mandíbula en forma de U, oclusión entre dientes, dientes más robustos con forma de cuchara y esmalte altamente rugoso, surcos apicobasales profundos en la corona dental, un margen distal de la corona marcadamente cóncavo, y tres dientes de reemplazo. Desde el punto de vista ecológico, la diversificación de estos taxones con dientes de corona ancha o forma de “cuchara” implicó un cambio funcional del aparato de alimentación relacionado a la mayor robustez craneal y fuerza de mordida (Pol *et al.*, 2020; Button *et al.*, 2017; Barret, 2014). Además de los eusaurópodos derivados como Mamenchisauridae y Turiasauria, durante el Jurásico Tardío surgen linajes con marcadas diferencias anatómicas como por ejemplo los Flagellicaudata, quienes agrandan el morfoespacio al ubicarse en una zona del mismo que hasta ese momento no era ocupada por ningún otro clado (e.g., *Suuwassea*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*). Esto se evidencia al observar un incremento marcado de la disparidad (WMPD) y tamaño morfoespacial hacia ese período (Figura 6.15, 6.16).

El morfoespacio ocupado por los saurópodos del Jurásico Tardío se superpone en gran medida al de las formas del Cretácico y hay una mayor ocupación de nuevas áreas del morfoespacio durante este período tanto para el total de caracteres anatómicos como para sólo caracteres dentales (Figuras 6.15, 6.16). La superposición de morfoespacios entre las formas jurásicas tardías y cretácicas es mayor cuando se tienen en cuenta los caracteres dentales (Figura 6.16 B). Es por esto que hacia el Cretácico tanto el WMPD y SoR no aumentan significativamente (Figura 6.16 C-F), y las nuevas áreas ocupadas en el morfoespacio se deben principalmente a los Rebbachisauridae, quienes agrandan el morfoespacio con sus cráneos altamente modificados. Durante este período la gran disparidad dental observada se da entre algunos turiasaurios (*Moabosaurus*, *Mierasaurus*), rebaquisáuridos y Titanosauriformes. Los turiasaurios Cretácicos y del Jurásico Medio y Tardío, comparten la misma zona morfoespacial con otros eusaurópodos del Jurásico Temprano cuyos dientes son robustos y anchos. En el caso de los principales grupos de Neosauropoda, la superposición morfoespacial destacable se da entre Diplodocoidea y Titanosauria (Figura 6.15) quienes comparten

características como cráneos gráciles con mandíbulas rectangulares, con dientes alargados y de sección transversal circular restringidos a la parte más anterior del hocico, y un mayor número de dientes de reemplazo, el cual puede alcanzar los 12 en *Nigersaurus* (Serenó y Wilson, 2005), caracteres interpretados como convergencias funcionales y ecológicas en ambos grupos (D'Emic *et al.*, 2013; Button *et al.*, 2014, 2017). A su vez, esta expansión morfoespacial de los Titanosauriformes hacia la zona que ocupaban los diplodociodeos con dientes delgados y alargados ha sido considerada como un reemplazo oportunista (Chure *et al.*, 2010) o una posible exclusión competitiva de los rebauisauridos por parte de los titanosaurios (Barret y Upchurch, 2005), aunque esto último parece poco probable (Button *et al.*, 2017).

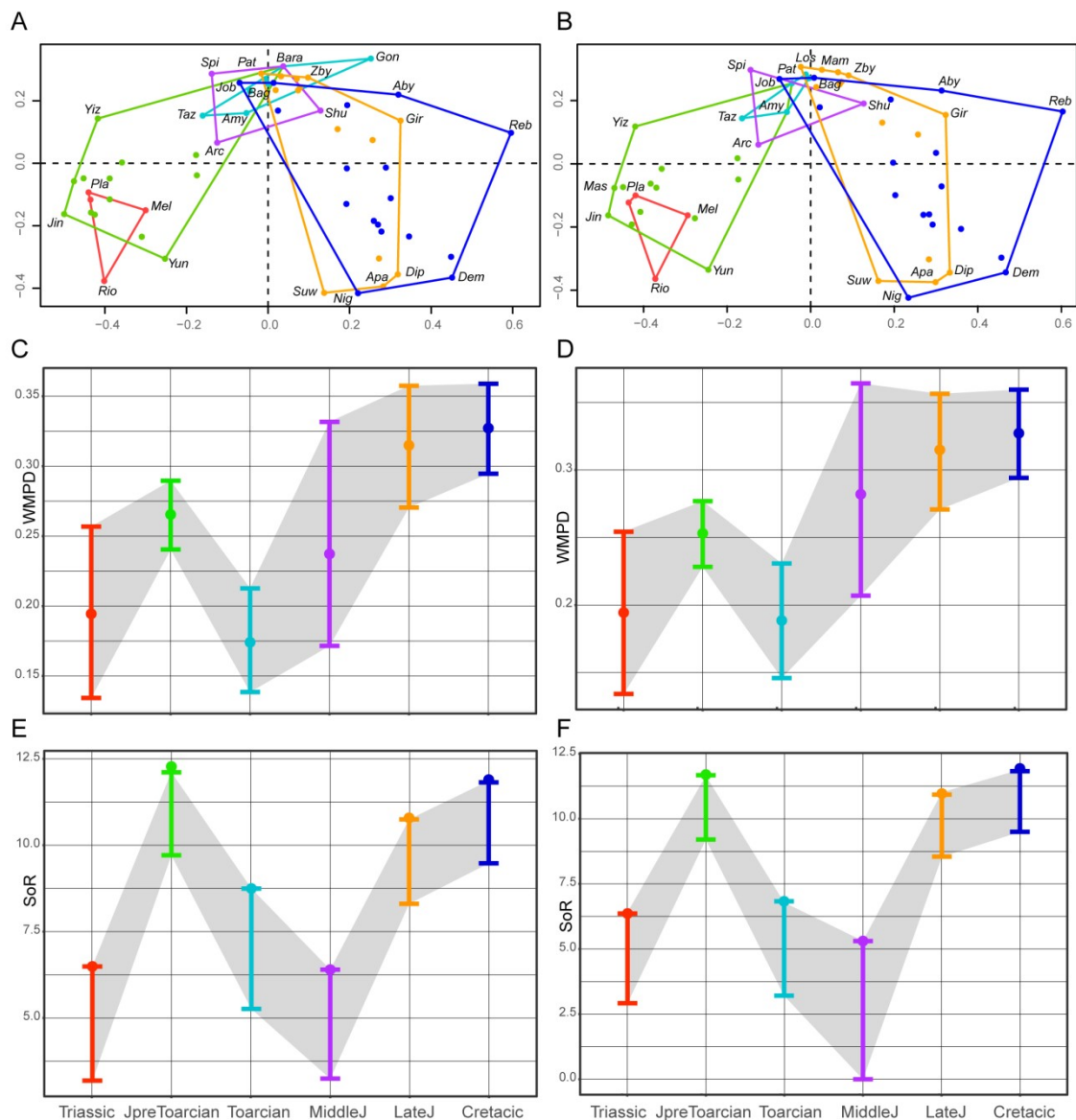


Figura 6.16. Ocupación de morfoespacio de los principales grupos de Sauropodomorpha utilizando caracteres dentales (Matriz B). **A** y **B**, distribución de morfoespacios en las dos primeras coordenadas sin y con exclusión de taxones problemáticos respectivamente. **C** y **D**, valores de WMPD para los diferentes grupos temporales sin y con exclusión de taxones respectivamente. **E** y **F**, valores de SoR para los diferentes grupos temporales sin y con exclusión de taxones respectivamente. **Abreviaturas:** **Aby**, *Abydosaurus mcintoshi*; **Amy**, *Amygdalodon patagonicus*; **Apa**, *Apatosaurus*; **Arc**, *Archaeodontosaurus descouensi*; **Bag**, *Bagualia alba*; **Bara**, *Barapasaurus tagorei*; **Dem**, *Demandasaurus darwini*; **Dip**, *Diplodocus*; **Gir**, *Giraffatitan brancai*; **Gon**, *Gongxianosaurus shibeiensis*; **Jin**, *Jingshanosaurus xinwaensis*; **Job**, *Jobaria tiguidensis*; **Los**, *Losillasaurus giganteus*; **Mam**, *Mamenchisaurus*; **Mas**, *Massospondylus carinatus*; **Mel**, *Melanorosaurus readi*; **Nig**, *Nigersaurus taqueti*; **Pat**, *Patagosaurus fariasi*; **Pla**, *Plateosaurus engelhardti*; **Reb**, *Rebbachisaurus garasbae*; **Rio**, *Riojasaurus incertus*; **Shu**, *Shunosaurus lii*; **Spi**, *Spinophorosaurus nigeriensis*; **Suw**, *Suwassea emiliae*; **Taz**, *Tazoudasaurus naimi*; **Yiz**, *Yizhousaurus sunae*; **Yun**, *Yunnanosaurus*; **Zby**, *Zby atlanticus*.

Con toda la información anteriormente expuesta, se pueden hacer ciertas consideraciones finales del presente capítulo. Como se mencionó anteriormente, *Bagualia* pertenece a los niveles inferiores de la Formación Cañadón Asfalto, los cuales fueron datados con precisión en el Toarciano, inmediatamente después de la crisis Pliensbachiana-Toarciana, caracterizada por un evento volcánico masivo en todo el hemisferio sur (Pol *et al.*, 2020). Antes de este evento la flora predominante estaba compuesta de esfenofitas (como equisetos), helechos dipteridáceos, coníferas, helechos con semillas, bennettitales (o cicadeoideales), y cícadas (Escapa *et al.*, 2008a; Choo *et al.*, 2016), indicadoras de climas húmedos. Por el contrario, luego del evento volcánico, las condiciones climáticas se volvieron más secas y cálidas estacionales, con predominio de coníferas Araucariaceae, Cheirolepidiaceae y Cupressaceae (Figari *et al.*, 2015; Stumpf *et al.*, 2015; Olivera *et al.*, 2015).

El cráneo robusto de *Bagualia* indica que este podría haber tenido una gran fuerza de mordida (Barret y Upchurch, 2007; Button *et al.*, 2017). A su vez, los dientes grandes con un esmalte grueso (más de 700 μm) con facetas de desgaste por cizalla se

han interpretado como adaptaciones a la herbivoría alta en fibra y alimentación de material vegetal duro (Barret, 2014; Barret y Upchurch, 2007; Button *et al.*, 2017; Sander *et al.*, 2011), lo cual confirma la Hipótesis 4 del Objetivo 4 planteado en la presente tesis. Sumado a esto, el análisis de microdesgaste y forma del hocico (ver arriba), a su vez combinados con el largo cuello, y gran tamaño corporal, permiten inferir que *Bagualia* se alimentaba de vegetación de mediana altura, confirmando así la Hipótesis 5 del Objetivo 4 de la presente tesis. Este alimento alto en fibra fue fácil de digerir gracias a una gran capacidad intestinal y digestiva relacionada a un gran tamaño corporal (Hummel *et al.*, 2008; Barret, 2014) el cual alcanzó las 10 tn de peso (Pol *et al.*, 2020). Estas características proporcionaron a *Bagualia* una ventaja sobre otros linajes de saurópodos pequeños ante la flora compuesta de árboles de hojas duras luego de la crisis Pliensbachiana-Toarciana (Pol *et al.*, 2020). Este evento de reemplazo faunístico donde pequeñas formas de Sauropodomorpha son sustituidas gradualmente por los eusaurópodos de gran tamaño corporal, ha sido evidenciado a través del análisis morfoespacial utilizando caracteres anatómicos generales o exclusivamente dentales (ver arriba). El análisis morfoespacial mostró diferentes agrupaciones bien definidas para el Jurásico pre Toarciano, Toarciano, y Jurásico Medio, corroborando así la Hipótesis 1 del Objetivo 5, y a su vez, según lo expuesto anteriormente, este arreglo morfoespacial guarda estrecha relación con la diferente utilización de los diferentes nichos ecológicos, lo cual también confirma la Hipótesis 2 del Objetivo 5 de la presente tesis. Durante fines del Jurásico Temprano (Toarciano), se observó que la disparidad morfológica disminuyó desde el Jurásico pre Toarciano, debido a la desaparición de formas basales de Sauropodomorpha, representadas por taxones de cuerpo pequeño con cráneos y mandíbulas gráciles no adaptados a la herbivoría alta en fibra, por lo que eran menos eficientes (Barret y Upchurch, 2007; Button *et al.*, 2017). En la Formación Cañadón Asfalto convivieron durante el Toarciano el saurópodo no eusaurópodo *Volkheimeria*, y los eusaurópodos *Patagosaurus* y *Bagualia*, quienes ocupan la misma zona del morfoespacio, aunque *Volkheimeria* tiende a estar más cerca de los saurópodos basales que los restantes dos. Esto es lógico si se observan las relaciones filogenéticas de este taxón, siendo el más basal de la Formación. Debido a que no existe material dental preservado de este taxón, no es posible hacer inferencias paleoecológicas del mismo. De la localidad Cerro Cóndor Sur, de donde provienen parte de los materiales de *Patagosaurus*, también se extrajo el espécimen MACN-CH 934, y posiblemente MPEF-PV 12010 también se correspondería al mismo estrato ya que la litología del

sitio Cerro Cóndor Este es similar y su cercanía es considerable. Esto indicaría que los dos especímenes aún no nominados no serían más antiguos que el Toarciano. Así, podría suponerse que tanto *Bagualia* y *Patagosaurus*, como los dos especímenes aún no nominados habrían convivido hacia finales del Jurásico Temprano. La forma del hocico entre *Bagualia*, *Patagosaurus* y MPEF-PV 12010 es similar. A su vez *Patagosaurus* era un animal incluso tan grande o más que *Bagualia*, por lo que podría haber alcanzado vegetación de altura. No obstante *Patagosaurus* es el único saurópodo de la Formación Cañadón Asfalto que posee los dientes con coronas más elongadas, de sección transversal elíptica en lugar de forma de D, y el menor grosor de esmalte. Esta diferencia podría indicar que no consumía exactamente la misma vegetación que *Bagualia*, aunque la hipótesis de una partición de nichos debería ser explorada con un análisis más completo de la dentición de *Patagosaurus* y los demás taxones de la Formación (por ejemplo análisis de microdesgaste). No obstante, los resultados aquí obtenidos muestran que durante el Toarciano, la aparición de los eusaurópodos-con *Bagualia* como el representante más antiguo del grupo- marcó el inicio de un plan corporal que significaría un éxito ecológico de los saurópodos luego de la crisis Pliensbachiana-Toarciana, y el cual se consolidaría con la diversificación del grupo hacia el Jurásico Medio. Esto último se observa como un incremento notable de la disparidad y morfoespacio en este período, lo cual confirma la Hipótesis 3 del Objetivo 5 de la presente tesis.

CONCLUSIONES

En la presente tesis se estudió en detalle la anatomía de un nuevo eusaurópodo, el cual en el desarrollo de la misma fue asignado a una nueva especie llamada *Bagualia alba*, quien proviene de los niveles del Jurásico Temprano de la Formación Cañadón Asfalto, en la provincia de Chubut, Argentina. Este taxón proviene de la localidad Cañadón Bagual, la cual se encuentra en el área de Cerro Cóndor en el centro de Chubut. De la misma formación y dentro de la misma área también provienen los taxones *Volkheimeria chubutensis* y *Patagosaurus fariasi*, hallados en las localidades de Cerro Cóndor Norte y Sur. El estudio osteológico completo de *Bagualia* y su comparación con los taxones tanto filogenéticamente como temporalmente cercanos ayudó a comprender la evolución de ciertas características anatómicas que caracterizan a los saurópodos. En esta sección se hará un breve repaso de las consideraciones finales de este estudio, cumpliendo con cada objetivo propuesto en el inicio de la tesis, y contrastando las hipótesis planteadas para cada uno de ellos.

Cumpliendo con el **Objetivo 1**, se realizó una descripción osteológica detallada de todos los restos provenientes de la localidad Cañadón Bagual y asignados a *Bagualia*. La acumulación fosilífera es de tipo *bone bed*, por lo que cuenta con alrededor de 200 materiales pertenecientes a al menos tres especímenes, los cuales representan las regiones craneanas, axiales y apendiculares. El estudio en detalle de estos materiales permitió contrastar las siguientes hipótesis:

H1. La asociación de restos en la localidad es monoespecífica.

Al no encontrarse diferencias anatómicas entre los elementos repetidos, se considera que todos los elementos fósiles provienen de una misma especie, confirmando así esta hipótesis.

H2. Los restos craneanos y apendiculares presentan caracteres diagnósticos que posibilitan reforzar la diagnosis propuesta con elementos axiales (Gomez, 2015) para la nueva especie *Bagualia alba*.

Esta hipótesis fue confirmada a través del estudio detallado de los restos craneanos, apendiculares, y una revisión de los nuevos restos axiales preparados durante el desarrollo de la tesis. El conjunto de materiales de las diferentes regiones anatómicas

brindó nuevos caracteres diagnósticos y autapomórficos para la nueva especie *Bagualia alba*.

H3. Tanto la anatomía craneana como la apendicular de *Bagualia* presentan características derivadas propias de los Eusauropoda.

Dentro de las características anatómicas observadas en los restos craneanos, axiales y apendiculares, se pudo determinar que varios de éstos son típicos de Eusauropoda. Entre los más importantes se encuentran: un cráneo corto y alto (basado en la reconstrucción 3D) con amplia participación del maxilar en la narina externa; amplia fosa antorbital; prefrontal que sobrepasa posteriormente la sutura frontoparietal; una fenestra supratemporal visible lateralmente; procesos basipterigoideos casi al mismo nivel que los tubérculos basales; proceso cultriforme anterodorsalmente orientado; supraoccipital alto; mandíbula en forma de U en vista dorsal; placa lateral en los dentarios; dientes espatulados con surcos labiales marcados y esmalte altamente rugoso, y facetas de desgaste en forma de V; vértebras cervicales muy elongadas, con gran desarrollo de láminas y pleurocelos; vértebras dorsales con espinas neurales más anchas lateromedialmente que anteroposteriormente; proceso acromial de la escápula robusto; cóndilos del humero distalmente planos; pubis robusto con hoja púbica posteromedialmente curvada; fémur sin trocánter menor y cóndilo tibial más ancho que el fibular; falaneges ungueales de los dedos II y III comprimidas lateromedialmente.

Si bien el estudio osteológico preliminarmente arrojó caracteres típicos de Eusauropoda para *Bagualia*, la asignación de este taxón como parte de este clado se confirmó a través de un análisis filogenético con un amplio muestreo taxonómico y de caracteres, siguiendo el **Objetivo 2** de la presente tesis. Para dicho objetivo se plantearon las siguientes hipótesis, las cuales son seguidamente contrastadas:

H1. *Bagualia* es un eusaurópodo y por lo tanto el representante más antiguo (Toarciano medio) de este clado.

El análisis filogenético recuperó a *Bagualia* como un eusaurópodo basal relacionado a otros taxones del Jurásico Temprano y Medio (i.e., *Nebulasaurus*, *Spinophorosaurus*, y *Patagosaurus*) con quienes forma un clado monofilético. Dado que la edad del eusaurópodo *Barapasaurus* es incierta, *Bagualia* (quien proviene de

sedimentos datados con precisión en el Toarciano) representa el eusaurópodo más antiguo conocido hasta la fecha, confirmando así esta hipótesis.

H2. *Bagualia* presenta afinidades filogenéticas con *Spinophorosaurus* y *Nebulasaurus*.

Como se mencionó anteriormente, *Bagualia* no sólo comparte íntimas relaciones filogenéticas con *Patagosaurus*, quien proviene de la misma Formación, y está datado en el Toarciano, sino que también lo hace con los taxones del Jurásico Medio *Spinophorosaurus* y *Nebulasaurus*, de África y China respectivamente. De esta forma se confirma la hipótesis propuesta.

H3. La diversidad y afinidades filogenéticas de los saurópodos de los niveles inferiores de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Temprano) indica una radiación de la mayoría de los linajes de Eusauropoda previa al Jurásico Medio.

La posición recuperada en el análisis filogenético de *Bagualia* y *Patagosaurus* como eusaurópodos basales, y la edad de los mismos, indica que la radiación del clado fue durante la última etapa del Jurásico Temprano, antes del lo que se creía tradicionalmente, lo cual confirma la hipótesis planteada.

Una vez conocida la posición filogenética de *Bagualia*, se continuó con el objetivo propuesto, analizar la importancia del esqueleto axial como fuente de información sistemática y evolutiva durante la historia temprana de los saurópodos (**Objetivo 3**). Esto se pudo evaluar también gracias a una descripción exhaustiva de la anatomía axial de *Bagualia* y su comparación tanto con taxones temporal y filogenéticamente cercanos, como con aquellos representantes de los principales clados de sauropodomorfo basales y neosaurópodos. Para tal objetivo se propusieron y contrastaron las siguientes hipótesis:

H1. El esqueleto axial de los saurópodos basales muestra una gran variedad morfológica en sus cuatro regiones (cervical, dorsal, sacra y caudal).

A lo largo de la descripción y comparación axial de *Bagualia* con otros taxones de los principales grupos de Sauropodomorpha se observó que las cuatro regiones axiales muestran grandes variaciones, tanto en el número de cuerpos vertebrales que las componen, como en la morfología de éstos, como variaciones en la elongación, arreglo

de láminas vertebrales y desarrollo de neumaticidad tanto externa como interna. De esta forma se confirma la hipótesis planteada.

H2. El incremento de complejidad en la morfología vertebral en la evolución temprana de Sauropoda está correlacionado con un evento de aumento de tamaño corporal y la evolución temprana del gigantismo.

Los eusaurópodos registrados hacia finales del Jurásico Temprano y Jurásico Medio exhiben un incremento del tamaño corporal con varias especies que exceden las 10 toneladas. Este incremento del tamaño corporal estuvo acompañado por cambios en el cuello, tal como el desarrollo de estructuras externas relacionadas a la neumaticidad vertebral, lo cual confirma esta la hipótesis.

H3. El alargamiento del cuello en los saurópodos se debe tanto por la incorporación de nuevos elementos como en el alargamiento de elementos preexistentes.

Los cambios axiales en el cuello mencionados anteriormente a su vez estuvieron acompañados de una mayor elongación del cuello, el cual se dio tanto por el incremento en el número de vértebras como por una mayor elongación de las mismas, confirmando así la hipótesis planteada.

H4. Los sauropodomorfos basales mantienen una configuración plesiomórfica del cuello, y en los casos donde existe un cuello largo, este ocurre en ausencia de estructuras neumáticas sofisticadas manteniéndose un pequeño tamaño corporal.

El análisis de la evolución axial mostró que los primeros sauropodomorfos mantuvieron una configuración del cuello plesiomórfica, y los casos de alargamiento del cuello entre éstos ocurrieron en ausencia de estructuras neumáticas y un pequeño tamaño corporal (*e.g.*, *Adeopapposaurus*), confirmando esta hipótesis.

H5. Un cuello largo aparece en linajes cuyo tamaño corporal excede las 10 toneladas y existen estructuras neumáticas.

Los sauropodomorfos con cuellos más largos aparecen en linajes con un mayor tamaño corporal (mayor a 10 toneladas) y generalmente con estructuras neumáticas asociadas (*e.g.*, mamenchisáuridos), lo cual confirma esta hipótesis.

H6. Poseer un gran tamaño corporal no es requerimiento necesario para poseer un cuello excesivamente largo con estructuras neumáticas sofisticadas.

Esta hipótesis fue confirmada al observar que existen taxones con gran tamaño corporal (6–14 tn) pero cuellos relativamente cortos con neumaticidad reducida (*e.g.*, lessemsáuridos, dicraeosáuridos).

H7. *Bagualia* revela la aparición temprana de ciertos caracteres axiales que posibilitaron un cuello largo, el cual dio ventajas a los Eusauropoda ante cambios en la flora ocurridos durante un evento volcánico ocurrido durante el Pliensbachiano-Toarciano.

La posición filogenética de *Bagualia* y su edad toarciana, revela la aparición temprana de ciertos caracteres axiales inéditos antes del Jurásico Medio, como por ejemplo la presencia de pleurocelos en los centros cervicales y láminas accesorias en el arco neural, así como también un aumento en la elongación de los centros cervicales. Esta morfología indica un evento temprano de elongación y neumaticidad del cuello en animales con un gran tamaño corporal (10 toneladas), confirmando así la hipótesis propuesta.

Siguiendo con los objetivos propuestos, el siguiente paso fue conocer la ecología alimentaria de *Bagualia alba* a partir de sus características dentales y anatómicas (**Objetivo 4**). Para esto se realizó un estudio detallado de las características dentales de este taxón más allá de la morfología general de sus dientes. Tal estudio involucró un análisis de microdesgaste, reemplazo dental, y de forma del hocico. Para este objetivo se plantearon y contrastaron las siguientes hipótesis:

H1. Los dientes de *Bagualia* poseen características típicas de los Eusauropoda.

Esta hipótesis fue confirmada al observar que los dientes de *Bagualia* poseen la siguiente combinación de caracteres típicos de Eusauropoda: dientes de corona ancha con esmalte altamente rugoso, sección transversal en forma de D, y surcos apicobasalmente orientados sobre la superficie labial, además de un esmalte más grueso que los sauropodomorfos basales.

H2. *Bagualia* posee al menos 3 dientes de reemplazo por alveolo tanto en la dentición superior como inferior, representando así la aparición temprana de esta característica.

La reconstrucción en 3D de la dentición de reemplazo superior e inferior en base a tomografías computadas reveló que *Bagualia* posee al menos tres dientes de reemplazo por familia dentaria. Debido a que éste número máximo de reemplazos ha sido descrito como una característica de Neosauropoda, *Bagualia* indicaría el origen temprano de ésta característica. De este modo se acepta la hipótesis planteada.

H3. Las características del microdesgaste en los dientes supone un movimiento de oclusión mandibular de tipo ortal, sin movimientos propalinales ni laterales.

Los dientes de *Bagualia* exhiben facetas de desgaste planas e inclinadas medialmente, lo que impide movimientos laterales de los huesos mandibulares entre sí. Además las características de microdesgaste muestran un predominio de rayas profundas y largas en sentido de oclusión, indicando que el único movimiento de cierre de la boca era de tipo ortal, confirmándose así la hipótesis propuesta.

H4. Las rayas profundas son el tipo de microdesgaste dominante en las facetas de desgaste de los dientes, por lo que la vegetación que el animal consumía era muy dura.

Además de las rayas profundas en sentido de oclusión, hay un predominio de rayas en sentidos variables tanto dentro como fuera de la faceta de desgaste. Esto indica que fueron producidas por el contacto de los dientes con vegetación, que en este caso era fibrosa y dura, lo cual confirma la hipótesis planteada.

H5. Las características dentales y anatómicas de *Bagualia* combinadas indicarían una alimentación de altura, con preferencia por vegetación dura como coníferas.

La característica de microdesgaste predominante en los dientes de *Bagualia* son las rayas profundas tanto en sentido de oclusión como en sentidos variables. Estas rayas predominan por sobre los huecos (que indicarían una alimentación cercana al suelo ya que estos son producidos por partículas de arena). Además *Bagualia* presenta un cráneo robusto que indica una gran fuerza de mordida, dientes en forma de cuchara con esmalte grueso adaptados a soportar materiales duros y desgastarse poco (lo cual se evidencia por la lenta tasa de reemplazo inferida). Su forma de hocico es similar a la de otros eusaurópodos y macronarios de los cuales se ha inferido una dieta selectiva de altura media o mayor. Por otro lado, el considerable tamaño corporal de *Bagualia* (alcanzado las 10 tn) indica que tuvo la capacidad intestinal y digestiva acorde a una dieta alta en fibra, y su largo cuello podía alcanzar fácilmente plantas que superaban los 4 metros de

altura. Todas estas características ayudan a inferir una dieta selectiva de mediana altura y alta en fibra para *Bagualia*, lo que confirma la hipótesis planteada.

Por último, el análisis de disparidad morfológica permitió reconocer diferentes usos de los espacios ecológicos entre los saurópodos, cumpliendo así con el **Objetivo 5** de la presente tesis. Este objetivo posee las siguientes hipótesis, las cuales fueron contrastadas:

H1. En el plan corporal de los saurópodos basales se reconocen diferentes agrupaciones morfoespaciales para el Jurásico Temprano-Medio.

Dado que durante el Jurásico Temprano-Medio existió un reemplazo faunístico donde formas basales de Sauropodomorpha fueron sustituidas gradualmente por los eusaurópodos de gran tamaño corporal, el análisis morfoespacial mostró esos grupos bien definidos, y una reducción en la disparidad hacia el Toarciano, debido a la desaparición de las formas basales. Esto confirma la hipótesis correspondiente.

H2. Las agrupaciones morfoespaciales están relacionadas con la utilización de diferentes nichos ecológicos en formas.

Como se mencionó anteriormente, hubo una reducción del morfoespacio y disparidad hacia el Toarciano. Esto se debió principalmente a la desaparición de la mayoría de los linajes de sauropodomorfos basales de cuerpo pequeño, los cuales no pudieron hacer frente a los cambios ambientales ocurridos durante la crisis Pliensbachiana-Toarciana, debido a que ocupaban nichos ecológicos diferentes al de las nuevas formas de cuerpo grande que se alimentaban de otro tipo de vegetación, la cual no se vio afectada e incluso prosperó luego de este evento de extinción. Esto demuestra que hay una íntima relación entre los agrupamientos morfoespaciales obtenidos en el análisis, y los nichos ecológicos que éstos ocupaban, lo cual confirma la hipótesis propuesta.

H3. La utilización del morfoespacio aumentó drásticamente en la transición Jurásico Temprano – Medio.

El análisis de disparidad realizado mostró un incremento considerable de la disparidad y morfoespacio desde el Toarciano hacia el Jurásico Medio, debido a la diversificación de los eusaurópodos hacia nuevos linajes derivados como

Mamenchisauridae, Turiasauria y Neosauropoda, lo que confirma la hipótesis planteada. En este período estos nuevos linajes consolidan los cambios morfológicos surgidos durante fines del Jurásico Temprano, con *Bagualia* como el exponente más antiguo de éstos.

En conclusión, el estudio osteológico completo de *Bagualia* ha revelado la aparición temprana del clado Eusauropoda, y con ella la de numerosos caracteres propios del grupo. Entre estos caracteres novedosos se encuentran aquellos axiales, dentales y corporales relacionados a la paleoecología de *Bagualia*, y que significaron una ventaja por sobre las formas basales de Sauropodomorpha. Estas formas basales mostraban una gran diversidad y disparidad morfológica durante el Jurásico pre Toarciano, ocupando una amplia zona del morfoespacio. Pero ésta disminuyó drásticamente durante el Toarciano, evento relacionado a una crisis climática durante el Pliensbachiano-Toarciano, donde las formas basales de Sauropodomorpha no pudieron hacer frente a los cambios ambientales y florísticos. En este contexto los eusaurópodos de cuerpo grande e innovaciones anatómicas inéditas hasta entonces (observadas en *Bagualia*), supieron ocupar un nicho completamente nuevo, alimentándose de la nueva vegetación predominante representada por plantas duras como las araucarias. Esto hizo de los eusaurópodos un grupo exitoso que se diversificaría notablemente, ocupando la mayoría de los ecosistemas hacia el Jurásico Medio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allain, R., y Aquesbi, N. 2008. Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. *Geodiversitas*, 30:345–424.
- Allain, R., Aquesbi, N., Dejax, J., Meyer, C. A., Monbaron, M., Montenat, C., Richir, P., Rochdy, M., Russell, D. A., y Taquet, P. 2004. A basal sauropod dinosaur from the Early Jurassic of Morocco. *Systematic Paleontology* (Vertebrate Paleontology), 3:199–208.<https://doi.org/10.1016/j.crpv.2004.03.001>
- Anderson, J. F., Hall-Martin, A., y Russell, D. A. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *Journal of Zoology*, 207(1): 53–61.
- Antunes, M. T., y Mateus, O. 2003. Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol*, 2(1): 77–95.
- Apaldetti, C., Pol, D., y Yates, A. 2013. The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications. *Palaeontology*, 56(2), 277–301.
- Apaldetti, C., Pol, D., Ezcurra, M. D., y Martínez, R. N. 2021. Sauropodomorph evolution across the Triassic–Jurassic boundary: body size, locomotion, and their influence on morphological disparity. *Scientific reports*, 11(1): 1–11.
- Apaldetti, C., Martínez, R. N., Alcober, O. A., y Pol, D. 2011. A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes–El Carrizal Basin), northwestern Argentina. *PLoS ONE*, 6:e26964. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026964>
- Apaldetti, C., Martínez, R. N., Pol, D., y Souter, T. 2014. Redescription of the skull of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria, sauropodomorpha) from the late Triassic Los Colorados Formation of the Ischigualasto-Villa Union basin, northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(5): 1113–1132.
- Apaldetti, C., Martínez, R. N., Cerda, I. A., Pol, D., y Alcober, O. 2018. An early trend towards gigantism in Triassic sauropodomorph dinosaurs. *Nature Ecology and Evolution*, 2(8):1227.<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0599-y>
- Apesteguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Research*, 12(4): 533–546.

- Apesteguía, S., y Carballido, J. L. 2014. A new eilenodontine (Lepidosauria, Sphenodontidae) from the Lower Cretaceous of central Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(2): 303–317.
- Apesteguía, S., Cambiaso, A., y Agnolin, F. 2012. Vertebrados de la Formación Paso del Sapo (Campaniano/Maastrichtiano), Provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 49(3): 395–400.
- Ardolino, A., M. Franchi, M. Remesal y Salani, F. 1999. La sedimentación y el volcanismo Terciarios en la Patagonia Extraandina: El volcanismo en la Patagonia Extraandina. En Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina*. Buenos Aires, 579–612 pp.
- Attridge, J., Crompton, A. W., y Jenkins Jr, F. A. 1985. The southern African Liassic prosauropod *Massospondylus* discovered in North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5(2): 128–132.
- Báez, A. M., y Nicoli, L. 2008. A new species of *Notobatrachus* (Amphibia, Salientia) from the Middle Jurassic of northwestern Patagonia. *Journal of Paleontology*, 82(2): 372–376.
- Bandyopadhyay, S., Gillette, D. C., Ray, S., and Sengupta, D. P. 2010. Osteology of *Barapasaurus tagorei* (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Jurassic of India. *Palaeontology*, 53:533–569. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2010.00933.x>
- Barco, J.L. 2009. Sistemática e implicaciones filogenéticas y paleobiogeográficas del saurópodo *Galvesaurus herreroi* (Formación Villar del Arzobispo, Galve, España). Unpublished PhD Thesis, Universidad de Zaragoza, España.
- Barco, J. L., Canudo, J. I., y Cuenca–Bescós, G. 2006. Descripción de las vértebras cervicales de *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca–Bescos y Ruiz–Omeñaca, 2005 (Dinosauria, Sauropoda) del tránsito Jurásico–Cretácico en Galve (Teruel, Aragón, España). *Spanish Journal of Palaeontology*, 21(2): 189–205.
- Barco, J. L., Canudo, J. I., Cuenca–Bescós, G., y Ruiz–Omeñaca, J. I. 2005. Un nuevo dinosaurio saurópodo *Galvesaurus herreroi* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico–Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa*, 15(4): e17.

- Barreda, V. D., Cúneo, N. R., Wilf, P., Currano, E. D., Scasso, R. A., y Brinkhuis, H. 2012. Cretaceous/Paleogene floral turnover in Patagonia: drop in diversity, low extinction, and a Classopollis spike. *PLoS One*, 7(12): e52455.
- Barrett, P. M. 2001. Tooth wear and possible jaw action of *Scelidosaurus harrisonii* Owen and a review of feeding mechanisms in other thyreophoran dinosaurs. In Carpenter, K. (Ed.), *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, 25–52 pp.
- Barrett, P. M. 2005. The diets of ostrich dinosaurs (Theropoda: Ornithomimosauria). *Palaeontology*, 48:347–58
- Barrett, P. M. 2009. A new basal sauropodomorph dinosaur from the upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(4): 1032–1045.
- Barrett, P.M. 2014. Paleobiology of herbivorous dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 42:207–230. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-105515>
- Barrett, P. M., Upchurch, P. 2005. Sauropodomorph diversity through time. In Rogers, K. C., y Wilson, J. (Eds.), *The sauropods: evolution and paleobiology*. University of California Press, 125–56 pp.
- Barrett, P. M., Upchurch, P. 2007. The evolution of herbivory in sauropodomorph dinosaurs. *Spec. Pap. Palaeontol*, 77:91–112
- Barrett, P. M., y Wang, X. L. 2007. Basal titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) teeth from the lower cretaceous Yixian formation of liaoning province, China. *Palaeoworld*, 16(4): 265–271.
- Barrett, P. M., Upchurch, P., y Xiao–Lin, W. 2005. Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4): 806–822.
- Barrett, P. M., Butler, R. J., Nesbitt, S. J. 2011. The roles of herbivory and omnivory in early dinosaur evolution. *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb.*, 101:383–96
- Barrett, P. M., Upchurch, P., Zhou, X. D., y Wang, X. L. 2007. The skull of *Yunnanosaurus huangi* Young, 1942 (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150(2): 319–341.

- Barrett, P. M., Butler, R. J., Mundil, R., Scheyer, T. M., Irmis, R. B., y Sánchez-Villagra, M. R. 2014. A palaeoequatorial ornithischian and new constraints on early dinosaur diversification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1791): 20141147.
- Becerra, M. G., Gomez, K. L., y Pol, D. 2017. A sauropodomorph tooth increases the diversity of dental morphotypes in the Cañadón Asfalto Formation (Early – Middle Jurassic) of Patagonia. *Comptes Rendus Palevol*, 16:832–840. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.08.005>
- Benson, R. B., Campione, N. E., Carrano, M. T., Mannion, P. D., Sullivan, C., Upchurch, P., y Evans, D. C. 2014. Rates of dinosaur body mass evolution indicate 170 million years of sustained ecological innovation on the avian stem lineage. *PLoS Biology*, 12(5): e1001853.
- Benton, M. J., Juul, L., Storrs, G. W., y Galton, P. M. 2010. Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the upper Triassic of southwest England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(1):77–108.
- Berman, D. S., y McIntosh, J. S. 1978. Skull and relationships of the upper Jurassic sauropod *Apatosaurus* (Reptilia, Saurischia).
- Bocchino, A. R. 1967. *Luisiella inexcitata* gen. et sp. nov. (Pisces, Clupeiformes, Dussumieriidae) del Jurásico Superior? de la provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 5(2): 91–100.
- Bodin, S., Mattioli, E., Fröhlich, S., Marshall, J. D., Boutib, L., Lahsini, S., y Redfern, J. 2010. Toarcian carbon isotope shifts and nutrient changes from the Northern margin of Gondwana (High Atlas, Morocco, Jurassic): palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297(2): 377–390.
- Bodnar, J., Escapa, I., Cúneo, N. R., y Gnaedinger, S. 2013. First Record of Conifer Wood from the Cañadón Asfalto Formation (Early–Middle Jurassic), Chubut Province, Argentina. *Ameghiniana*, 50(2): 227–239.
- Böhmer, C., Rauhut, O. W., y Wörheide, G. 2015. Correlation between Hox code and vertebral morphology in archosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282 (1810): 20150077. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0077>

- Böhmer, C., Plateau, O., Cornette, R., y Abourachid, A. 2019. Correlated evolution of neck length and leg length in birds. *Royal Society open science*, 6(5):181588. <https://doi.org/10.1098/rsos.181588>
- Bonaparte, J. F. 1967. Dos nuevas “faunas” de reptiles triásicos de Argentina. In *Gondwana Symposium Proceedings and Papers* (Vol. 1, pp. 283–306).
- Bonaparte, J. F. 1967. Dos nuevas “faunas” de reptiles triásicos de Argentina. In *Gondwana Symposium Proceedings and Papers* (Vol. 1, pp. 283–306).
- Bonaparte, José F. 1971. Los tetrápodos del sector superior de la formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior): I Parte: 1–183.
- Bonaparte, J. F. 1978. *Coloradia brevis* gen. et sp. nov. (saurischia prosauropoda), dinosaurio plateosauridae de la Formación los Colorados, Trásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 15(3–4): 327–332.
- Bonaparte, J. F. 1979. Dinosaurs: A Jurassic assemblage from Patagonia. *Science*, 205(4413):1377–1379. <https://doi.org/10.1126/science.205.4413.1377>
- Bonaparte, J. F. 1986. Les Dinosauriens (Carnosaures, Allosauridés, Sauropodes, Cétiosauridés) du Jurassique Moyen de Cerro Cándor (Chubut, Argentine). *Annales de Paléontologie*, 72:325–386.
- Bonaparte, J. F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30: 73–130.
- Bonaparte, J. F. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, 36:115–187.
- Bonaparte, J. F., y Martin, V. 1979. El hallazgo del primer nido de dinosaurios Triásicos, (Saurischia, Prosauropoda), Triásico superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 16(1–2): 173–182.
- Bonaparte, J. F., y Powel, 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 Société Géologique de France*, 139: 19–28.
- Bonaparte, J. F., y Coria, R. A. 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano–Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 30(3): 271–282.
- Bonaparte, J. F. y Pumares, J.A. 1995. Notas sobre el primer cráneo de *Riojasaurus incertus* (Dinosauria, Prosauropoda, Melanorosauridae) del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 32:341–349.

- Bonaparte, J. F., Heinrich, W. D., y Wild, R. 2000. Review of *Janenschia* WILD, with the description of a new sauropod from the Tendaguru beds of Tanzania and a discussion on the systematic value of procoleous caudal vertebrae in the sauropoda. *Palaeontographica Abteilung A*: 25–76.
- Bonaparte, J. F., Riga, B. J. G., y Apesteguía, S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 27(3): 364–376.
- Bonetti, M., 1964. Flora mesojurásica de la zona de Taquetrén (Cañadón del Zaino), Chubut. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, *Paleont.*, 1–2:23–43.
- Bonnan, M. F. 2003. The evolution of manus shape in sauropod dinosaurs: implications for functional morphology, forelimb orientation, and phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(3): 595–613.
- Bonnan, M. F. 2005. Pes anatomy in sauropod dinosaurs: Implications for functional morphology, evolution, and phylogeny. In Tidwell, V. y Carpenter, K. (Eds.), *Thunder-Lizards: The Sauropodomorph Dinosaurs*. Bloomington, Indiana University Press.
- Bonnan, M., y Yates, A. 2006. The forelimb of the basal Sauropodomorph *Melanorosaurus* and the evolution of pronation, manus shape, and quadrupedalism in sauropods. In *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(3): 44–44
- Bordas, A. F. 1943. Peces del Cretácico del Río Chubut (Patagonia). *Physis*, 19:313–318.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica*, 37: 1–64.
- Boué, C. 1970. Morphologie fonctionnelle des dents labiales chez les ruminants. *Mammalia*, 34: 696–711.
- Brea, M., Bellosi, E. S., Umazano, A. M., Krause, J. M. 2016. Aptian–Albian cupressaceae (sensu stricto) woods from Cañadón Asfalto Basin, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 58: 17–28.

- Britt, B. B. 1997. Postcranial pneumaticity. Postcranial pneumaticity. In Currie, P. J., y Padian, K. (Eds.), *The Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, CA, 590–593 pp.
- Britt, B. B., Scheetz, R. D., McIntosh, J. S., y Stadtman, K. L. 1998. Osteological characters of an Early Cretaceous titanosaurid sauropod dinosaur from the Cedar Mountain Formation of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(3): 29A.
- Britt, B. B., Scheetz, R. D., Whiting, M. F., y Wilhite, D. R. 2017. *Moabosaurus utahensis* n. gen., n. sp., a new sauropod from the Early Cretaceous (Aptian) of North America. *Contributions from the Museum of Paleontology*, 32(11):189–243.
- Buffetaut, E. 2005. A new sauropod dinosaur with prosauropod-like teeth from the Middle Jurassic of Madagascar. *Bulletin de la Société géologique de France*, 176(5): 467–473.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Cuny, G., Tong, H., Le Loeuff, J., Khansubha, S., and Jongautchariyakul, S. 2000. The earliest known sauropod dinosaur. *Nature*, 407:72–74.
- Bui, H. N. N., y Larsson, H. C. 2021. Development and evolution of regionalization within the avian axial column. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(1):302–321. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa038>
- Burges, S. D., Bowring, S. A., Fleming, T. H., y Elliot, D. H. 2015. High-precision geochronology links the Ferrar large igneous province with early-Jurassic ocean anoxia and biotic crisis. *Earth and Planetary Science Letters*, 415:90–99. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2015.01.03>
- Burke, A. C., Nelson, C. E., Morgan, B. A., y Tabin, C. 1995. Hox genes and the evolution of vertebrate axial morphology. *Development*, 121(2):333–346. <https://doi.org/10.1242/dev.121.2.333>
- Button, D. J., Rayfield, E. R. y Barrett, P. M. 2014. Cranial biomechanics underpins high sauropod diversity in resource-poor environments. *Proceedings of the Royal Society, B*, 281: 20142114.
- Button, D. J., Barrett, P. M., Rayfield, E. J. 2017 Craniodental functional evolution in sauropodomorph dinosaurs. *Paleobiology*, 43: 436–462. doi:10.1017/pab.2017.4

- Cabaleri, N. G. y Armella, C. 1999. Facies lacustres de la Formación Cañadón Asfalto (Caloviano–Oxfordiano), en la quebrada Las Chacritas, Cerro Cóndor, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54:375–388.
- Cabaleri, N. G. y Armella, C. 2005. Influence of a biohermal belt on the lacustrine sedimentation of the Cañadón Asfalto Formation (Upper Jurassic, Chubut province, southern Argentina). *Geologica Acta*, 3:205–214.
- Cabaleri N. G. y Benavente, C.A. 2013. Sedimentology and paleoenvironments of the Las Chacritas carbonate paleolake, Cañadón Asfalto Formation (Jurassic), Patagonia, Argentina. *Sedimentary Geology*, 284–285:91–105.
- Cabaleri, N. G., Armella, C. y Silva Neto, D. G. 2005. Saline lakes of Cañadón Asfalto Formation (Middle–Upper Jurassic), Cerro Cóndor, Chubut Province (Patagonia), Argentina. *Facies*, 51:350–364.
- Cabaleri, N. G., Armella, C., Silva Nieto, D.G. y Volkheimer, W. 2006. Paleoambientes sedimentarios de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Superior) en los depocentros de Cerro Cóndor y Gastre – Gan Gan, Provincia del Chubut. IV Congreso Latinoamericano de Sedimentología y XI Reunión Argentina de Sedimentología Resúmenes: 64, San Carlos de Bariloche.
- Cabaleri, N. G., Silva Nieto, D.G., Armella, C., Gallego, O.F., Cagnoni, M.C., Ramos, A.M., y Panarello, H.O. 2008. Estratigrafía de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Superior) localidades tipo: río Chubut medio, Depocentro de Cerro Cóndor, Cuenca de Cañadón Asfalto, Patagonia, República Argentina. XVII Congreso Geológico Argentino, Resúmenes: 821–822, San Salvador de Jujuy.
- Cabaleri, N.G., Volkheimer, W., Silva Nieto, D., Armella, C., Cagnoni, M., Hauser, N., Matteini, M. y Pimentel, M.M. 2010. U–Pb ages in zircons from Las Chacritas and Puesto Almada members of the Jurassic Cañadón Asfalto Formation, Chubut Province, Argentina. VII SSAGI South American Symposium of Isotope Geology, Resúmenes: 190–193.
- Cabrera, A. 1947. Un saurópodo nuevo del Jurásico de Patagonia. *Notas del Museo de La Plata*, 12:1–17.
- Calandra, I., Labonne, G., Schulz–Kornas, E., Kaiser, T. M., y Montuire, S. 2016. Tooth wear as a means to quantify intra–specific variations in diet and chewing movements. *Scientific reports*, 6(1), 1–9.

- Calvo, J. y Bonaparte, J. F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia–Sauropoda), Dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limá (Albiano–Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28:303–310.
- Calvo, J. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian–Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the diplodocidae. *Ameghiniana*, 11:13–33.
- Calvo, J. O., Porfiri, J. D., González Riga, B. J., Kellner, A. W. A. 2007. Anatomy of *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga and Kellner, 2007 (Dinosauria, Titanosauridae) from the Neuquén Group (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional*, 65 (4):511–526.
- Campione, N. E. 2017. Extrapolating body masses in large terrestrial vertebrates. *Paleobiology*, 43(4): 693–699.
- Campione, N. E., Evans, D. C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biology*, 10(1):60. DOI 10.1186/1741–7007–10–60.
- Campos, D. A. D., Kellner, A. W., Bertini, R. J. y Santucci, R. M. 2005. On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 63:565–593.
- Canudo, J. I., Royo–Torres, R., y Cuenca–Bescós, G. 2008. A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3):712–731. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[712:ANSTSG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[712:ANSTSG]2.0.CO;2)
- Canudo, J. I., Ruiz–Omeñaca, J. I., Barcelo, J. L. y Royo Torres, R. 2002. ¿Saurópodos asiáticos en el Barremiense inferior (Cretácico Inferior) de España? *Ameghiniana*, 39:443–452.
- Canudo, J., Carballido, J. L., Garrido, A. C., y Salgado, L. 2018. A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian–Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63(4): 679–691.
- Carballido, J. L. y Pol, D. 2010. The dentition of *Amygdalodon patagonicus* (Dinosauria: Sauropoda) and the dental evolution in basal sauropods. *Comptes Rendus Palevol*, 9:83–93. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2010.01.003>
- Carballido, J. L. y Sander, P. M. 2014. Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal

- Macronaria. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(3):335–387.
<https://doi.org/10.1080/14772019.2013.764935>
- Carballido, J., Garrido, A., y Salgado, L. 2016. Un nuevo saurópodo rebaquisáurido del Cretácico Inferior (Albiense) de la Formación Rayoso (Neuquén, Argentina). In *Actas de las XXXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (pp. 309–313). Instituto Geológico y Minero de España.
- Carballido, J. L., Garrido, A. C., Canudo, J. I. y Salgado, L. 2010. Redescription of *Rayosaurus agrioensis* Bonaparte (Sauropoda, Diplodocoidea), a rebbachisaurid from the early Late Cretaceous of Neuquén. *Geobios*, 43:493–502.
- Carballido, J. L., Pol, D., Cerda, I. y Salgado, L. 2011. The Osteology of *Chubutisaurus insignis* Del Corro, 1975 (Dinosauria: Neosauropoda) from the "Middle" Cretaceous of Central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31:93–110.
- Carballido, J. L., Salgado, L., Pol, D., Canudo, J. I., y Garrido, A. 2012. A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin; evolution and biogeography of the group. *Historical Biology*, 24(6): 631–654.
- Carballido, J. L., Holwerda, F. M., Pol, D., y Rauhut, O. W. 2017a. An Early Jurassic sauropod tooth from Patagonia (Cañadón Asfalto Formation): implications for sauropod diversity. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 17 (2): 50–57.
- Carballido, J. L., Pol, D., Otero, A., Cerda, I. A., Salgado, L., Garrido, A. C., Ramezani, J., Cúneo, N. R. y Krause, J. M. 2017b. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1860): 20171219.
- Carrano, M. T. 2005. Body-size evolution in the Dinosauria. In Carrano, M. T., Gaudin, T. J., Blob, R. W. y Wible, J. R. (Eds.), *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago: 225–268 pp.
- Carroll, S. B. 2005. *Endless Forms Most Beautiful*. Norton, New York.
- Carvalho, I. D. S., Avilla, D. S. L. y Salgado, L. 2003. *Amazonsaurus maranhensis* gen. et sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian–Albian) of Brazil. *Cretaceous Research*, 24:697–713.

- Casamiquela, R. M. 1963. Consideraciones acerca de *Amygdalodon* Cabrera (Sauropoda, Cetiosauridae) del Jurásico medio de la Patagonia. *Ameghiniana*, 3(3), 79–95.
- Casamiquela, R. M. 1980. La presencia del género *Plateosaurus* (Prosauropoda) en el Triásico superior de la Formación El Tranquilo, Patagonia. En Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía; *Congreso Latinoamericano de Paleontología*, (1): 143–158.
- Casanovas, M. L., Santafé, J. V., Sanz, J. L. 2001. “*Losillasaurus giganteus*”, un nuevo saurópodo del tránsito Jurásico–Cretácico de la cuenca de “Los Serranos” (Valencia, España). *Paleontologia i Evolució*, (32):99–122.
- Cerda, I. A., Chinsamy, A., Pol, D., Apaldetti, C., Otero, A., Powell, J. E., y Martínez, R. N. 2017. Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs. *PLoS One*, 12(6): e0179707.
- Chapelle, K. E., y Choiniere, J. N. 2018. A revised cranial description of *Massospondylus carinatus* Owen (Dinosauria: Sauropodomorpha) based on computed tomographic scans and a review of cranial characters for basal Sauropodomorpha. *PeerJ*, 6: e4224.
- Charles, C., Jaeger, J. J., Michaux, J., y Viriot, L. 2007. Dental microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of *Myodonta* (Rodentia, Mammalia). *Naturwissenschaften*, 94(1): 71–75.
- Chatterjee, S. y Zheng, Z. 2002. Cranial anatomy of *Shunosaurus*, a basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of China. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136:145–169.
- Chebli, G. A., Nakayama, C., Sciutto, J. C. y Serraiotto, A. A. 1976. Estratigrafía del Grupo Chubut en la región central de la provincia homónima. *IV Jornadas Geológicas Argentinas*, Actas, 1: 375–392.
- Choo, T., Escapa, I., Bomfleur, B. 2016. Monotypic colonies of *Clathropteris meniscioides* (Dipteridaceae) from the Early Jurassic of central Patagonia, Argentina: implications for taxonomy and palaeoecology. *Palaeontographica*, 294: 85–109. doi:10.1127/palb/294/2016/85
- Christian, A. y Dzemski, G. 2007. Reconstruction of the cervical skeleton posture of *Brachiosaurus brancai* Janensch, 1914 by an analysis of the intervertebral stress along the neck and a comparison with the results of different approaches. *Fossil Record*, 10(1):38–49. <https://doi.org/10.5194/fr-10-38-2007>

- Chure, D., Britt, B.B., Whitlock, J.A., and Wilson, J.A. 2010. First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition. *Naturwissenschaften*, 97(4):379–391. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0650-6>
- Clyde, W. C., Krause, J. M., De Benedetti, F., Ramezani, J., Cúneo, N. R., Gandolfo, M. A., ... y Smith, T. 2021. New South American record of the Cretaceous–Paleogene boundary interval (La Colonia Formation, Patagonia, Argentina). *Cretaceous Research*, 126: 104889.
- Codignotto, J., Nullo, F., Panza, J. L. y Proserpio, C. A. 1978. Estratigrafía del Grupo Chubut entre Paso de Indios y Las Plumas, provincia del Chubut, Argentina. En). *7° Congreso Geológico Argentino, Actas*, (1): 471–480 pp.
- Codorniú, L., Carabajal, A. P., Pol, D., Unwin, D., y Rauhut, O. W. 2016. A Jurassic pterosaur from Patagonia and the origin of the pterodactyloid neurocranium. *PeerJ*, 4: e2311.
- Cooper, M. R. 1981. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. Occasional papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia. *Series B. Natural sciences*, 6(10):690–840.
- Cooper, M. R. 1984. A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda. *Palaeontologia Africana*, 25:203–231.
- Cope, E. D. 1877a. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado. *Paleontological Bulletin*, 25:5–10.
- Cope, E. D. 1877b. On *Amphicoelias*, a genus of saurian from the Dakota epoch of Colorado. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 17:242–246.
- Coria, R. A. 1994. On a monospecific assemblage of sauropod dinosaurs from Patagonia: implications for gregarious behavior. *GAIA: revista de geociências*, (10): 209–213.
- Coria, R. A., y Chiappe, L. M. 2001. Tooth replacement in a sauropod premaxilla from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 38(4): 463–466.
- Cortés, J. M., 1990. Estratigrafía de las sucesiones volcano sedimentarias jurásicas del Chubut Central, entre Paso de Indios y El Sombrero. *Revista Asociación Geológica Argentina*, 45:69–84.

- Cracraft, J., Donoghue, M. J., y Donoghue, M. M. 2004. Assembling the tree of life. Oxford University Press on Demand.
- Cúneo, R., Ramezani, J., Scasso, R., Pol, D., Escapa, I., Zavattieri, A. M., y Bowring, S. A. 2013. High-precision U-Pb geochronology and a new chronostratigraphy for the Cañadón Asfalto Basin, Chubut, central Patagonia: Implications for terrestrial faunal and floral evolution in Jurassic. *Gondwana Research*, 24(3–4):1267–1275. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2013.01.010>
- Curry Rogers, K. 2005. Titanosauria, a phylogenetic overview. En Curry Rogers, K. y Wilson, J. A. (Eds). *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, California, 50–103 pp.
- Curry Rogers, K. C. 2009. The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(4):1046–1086. <https://doi.org/10.1671/039.029.0432>
- Curry Rogers, K. y Forster, A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature*, 412:530–534.
- Curry Rogers, K. A., Forster, C. A. 2004. The skull of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24:121–144. DOI 10.1671/A1109–10.
- D’Emic, M. D. 2012. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166(3):624–671
- D’Emic, M. D., Wilson, J. A. 2011. New remains attributable to the holotype of the sauropod dinosaur *Neuquensaurus australis*, with implications for saltasaurine systematics. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56:61–73. DOI 10.4202/app.2009.0149.
- D’Emic, M. D., y B. Z. Foreman. 2012. The beginning of the sauropod dinosaur hiatus in North America: insights from the Lower Cretaceous Cloverly Formation of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(4): 883–902.
- D’Emic, M. D., Wilson, J. A. y Chatterjee, S. 2009. The Titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) Osteoderm Record: Review and First Definitive Specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29:165–177.
- D’Emic, M. D., Whitlock, J. A., Smith, K. M., Fisher, D. C., y Wilson, J. A. 2013. Evolution of high tooth replacement rates in sauropod dinosaurs. *PLoS One*, 8(7): e69235.

- Dalla, V. F. 1998. Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous (Upper Hauterivian/Lower Barremian) limestones of SW Istria (Croatia). *Geologia Croatica*, 51(2): 105–134.
- Dalla Vecchia, F. M. 2005. Between Gondwana and Laurasia: Cretaceous Sauropods in an Intraoceanic Carbonate Platform. In Tidwell, V. y Carpenter, K. (Eds), *Thunder-Lizards – The Sauropodomorph Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington y Indianapolis, 395– 429 pp.
- Damuth, J., y Janis, C. M. 2011. On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews*, 86(3): 733–758.
- De La Fuente, M. S., Umazano, A. M., Sterli, J. y Carballido, J. L. 2011. New chelid turtles of the lower section of the Cerro Barcino formation (Aptian–Albian?), Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 32:527–537.
- Del Corro, G. 1975. Un nuevo Saurópodo del Cretácico Superior. En). *Actas I Congreso Argentino de Paleonología y Bioestratigrafía*. Volume Tomo II, Tucuman, 229–240 pp.
- De Mar, R. 1971. Evolutionary implications of Zahnreihe. *Evolution*, 26:435–450.
- Di Capua, A., 2014. Volcanism versus Tectonics in the Sedimentary Record, third case history Volcanism versus tectonics in a Jurassic continental basin: from the Las Leoneras Formation to the Lonco Trapial Formation (Cañadon Asfalto Basin, Chubut Province, Argentina), Dipartimento di Scienze della ambiente e del territorio e di Scienze della Terra, Università degli Studi di Milano–Bicocca. PhD Thesis, pp. 70–92.
- Díez Díaz, V., Pereda–Suberbiola, X., Sanz, J. L., 2012. Juvenile and adult teeth of the titanosaurian dinosaur *Lirainosaurus* (Sauropoda) from the Late Cretaceous of Iberia. *Geobios*, 45: 265–274.
- Díaz, V. D., Tortosa, T., y Le Loeuff, J. 2013. Sauropod diversity in the Late Cretaceous of southwestern Europe: The lessons of odontology. *Annales de Paléontologie*, 99(2):119–129.
- Dodson, P. 1990. Sauropod paleoecology. In Weishampel, D. B., Dodson, P., y Osmolska, H. (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, pp. 402–407.

- Dompierre, H., Churcher, C. S. 1996. Premaxillary shape as an indicator of the diet of seven extinct late Cenozoic new world camels. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 141–148.
- Dong, Z. M. 1977. On the dinosaurian remains from Turpan, Xinjiang. *Vertebrata Palasiatica*, 15:59–65.
- Dong, Z. M. 1990. On remains of the sauropods from Kelamaili region, Junggar Basin, Xinjiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, *Vertebrata Palasiatica*, 1: 43–58.
- Dong, Z. M. 1992. The Dinosaurian Faunas of China. Springer–Verlag, Berlin.
- Dong, Z., Zhou, S., y Zhang, Y. 1983. Dinosaurs from the Jurassic of Sichuan. *Palaeontologica Sinica*, 162(C23): 1–151.
- Edmund, A. G. 1960. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. *R. Ont. Mus. Life Sci.*, 52: 1–190.
- Edmund, A. G. 1962. Sequence and Rate of Tooth Replacement in the Crocodilia. *Contributions of the Royal Ontario Museum*, Toronto, Life Sciences Division, 56:1–42.
- Edmund, A. G. 1969. Dentition. In Gans, C., Bellairs, A. D. A, y Parsons, T. S. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, 117–200 pp.
- Elgorriaga, A., Escapa, I. H., Bomfleur, B., Cúneo, R., y Ottone, E. G. 2015. Reconstruction and phylogenetic significance of a new *Equisetum linnaeus* species from the Lower Jurassic of Cerro Bayo (Chubut Province, Argentina). *Ameghiniana*, 52:135–15
- Elliot, D. H. 1996. The Hanson Formation: a new stratigraphical unit in the Transantarctic Mountains, Antarctica. *Antarctic Science*, 8(4): 389–394.
- Erickson, G. M. 1996a. Daily deposition of dentine in juvenile *Alligator* and assessment of tooth replacement rates using incremental line counts. *J Morphol*, 228(2):189–194.
- Erickson, G. M. 1996b. Incremental lines of von Ebner in dinosaurs and the assessment of tooth replacement rates using growth line counts. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93(25): 14623–14627.
- Erickson, G. M., Krick, B. A., Hamilton, M., Bourne, G. R., Norell, M. A., et al. 2012. Complex dental structure and wear biomechanics in hadrosaurid dinosaurs. *Science*, 338:98–101

- Escapa, I. H., 2009. La tafoflora de la formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio Superior de Chubut. Taxonomía, oestratigraía y Paleofitogeograía, Ph.D. dissertation. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- Ezcurra, M. D. y Pol, D. 2009. Theropod remains from a new bone-bed of the Cañadón Asfalto Formation (Middle Jurassic), Chubut Province, Argentina. XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, San Rafael, Mendoza, Argentina.
- Escapa, I., Cúneo, R., Axsmith, B., 2008a. A new genus of the Cupressaceae (sensu lato) from the Jurassic of Patagonia; implications for conifer megasporangiate cone homologies. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 151: 110–122.
- Escapa, I., Cúneo, R. y Cladera, G. 2008b. New evidence for the age of the Jurassic flora from Cañadón del Zaino, Sierra De Taquetrén, Chubut. *Ameghiniana*, 45: 633–637.
- Escapa, I. H., Cúneo, R.N., Scasso, R.A., y Zavatieri, A.M. 2010. La flora liásica del Cerro Bayo, Noroeste de Chubut y su importancia en el contexto de Patagonia y Antártida. IV Simposio Argentino Jurásico y sus Límites Resúmenes: 15, Bahía Blanca.
- Escapa, I. H., Rothwell, G. W., Stockey, R. A., Cúneo, N. R., 2012. Seed cone anatomy of Cheirolepidiaceae (Coniferales): Reinterpreting *Pararaucaria patagonica* Wieland. *American Journal of Botany*, 99: 1058–1068.
- Escapa, I. H., Cúneo, N. R., Rothwell, G. W., Stockey, R. A., 2013. *Pararaucaria delfueyoi* from the late Jurassic Cañadón Calcáreo Formation, Chubut, Argentina: insights into the evolution of Cheirolepidiaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 174 (3): 445–457.
- Escapa, I. H., Bomfleur, B., Cúneo, N.R., y Scasso, R.A. 2014. A new marattiaceous fern from the Lower Jurassic of Patagonia (Argentina): the renaissance of *Marattiopsis*. *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI: 10.1080/14772019.2014.936974.
- Ezcurra, M. D. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology*, 8(3): 371–425.
- Ezcurra, M. D., y Butler, R. J. 2018. The rise of the ruling reptiles and ecosystem recovery from the Permo-Triassic mass extinction. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1880): 20180361.

- Farris, S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Columbia University Press, New York.
- Fedak, T. J., y Galton, P. M. 2007. New information on the braincase and skull of *Anchisaurus polyzelus* (Lower Jurassic, Connecticut, USA; Saurischia: Sauropodomorpha): implications for sauropodomorph systematics. *Evolution and Palaeobiology of Early Sauropodomorph Dinosaurs*, (77): 245–260.
- Feng, T., Xingsheng, J., Ximin, K. y Guojun, Z. 2001. *Omeisaurus maoianus*: A complete Sauropoda from Jingyan, Sichuan, Research works of the Natural Museum of Zhejiang. *Chin. Ocean Press*, 128 pp.
- Figari, E. G. 2005. Evolución tectónica de la cuenca de Cañadón Asfalto (Zona del valle mediodel río Chubut). Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires, Argentina.
- Figari, E. G. y Courtade, S. F. 1993. Evolución tectosedimentaria de la Cuenca Cañadon Asfalto, Chubut, Argentina. En *XII Congreso Geológico Argentino and II Congreso de Exploración de Hidrocarburos*. Volume Actas 1, Mendoza, 66–77 pp.
- Figari, C. E., Scasso, R. A., Cúneo, N. R., y Escapa, I. H. 2015. Estratigrafía y evolución geológica de la Cuenca de Cañadón Asfalto, Provincia del Chubut, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 22:135–169.
- Fiorillo, A. R. 1991. Dental microwear on the teeth of *Camarasaurus* and *Diplodocus*: implications for sauropod paleoecology. En Kielan–Jaworowska, Z., Heintz, N., Nakrem, H. (Eds), *Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*. Oslo: Paleontological Museum, University of Oslo, 23–24 pp.
- Fiorillo, A. R. 1998. Dental microwear patterns of the sauropod dinosaurs *Camarasaurus* and *Diplodocus*: evidence for resource partitioning in the Late Jurassic of North America. *Hist. Biol.*, 13:1–16
- Fiorillo, A. R. 2011. Microwear patterns on the teeth of northern high latitude hadrosaurs with comments on microwear patterns in hadrosaurs as a function of latitude and seasonal ecological constraints. *Palaeontologia Electronica*, 14(3): 20A.
- Fowler, D. W., y Sullivan, R. M. 2011. The first giant titanosaurian sauropod from the Upper Cretaceous of North America. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(4): 685–690.

- Fraas, E. 1908. Ostafrikanische Dinosaurier. *Palaeontographica*, 55:105–144.
- Frenguelli, J. 1949. Los estratos con *Estheria* en el Río Chubut (Patagonia). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 4: 11–24.
- Gaetano, L. C., y Rougier, G. W. 2012. First amphilestid from South America: a molariform from the Jurassic Cañadón Asfalto Formation, Patagonia, Argentina. *Journal of Mammalian Evolution*, 19: 235–248.
- Gaffney, E. S., Rich, T. H., Vickers–Rich, P., Constantine, A., Vacca, R. y Kool, L. 2007. *Chubutemys*, a new eucryptodiran turtle from Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of the Meiolaniidae. *American Museum Novitates*, 3599:1–35.
- Gallego, O. F., Cabaleri, N. G., Armella, C., Volkheimer, W., Ballent, S. C., Martínez, S., Monferran, M. D., Silva Nieto, D. G., Páez, M. A., 2011. Paleontology, sedimentology and paleoenvironment of a new fossiliferous locality of the Jurassic Cañadón Asfalto Formation, Chubut Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 31: 54–68.
- Gallina, P. A. y Apesteguía, S. 2005. *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 7:153–166.
- Gallina, P. A. y Apesteguía, S. 2011. Cranial Anatomy and Phylogenetic Position of the Titanosaurian Sauropod *Bonitasaura salgadoi*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56:45–60.
- Galton, P. M. 1976. Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. *Postilla*, 169:1–98.
- Galton, M. 1984. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. *Geologica et Palaeontologica*, (19): 119–159.
- Galton, P. M. 1985. Diet of prosauropods from the Late Triassic and Early Jurassic. *Lethaia*, 18:105–23.
- Galton, P. M. 1986. Herbivorous adaptations of Late Triassic and Early Jurassic dinosaurs. *Padian*: 203–21.
- Galton, P. M. 1990. Basal Sauropodomorpha–Prosauropoda. En Weishampel, D. B., Dodson, P., y Osmólska, H. (Eds), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, 320–344 pp.

- Galton, P. M. 2000. The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* Meyer, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha). I. The syntypes of *P. engelhardti* Meyer, 1837 (Upper Triassic, Germany), with notes on other European prosauropods with “distally straight” femora. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie–Abhandlungen*, 233–275.
- Galton, P. M. 2001. The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* Meyer, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha; Upper Triassic). II. notes on the referred species. *Revue de Paléobiologie*, 20(2): 435–502.
- Galton, P. M. 2009. Notes on Neocomian (Lower Cretaceous) ornithopod dinosaurs from England *Hypsilophodon*, *Valdosaurus*, ‘*Camptosaurus*’, ‘*Iguanodon*’ and referred specimens from Romania and elsewhere. *Revue de Paleobiologie*, 28:211–273.
- Galton, P. M., y Cluver, M. A. 1976. *Anchisaurus capensis* (Broom) and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia). *Annals of the South African Museum*, 69:121–159.
- Galton, P. M. y Upchurch P. 2004. Prosauropoda. En Weishampel, D.B., Dodson, P., y Osmolska, H. (Eds), *The Dinosauria. Second Edition*. University of California Press, Berkeley, 232–258 pp.
- Galton, P. M., y Knoll, F. 2006. A saurischian dinosaur braincase from the Middle Jurassic (Bathonian) near Oxford, England: from the theropod *Megalosaurus* or the sauropod *Cetiosaurus*? *Geological Magazine*, 143: 905–921.
- García, R. A., y Cerda, I. A. 2010a. Dentition and histology in titanosaurian dinosaur embryos from Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Palaeontology*, 53(2): 335–346.
- García, R. A., y Cerda, I. A. 2010b. Dentición de titanosaurios (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina: morfología, inserción y reemplazo. *Ameghiniana*, 47(1): 45–60.
- Gasparini, Z., Bardet, N., Martin, J. E., y Fernandez, M. 2003. The elasmosaurid plesiosaur *Aristonectes* Cabrera from the latest Cretaceous of South America and Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(1): 104–115.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of sciences*, 8: 1–55.
- Gee, C. T. 2011. Dietary Options for the Sauropod Dinosaurs from an Integrated Botanical and Paleobotanical Perspective. En Klein, N., Remes, K., Gee, C. T.

- y Sander, M. P. (Eds), *Biology of the Sauropod Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, 34–56 pp.
- Gilmore, C. W. 1922. A new sauropod dinosaur from the Ojo Alamo Formation of New Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 72:1–19.
- Gilmore, C. W. 1925. A nearly complete articulated skeleton of *Camarasaurus*, a saurischian dinosaur from the Dinosaur National Monument, Utah. *Memoirs of the Carnegie Museum. Proceedings of the U.S. National Museum*, 81:1–21.
- Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*, with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 11:172–298.
- Gilmore, C. W. 1946. Reptilian fauna of the North Horn Formation of central Utah. U.S. *Geological Survey Professional Paper*, 210:29–51.
- Giménez, O. 2010. Los dinosaurios Titanosauridae (Saurischia, Sauropoda) de la Formación Bajo Barreal (Cenomaniano) Provincia de Chubut. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia.
- Goloboff, P. A. 1998. Principios básicos de cladística. *Sociedad Argentina de Botánica*, Buenos Aires.
- Goloboff, P. A., Farris, S. y Nixon, K. 2008. TNT: Tree analysis using New Technology, vers. 1.1 (Will Henning Society Edition). Program and documentation available at www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt.
- Gomani, E. M. 2005. Sauropod dinosaurs from the early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontologia Electronica*, 8(1):1–37. https://palaeo-electronica.org/2005_1/gomani27/issue1_05.htm
- Gomez, K. L. 2015. Osteología axial de un Nuevo saurópodo (Dinosauria: Eusauropoda) del Jurásico temprano (Formación Cañadón Asfalto) de la provincia del Chubut, Argentina. Tesis de grado, 136 pp. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del plata, Argentina.
- Gomez, K. L., Carballido, J. L., y Pol, D. 2021. The axial skeleton of *Bagualia alba* (Dinosauria: Eusauropoda) from the Early Jurassic of Patagonia. *Palaeontologia Electronica*, 24(3):a37. <https://doi.org/10.26879/1176> palaeo-electronica.org/content/2021/3490–axial–skeleton–of–bagualia
- González Riga, B. J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana*, 40:155–172.

- González Riga, B. J. 2005. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* (Sauropoda, Titanosauria) del Cretácico Tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 42:535–548.
- González Riga, B. J. G., Previtiera, E., y Pirrone, C. A. 2008. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research*, 30(1): 135–148.
- González Riga, B. J., Lamanna, M. C., Ortiz David, L. D., Calvo, J. O., y Coria, J. P. 2016. A gigantic new dinosaur from Argentina and the evolution of the sauropod hind foot. *Scientific Reports*, 6(1): 1–15.
- González Riga, B. J., Mannion, P. D., Poropat, S. F., Ortiz David, L. D., y Coria, J. P. 2018. Osteology of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Mendozasaurus neguyelap*: implications for basal titanosaur relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184: 136–181. doi:10.1093/zoolinnean/zlx103[10.1093/zoolinnean/zlx103]
- Gow, C. E., Kitching, J. W., Raath, M. A. 1990. Skulls of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen in the collections of the Bernard Price Institute for Palaeontological Research. *Palaeontologia Africana*, 27:45–58.
- Guillerme, T. 2018. dispRity: a modular R package for measuring disparity. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(7): 1755–1763.
- Guillerme, T., Puttick, M. N., Marcy, A. E., y Weisbecker, V. 2020. Shifting spaces: Which disparity or dissimilarity measurement best summarize occupancy in multidimensional spaces?. *Ecology and evolution*, 10(14): 7261–7275.
- Harris, J.D. 2006a. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Palaeontology*, 49(5):1091–1121. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00577.x>
- Harris, J. D. 2006b. The significance of *Suuwassea emilieae* (Dinosauria: Sauropoda) for Flagellicaudatan intrarelationships and evolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4:185–198.
- Harris, J. D. y Dodson, P. 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49:197–210.

- Hatcher, J. B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with arestoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 1:347–355.
- Hatcher, J. B. 1903a. Osteology of *Haplocanthosaurus*, with description of a new species, and remarks on the probable habits of the Sauropoda and the age and origin of the Atlantosaurus beds. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 2:1–72.
- Hatcher, J. B. 1903b. A new sauropod dinosaur from the Jurassic of Colorado. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, XVI:1–2.
- Hatcher, J. B. 1903c. A new name for the dinosaur *Haplocanthus* Hatcher. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, XVI:100.
- Haughton, S. H. 1924. The fauna and stratigraphy of the Stormberg Series. *Annals of the South African Museum*, 12:323–497
- Haughton, S. H. 1928. On some remains from the Dinosaur Beds of Nyasaland. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 16:67–75.
- He, X–L., Li, K., y Cai, K.–J. 1988. The Middle Jurassic Dinosaur Fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan. Volume IV. Sauropod Dinosaurs (2). *Omeisaurus tianfuensis*. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, China, pp. 143. (In Chinese with English abstract)
- He, X., Li, K., Cai, K. y Gao, Y. 1984. *Omeisaurus tianfuensis* – A new species of *Omeisaurus* from Dashanpu, Zigong, Sichuan. *Journal of the Chengdu College of Geology*, 2:12–32.
- He, X., Yang, S., Cai, K. y Liu, Z. 1996. A new species of sauropod *Mamenchisaurus anyuensis* sp. nov. *Proceedings 30th International Geological Congress*, 12:83–86.
- Heerden, J. V., y Galton, P. M. 1997. The affinities of *Melanorosaurus*—a Late Triassic prosauropod dinosaur from South Africa. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie—Monatshefte*, 39–55.
- Herbst, R. y Anzótegui, L. 1968. Nuevas plantas de la flora del Jurásico Medio (Matildense) de Taquetrén, Prov. Chubut. *Ameghiniana*, 5:183–190.
- Hesselbo, S. P., Jenkyns, H. C., Duarte, L.V., y Oliveira, L.C.V. 2007. Carbon–isotope record of the Early Jurassic (Toarcian) Oceanic Anoxic Event from fossil wood and marine carbonate (Lusitanian Basin, Portugal). *Earth and Planetary Science Letters*, 253:455–470.

- Hesselbo, S. P., Gröcke, D. R., Jenkyns, H. C., Bjerrum, C. J., Farrimond, P., Bell, H. S. M., y Green, O. R. 2000. Massive dissociation of gas hydrate during a Jurassic oceanic anoxic event. *Nature*, 406(6794):392–395. <https://doi.org/10.1038/35019044>
- Hitchcock, E. 1865. Supplement to the Ichnology of New England: A Report to the Government of Massachusetts, in 1863 (Vol. 385). Wright y Potter, Boston.
- Hocknull, S. A., White, M. A., Tischler, T. R., Cook, A. G., Calleja, N. D., Sloan, T. y Elliott, D. A. 2009. New Mid–Cretaceous (Latest Albian) Dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *PLoS ONE*, 4:e6190.
- Holland, T. J. B. 1924. The skull of *Diplodocus*. *Memoirs of the Carnegie Museum*, IX:379–403.
- Holliday, C. M. 2006. Evolution and function of the jaw musculature and adductor chamber of archosaurs (crocodilians, dinosaurs, and birds). Ohio University.
- Holwerda, F. M. y Pol, D. 2018. Phylogenetic analysis of Gondwanan basal eusauropods from the Early–Middle Jurassic of Patagonia, Argentina. *Spanish Journal of Palaeontology*, 33(2):289–298.
- Holwerda, F. M., Pol, D. y Rauhut, O. W. M. 2015. Using dental enamel wrinkling to define sauropod tooth morphotypes from the Cañadón Asfalto Formation, Patagonia, Argentina. *PLOS ONE*, 10: e0118100.
- Holwerda, F. M., Rauhut, O. W. M., y Pol, D. 2021. Osteological revision of the holotype of the Middle Jurassic sauropod dinosaur *Patagosaurus fariasi* Bonaparte, 1979 (Sauropoda:Cetiosauridae). *Geodiversitas*, 43(16):575–643. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2021v43a16>
- Homocv, J., Figari, E. G., y Courtade, S. 1991. Geología de la Cuenca de Cañadón Asfalto, Provincia del Chubut. YPF, Informe interno, 42 pp. (inédito).
- Hou, L. y Chao, X. 1976. New discovery of sauropod dinosaurs from Sichuan. *Vertebrata Pal Asiatica*, 14:160–165.
- Hummel, J. y Clauss, M. 2011. Sauropod Feeding and Digestive Physiology. En Klein, N., Remes, K., Gee, C. T. y Sander, M. P. (Eds), *Biology of the Sauropod Dinosaurs*. Indiana. University Press, Bloomington, 11–33 pp.
- Hummel, J., Gee, C. T., Südekum, K. H., Sander, P. M., Nogge, G., y Clauss, M. 2008. In vitro digestibility of fern and gymnosperm foliage: implications for sauropod feeding ecology and diet selection. *Proceedings of the Royal Society*

- B: *Biological Sciences*, 275(1638):1015–1021.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1728>
- Hunt, A. P., Lockley, M. G., Lucas, S. G., y Meyer, C. A. 1994. The global sauropod fossil record. *GAI A*, 10: 261–279.
- Hwang, S. H. 2005. Phylogenetic patterns of enamel microstructure in dinosaur teeth. *Journal of Morphology*, 266(2), 208–240.
- Irmis, R. B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the *Parasuchia* (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:350–361.
[https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[350:asoitp\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[350:asoitp]2.0.co;2)
- Jacobs, L. L., Winkler, D. A., Downs, W. R. y Gomani, E. M. 1993. New material of an Early Cretaceous titanosaurid sauropod dinosaur from Malawi. *Palaeontology*, 36:523–534.
- Jain, S. L. y Bandyopadhyay, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of central India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17:114–136.
- Jain, S. L., Kutty, T. S., Roy–Chowdhury, T. y Chatterjee, S. 1975. The sauropod dinosaur from the Lower Jurassic Kota Formation of India. *Proceedings of the Royal Society of London A*, 188:221–228
- Jain, S. L., Kutty, T. S., Roy–Chowdhury, T. y Chatterjee, S. 1979. Some characteristics of *Barapasaurus tagorei*, a sauropod dinosaur from the Lower Jurassic of Deccan, India. En 4° International Gondwana Symposium (1977, Calcutta). Calcutta, 204–216 pp.
- Janensch, W. 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguru–Schichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgestellten Arten von Sauropoden. *Archiv für Biontologie*, 3:81–110.
- Janensch, W. 1929a. Material und Formengehalt der Sauropoden in der Ausbeute der Tendaguru–Expedition. *Paleontographica* (Suppl. 7), 2:1–34.
- Janensch, W. 1929b. Die Wirbelsäule der Gattung *Dicraeosaurus*. *Palaeontographica*, 2(7):35–133.
- Janensch, W. 1936. Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru–Schichten Deutsch–Ostafrikas. *Palaeontographica*, (Supplement 7) 2:147–298.

- Jensen, J. A. 1988. A fourth new sauropod dinosaur from the Upper Jurassic of the Colorado Plateau and sauropod bipedalism. *Great Basin Naturalist*, 48:121–145.
- Jiang, S., Li, F., Peng, G.–Z. y Ye, Y. 2011. A new species of *Omeisaurus* from the Middle Jurassic of Zigong, Sichuan. *Vertebrata Palasiatica*, 4:185–194.
- Kessel, M. y Gruss, P. 1991. Homeotic transformations of murine vertebrae and concomitant alteration of Hox codes induced by retinoic acid. *Cell*, 67(1):89–104.[https://doi.org/10.1016/0092-8674\(91\)90574-1](https://doi.org/10.1016/0092-8674(91)90574-1)
- Kitching, I. J., Forey, P., Humphries, C., y Williams, D. 1998. Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis (No. 11). Oxford University Press, USA.
- Klein, N., Remes, K., Gee, C. T., Sander, P. M., Eds. 2011. *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants*. Bloomington/Indianapolis: Indiana Univ. Press
- Knoll, F., Witmer, L. M., Ortega, F., Ridgely, R. C., Schwarz–Wings, D. 2012. The braincase of the basal sauropod dinosaur *Spinophorosaurus* and 3D reconstructions of the cranial endocast and inner ear. *PLoS ONE*, 7:e30060 DOI 10.1371/journal.pone.0030060.
- Kosch, J. C. D., Schwarz–Wings, D., Fritsch, G., y Issever, A. S. 2014. Tooth replacement and dentition in *Giraffatitan brancai*. *J Vert Paleo*, Programs and Abstracts, 162.
- Krause, J. M., Ramezani, J., Umazano, A. M., Pol, D., Carballido, J. L., Sterli, J. y Bellosi, E. S. 2020. High–resolution chronostratigraphy of the Cerro Barcino Formation (Patagonia): paleobiologic implications for the mid– Cretaceous dinosaur–rich fauna of South America. *Gondwana Research*, 80: 33–49.
- Ksepka, D. T. y Norell, M. A. 2006. *Erketu ellisoni*, a long–necked sauropod from Bor Guvé (Dornogov Aimag, Mongolia). *American Museum Novitates*, 3508:1–16.[https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2006\)3508\[1:eealsf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2006)3508[1:eealsf]2.0.co;2)
- Ksepka, D. T. y Norell, M. A. 2010. The Illusory Evidence for Asian Brachiosauridae: New Material of *Erketu ellisoni* and a Phylogenetic Reappraisal of Basal Titanosauriformes. *American Museum Novitates*: 1–27.
- Kubo, T., y Kubo, M. O. 2014. Dental microwear of a Late Triassic dinosauriform, *Silesaurus opolensis*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(2): 305–312.
- Kutty, T. S., Chatterjee, S., Galton, P. M., y Upchurch, P. 2007. Basal sauropodomorphs (Dinosauria: Saurischia) from the Lower Jurassic of India: their anatomy and

- relationships. *Journal of Paleontology*, 81(6):1218–1240.
<https://doi.org/10.1666/04-074.1>
- Lacovara, K. J., Lamanna, M. C., Ibiricu, L. M., Poole, J. C., Schroeter, E. R., Ullmann, P. V., Voegele, K. K., Boles, Z. M., Carter, A. M., Fowler, E. K., Egerton, V. M., Moyer, A. E., Coughenour, C. L., Schein, J. P., Harris, J. D., Martínez, R. D., y Novas, F. E. 2014. A Gigantic, Exceptionally Complete Titanosaurian Sauropod Dinosaur from Southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports*, 4:6196. doi:10.1038/srep06196.
- Läng, E., y Mahammed, F. 2010. New anatomical data and phylogenetic relationships of *Chebsaurus algeriensis* (Dinosauria, Sauropoda) from the Middle Jurassic of Algeria. *Historical Biology*, 22(1–3): 142–164.
- Langer, M. C. 2004. Basal Saurischia. En Weishampel, D. B., Dodson, P. y Osmólska, H. (Eds). *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, 25–46 pp.
- Lapparent, A. F. 1960. Les dinosauriens du Continental intercalaire du Sahara Central. *Mémoires de la Société géologique de France*, 88A:57 pp.
- Lapparent, A. F. y Zbyszewski, G. 1957. Les dinosauriens du Portugal. *Mémoires des Services Géologiques du Portugal*, 2:1–63.
- Larson, A. 1994. The comparison of morphological and molecular data in phylogenetic systematics. En Schierwater, B. S. B., Wagner, G. P., y De Salle, R. (Eds), *Molecular biology and evolution: approaches and applications*. Birkhäuser, Basel, 371–390 pp.
- Lavocat, R. 1954. Sur les dinosauriens du Continental Intercalaire des Kem–Kem de la Daoura. *Comptes Rendus de la Dix–Neuvième Session, Congrès Géologique International, Alger*, 21 (1952):65–68.
- Leanza, H. A. y Hugo, C. A. 1995. Revisión estratigráfica del Cretácico inferior continental en el ámbito sudoriental de la Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 50:30–32.
- Leardi, J. M. y Pol, D. 2009. The first crocodyliform from the Chubut Group (Chubut Province, Argentina) and its phylogenetic position within basal Mesoeucrocodylia. *Cretaceous Research*, 30 (6): 1376–1386.
- Legarreta, L., Gulisano, C. A., 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la Cuenca Neuquina (Triásico superior – Terciario inferior). En Chebli, G.L., Spalletti, G.L. (Eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas*. 10th Congreso Geológico Argentino, serie Correlación Geológica 6, Buenos Aires, 221–243 pp.

- Lehman, T. M., y Coulson, A. B. 2002. A juvenile specimen of the sauropod dinosaur *Alamosaurus sanjuanensis* from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Paleontology*, 76(1): 156–172.
- Lehmann, O. E., Ezcurra, M. D., Butler, R. J., y Lloyd, G. T. 2019. Biases with the Generalized Euclidean Distance measure in disparity analyses with high levels of missing data. *Palaeontology*, 62(5): 837–849.
- Lesta, P. J., 1968. Estratigrafía de la cuenca del Golfo San Jorge. II Jornadas Geológicas Argentina Actas I: 251–289 pp.
- Lesta, P. J., 1968. Estratigrafía de la cuenca del Golfo San Jorge. II Jornadas Geológicas Argentina Actas I: 251–289 pp.
- Lesta, P. J. y Ferello, R. 1972. Región extrandina de Chubut y norte de Santa Cruz. En Leanza, A. F. (Ed.), *I Simposio Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias Actas: 601–653 pp.
- Li, K. 1988. Researching on *Omeisaurus luoquanensis*. En *The Middle Jurassic dinosaur fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan*. Sichuan People's Publishing House, Chengdu, 94–113 pp.
- Li, K., Yang, C. Y., Liu, J., y Wang, Z. X. 2010. A new sauropod from the Lower Jurassic of Huili, Sichuan, China. *Vertebrata Palasiatica*, 3:185–202.
- Lim, J. D., Martin, L. D., y Baek, K. S. 2001. The first discovery of a brachiosaurid from the Asian continent. *Naturwissenschaften*, 88(2): 82–84.
- Lizuáin, A., y Silva Nieto, D. 1996. Estratigrafía mesozoica del río Chubut medio (Sierra de Taquetrén). Provincia de Chubut. 13° Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Buenos Aires), Actas 1: 479–493.
- Lloyd, G. T. 2016. Estimating morphological diversity and tempo with discrete character-taxon matrices: implementation, challenges, progress, and future directions. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(1): 131–151.
- Loch, C., Kieser, J. A. y Fordyce, R. E. 2015. Enamel ultrastructure in fossil cetaceans (Cetacea: Archaeoceti and Odontoceti). *PLoS ONE*, 10: 1–14.
- López-Arbarello, A., Rauhut, O. W. M., Moser, K., 2008. Jurassic fishes of Gondwana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63: 557–585.
- López Arbarello, A., Sferco, M. E., y Rauhut, O. W. M. 2013. A new genus of coccolepidid fishes (Actinopterygii, Chondrostei) from the continental Jurassic of Patagonia. *Palaeontology Electronica*, 16(1): 1–23.

- Lu, J., Li, T., Zhong, S., Azuma Y., Fujita, M., Dong, Z., and Ji, Q. 2007. New yunnanosaurid dinosaur (Dinosauria, Prosauropoda) from the Middle Jurassic Zhanghe Formation of Yuanmou, Yunnan Province of China. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, 6:1–15.
- Lucas, P., Constantino, P., Wood, B. y Lawn, B. 2008. Dental enamel as a dietary indicator in mammals. *Bio Essays*, 30: 374–385.
- Lydekker, R. 1877. Notices of new and other Vertebrata from Indian Tertiary and Secondary rocks. *Records of the Geological Survey of India*, 10: 30–43.
- Lydekker, R. 1890. Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History): The orders Anomodontia, Ecaudata, Caudata and Labyrinthodontia; and supplement (Vol. 4). order of the Trustees.
- Lydekker, R. 1893. The dinosaurs of Patagonia. *Anales Museo de La Plata*, Vol. 2.
- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2 <http://mesquiteproject.org>
- Madsen, J., McIntosh, J. S., Berman, D. S. 1995. Skull and atlas– axis complex of the Upper Jurassic sauropod *Camarasaurus* Cope (Reptilia: Saurischia). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 31:1–115.
- Maisch, M. W., y Matzke, A. T. 2019. First record of a eusauropod (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Jurassic Qigu–Formation (southern Junggar Basin, China), and a reconsideration of Late Jurassic sauropod diversity in Xinjiang. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 291(1): 109–117.
- Mannion, P. D., Upchurch, P. 2010. A quantitative analysis of environmental associations in sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 36:253–82.
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Carrano, M. T., Barrett, P. M. 2010. Testing the effect of the rock record on diversity; a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauropodomorph dinosaurs through time. *Biological Reviews*, 86: 157–181.
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Carrano, M. T., Barrett, P. M. 2011. Testing the effect of the rock record on diversity: a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauropodomorph dinosaurs through time. *Biol. Rev.*, 86:157–81
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Barnes, R. N., y Mateus, O. 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and

- the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168(1): 98–206.
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Schwarz, D., y Wings, O. 2019. Taxonomic affinities of theputative titanosaurs from the Late Jurassic Tendaguru Formation of Tanzania: phylogeneticand biogeographic implications for eusauropod dinosaur evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(3):784–909. <https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zly068>
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Mateus, O., Barnes, R. N., Jones, M. E. H. 2012. New information on the anatomy and systematic position of *Dinheirosaurus lourinhanensis* (Sauropoda: Diplodocoidea) from the Late Jurassic of Portugal, with a review of European diplodocoids. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10:521–551 DOI 10.1080/14772019.2011.595432.
- Mansfield, J. H. y Abzhanov, A. 2010. Hox expression in the American alligator and evolutionof archosaurian axial patterning. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314(8):629–644. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21364>
- Mantell, G. A. 1852. On the structure of the *Iguanodon*, and on the fauna and flora of the Wealden Formation. *Royal Institution of Great Britain*, 1: 141–146.
- Marpmann, J. S., Carballido, J. L., Sander, P. M., y Knötschke, N. 2015. Cranial anatomy of the Late Jurassic dwarf sauropod *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Camarasauromorpha): ontogenetic changes and size dimorphism. *Journal of Systematic Palaeontology*, 13(3):221–263. <https://doi.org/10.1080/14772019.2013.875074>
- Marsh, O. C. 1877. Notice of some new dinosaurs reptiles from the Jurassic Formation. *American Journal of Science*, 3:514–516.
- Marsh, O. C. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part I. *American Journal of Science*, 16:411–416.
- Marsh, O. C. 1884. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VII. On the Diplodocidae, a new family of the Sauropoda. *American Journal of Science*, Series 3:160– 168.
- Marsh, O. C. 1889. Notice of gigantic horned Dinosauria from the Cretaceous. *American Journal of Science*, 3(224): 173–176.
- Marsh, O. C. 1890. Description of new dinosaurian reptiles. *American Journal of Science*, 39:81–86.

- Marsh, O. C. 1896. The dinosaurs of North America. U.S. Geological Survey 16th Annual Report:133–244.
- Marsh, A. D. y Rowe, T. B. 2018. Anatomy and systematics of the sauropodomorph *Saraksaurus aurifontanalisis* from the Early Jurassic Kayenta Formation. *PLoS ONE*, 13(10):e0204007. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204007>
- Martin, V. 1994. Juveniles of the sauropod dinosaur *Phuwiangosaurus* from the Jurassic of Thailand. *GAI*A, 10: 147–153.
- Martin, V., Suteethorn, V. y Buffetaut, E. 1999. Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut and Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand. *Oryctos*, 2:39–91
- Martínez, R. N. 2009. *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(1):142–164. <https://doi.org/10.1671/039.029.0102>
- Martínez, R. D., Gimenez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M. C. 2004. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Cretaceous Bajo Barrela Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24:107–120.
- Marveggio, N., y Llorens, M. 2013. Nueva edad de la base del grupo Chubut en la mena uranífera Cerro Solo, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 70(3): 318–326.
- Mateus, O. 2006. Late Jurassic dinosaurs from the Morrison Formation (USA), the Lourinha and Alcobaça formations (Portugal), and the Tendaguru Beds (Tanzania): a comparison. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 36: 223–231.
- Mateus, O., Mannion, P. D., y Upchurch, P. 2014. *Zby atlanticus*, a new turiasaurian sauropod (Dinosauria, Eusauropoda) from the Late Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(3):618–634. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.822875>
- McIntosh, J. S. 1990. Sauropoda. En Carpenter, K. y Tidwell, V. (Eds), *The Dinosauria*. Indiana University Press, Indiana, 345–401 pp.
- McIntosh, J. S. 2005. The genus *Barosaurus* Marsh (Sauropoda, Diplodocidae). En Tidwell, V., Carpenter, K., (Eds.), *Thunder-lizards: the sauropodomorph dinosaurs*. Bloomington: Indiana University Press, 38–77 pp.

- McIntosh, J. S. y Williams, M. E. 1988. A new species of sauropod dinosaur, *Haplocanthosaurus delfsi* sp. nov., from the Upper Jurassic Morrison Fm. of Colorado. *Kirtlandia*, 43:3–26.
- McIntosh, J. S., Miller, W. E., Stadtman, K. L., y Gillette, D. D. 1996. The osteology of *Camarasaurus lewisi* (Jensen, 1988). *Brigham Young University Geology Studies*, 41:73–95.
- McPhee, B. W., y Choiniere, J. N. 2018. The osteology of *Pulanesaura eocollum*: implications for the inclusivity of Sauropoda (Dinosauria). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 182(4): 830–861.
- McPhee, B. W., Yates, A. M., Choiniere, J. N., y Abdala, F. 2014. The complete anatomy and phylogenetic relationships of *Antetonitrus ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): implications for the origins of Sauropoda. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171(1):151–205. <https://doi.org/10.1111/zoj.12127>
- McPhee, B. W., Bordy, E. M., Sciscio, L., Choiniere, J. N. 2017. The sauropodomorph biostratigraphy of the Elliot Formation of southern Africa: tracking of Sauropodomorpha across Triassic–Jurassic boundary. *Acta Palaeontol. Polon.*, 62: 441–465. (doi:10.4202/app.00377.2017)
- McPhee, B. W., Bonnan, M. F., Yates, A. M., Neveling, J., y Choiniere, J. N. 2015. A new basalsauropod from the pre-Toarcian Jurassic of South Africa: evidence of niche-partitioning at the sauropodomorph–sauropod boundary?. *Scientific Reports*, 5(1):1–12. <https://doi.org/10.1038/srep13224>
- McPhee, B. W., Benson, R. B., Botha-Brink, J., Bordy, E. M., y Choiniere, J. N. 2018. A giant dinosaur from the earliest Jurassic of South Africa and the transition to quadrupedality in early sauropodomorphs. *Current Biology*, 28(19):3143–3151.
- Medina, F. A. y Olivero, E. B. 1994. Paleontología de la Formación Lefipán (Cretácico–Terciario) en el Valle Medio del Río Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 48:104.
- Medina, F. A., Camacho, H. H., Malagnino, E. C. 1990. Bioestratigrafía del Cretácico superior – Paleoceno Marino de la Formación Lefipán, Barranca de los Perros, Río Chubut, Chubut. V° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía Actas VII:137–142, San Miguel de Tucumán.

- Melstrom, K. M., Chiappe, L. M., y Smith, N. D. 2021. Exceptionally simple, rapidly replaced teeth in sauropod dinosaurs demonstrate a novel evolutionary strategy for herbivory in Late Jurassic ecosystems. *BMC ecology and evolution*, 21(1): 1–12.
- Moore, A. J., Mo, J., Clark, J. M., y Xu, X. 2018. Cranial anatomy of *Bellusaurus sui* (Dinosauria: Eusauropoda) from the Middle–Late Jurassic Shishugou Formation of northwest China and a review of sauropod cranial ontogeny. *PeerJ*, 6: e4881.
- Moore, A. J., Upchurch, P., Barrett, P. M., Clark, J. M., y Xing, X. 2020. Osteology of *Klamelisaurus gobiensis* (Dinosauria, Eusauropoda) and the evolutionary history of Middle–Late Jurassic Chinese sauropods. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(16):1299–1393. <https://doi.org/10.1080/14772019.2020.1759706>
- Moser, M. 2003. "*Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria, Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern" ["*Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) of Bavaria"]. *Zitteliana Reihe B, Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie*, 24:1–186.
- Moser, M., Mathur, U., Fürsich, F., Pandey, D. y Mathur, N. 2006. Oldest camarasauromorph sauropod (Dinosauria) discovered in the Middle Jurassic (Bajocian) of the Khadir Island, Kachchh, western India. *Paläontologische Zeitschrift*, 80:34–5
- Müller, J., Scheyer, T. M., Head, J. J., Barrett, P. M., Werneburg, I., Ericson, P. G., Pol, D., y Sánchez–Villagra, M. R. 2010. Homeotic effects, somitogenesis and the evolution of vertebral numbers in recent and fossil amniotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(5):2118–2123. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912622107>
- Musacchio, E., 1995. Estratigrafía y micropaleontología del Jurásico y el Cretácico en la comarca del valle medio del río Chubut, Argentina. Actas 6° Congreso de Paleontología y Bioestratigrafía, Trelew, pp. 179–187
- Musacchio, E. y Chebli, G. 1975. Ostrácodos no marinos y carófitos del Cretácico Inferior en las Provincias del Chubut y Neuquén en Argentina. *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina*, 12:70–96.

- Nakayama, C. 1972. Informe geológico preliminar de la región comprendida entre la Sierra de Taquetrén y los cerros Los Chivos y Negro de Marrauf, Provincia de Chubut. YPF, Informe interno, 66 pp.
- Nakayama, C., 1973. Sedimentitas pre-Bayocianas en el extremo austral de la Sierra de Taquetrén, Chubut (Argentina). Pre-Bajocian sedimentary rocks in the southern extreme of Sierra de Taquetrén, Chubut, Argentina: Actas de las Jornadas Geológicas Argentinas, pp. 269–277.
- Nelson, S., Badgley, C., y Zakem, E. 2005. Microwear in modern squirrels in relation to diet. *Palaeontologia Electronica*, 8(1): 401.
- Nesbitt, S. J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2011(352):1–292. <https://doi.org/10.1206/352.1>
- Nicholl, C. S. C., Mannion, P. D., y Barrett, P. M. 2018. Sauropod dinosaur remains from a new Early Jurassic locality in the Central High Atlas of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63:147–157. <https://doi.org/10.4202/app.00425.2017>
- Nopcsa, B. F. 1902. Notizen über Cretacischen Dinosaurier. Pt. 3. Wirbel eines sudamerikanischen Sauropoden. Sitz. Berlin Akademie der Wissenschaften. Sitz. *Berlin Akademie der Wissenschaften*, 3:108–114.
- Novas, F., De Valais, S., Vickers-Rich, P. y Rich, T. H. 2005. A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften*, 92:226–230.
- Nowinski, A. 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp., (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologica Polonica*, 25:57–81.
- Nullo, F. 1983. Descripción geológica de la Hoja 45c “Pampa de Agnia” (escala 1:200.000), prov. del Chubut. *Servicio Geológico Nacional*, Boletín N° 199:1–94.
- Nullo, F., Proserpio, C., 1975. La Formación Taquetrén en Cañadón del Zaino (Chubut) y sus relaciones estratigráficas en el ámbito de la Patagonia, de acuerdo a la flora, República Argentina (The Taquetrén Formation in Cañadón del Zaino, Chubut, and its biostratigraphic (floral) relationship in the limits of Patagonia, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 30: 133–150.
- Nunes, C. I., Pujana, R. R., Escapa, I. H., Gandolfo, M. A., y Cúneo, N. R. 2018. A new species of *Carlquistoxylon* from the Early Cretaceous of Patagonia (Chubut

- province, Argentina): the oldest record of angiosperm wood from South America. *IAWA journal*, 39(4): 406–426.
- Nunes, C. I., Bodnar, J., Escapa, I. H., Gandolfo, M. A., y Cúneo, N. R. 2019. A new cupressaceous wood from the Lower Cretaceous of central Patagonia reveals possible clonal growth habit. *Cretaceous Research*, 99: 133–148.
- Olivera, D. E., Zavattieri, A. M., Quattrocchio, M. E. 2015. The palynology of the Cañadón Asfalto Formation (Jurassic), Cerro Cóndor depocentre, Cañadón Asfalto Basin, Patagonia, Argentina: palaeoecology and palaeoclimate based on ecogroup analysis. *Palynology*, 39(3): 362-386.
- Olivera, D. E., Zavattieri, A. M., Quattrocchio, M., Escapa, I. H., Cúneo, R., 2012. Paleoambiente y potencial generador de hidrocarburos de dos secciones jurásicas en el Depocentro Cerro Cóndor, Cuenca de Cañadón Asfalto, Provincia de Chubut. XV Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Resúmenes, Corrientes, p. 99.
- Osborn, H. F. 1904. Manus, sacrum, and caudals of Sauropoda. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 20:181–190
- Osborn, H. F. y Mook, C. C. 1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias*, and other sauropods of Cope Memoirs of the American Museum of Natural History New Series, 3:247–387.
- Osborn, J. W. 1970. New approach to Zahnreihen. *Nature*, 225(5230): 343–346.
- Ósi, A., Prondvai, E., Mallon, J., y Bodor, E. R. 2016. Diversity and convergences in the evolution of feeding adaptations in ankylosaurs (Dinosauria: Ornithischia). *Historical Biology*, 29(4): 539–570.
- Ostrom, J. H. 1970. Stratigraphy and paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin area, Montana and Wyoming. *Peabody Museum of Natural History Bulletin*, 35:1–234.
- Ostrom, J. H. y McIntosh, J. S. 1966. *Marsh's Dinosaurs*. Yale University Press, New Haven.
- Otero, A. 2010. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55:399–426
- Otero, A., y Vizcaíno, S. 2008. Hindlimb musculature and function of *Neuquensaurus australis* (Sauropoda: Titanosauria). *Ameghiniana*, 45(2): 333-348.

- Otero, A. y Pol, D. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(5):1138–1168. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.769444>
- Otero, A., Gallina, P. A., Canale, J. I., y Haluza, A. 2012. Sauropod haemal arches: morphotypes, new classification and phylogenetic aspects. *Historical Biology*, 24(3):243–256. <https://doi.org/10.1080/08912963.2011.618269>
- Otero, A., Krupandan, E., Pol, D., Chinsamy, A., and Choiniere, J. 2015. A new basal sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 174(3):589–634 <https://doi.org/10.1111/zoj.12247>
- Ouyang, H. y Ye, Y. 2002. The First Mamenchisaurian Skeleton with Complete Skull: *Mamenchisaurus youngi*. *Sichuan Science and Technology Press*, Chengdu, pp. 111. (In Chinese with English abstract)
- Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles, part II. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 11:60–104.
- Owen, R. 1854. Descriptive Catalogue of the Fossil Organic Remains of Reptilia and Pisces contained in the Museum of the Royal College of Surgeons. London, Taylor and Francis.
- Page, R. y S. Page, 1993. Petrología y significado tectónico Jurásico volcánico del Chubut central. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 43:41–58.
- Pankhurst, R. J., Leat, P. T., Sruoga, P., Rapela, C. W., Márquez, M., Storey, M. y Riley, T. R. 1998. The Chon–Aike silicic igneous province of Patagonia and related rocks in West Antarctica: A silicic LIP. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 81:113–136.
- Parrish, J. M. 2006. The origins of high browsing and the effects of phylogeny and scaling on neck length in sauropodomorphs. En Carrano, M. T., Gaudin, T. J., Blob, R. W., y Wi, J. R. (Eds.), *Amniote paleobiology: perspectives on the evolution of mammals, birds and reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago, 201–244 pp.
- Paul, G. S. 1988. The brachiosaur giants of the Morrison and Tendaguru with a description of a new subgenus, *Giraffatitan*, and a comparison of the world's largest dinosaurs. *Hunteria*, 2:1–14.
- Paulina Carabajal, A. P. 2015. Guía para el estudio de la neuroanatomía de dinosaurios Saurischia, con énfasis en formas sudamericanas. In Fernández, M., y Herrera,

- Y. (Eds.), *Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 15(1): 108–142 pp.
- Paulina Carabajal, A. P., Carballido J. y Currie, P.J. 2014. Braincase, neuroanatomy and neck posture of *Amargasaurus cazauí* (Sauropoda: Dicraeosauridae) and its implications for understanding head posture in sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34: 870–882.
- Peng, G.–Z. 2005. Jurassic Dinosaur Faunas in Zigong (In Chinese with English summary). Sichuan People's Publishing House.
- Pereda Suberbiola, X., Torcida, F., Izquierdo, L. A., Huerta, P., Montero, D. y Pérez, G. 2003. First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. *Bulletin de la Societe Géologiques de France*, 174:471–479.
- Peyer, K., y Allain, R. 2010. A reconstruction of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. *Historical Biology*, 22(1–3): 134–141.
- Phillips, J. 1871. *Geology of Oxford and the valley of the Thames*. Clarendon Press, Oxford.
- Pi, L., Ou, Y., y Ye, Y. 1996. A new species of sauropod from Zigong, Sichuan, *Mamenchisaurus youngi*. En Department of Spatial Planning and Regional Economy (Ed.), *Publication in Geoscience Contributed to the 30th International Geological Congress*. China Economic Publishing House, Beijing, 87–91 pp.
- Pinna, M. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7(4):367–394 DOI 10.1111/j.1096–0031.1991.tb00045.x.
- Pol, D. y Powell, J. E. 2007. New information on *Lessemsaurus sauropoides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Argentina. *Special Papers in Palaeontology*, 77:223–243.
- Pol, D. y Escapa, I. 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics*, 25:515–527.
- Pol, D., Garrido, A., y Cerda, I. A. 2011. A new sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the origin and evolution of the sauropod–type sacrum. *PloSOne*, 6:e14572. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014572>

- Pol, D., Otero, A., Apaldetti, C., y Martínez, R. N. 2021. Triassic sauropodomorph dinosaurs from South America: The origin and diversification of dinosaur dominated herbivorous faunas. *Journal of South American Earth Sciences*, 107: 103145.
- Pol, D., Rauhut, O. W., Lecuona, A., Leardi, J. M., Xu, X. y Clark, J. M. 2013. A new fossil from the Jurassic of Patagonia reveals the early basicranial evolution and the origins of Crocodyliformes. *Biological Reviews*, 88: 862–872.
- Pol, D., Ramezani, J., Gomez, K., Carballido, J. L., Carabajal, A. P., Rauhut, O. W. M., y Cúneo, N. R. 2020. Extinction of herbivorous dinosaurs linked to Early Jurassic global warming event. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1939):20202310. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2310>
- Poropat, S. F., Mannion, P. D., Upchurch, P., Hocknull, S. A., Kear, B. P., Kundrát, M., Tischler, T. R., Sloan, T., Sinapius, G. H. K., Elliott, J. A., y Elliott, D. A. 2016. New Australian sauropods shed light on Cretaceous dinosaur palaeobiogeography. *Scientific Reports*, 6:34467.
- Powell, J. E., 1987. Morfología del esqueleto axial de los dinosaurios titanosauridos (Saurichia, Sauropoda) del Estado de Minas Gerais, Brasil. En *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 10. Rio de Janeiro, Anais..., Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Paleontologia, v. 1: 155–171.
- Powell, J. E. 1990. *Epachthosaurus sciuttoi* (gen. et sp. nov.) un dinosaurio saurópodo del Cretácico de Patagonia (Provincia de Chubut, Argentina). En). V Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Volume Actas 1, Tucuman, 123–128 pp.
- Powell, J. E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda–Titanosauridae) del Cretácico Superior del noroeste argentino. En Sanz, J. L. y Buscalioni, A. D. (Eds), *Los Dinosaurios y su Entorno Biótico*. Instituto "Juan Valdes", Cuenca, 165–230 pp.
- Prieto–Márquez, A., y Norell, M. A. 2011. Redescription of a nearly complete skull of *Plateosaurus* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Trossingen (Germany). *American Museum Novitates*, 2011(3727): 1–58.
- Proserpio, C. A. 1987. Descripción Geológica de la Hoja 44e, Valle general Racedo. *Boletín de la Dirección Nacional de Minería y Geología*, 210:102.

- Purnell, M. A., y Darras, L. P. 2016. 3D tooth microwear texture analysis in fishes as a test of dietary hypotheses of durophagy. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4(1): 014006.
- Purnell, M. A., Hart, P. J., Baines, D. C., y Bell, M. A. 2006. Quantitative analysis of dental microwear in threespine stickleback: a new approach to analysis of trophic ecology in aquatic vertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75(4): 967–977.
- Purnell, M. A., Bell, M. A., Baines, D. C., Hart, P. J., y Travis, M. P. 2007. Correlated evolution and dietary change in fossil stickleback. *Science*, 317(5846): 1887–1887.
- Raath, M. A. 1972. Fossil vertebrate studies in Rhodesia: a new dinosaur (Reptilia: Saurischia) from near the Tria–Jurassic boundary. *Arnoldia*, 5:1–37.
- Racey, A. y Goodall, J. G. S. 2009. Palynology and stratigraphy of the Mesozoic Khorat Group red bed sequences from Thailand. *Geological Society, London, Special Publications*, 315:69–83.
- Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J., y Merceron, G. 2016. Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecology and evolution*, 6(16): 5559–5569.
- Ranalli, J. N., Peroni, G. O., Boggetti, D. A., y Manoni, R. 2011. Cuenca Cañadón Asfalto, modelo tectosedimentario. Simposio Cuencas Argentinas: visión actual, VIII Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos: 185–215.
- Rauhut, O. W. M. 2003a. A dentary of *Patagosaurus* (Sauropoda) from the Middle Jurassic of Patagonia. *Ameghiniana*, 40:425–432.
- Rauhut, O. W. 2003b. Revision of *Amygdalodon patagonicus* Cabrera, 1947 (Dinosauria, Sauropoda). *Fossil Record*, 6(1):173–181. <https://doi.org/10.5194/fr-6-173-2003>
- Rauhut, O. W. M. 2004. Braincase structure of the Middle Jurassic theropod dinosaur Piatnitzkysaurus. *Canadian Journal Earth Science*, 41: 1109–1122.
- Rauhut, O. W. M. 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology*, 48: 87–110.
- Rauhut, O. W. M., 2006. A brachiosaurid sauropod from the Late Jurassic Cañadón Calcáreo Formation of Chubut, Argentina. *Fossil Record — Mitteilungen aus dem Museum fuer Naturkunde in Berlin*, 9, 226–237.

- Rauhut, O. W., y Pol, D. 2017. A theropod dinosaur from the Late Jurassic Cañadón Calcáreo formation of central Patagonia, and the evolution of the theropod tarsus. *Ameghiniana*, 54(5): 539–566.
- Rauhut, O. W. y Pol, D. 2019. Probable basal allosauroid from the early Middle Jurassic Cañadón Asfalto Formation of Argentina highlights phylogenetic uncertainty in tetanuran theropod dinosaurs. *Scientific Reports*, 9: 1–9.
- Rauhut, O. W., Carballido, J. L. y Pol, D. 2015. A diplodocid sauropod dinosaur from the late Jurassic Canadon Calcareo formation of Chubut, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35: p.e982798.
- Rauhut, O. W., Holwerda, F. M. y Furrer, H. 2020. A derived sauropodiform dinosaur and other sauropodomorph material from the Late Triassic of Canton Schaffhausen, Switzerland. *Swiss Journal of Geosciences*, 113: 1–54
- Rauhut, O. W., Carballido, J. L. and Pol, D., 2021. First Osteological Record of a Stegosaur (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Jurassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, p.e1862133
- Rauhut, O. W. M., Fechner, R., Remes, K., y Reis, K. 2011. How to get big in the mesozoic: the evolution of the sauropodomorph body plan. En Klein, N., Remes, K., Gee, C. T., y Sander, P. M. (Eds.), *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the life of giants*. Indiana University Press, 119–149 pp.
- Rauhut, O. W. M., Remes, K., Fechner, R., Cladera, G. y Puerta, P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. *Nature*, 435:670–672.
- Rawson, P. F. 2006. Cretaceous: sea levels peak as the North Atlantic opens. En Brenchly, P. J., Rawson, P. F. (Eds), *The geology of England and Wales*. Second Edition, London, 365–393 pp.
- Reisz, R. R., Evans, D. C., Sues, H–D, Scott, D. 2010. Embryonic skeletal anatomy of the sauropodomorph dinosaur *Massospondylus* from the Lower Jurassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(6):1653–1665 DOI 10.1080/02724634.2010.521604.
- Remes, K., Ortega, F., Fierro, I., Joger, U., y Kosma, R. 2009. A new basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of Niger and the early evolution of Sauropoda. *PLoS ONE*, 4(9):e6924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006924>

- Rich, T. H., Vickers–Rich, P., Gimenez, O., Cúneo, R., Puerta, P. y Vacca, R. 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *National Science Museum Monographs*, 15:61–84.
- Richardson, M. K., Allen, S. P., Wright, G. M., Raynaud, A., y Hanken, J. 1998. Somite number and vertebrate evolution. *Development*, 125(2):151–160. <https://doi.org/10.1242/dev.125.2.151>
- Richman, J. M., Whitlock, J. A., Abramyan, J. 2013. Regeneration of reptile teeth. En Huang, G., T–J, Thesleff, I. (Eds.), *Stem cells in craniofacial development, regeneration and repair*. Hoboken, Wiley–Blackwell, 135–151 pp.
- Riggs, E. S. 1903. *Brachiosaurus altithorax*, the largest known dinosaur. *American Journal of Science*, 4:299–306.
- Riggs, E. S. 1904. Structure and relationships of opisthocoelian dinosaurs. Part II, the Brachiosauridae. Field Columbian Museum, *Geological Series*, 2:229–247.
- Rogers, R. R., Kidwell, S. M., y Eberth, D. A. 2007. A conceptual framework for the genesis and analysis of vertebrate skeletal concentrations. *Bonebeds: Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance*: University of Chicago Press, Chicago, 1–63 pp.
- Rose, P. J. 2007. A new Titanosauriform sauropod (Dinosauria: Saurischia) from the Early Cretaceous of Central Texas and its phylogenetic relationships. *Paleontologia Electronica*, 10:65p.
- Rougier, G. W., Martinelli, A. G., Forasiepi, A. M., y Novacek, M. J. 2007a. New Jurassic mammals from Patagonia, Argentina: a reappraisal of australosphenidan morphology and interrelationships. *American Museum Novitates*, 2007(3566): 1–54.
- Rougier, G. W., Garrido, A., Gaetano, L., Puerta, P. F., Corbitt, C. y Novacek, M. J. 2007b. First Jurassic Triconodont from South America. *American Museum Novitates*: 1–17.
- Rowe, T. B., Sues, H–D, Reisz, R. R. 2010. Dispersal and diversity in the earliest North American sauropodomorph dinosaurs, with a description of a new taxon. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1708):1044–1053 DOI 10.1098/rspb.2010.1867.
- Royo Torres, R. 2009. El saurópodo de Peñarroya de Tastavins. Universidad Nacional de Zaragoza, Teruel 548 pp. pp.

- Royo–Torres R, Upchurch P. 2012. The cranial anatomy of the sauropod *Turiasaurus riodevensis* and implications for its phylogenetic relationships. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10(3):553–583 DOI 10.1080/14772019.2011.598577.
- Royo–Torres, R., Cobos, A., and Alcalá, L. 2006. A giant European dinosaur and a new sauropodclade. *Science*, 314(5807):1925–1927. <https://doi.org/10.1126/science.1132885>
- Royo–Torres, R., Cobos, A., Mocho, P., y Alcalá, L. 2021. Origin and evolution of turiasaur dinosaurs set by means of a new ‘rosetta’ specimen from Spain. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(1):201–227. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaa091>
- Royo–Torres, R., Upchurch, P., Kirkland, J. I., De Blieux, D. D., Foster, J. R., Cobos, A., y Alcalá, L. 2017. Descendants of the Jurassic turiasaurs from Iberia found refuge in the Early Cretaceous of western USA. *Scientific Reports*, 7(1):1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14677-2>
- Royo Torres, R., Cobos, A., Luque, L., Aberasturi, A., Espílez, E., Fierro, I., González, A. N. A., Mampel, L. y Alcalá, L. 2009. High European sauropod dinosaur diversity during Jurassic–Cretaceous transition in Riodeva (Teruel, Spain). *Palaeontology*, 52:1009–1027.
- Rozhdestvensky, A. K. 1965. Growth changes in Asian dinosaurs and some problems of their taxonomy. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1965: 95–100.
- Rozhdestvensky, A. K. 1967. New iguanodonts from Central Asia. *International Geology Review*, 9(4):556–566 DOI 10.1080/00206816709474485.
- Ruebsam, W., Reolid, M., y Schwark, L. 2020. $\delta^{13}\text{C}$ of terrestrial vegetation records Toarcian CO₂ and climate gradients. *Scientific reports*, 10(1), 1–8.
- Russell, D. A. y Zheng, Z. 1994. A large mamenehisaurid from the Junggar Basin, Xinjiang. People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30:2082–2095.
- Rybczynski, N. y Vickaryous, M. K. 2001. Evidence of complex jaw movement in the Late Cretaceous ankylosaurid *Euoplocephalus tutus* (Dinosauria: Thyreophora). En Carpenter, K. (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 299–317 pp.

- Salakka, S. 2014. Tooth Replacement of *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria: Sauropoda) and the Evolution of Titanosaurian Tooth Morphology. Uppsala Universitet, Uppsala.
- Salani, F. M. 2007. Aporte a la edad de la Formación Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 44:65–66.
- Salgado, L. 2003. Should we abandon the name Titanosauridae? Some comments on the taxonomy of titanosaurian sauropods (Dinosauria). *Spanish Journal of Palaeontology*, 18(1): 15–21.
- Salgado, L. y Bonaparte, J. F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazau* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28:333–346.
- Salgado, L. y Calvo, J. 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazau* Salgado y Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana*, 29:337–346.
- Salgado, L. y Coria, R. A. 2009. *Barrosasaurus casamiquelai* gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Anacleto Formation (Late Cretaceous: early Campanian) of Sierra Barrosa (Neuquén, Argentina). *Zootaxa*, 2222:1–16.
- Salgado, L. y Powell, J. E. 2010. Reassessment of the vertebral laminae in some South American titanosaurian sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 3:1760–1772.
- Salgado, L., Coria, R. A., y Calvo, J. O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34(1):3–32.
- Salgado, L., Carvalho, I. D. S., y Garrido, A. C. 2006. *Zapalasaurus bonapartei*, a new sauropod dinosaur from La Amarga Formation (Lower Cretaceous), northwestern Patagonia, Neuquén Province, Argentina. *Geobios*, 39:695–707. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0016699506000453>
- Salgado, L., Garrido, A. C., Cocca, J. R. y Cocca, J. R. 2004. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from the Cerro Aguada León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, Northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24:903–912.

- Sánchez-Hernández, B. 2005. *Galveosaurus herreroi*, a new sauropod dinosaur from Villar del Arzobispo Formation (Tithonian–Berriasian) of Spain. *Zootaxa*, 1034:1–20.
- Sander, P. M. 2013. An evolutionary cascade model for sauropod dinosaur gigantism – overview, update and tests. *PLoS One*, 8 (10): e78573.
- Sander, P. M., Mateus, O., Laven, T., y Knötschke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, 441(7094):739–741. <https://doi.org/10.1038/nature04633>
- Sander, P. M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C. T., Griebeler, E. M., y Witzel, U. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews*, 86(1):117–155. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2010.00137.x>
- Santucci, R. M., y Arruda-Campos, A. D. 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. *Zootaxa*, 3085(1): 1–33.
- Sanz, J. L., Powell, J. E., Le Loeuff, J., Martínez, R., Pereda-Suberbiola, X. 1999. Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Lano (north central Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios Museo Ciencias Naturales de Alava*, 14: 235–255.
- Scasso, R. A., Escapa, I. H., Damborenea, S., y Pagani, A. 2013. Geology and Paleontology in the Cañadon Asfalto Basin. V Simposio Argentino del Jurásico, Guía de Campo pp. 1–26. Museo Egidio Feruglio.
- Scasso, R. A., Cúneo, R., Pol, D., Escapa, I., Zavattieri, A. M., y Soreda, E. 2012. Evidencias de desplazamiento de rumbo en el borde occidental de la Cuenca de Cañadón Asfalto. En Jornada Abierta de Comunicaciones Científicas del IGEBA, Tectónica de Desplazamiento de Rumbo Actas 1:9, Buenos Aires.
- Schneider, S., Fursich, F., and Werner, W. 2009. Sr-isotope stratigraphy of the Upper Jurassic of central Portugal (Lusitanian Basin) based on oyster shells. *International Journal of Earth Sciences*, 98:1949–1970.
- Schwarz, D., Frey, E., y Meyer, C. A. 2007. Pneumaticity and soft-tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52(1):167–188.

- Schwarz, D., Kosch, J. C., Fritsch, G., y Hildebrandt, T. 2015. Dentition and tooth replacement of *Dicraeosaurus hansemanni* (Dinosauria, Sauropoda, Diplodocoidea) from the Tendaguru Formation of Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(6): e1008134.
- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Grine, F. E., Teaford, M. F. y Walker, A. 2005 Dental microwear texture analysis shows within–species diet variability in fossil hominins. *Nature*: 436 693.
- Seeley, H. G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly called Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43:165–171.
- Seeley, H. G. 1895. On *Thecodontosaurus* and *Palaeosaurus*. *Annals and Magazine of Natural History*, Series, 6 (15):102–132.
- Sell, B., Ovtcharova, M., Guex, J., Bartolini, A., Jourdan, F., Spangenberg, J. E., y Schaltegger, U. 2014. Evaluating the temporal link between the Karoo LIP and climatic–biologic events of the Toarcian Stage with high–precision U–Pb geochronology. *Earth and Planetary Science Letters*, 408:48–56 <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0012821X14006293>
- Sellers, K. C., Schmiegelow, A. B., y Holliday, C. M. 2019. The significance of enamel thickness in the teeth of *Alligator mississippiensis* and its diversity among crocodyliforms. *Journal of Zoology*, 309(3):172–181. <https://doi.org/10.1111/jzo.12707>
- Sereno, P. C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 25:435–89
- Sereno, P. C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science*, 284:2137–47
- Sereno, P. C. 2005. The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology*, 54:595–619.
- Sereno, P. C., y J. A. Wilson. 2005. Structure and evolution of a sauropod tooth battery. En Curry Rogers, K. A., y Wilson, J. A. (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, California, 157–177 pp.
- Sereno, P. C., Beck, A. L., Dutheil, D. B., Larsson, H. C., Lyon, G. H., Moussa, B., y Wilson, J. A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science*, 286(5443):1342–1347. <https://doi.org/10.1126/science.286.5443.1342>

- Sereno, P. C., Wilson, J. A., Witmer, L. M., Whitlock, J. A., Maga, A., Ide, O., y Rowe, T. A. 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. *PLoS ONE*, 2(11):e1230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001230>
- Sertich, J. J., y Loewen, M. A. 2010. A new basal sauropodomorph dinosaur from the Lower Jurassic Navajo Sandstone of southern Utah. *PLoS One*, 5(3): e9789.
- Sferco, E., López–Arbarello, A., y Báez, A. M. 2015. Phylogenetic relationships of *Luisiella feruglioi* (Bordas) and the recognition of a new clade of freshwater teleosts from the Jurassic of Gondwana. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1): 1–15.
- Silva Nieto, D. G., 2005. Hoja Geológica 4369–III, Paso de Indios, provincia del Chubut. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín 265, 72 pp. Buenos Aires.
- Silva Nieto, D. G., Cabalieri, N. G. y Salani, F. M. 2003. Estratigrafía de la Formación Cañadon Asfalto (Jurásico Superior), provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 40:46R.
- Silva Nieto, D. G., Cabalieri, N. G., Salani, F. M. y Coluccia, A. 2002. Cañadón Asfalto, una cuenca tipo “pull apart” en el área de cerro Cóndor, provincia del Chubut Actas. En). Actas 15° Congreso Geológico Argentino. El Calafate, 223–243 pp.
- Silva Nieto, D. G., Cabalieri, N. G., Armella, C., Volkheimer, W., Gallego, O. F., Zavattieri, A. M., Giambiagi, L. B., Moschetti, M. A., Mancuso, A., 2007. Hipótesis sobre la evolución tecto–sedimentaria de los depocentros de la cuenca de Cañadón Asfalto (Jurásico–Cretácico), provincia del Chubut (Hypothesis on the tectonosedimentary evolution of depocenters of the Jurassic–Cretaceous Cañadón Asfalto Formation basin, Chubut). *Ameghiniana*, 44: 67R (Suppl.).
- Simón, E., Salgado, L., y Calvo, J. O. 2018. A new titanosaur sauropod from the Upper Cretaceous of Patagonia, Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana*, 55(1): 1–29.
- 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): 1–12.

- Smith, N. D., y Pol, D. 2007. Anatomy of a basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic Hanson Formation of Antarctica. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52(4).
- Solounias, N. y Dawson-Saunders, B. 1988. Dietary adaptations and paleoecology of the late Miocene ruminants from Pikermi and Samos in Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, 65: 149–172.
- Steel, R., 1970. Saurischia. *Handbook of Palaeoherpetology*, 14: 1–87.
- Sterli, J. 2008. A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. *Biology Letters*, 4:286–289.
- Sternfeld, R. 1911. Zur nomenklatur der Gattung *Gigantosaurus* Fraas. Sitzungsberichte der Gesellschaft. *Naturforschender Freunde zu Berlin*, 1911:398.
- Stipanovic, P. N., Rodrigo, F., Baulies, O. y Martínez, C. 1968. Las formaciones presenonianas en el denominado Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 23:67–98.
- Strömberg, C. A. 2006. Evolution of hypsodonty in equids: testing a hypothesis of adaptation. *Paleobiology*, 32(2): 236–258.
- Stumpf, S., Ansorge, J., y Krempien, W. 2015. Gravisaurian sauropod remains from the marine late Early Jurassic (Lower Toarcian) of North–Eastern Germany. *Geobios*, 48(3):271–279. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2015.04.001>
- Suan, G., E. Mattioli, B. Pittet, S. Mailliot y C. Lécuyer, 2008. Evidence for major environmental perturbation prior to and during the Toarcian (Early Jurassic) oceanic anoxic event from the Lusitanian Basin, Portugal. *Paleoceanography*, 23:PA1202. doi:10.1029/2007PA001459.
- Sues, H–D, Reisz, R. R., Hinic, S., Raath, M. A. 2004. On the skull of *Massospondylus carinatus* Owen, 1854 (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Elliot and Clarens formations (Lower Jurassic) of South Africa. *Annals of Carnegie Museum*, 73:239–257.
- Suteethorn, S., Le Loeuff, J., Buffetaut, E., Suteethorn, V., Talubmook, C. y Chonglakmani, C. 2009. A new skeleton of *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Dinosauria, Sauropoda) from NE Thailand. *Geological Society, London, Special Publications*, 315:189–215.
- Tasch, P. y Volkheimer, W. 1970. Jurassic conchostracans from Patagonia. University of Kansas, Paleontological Contribution 50:1–23.

- Taylor, M. P. 2009. A re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29:787–806.
- Taylor, M. P. y Naish, D. 2005. The Phylogenetic Taxonomy of Diplodocoidea (Dinosauria: Sauropoda). *PaleoBios*, 25:1–7.
- Taylor, M. P., Wedel, M. J., y Naish, D. 2009. Head and neck posture in sauropod dinosaurs inferred from extant animals. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54:213–220.
- Taylor, M. P., Wedel, M. J., y Cifelli, R. L. 2011. A new sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation, Utah, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(1):75–98. <https://doi.org/10.4202/app.2010.0073>
- Teaford, F. T., Smith, M. M., Ferguson, M. W. J. 2000. Development, Function and Evolution of Teeth. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 314 p.
- Templeton, A. 1983. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of humans and apes. *Evolution*, 37: 221–244.
- Tidwell, V. y Wilhite, R. D. 2005. Ontogenetic variation and isometric growth in the forelimb of the Early Cretaceous sauropod *Venenosaurus*. Indiana University Press, Indiana 187–196 pp.
- Tidwell, V., Carpenter, K. y Brooks, W. 1999. New sauropod from the Lower Cretaceous of UTAH, USA. *Oryctos*, 2:21–37.
- Tidwell, V., Carpenter, K. y Meyer, S. 2001. New Titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Utah. En Tanke, D. y Carpenter, K. (Eds), *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Press, Bloomington, 139–165 pp.
- Torcida Fernández-Baldor, F. T., Canudo, J. I., Huerta, P., Moreno-Azanza, M., y Montero, D. 2017. *Europatitan eastwoodi*, a new sauropod from the lower Cretaceous of Iberia in the initial radiation of somphospondylans in Laurasia. *PeerJ*, 5: e3409.
- Torcida Fernández-Baldor, F. T., Canudo, J. I., Huerta, P., Montero, D., Suberbiola, X. P., y Salgado, L. 2011. *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(3):535–552. <https://doi.org/10.4202/app.2010.0003>

- Townsend, K. B., y Croft, D. A. 2008. Enamel microwear in caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy*, 89(3): 730–743.
- Tschopp, E., Mateus, O. 2013. The skull and neck of a new flagellicaudatan sauropod from the Morrison Formation and its implication for the evolution and ontogeny of diplodocid dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11:853–888 DOI 10.1080/14772019.2012.74658
- Tschopp, E., Mateus, O., y Benson, R. B. 2015. A specimen–level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). *PeerJ*, 3:e857. <https://doi.org/10.7934/p2124>
- Tsuihiji, T. 2005. Homologies of the transversospinalis muscles in the anterior presacral region of Sauria (crown Diapsida). *Journal of Morphology*, 263:151–178. <https://doi.org/10.1002/jmor.10294>
- Turner, J. C. 1983. Descripción geológica de la Hoja 44 d, Colan Conhué. Servicio Geológico Nacional, Boletín 197, Buenos Aires: 7–75.
- Uliana, M. A., Biddle, K. T., Phelps, D., y Gust, D. 1985. Significado del volcanismo y extensión mesojurásicos en el extremo meridional de Sudamérica. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 40:231–253.
- Upchurch, P. 1994. Sauropod phylogeny and palaeoecology. *Gaia*, 10:249–260.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 349(1330):365–390. <https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0125>
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124(1):43–103. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1998.tb00569.x>
- Upchurch P. 1999. The phylogenetic relationships of the Nemegtosauridae (Saurischia, Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19:106–125 DOI 10.1080/02724634.1999.10011127.
- Upchurch, P. 2007. Survival of the biggest: adaptations of the sauropods. En Holtz, T. R. (Ed), *Dinosaurs*. Random House Inc., New York, 189–189 pp.
- Upchurch, P. y Barrett, P. M. 2000. The evolution of sauropod feeding mechanisms. En Sues, H. D. (Ed.), *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: Perspectives from the Fossil Record*, Cambridge University, 79–122 pp. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511549717.005>

- Upchurch, P. y Martin, J. 2002. The Rutland *Cetiosaurus*: the anatomy and relationships of a Middle Jurassic British sauropod dinosaur. *Palaeontology*, 45(6):1049–1074. <https://doi.org/10.1111/1475-4983.00275>
- Upchurch, P. y Martin, J. 2003. The anatomy and taxonomy of *Cetiosaurus* (Saurischia, Sauropoda) from the Middle Jurassic of England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(1):208–231. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2003\)23\[208:taatoc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2003)23[208:taatoc]2.0.co;2)
- Upchurch, P., Barret, P. M., y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En Weishampel, D. P., Dodson, P., y Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*, University of California, Berkeley, 259–354 pp. <https://doi.org/10.1525/california/9780520242098.003.005>
- Upchurch, P., Martin, J. E. y Taylor, M. P. 2009. *Cetiosaurus* Owen, 1841 (Dinosauria, Sauropoda): proposed conservation of usage by designation of *Cetiosaurus oxoniensis* Phillips, 1871 as the type species. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 66:51–55.
- Upchurch, P., Mannion, P. D., y Taylor, M. P. 2015. The anatomy and phylogenetic relationships of “*Pelorosaurus*” *becklesii* (Neosauropoda, Macronaria) from the Early Cretaceous of England. *PloS One*, 10(6):e0125819 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125819>
- Upchurch, P., Barrett, P. M., Xijin, Z. y Xing, X. 2007. A re-evaluation of *Chinshakiangosaurus chunghoensis* Ye vide Dong 1992 (Dinosauria, Sauropodomorpha): implications for cranial evolution in basal sauropod dinosaurs. *Geological Magazine*, 144:247–262.
- Varriale, F. J. 2016. Dental microwear reveals mammal-like chewing in the neoceratopsian dinosaur *Leptoceratops gracilis*. *PeerJ*, 4:e2132.
- Varricchio, D. J. 1997. Growth and embryology. *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, 282–288.
- Vera, E. I., Loinaze, V. S. P., Llorens, M., y Passalia, M. G. 2020. *Agathoxylon* Hartig in the Lower Cretaceous Arroyo del Pajarito Member (Los Adobes Formation), Chubut Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 100: 102562.
- Vidal, D., Mocho, P., Aberasturi, A., Sanz, J. L., y Ortega, F. 2020. High browsing skeletal adaptations in *Spinophorosaurus* reveal an evolutionary innovation in sauropod dinosaurs. *Scientific reports*, 10(1): 1–10.

- Volkheimer, W., Quattrocchio, M., Cabaleri, N. G., y García, V. 2008. Palynology and paleoenvironment of the Jurassic lacustrine Cañadón Asfalto Formation at Cañadón Lahuincó locality, Chubut Province, Central Patagonia, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología*, 40(1): 77–96.
- Volkheimer, W., Gallego, O. F., Cabaleri, N. G., Armella, C., Narváez, P. L., Silva Nieto, D. G. y Páez, M. A. 2009. Stratigraphy, palynology, and conchostracans of a Lower Cretaceous sequence at the Cañadón Calcáreo locality, Extra-Andean central Patagonia: age and palaeoenvironmental significance. *Cretaceous Research*, 30:270–282.
- Wang, Y. M., You, H. L., y Wang, T. 2017. A new basal sauropodiform dinosaur from the Lower Jurassic of Yunnan Province, China. *Scientific Reports*, 7(1):1–11. <https://doi.org/10.1038/srep41881>
- Wedel, M. J. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2):344–357.
- Wedel, M. J. 2005. Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. En Curry-Rogers, K. A. and Wilson, J. A. (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* University of California, 201–228 pp. <https://doi.org/10.1525/california/9780520246232.003.0008>
- Wedel, M. J. 2006. Pneumaticity, neck length, and body size in sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (3):137–137).
- Wedel, M. J. 2007. What pneumaticity tells us about ‘prosauropods’, and vice versa. *Special Papers in Palaeontology*, 77:207–222.
- Wedel, M. J., y Sanders, R. K. 2002. Osteological correlates of cervical musculature in Aves and Sauropoda (Dinosauria: Saurischia), with comments on the cervical ribs of *Apatosaurus*. *PaleoBios*, 22:1–6.
- Wedel, M. J., y Taylor, M. P. 2013. Neural spine bifurcation in sauropod dinosaurs of the Morrison Formation: ontogenetic and phylogenetic implications. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 10(1):1–34.
- Wedel, M. J., Cifelli, R. L., y Sanders, R. K. 2000a. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45(4):343–388.
- Wedel, M. J., Cifelli, R. L. y Sanders, R. K. 2000b. *Sauroposeidon proteles*, a new sauropod from the Early Cretaceous of Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20:109–114.

- White, T. E. 1959. The endocrine glands and evolution, no. 3: os cementum, hypsodonty, and diet. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 13: 211–265.
- Whitlock, J. A. 2011a. Inferences of diplodocoid (Sauropoda: Dinosauria) feeding behavior from snout shape and microwear analyses. *PLoS One*, 6(4): e18304.
- Whitlock, J. A. 2011b. A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161(4):872915.<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00665.x>
- Whitlock, J. A., y J. M. Richman. 2013. Biology of tooth replacement in amniotes. *International Journal of Oral Science*, 5:66–70.
- Wiersma, K. y Sander, P. M. 2016. The dentition of a well-preserved specimen of *Camarasaurus* sp.: implications for function, tooth replacement, soft part reconstruction, and food intake. *Paläontologische Zeitschrift*, doi:10.1007/s12542-016-0332-6
- Williams, V. S., Barrett, P. M., Purnell, M. A. 2009. Quantitative analysis of dental microwear in hadrosaurid dinosaurs, and the implications for hypotheses of jaw mechanics and feeding. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106:11194–99
- Wilson, J. A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(4):639–653.<https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011178>
- Wilson, J. A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(2):215–275.<https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x>
- Wilson, J. A. 2005. A redescription of the mongolian sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski (Dinosauria: Saurischia) and comments on Late Cretaceous sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology*, 3:283–318.
- Wilson, J. A. 2011. Anatomical terminology for the sacrum of sauropod dinosaurs. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 32 (5): 59–69.
- Wilson, J. A. y Sereno, P. C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropoddinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18:1–79.
<https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011115>

- Wilson, J. A. y Upchurch, P. 2003. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria – Sauropoda), the first dinosaur genus with a "Gondwanan" distribution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1:125–160.
- Wilson, J. A. y Upchurch, P. 2009. Redescription and reassessment of the phylogenetic affinities of *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of China. *Journal of Systematic Palaeontology*, 7(2):199–239.<https://doi.org/10.1017/s1477201908002691>
- Wilson, J. A. y Allain, R. 2015. Osteology of *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, a diplodocoid (Dinosauria, Sauropoda) from the early Late Cretaceous-aged Kem Kem beds of southeastern Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (4): e1000701.
- Wilson, J. A., Pol, D., Carvalho, A. B., y Zaher, H. 2016. The skull of the titanosaur *Tapuiasaurus macedoi* (Dinosauria: Sauropoda), a basal titanosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(3): 611–662.
- Wilson, J. A., D'Emic, M. D., Ikejiri, T., Moacdieh, E. M., y Whitlock, J. A. 2011. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS ONE*, 6:e17114.<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017114>
- Wiman, C. 1929. Die Kreide–Dinosaurier aus Shantung. *Palaeontologia Sinica* (Series C), 6:1–67.
- Woodward, A. S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 70: 169– 184.
- Xing, L., Miyashita, T., Currie, P. J., You, H., Zhang, J., y Dong, Z. 2015. A new basal eusauropod from the Middle Jurassic of Yunnan, China, and faunal compositions and transitions of Asian sauropodomorph dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60(1):145–154.
<https://doi.org/10.4202/app.2012.0151>
- 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):1–42.
<https://doi.org/10.1017/s1477201903001007>

- Yates, A. M. 2004. *Anchisaurus polyzelus* (Hitchcock): the smallest known sauropod dinosaur and the evolution of gigantism among sauropodomorph dinosaurs. *Postilla*, 230: 1–58.
- Yates, A. M. 2007. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Houghton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Evolution and palaeobiology of early sauropodomorph dinosaurs*, (77):9–55.
- Yates, A. M. 2010. A revision of the problematic sauropodomorph dinosaurs from Manchester, Connecticut and the status of *Anchisaurus* Marsh. *Palaeontology*, 53(4):739–752 DOI 10.1111/j.1475–4983.2010.00952.x.
- Yates, A. M. y Kitching, J. W. 2003. The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270:1753–1758.
- Yates, A. M., Barrett, P. M. 2010. *Massospondylus carinatus* Owen 1854 (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Lower Jurassic of South Africa: Proposed conservation of the usage by designation of a neotype. *Palaeontologia Africana*, 45:7–10.
- Yates, A. M., Bonnan, M. F., Neveling, J., Chinsamy, A., y Blackbeard, M. G. 2010. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1682): 787–794.
- Ye, C. H. 1975. Jurassic system. En Su, Z. (Ed), *Mesozoic redbeds of Yunnan*. Geological Publishing House, Beijing, 11–30 pp.
- Young, C. C. 1937. New triassic and cretaceous reptiles in China. *Bulletin of The Geological Society of China*, 17(1), 109–120.
- Young, C. C. 1939. On a new Sauropoda, with notes on other fragmentary Reptilia from Szechuan. *Bulletin of the Geological Society of China*, 19:279–315.
- Young, C. C. 1941. A complete osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (gen. et sp. nov.). *Palaeontologica Sinica*, Series C (7): 1–53.
- Young, C. C. 1942. *Yunnanosaurus huangi* Young (gen. et sp. nov.), a new Prosauropoda from the Red Beds at Lufeng, Yunnan. *Bulletin of the Geological Society of China*, 22(122): 63–104.
- Young, C. C. 1944. On the reptilian remains from Weiyuan, Szechuan, China. *Bulletin of the Geological Society of China*, 24(3–4):187–209

- Young, C. C. 1947. On *Lufengosaurus magnus* Young (sp. nov.) and additional finds of *Lufengosaurus huenei* Young. Geol. Survey of China.
- Young, C. C. 1951. The Lufeng saurischian fauna. *Palaeontologica Sinica*, Series C(13): 1–96.
- Young, C. C. 1954. On a new sauropod from Yiping, Szechuan, China. *Acta Scientia Sinica*, 3:491–504.
- Young, C. C. 1958. New sauropods from China. *Vertebrata Palasiatica*, 2:1–27.
- Young, C. C. y Zhao, K. J. 1972. *Mamenchisaurus*. Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Monograph Series 830 pp.
- Zaffarana, C. B., Gregori, D., Poma, S., y Somoza, R. 2013. Comparación geoquímica y esquema tectónico de las unidades magmáticas del Jurásico Temprano de Patagonia Central. V Congreso Argentino del Jurásico Resúmenes: 54, Trelew.
- Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A. B., Nascimento, P. M., Riccomini, C., Larson, P., Juárez-Valieri, R., Pires-Domingues, R., DA Silva, N. J., y Campos, D. A. 2011. A Complete Skull of an Early Cretaceous Sauropod and the Evolution of Advanced Titanosaurians. *PLoS ONE*, 6:e16663.
- Zhang, Q. N., You, H. L., Wang, T., y Chatterjee, S. 2018. A new sauropodiform dinosaur with a 'sauropodan' skull from the Lower Jurassic Lufeng Formation of Yunnan Province, China. *Scientific Reports*, 8(1):1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31874-9>
- Zhang, Q. N., Wang, T., Yang, Z. W., y You, H. L. 2020. Redescription of the Cranium of *Jingshanosaurus xinwaensis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Lower Jurassic Lufeng Formation of Yunnan Province, China. *The Anatomical Record*, 303(4): 759–771.
- Zhang, Y. H. 1988. The Middle Jurassic dinosaur fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan: sauropod dinosaurs (1) *Shunosaurus*. *Sichuan Publishing House of Science and Technology*, Chengdu, China, 3:1–106.
- Zhang, Y. H. y Yang, Z. L. 1995. A new complete osteology of Prosauropoda in Lufeng Basin, Yunnan, China: *Jingshanosaurus*. *Yunnan Publishing House of Science and Technology*.
- Zhang, Y., Li, K., Zeng, Q., y Downs, T. B. W. 1998. A new species of sauropod from the Late Jurassic of the Sichuan Basin (*Mamenchisaurus jingyanensis* sp. nov.). *Journal of Chengdu University of Technology*, 25(1): 61–70

- Zhao, K. J. 1985. The reptiles of Jurassic in China. *Geological Publishing House* (in Chinese), Beijing.
- Zhao, Q., Xu, X., Jia, C. y Dong, Z. M. 2008. Order Saurischia. En Li, J., Wu, X. y Zhang, F. (Eds.), *The Chinese Fossil Reptiles and their Kin*. Science Press, Beijing, 279–335 pp.
- Zheng, Z. 1996. Cranial anatomy of *Shunosaurus* and *Camarasaurus* (Dinosauria: Sauropoda) and the phylogeny of the Sauropoda. Texas Tech University.

APÉNDICE

Capítulo 3

Taxon	Source (s)
Sauropodomorpha	
<i>Plateosaurus engelhardti</i>	Galton, 2000
<i>Sarhsaurus aurifontanalis</i>	Marsh and Rowe, 2018
<i>Riojasaurus incertus</i>	Bonaparte and Pumares, 1995
<i>Yizhousaurus sunae</i>	Zhang <i>et al.</i> , 2018
<i>Jingshanosaurus xinwaensis</i>	Zhang and Yang, 1994
<i>Xingxiulong chengi</i>	Wang <i>et al.</i> , 2017
<i>Yunnanosaurus youngi</i>	Lu <i>et al.</i> , 2007
<i>Coloradisaurus brevis</i>	Bonaparte, 1978; Apaldetti <i>et al.</i> , 2014
<i>Massospondylus carinatus</i>	Cooper, 1981
<i>Leyesaurus marayensis</i>	Apaldetti <i>et al.</i> , 2011
<i>Thecodontosaurus antiquus</i>	Benton <i>et al.</i> , 2010
<i>Anchisaurus polyzelus</i>	Galton, 1976
<i>Adeopapposaurus mognai</i>	Martínez, 2009
<i>Seitaad ruessi</i>	Sertich and Loewen, 2010
<i>Lufengosaurus huenei</i>	IVPP V15
<i>Mussaurus patagonicus</i>	Pol and Powell, 2007; Otero and Pol, 2013
<i>Melanorosaurus readi</i>	NM QR 1551
Sauropoda	
<i>Antetonitrus ingenipes</i>	Mc Phee <i>et al.</i> , 2014
<i>Chinshakiangosaurus</i> <i>chunghoensis</i>	Upchurch <i>et al.</i> , 2007
<i>Aardonyx celesteae</i>	Yates <i>et al.</i> , 2010
<i>Sefapanosaurus zastronensis</i>	Otero <i>et al.</i> , 2015
<i>Leoneriasaurus taquetrensis</i>	Pol <i>et al.</i> , 2011; MPEF-PV 1663
<i>Lessemsaurus sauropoides</i>	Pol and Powell, 2007
<i>Ledumahadi mafube</i>	Mc Phee <i>et al.</i> , 2018
<i>Ingentia prima</i>	Apaldetti <i>et al.</i> , 2018
<i>Amygdalodon patagonicus</i>	Rauhut, 2003b; MLP 46-VIII-21-1/8
<i>Gongxianosaurus shibeiensis</i>	He <i>et al.</i> , 1988; Luo and Wang, 2000
<i>Pulanesaura eocollum</i>	Mc Phee <i>et al.</i> , 2015
<i>Isanosaurus attavipachi</i>	Buffetaut <i>et al.</i> , 2000
<i>Sanpasaurus yaoi</i>	Mc Phee <i>et al.</i> , 2016
<i>Vulcanodon karibaensis</i>	Cooper, 1984
<i>Volkheimeria chubutensis</i>	Bonaparte, 1986; PVL 4077
<i>Tazoudasaurus naimi</i>	Allain <i>et al.</i> , 2004; Allain and Aquesbi, 2008
<i>Archaeodontosaurus descouensi</i>	Buffetaut, 2005
Eusauropoda	
<i>Shunosaurus lii</i>	Zhang, 1988; ZDM T5401/5402; IVPP V9065
<i>Barapasaurus tagorei</i>	Bandyopadhyay <i>et al.</i> , 2010

<i>Cetiosaurus oxoniensis</i>	Upchurch and Martin, 2002; LCM G468.1986
<i>Patagosaurus fariasi</i>	Bonaparte, 1986; Holwerda and Pol, 2018; Holwerda <i>et al.</i> , 2021; PVL 4170; MACN-CH 935/936
<i>Spinophorosaurus nigeriensis</i>	Remes <i>et al.</i> , 2009; GCP-CV-4229; NMB-1699-R
<i>Nebulasaurus taito</i>	Xing <i>et al.</i> , 2015
NHMUK PV R36834	Nicholl <i>et al.</i> , 2018
<i>Wamweracaudia keranjei</i>	Mannion <i>et al.</i> , 2019
<i>Mamenchisaurus</i>	Ouyang and Ye, 2002; Young and Zhao, 1972; Pi <i>et al.</i> , 1996
<i>Klamelisaurus gobiensis</i>	Moore <i>et al.</i> , 2020
<i>Tonganosaurus hei</i>	Li <i>et al.</i> , 2010
<i>Omeisaurus tianfuensis</i>	He <i>et al.</i> , 1988; T5701
<i>Jobaria tiguidensis</i>	Sereno <i>et al.</i> , 1999; MNN TIG 3-5
<i>Zby atlanticus</i>	Mateus <i>et al.</i> , 2014
<i>Losillasaurus giganteus</i>	Casnovas <i>et al.</i> , 2001; Royo Torres <i>et al.</i> , 2021
<i>Turiasaurus riodevensis</i>	Royo Torres <i>et al.</i> , 2006; CPT 1220/1611
<i>Tendaguria tanzaniensis</i>	Mannion <i>et al.</i> , 2019a
<i>Mierasaurus bobyongi</i>	Royo Torres <i>et al.</i> , 2017
<i>Narindasaurus thevenini</i>	Royo Torres <i>et al.</i> , 2021
<i>Moabosaurus utahensis</i>	Britt <i>et al.</i> , 2017
Neosauropoda	
<i>Apatosaurus</i>	Gilmore, 1936; CM 3018; CM 563
<i>Diplodocus</i>	Hatcher, 1901; Osborn, 1904; CM 84/94
<i>Barosaurus</i>	AMNH 7535
<i>Zapalsaurus bonapartei</i>	Salgado <i>et al.</i> , 2006
<i>Demandasaurus darwini</i>	Torcida <i>et al.</i> , 2011
<i>Limaysaurus tessonei</i>	MUCPv-205
<i>Nigersaurus taqueti</i>	MNN GAD 512
<i>Amargasaurus cazau</i>	MACN-N 15
<i>Suuwassea emilieae</i>	Harris, 2006
<i>Dicraeosaurus sattleri</i>	MB.R.3708
<i>Haplocantosaurus</i>	Hatcher, 1903; Mc Intosh and Williams, 1988; CM 879
<i>Camarasaurus</i>	Osborn and Mook, 1921; Madsen <i>et al.</i> , 1995; Mc Intosh <i>et al.</i> , 1996; CM 584/11069; HMNH 101; BYU 9047; GMNH 101
<i>Europasaurus holgeri</i>	Sander <i>et al.</i> , 2006; Carballido and Sander, 2014
<i>Galvesaurus herreroi</i>	Barco, 2009
<i>Euhelopus zdanskyi</i>	Wilson and Uchurch, 2009; PMU 233
<i>Giraffatitan brancai</i>	HMN-MB SII
<i>Erketu ellisoni</i>	Ksepka and Norell, 2006
<i>Malawisaurus dixeyi</i>	Gomani, 2005
<i>Rapetosaurus krausei</i>	Curry Rogers, 2009
<i>Trigonosaurus pricei</i>	Campos <i>et al.</i> , 2005
<i>Futalognkosaurus dukei</i>	Calvo <i>et al.</i> , 2007

Tabla 3.1. Fuentes de información de cada taxón utilizada en las comparaciones. Los especímenes observados ya sea personalmente o a través de fotografías se indican con su número de colección correspondiente.

Position	acdl	pcdl	prdl	spdl	podl	ppdl	cpdl	spdl	tpdl	cpol	spol	mopol	lspol	tpol	acpl	pcpl	prpl	prsl	posl	epsl
Axis	1	1	1	0	1	-	1	1	0	0	1	0	0	1	-	-	-	0	0	0
Ant. to Mid. Cerv.	1	1	1	0	1	-	1	1	1	0	1	0	0	1	-	-	-	0	0	1
Post. Cerv.	1	1	1	0	1	-	1	1	1	1	1	0	0	1	-	-	-	0	0	1
Ant. Dors.	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Mid. to Post. Dors.	-	1	1	0	1	1	-	1	-	1	-	1	1	1	1	1	1	1	0	0

Tabla 3.2. Distribución de las láminas vertebrales en *Bagualia alba*, siguiendo la nomenclatura de Wilson (1999) y Wilson et al. (2011). **Abreviaturas:** **0**, ausente; **1**, presente; **-**, no aplicable; **ant**, anterior; **cerv**, vértebra cervical; **dors**, vértebra dorsal; **mid**, media; **post**, posterior.

Especímen	posw	posh	lc	nsl	nsw	ahw	EI	aEI
Axis (MPEF-PV 3301/13)	44	50	110	115	30	47	2,2	2,3
C3 (MPEF-PV 3301/12)	45	54	180	77	-	49,5	3,3	3,6
C4 (MPEF-PV 3301/11)	39	70	225	55	25	54,5	3,2	4,1
C5 (MPEF-PV 3301/14)	44	80	235	-	-	62	2,9	3,8
C6 (MPEF-PV 3301/15)	-	80	-	72	23	-	-	-
C7 (MPEF-PV 3301/16)	43	100	330	55	37	71,5	3,3	4,6
MPF-PV 11040-1	-	-	-	78	21	-	-	-
MPF-PV 11040-2	100	95	300	72	28	97,5	3,2	3,1
MPEF-PV 3408	210	90	380	30	-	150	4,2	2,5
MPEF-PV 3327	-	-	-	-	-	-	-	-
MPEF-PV 3349	100	140	240	-	-	120	1,7	2,0
MPEF-PV 3348	160	180	150	25	-	170	0,8	0,9

Tabla 3.3. Medidas (en mm) de las vértebras cervicales de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **aEI**, índice de elongación *sensu* Chure et al. (2010); **ahw**, promedio del alto y ancho de la superficie posterior del centro; **EI**, índice de elongación *sensu* Wedel et al. (2000a); **lc**, longitud del centro; **nsl**, longitud anteroposterior de la espina neural; **nsw**, ancho lateromedial de la espina neural; **posh**, alto del centro en la superficie

posterior; **posw**, ancho del centro en la superficie posterior. Los números en negrita indican medidas estimadas.

Espécimen	posw	posh	lc	ns1	nsw	ahw	EI	aEI
MPEF-PV 11023	110	170	270	30	100	140	1,6	1,9
MPEF-PV 11012	130	50	130	-	-	90	2,6	1,4
MPEF-PV 3343	-	70	135	-	-	-	1,9	-
MPEF-PV 3405	110	-	110	-	-	-	-	-
MPEF-PV 3403	135	50	140	-	-	92,5	2,8	1,5
MPEF-PV 11027	-	-	-	-	-	-	-	-
MPEF-PV 11011	-	-	-	-	-	-	-	-
MPEF-PV 11000	150	145	140	55	70	147,5	1,0	0,9

Tabla 3.4. Medidas (en mm) de las vértebras dorsales de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **aEI**, índice de elongación *sensu* Chure et al. (2010); **ahw**, promedio del alto y ancho de la superficie posterior del centro; **EI**, índice de elongación *sensu* Wedel et al. (2000a); **lc**, longitud del centro; **ns1**, longitud anteroposterior de la espina neural; **nsw**, ancho lateromedial de la espina neural; **posh**, alto del centro en la superficie posterior; **posw**, ancho del centro en la superficie posterior. Los números en negrita indican medidas estimadas.

Espécimen	antw	posw	anth	posh	lc	nsh	ahw	EI
MPEF-PV 11011-1	-	-	-	-	100	200	-	-
MPEF-PV 11011-2	-	-	180	180	100	190	-	0,6
MPEF-PV 11011-3	-	-	-	-	-	180	-	-
MPEF-PV 11011-4	-	-	-	-	-	170	-	-
MPEF-PV 11011-5	-	-	-	-	-	-	-	-
MPEF-PV 11011-6	65	60	-	-	100	130	-	-
MPEF-PV 11011-7	-	-	-	-	-	-	-	-
MPEF-PV 11011-8	75	80	110	110	90	-	95,0	0,9
MPEF-PV 11011-9	85	85	100	115	80	120	100,0	0,8
MPEF-PV 11011-10	85	85	110	110	90	-	97,5	0,9

MPEF-PV 11044	95	-	100	-	85	-	97,5	0,9
MPEF-PV 11044	-	-	100	100	95	70	-	1,0
MPEF-PV 11044	-	-	-	-	100	50	-	-
MPEF-PV 3315	135	151	144	-	50	-	139,1	0,4
MPEF-PV 3402	-	-	-	-	62	-	-	-
MPEF-PV 3406	-	150	160	175	79	200	162,5	0,5
MPEF-PV 3407	-	-	-	-	100	-	-	-
MPEF-PV 3314	200	230	152	170	97	-	200,0	0,5
MPEF-PV 3325	64	48	119	120	96	-	84,0	1,1
MPEF-PV 3316/1	106	93	170	170	113	-	131,4	0,9
MPEF-PV 3316/2	102	104	170	170	113	-	137,0	0,8
MPEF-PV 11026	-	-	-	-	113	-	-	-
MPEF-PV 3389	-	-	-	125	90	170	-	0,7
MPEF-PV 3409	-	105	123	123	123	-	114,0	1,1
MPEF-PV 3300	141	129	96	95	128	100	112,2	1,1
MPEF-PV 3345	86	108	117	136	116	-	121,7	0,9
MPEF-PV 3346	100	100	110	110	113	100	105,0	1,1
MPEF-PV 3344	96	95	119	122	108	-	108,7	1,0
MPEF-PV 3329	91	-	103	-	108	-	-	1,0
MPEF-PV 3318	96	97	96	100	112	110	98,4	1,1
MPEF-PV 3324	87	87	99	108	133	80	97,9	1,4
MPEF-PV 3317	100	97	94	97	121	-	97,2	1,2
MPEF-PV 3401	83	-	84	87	115	-	-	-
MPEF-PV 3321	68	65	91	91	133	-	78,0	1,7
MPEF-PV 3319	71	60	84	76	130	80	68,0	1,9
MPEF-PV 3404	75	80	95	-	130	-	77,5	1,7
MPEF-PV 3320	75	67	80	74	106	60	70,5	1,5
MPEF-PV 3326	47	40	71	66	104	-	53,0	2,0
MPEF-PV 3330	46	47	57	58	96	-	52,8	1,8
MPEF-PV 3323	72	61	69	69	115	-	65,0	1,8
MPEF-PV 3179	60	72	83	-	122	-	-	-
MPEF-PV 3328	44	49	64	56	110	-	52,7	2,1
MPEF-PV 3322	63	58	63	51	135	50	54,2	2,5
MPEF-PV 3331	61	61	46	46	135	50	53,2	2,5

Tabla 3.5. Medidas (en mm) de las vértebras caudales de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **aEI**, índice de elongación *sensu* Chure et al. (2010); **ahw**, promedio del alto y ancho de la superficie posterior del centro; **anth**, alto del centro en la superficie articular anterior; **antw**, ancho del centro en la superficie articular anterior; **EI**, índice de elongación *sensu* Wedel et al. (2000a); **lc**, longitud del centro; **nsh**, alto de la espina neural; **posh**, alto del centro en la superficie posterior; **posw**, ancho del centro en la superficie posterior. Los numeros en negrita indican medidas estimadas.

Espécimen	dl	hhc	pw	Wd	ld
MPEF-PV 3356	240	44	76	16	30
MPEF-PV 11025	-	61	-	-	-
MPEF-PV 3351	250	48	69	22	32
MPEF-PV 11008	-	-	-	-	-
MPEF-PV 3357	222	-	-	24	33
MPEF-PV 3353	202	43	60	9	31
MPEF-PV 3355	-	56	65	26	26
MPEF-PV 3352	157	50	57	10	36
MPEF-PV 3359	-	-	-	12	35
MPEF-PV 3358	144	35	78	10	29
MPEF-PV 11009	-	40	61	12	34
MPEF-PV 3354	130	30	60	5	47
MPEF-PV 3390	88	30	48	6	18
MPEF-PV 11010	-	28	43.5	-	-

Tabla 3.6. Medidas (en mm) de los arcos hemales de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **dl**, longitud dorsoventral; **hhc**, alto del canal hemal; **ld**, longitud anteroposterior de la rama distal; **pw**, ancho proximal; **wd**, ancho de la rama distal.

Espécimen	Longitud	Ancho proximal	largo proximal	amd	lmd	ancho distal	largo distal	RI
Húmero								
MPEF-PV 3311	-	37	-	-	-	-	-	-
MPEF-PV 3380	85	36	-	14	-	24	-	0,29

MPEF-PV 3338	100	35,5	-	15	-	31	-	0,27
MPEF-PV 3381	92	35	-	13,5	-	24	-	0,26
Radio								
MPEF-PV 3313	67	4	19	7,5	7,5	9	10	0,10
MPEF-PV 3378	41	12	12	-	-	15	10	-
Ulna								
MPEF-PV 3379	60	16	16	8	8	9	10	0,18
MPEF-PV 3312	77	10	25	8	10	-	-	-
Fémur								
MPEF-PV 3371	100	32	14	17	10	24	20	0,24
MPEF-PV 11024	102	31	11	17	10	32	17	0,26
MPEF-PV 3303	117	-	-	-	-	37	10	-
Tibia								
MPEF-PV 3374	56	16	22	6	11	12	18	0,20
Fíbula								
MPEF-PV 3376	69	7	23	5	-	12	19	0,12

Tabla 3.7. Medidas (en mm) de los elementos apendiculares de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **amd**, ancho a la mitad de la diáfisis; **lmd**, largo a la mitad de la diáfisis.

Espécimen	L.	L. ped. Púbico	D. ac.	A. ped. Púbico	L. dis. ped. Isquiático	A. dis. ped. Isquiático	L. p. posta.
Ilion							
MPEF-PV 3368	65	22	30	4	6	6	-
MPEF-PV 3369	-	21	27	-	10	6	27

Tabla 3.8. Medidas (en mm) de los iliones de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **a**, ancho; **ac**, acetábulo; **d**, diámetro; **dist**, distal; **l**, largo; **p**, proceso; **ped**, pedúnculo; **posta**, postacetabular.

Espécimen	Longitud	Ancho proximal	Longitud del ped. Ilíaco	Ancho del ped. Ilíaco
Pubis				
MPEF-PV 11011	-	43	25,5	4

Tabla 3.9. Medidas (en mm) del pubis de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **ped**, pedúnculo.

Espécimen	Largo	Ancho proximal	Largo proximal	Ancho distal	Largo distal	Ancho mínimo de la diáfisis
Metacarpal						
MPEF-PV 3332	19	9,5	8	9	6,5	5,5
MPEF-PV 3334	18	6	10	6	8	4
Metatarsal						
MPEF-PV 3309	15,5	8,3	4,5	7,5	3	4,7
MPEF-PV 3333	19,5	9	3	6,5	4	5

Tabla 3.10. Medidas (en mm) de los metacarpos y metatarsos de *Bagualia alba*.

Región	Cr.	Axial						Apendicular			Total
		Cer.	Dor.	Sac.	Cau.	Cost.	Ah	Cin. esc. y m. ant.	Cin. pel. y m. pos.	Met. y fal.	
Nº	55	17	12	3	47	9	14	18	21	8	204
%	27,0	38,7				34,3					

Tabla 3.11. Elementos estudiados de la Localidad de Cañadón Bagual. **Abreviaturas:** **ah**, arcos hemales; **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cost**, costillas cervicales y dorsales; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **esc**, escapular; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pel**, pélvica; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Glacialisaurus hammeri</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	0	0	0	0	0	2	6	8
Reflejado	0	0	0	0	0	0	2	6	8
Esperado total	60	10	14	3	40	12	16	70	225
Esperado Reflejado	32	10	14	3	40	6	8	35	148
CET	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12,5	8,6	3,6
CER	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0	17,1	5,4
CET por zona	0,0	0,0				8,2			

Tabla 3.12. Completitud esquelética de *Glacialisaurus hammeri*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Chinshakiangosaurus chunghoensis</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Reflejado	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Esperado total	60	10	14	3	40	12	16	70	225
Esperado Reflejado	32	10	14	3	40	6	8	35	148
CET	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4
CER	3,125	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7
CET por zona	1,7	0,0				0,0			

Tabla 3.13. Completitud esquelética de *Chinshakiangosaurus chunghoensis*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Sanpasaurus yaoi</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	0	5	2	2	5	3	2	19
Reflejado	0	0	5	2	2	4	3	2	18
Esperado total	60	13	12	4	40	12	16	70	227
Esperado Reflejado	32	13	12	4	40	6	8	35	150
CET	0,0	0,0	41,7	50,0	5,0	41,7	18,8	2,9	8,4
CER	0	0,0	41,7	50,0	5,0	66,7	37,5	5,7	12,0
CET por zona	0,0	13,0				10,2			

Tabla 3.14. Completitud esquelética de *Sanpasaurus yaoi*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

NHMUK PV R36834	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Reflejado	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Esperado total	60	13	12	5	40	12	16	62	220
Esperado Reflejado	32	13	12	5	40	6	8	31	147
CET	0,0	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9
CER	0	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4
CET por zona	0,0	2,9				0,0			

Tabla 3.15. Completitud esquelética del espécimen NHMUK PV R36834. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Amygdalodon patagonicus</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	1	3	1	2	0	2	0	9
Reflejado	0	1	3	1	2	0	2	0	9
Esperado total	60	13	12	4	40	12	16	70	227
Esperado Reflejado	32	13	12	4	40	6	8	35	150
CET	0,0	7,7	25,0	25,0	5,0	0,0	12,5	0,0	4,0
CER	0	7,7	25,0	25,0	5,0	0,0	25,0	0,0	6,0
CET por zona	0,0	10,1				2,0			

Tabla 3.16. Completitud esquelética de *Amygdalodon patagonicus*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Volkheimeria chubutensis</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	1	3	2	1	0	6	0	13
Reflejado	0	1	3	2	1	0	5	0	12
Esperado total	60	13	12	4	40	12	16	70	227
Esperado Reflejado	32	13	12	4	40	6	8	35	150
CET	0	7,7	25,0	50,0	2,5	0,0	37,5	0,0	5,7
CER	0	7,7	25,0	50,0	2,5	0,0	62,5	0,0	8,0

CET por zona	0,0	10,1	6,1
--------------	-----	------	-----

Tabla 3.17. Completitud esquelética de *Volkheimeria chubutensis*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Vulcanodon karibaensis</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	1	0	3	12	4	10	18	48
Reflejado	0	1	0	3	12	4	8	18	46
Esperado total	60	13	12	4	40	12	16	70	227
Esperado Reflejado	32	13	12	4	40	6	8	35	150
CET	0,0	7,7	0,0	75,0	30,0	33,3	62,5	25,7	21,1
CER	0	7,7	0,0	75,0	30,0	66,7	100,0	51,4	30,7
CET por zona	0,0	23,2				32,7			

Tabla 3.18. Completitud esquelética de *Vulcanodon karibaensis*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Tazoudasaurus naimi</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	12	3	5	0	6	7	10	27	70
Reflejado	12	3	5	0	6	5	7	27	65
Esperado total	60	13	12	4	40	12	16	70	227
Esperado Reflejado	32	13	12	4	40	6	8	35	150
CET	20,0	23,1	41,7	0,0	15,0	58,3	62,5	38,6	30,8
CER	37,5	23,1	41,7	0,0	15,0	83,3	87,5	77,1	43,3
CET por zona	20,0	20,3				44,9			

Tabla 3.19. Completitud esquelética de *Tazoudasaurus naimi*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Barapasaurus tagorei</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	10	12	4	43	10	14	10	103
Reflejado	0	10	12	4	43	5	8	10	92
Esperado total	60	12	14	4	43	12	16	62	223
Esperado Reflejado	32	12	14	4	43	6	8	31	150
CET	0	83,3	85,7	100,0	100,0	83,3	87,5	16,1	46,2
CER	0	83,3	85,7	100,0	100,0	83,3	100,0	32,3	61,3
CET por zona	0,0	94,5				37,8			

Tabla 3.20. Completitud esquelética de *Barapasaurus tagorei*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Spinophorosaurus nigerensis</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	32	13	12	5	37	5	14	1	119
Reflejado	21	13	12	5	37	3	7	1	99
Esperado total	60	13	12	5	40	12	16	62	220
Esperado Reflejado	32	13	12	5	40	6	8	31	147
CET	53,3	100,0	100,0	100,0	92,5	41,7	87,5	1,6	54,1
CER	65,6	100	100	100	92,5	50	87,5	3,2	67,3
CET por zona	53,3	95,7				22,2			

Tabla 3.21. Completitud esquelética de *Spinophorosaurus nigerensis*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Bagualia alba</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	32	12	4	3	22	8	12	8	101
Reflejado	22	12	4	3	22	5	8	8	84
Esperado total	60	13	12	5	40	12	16	62	220
Esperado Reflejado	32	13	12	5	40	6	8	31	147
CET	53,3	92,3	33,3	60,0	55,0	66,7	75,0	12,9	45,9

CER	68,8	92,3	33,3	60,0	55,0	83,3	100,0	25,8	57,1
CET por zona	53,3	58,6			31,1				

Tabla 3.22. Completitud esquelética de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Patagosaurus fariasi</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	3	9	8	5	23	6	7	5	66
Reflejado	2	9	8	5	23	5	5	5	62
Esperado total	60	13	12	5	40	12	16	62	220
Esperado Reflejado	32	13	12	5	40	6	8	31	147
CET	5,0	69,2	66,7	100,0	57,5	50,0	43,8	8,1	30,0
CER	6,25	69,2	66,7	100,0	57,5	83,3	62,5	16,1	42,2
CET por zona	5,0	64,3			20,0				

Tabla 3.23. Completitud esquelética de *Patagosaurus fariasi*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Nebulasaurus</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	11	0	0	0	0	0	0	0	11
Reflejado	7	0	0	0	0	0	0	0	7
Esperado total	60	13	12	5	40	12	16	62	220
Esperado Reflejado	32	13	12	5	40	6	8	31	147
CET	18,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0
CER	21,9	0	0	0	0	0	0	0,0	4,8
CET por zona	18,3	0,0			0,0				

Tabla 3.24. Completitud esquelética de *Nebulasaurus taito*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

Rutland <i>Cetiosaurus</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	13	11	0	13	0	4	0	41
Reflejado	0	13	11	0	13	0	3	0	40
Esperado total	60	13	12	5	40	12	16	62	220
Esperado Reflejado	32	13	12	5	40	6	8	31	147
CET	0,0	100,0	91,7	0,0	32,5	0,0	25,0	0,0	18,6
CER	0,0	100,0	91,7	0,0	32,5	0,0	37,5	0,0	27,2
CET por zona	0,0	52,9				4,4			

Tabla 3.25. Completitud esquelética de *Rutland Cetiosaurus*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Mamenchisaurus youngi</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	54	18	12	5	14	11	10	25	149
Reflejado	32	18	12	5	14	6	6	25	118
Esperado total	60	18	12	5	50	12	16	62	235
Esperado Reflejado	32	18	12	5	50	6	8	31	162
CET	90,0	100,0	100,0	100,0	28,0	91,7	62,5	40,3	63,4
CER	100	100,0	100,0	100,0	28,0	100,0	75,0	80,6	72,8
CET por zona	90,0	57,6				51,1			

Tabla 3.26. Completitud esquelética de *Mamenchisaurus youngi*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Turiasaurus riodevensis</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	35	6	4	0	2	5	5	27	84
Reflejado	25	6	4	0	2	5	4	27	73
Esperado total	60	13	12	5	40	12	16	62	220
Esperado Reflejado	32	13	12	5	40	6	8	31	147
CET	58,3	46,2	33,3	0,0	5,0	41,7	31,3	43,5	38,2
CER	78,1	46,2	33,3	0,0	5,0	83,3	50,0	87,1	49,7

CET por zona	58,3	17,1	41,1
--------------	------	------	------

Tabla 3.27. Completitud esquelética de *Turiasaurus riodevensis*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Zby atlanticus</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	1	0	0	0	5	0	6	12
Reflejado	0	1	0	0	0	5	0	6	12
Esperado total	60	13	12	5	40	12	16	62	220
Esperado Reflejado	32	13	12	5	40	6	8	31	147
CET	0,0	7,7	0,0	0,0	0,0	41,7	0,0	9,7	5,5
CER	0	7,7	0,0	0,0	0,0	83,3	0,0	19,4	8,2
CET por zona	0,0	1,4				12,2			

Tabla 3.28. Completitud esquelética de *Zby atlanticus*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

<i>Haestasaurus becklesii</i>	Cráneo	Axial				Apendicular			Total
	Cr	Cer	Dor	Sac	Cau	Cin. y m. ant.	Cin. y m. pos.	Met. y fal.	
Preservado	0	0	0	0	0	3	0	0	3
Reflejado	0	0	0	0	0	3	0	0	3
Esperado total	60	13	12	5	40	12	16	62	220
Esperado Reflejado	32	13	12	5	40	6	8	31	147
CET	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0	0,0	0,0	1,4
CER	0	0,0	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0	0,0	2,0
CET por zona	0,0	0,0				3,3			

Tabla 3.29. Completitud esquelética de *Haestasaurus becklesii*. **Abreviaturas:** **ant**, anterior; **cau**, caudales; **cer**, cervicales; **cin**, cintura; **cr**, craneanos; **dor**, dorsales; **fal**, falanges; **m**, miembro; **met**, metápodos; **pos**, posterior; **sac**, sacras.

Taxon	Craneal	Axial	Apendicular	CET	CER
<i>Glacialisaurus</i>	0	0	8.2	3.6	5.4
<i>Chinshakiangosaurus</i>	1.7	0	0	0.4	0.7

<i>Amygdalodon</i>	0	10.1	2	4	6
<i>Sanpasaurus</i>	0	13	10.2	8.4	12
<i>Volkheimeria</i>	0	10.1	6.1	5.7	8
<i>Vulcanodon</i>	0	23.2	32.7	21.1	30.7
NHMUK PV R36834	0	2.9	0	0.9	1.4
<i>Tazoudasaurus</i>	20	20.3	44.9	30.8	43.3
<i>Barapasaurus</i>	0	94.5	37.8	46.2	61.3
<i>Spinophorosaurus</i>	53.3	95.7	22.2	54.1	67.3
<i>Bagualia</i>	53.3	58.6	31.1	45.9	57.1
<i>Nebulasaurus</i>	18.3	0	0	5	4.8
<i>Patagosaurus</i>	5	64.3	20	30	42.2
<i>Cetiosaurus</i>	0	52.9	4.4	18.6	27.2
<i>Mamenchisaurus</i>	90	57.6	51.1	63.4	72.8
<i>Turiasaurus</i>	58.3	17.1	41.1	38.2	49.7
<i>Zby</i>	0	1.4	12.2	5.5	8.2
<i>Haestasaurus</i>	0	0	3.3	1.4	2

Tabla 3.30. Valores de CET por region anatómica, y CET y CER generales de saurópodos no neosaurópodos representativos. Huesos craneanos: angular-2, articular-2, basioccipital-1, basiesfenoides-1, coronoides-2, dentario-2, ectopterigoides-2, exoccipital-2, frontal-2, hyoides-2, yugal-2, lacrimal-2, lateroesfenoides-2, maxilar-2, nasal-2, orbitoesfenoides-2, palatino-2, paraesfenoides-1, parietal-2, postorbital-2, prearticular-2, prefrontal-2, premaxilar-2, proótico-2, pterigoides-2, cuadrado-2, cuadradoyugal-2, esplenial-2, escamoso-2, supraoccipital-1, surangular-2, vómer-2. Esqueleto axial: vértebras cervicales-13, vértebras dorsales-12, vértebras caudales-40, vértebras sacras-5. Cintura escapular y miembro anterior: escápula-2, coracoides-2, placa esternal-2, húmero-2, radio-2, ulna-2. Cintura pélvica y miembro posterior: ílion-2, isquion-2, pubis-2, fémur-2, tibia-2, fibula-2, astrágalo-2, calcáneo-2. Metápodos y falanges: metacarpal-10, metatarsal-10. Fórmula falangeal manual saurópodos: 2-3-2-2-2; fórmula falangeal pedal saurópodos: 2-3-4-3-2. Fórmula falangeal manual eusaurópodos: 2-2-3-2-1; fórmula falangeal pedal eusaurópodos: 2-3-3-2-1.

000000000000??00?00002???00?1?111000010000011110111?010010001010{0
1}0??0-??20-
000?1011000001???111011110?120011101103?00001?1001?00??1121?12020210000-
00-100121000000000---
000010000110002?00??0011?1001110?000?10?000010011?1??0????0??01?0?

Yizhousaurus_sunae00000-

0?000000?00000???00?101010?1?01010010001000?00--
00210?0??100?0?00????0000{0 1}000?000?00????000?10??{0 1}0?0000?0{0 1}00-
10100?0?0??000??0-00{0 1}000000-1-0-
0000000?00000000???10?????????????0100?0?0???0000000000-
????0?????????????????????00100000000?00000??????{0
1}0?200?00001?0?????????0{0 1}????0000000?0?00?00{0 1}010100{1
2}01???1---
00000?00000?0000?????0??0?0001?0??10000?111??000?100001???????{0 1}???0-
0{0 1}??0-00000011001000??1?1011{0
1}?10?2000110?????0?0??0?00?000?????????????????0?-0?-1?01???0000?000---
??00?00?01?00021?????000??0111?????000?00?10011?1000?1??0??00?1

Jingshanosaurus_xinwaensis0000?-

0?0?000????00?0?00?10??0?000???1001?000000??0--
??2?0?0??00??00?1?????00?00?00??{0 1}000000?0010-01?000?00000-
1010??0?0??000??0-?00?00??0-1-0-0?0??00000000?0000-?0--
000000????0?00?0?00000000000000-000000100020010000--0-
000??00100000000?0{0 1}00000????00?201?0??01?{0 1}00000?{0 1}0{0
1}000?00000000000??0000{0 1}0000000010100{0
1}0??10??000?0?00?00?000000011100---1---
00000???0000010?000?020??0??1?010001000001?10?0001000001101?00??0?????2?
????00?001111?1001??1?10?110?0120001001113????01?111?000??012?20200030?00
0-00-100121000000000---000??00001?0002??0?00000????1{0
1}0??000??0?00?10?11?1?00?1?????????01

Xingxiulong_chengi?00???????0?00?00?{0 1}010000?{0

1}0?000001???00?11?01?0?0?0????????????????????????????????????0000??????0??????
?????00?0?00-??100000000000000-000000??0-1-0?0??0?0??0000000000-10--
0000000??1??000{0 1}0?000000000000-0?0000100??0010000--
??????00010100000?????????????0??00?00?00?{0

??????2??????????????00?0?01?0002????????????????????1100100????????000??
????????01

Lufengosaurus_huenei?00?0-00100000?000101000??10110000000?0?-1000{0
1}000?00--00210?0000?00000?000000????0{0
1}00????100?001??10?00????0????????????0?000????0????0??0-
?????0000?000010000--?0--000000?00000?00?00000000000000-
000000?00020010000--
0?00???10300010000?00000?????00010100?10??0??00?0?0000010000000?000000
0000?000010100??01000?00000?00?0?0?000?1?00???1---
0?00????000?010?0000011?????1101000100000111020001000002101000?1?????{0
1}?????00?011?000001???111011111012000100110301?001?111111?110121112100
300000-00-100021000000000---
0000?00001?0002??0??011????11??0??010000?0?10?11?110?????????????

Seitaad_ruessi??
??00?0
???????-?????0????00?00000-?0--
0?0??0??0??0000?001?00??????0
{0
1}1?0?0?100?00?00?010000?100000?0?000?00?0????????????????????????00?0??0??000
00?00?0??0?000011100????---
????????????????????00?0?????????????????01?0011?2?0?????????010?00?????????????
????????????????????????1{0
1}1101??0??01?130?0??0??????1??1?01??03??0?????00??1000?????????????
??0??1???????????????

Mussaurus_patagonicus00000-
00000000100010100000?010000000001002??000??0?0?????????????????????????
10000100000??010??010-01000?00?00-10100000000000000-?00000000-1-0-
000000000000000000--00--0000000??10?000?00?000?0?0?0-
??000000002?01010?????0??00000000000000?0????00000000000000000000{0
1}00000000000000000000?000?00000000000101000001000?000?0000000000000000
000---1---00000?0000??10000010?1??00?1110{0
1}0001000001?1120??1000001101?001??00-?????00000?11000{0
1}01?0?01?011111012?0010011130?1100?011?1000001??01110200000-?0-

0001???00000000---0000?00?0?00?0??0?0101?001?0?0??{0 1}00?1?0010?11?1{0
1}????0????0?01

Chinshakiangosaurus_chunghoensis????????????????????????????????????
??000?0?0?0??0?1?1?10??020000?0?0-
?0??0?????0?0??????????
??
????????????????????????????????????0??1??????
????????????????????????????????????11??
????????????????????????????????????0??
??01

Anchisaurus?0001-00000000?00010??00?1?1?1001?01?{0
1}0?11?0000??1??00?0??0??00?00001??0?000000?00??????1??000-1{1
2}??0????0????1?????0?000????????0????????????0????????????0??0?0?0????????
????????00????????????0?00?1??0?0?1????????0000010?0000?(0
1)10??????00?001?0?01????0??{0
1}??000?100?0?0?0?????010000?0000101000??00?0?00000?0?00?000001?00--
?1????00????????010100??2?0??????010?01?00?0(0 1)?00201000000(0
1)1011000????????????0000?11000?01??111?01??1012{0
1}001001?03?0??0110?10?0??01?1211000100000-00-00012100000?000---
000??00001?00?2?0001??01{0 1}??010?0?0?100?0?0?000??1??????1???????

Sefapanosaurus_zastronensis??
??00?0-
00100?0?000000??0-?000?011????0-000000?0000?00?0?-10--
0?00?0?????????0?0?0?00000?0?0?0?00?010002?0?010????0-
00?????1????????????????????????????????????110?????0?????0????????????????????
0????{0
1}00??0?10?00?0?0????????????????????????????????????00??0????????????????????
?0001001?11????0100?1?0100?0????????????0????????????????????0??111?1????110?
1??0?11????0?????0?0????????03????????-1?????0000????---
00????0??100??????1??{0 1}??1001??000????????001??1????????0?0????

Aardonyx_celestae ?0000-
00100010?00?10??00?10?100?1?11?1?011?00000?{0
1}?????2????????????????????????000?0001?????1??1010-
?1?00?????0????1??0?0??000????????0????????????0????????????0??0?0?0????????

0?0????00????0??????0??0??0??20??1????0-
 ???1001?01????????01????????00?0?0??00?000?
 0000100????0????????0?0????????000??1??0????????0??????????100????????????0
 ?11000100000?1?11?0?10?00111????0????????????0000?110????0?????1101?101?1
 ???111?112????1?01?010????0????????1?320?0?-??-??012????00????---
 ??0??00?01?00?2??????0??100001?????110??0??0??0??0?????????1???

Leonerasaurus_taquetrensis??

??0100-11?00??0?00-
 00100?0?010000??0-?00000000-1?0-000000?00?0000?0?-10--
 0?00?0????100?00??
 ??????0???0??
 ???????0?????--
 ?1????????00??????0??????????0?1????001000?00?0?????1????????????????????
 ???0????????????????01001??????10?????1????????????????0??????1??0??????{0
 2}0?0??2?0000?0??????0?0??0110002??????01??????0?00??????0?0?11?1??
 ????????????

Melanorosaurus_readi?1000-

0010000010001010000?1010000?001000011000000?00--002100000{0
 1}00?000001?000000000?0000??00?000?1000-
 11?200?01?1????1??0????0??????????0??0-
 ??????00??????????0??0??0????????2??????00????????????1??00?1????0??1???
 ???????1100010?00?0?0??0??????00?101001?00????0????00??00000?00?????????
 ??00?000010100??0??1??00??0?0??????100?????0-
 ??1??0?000??????010??????201??0?011100001000000?00(1
 2)0001001100111000010??0-
 1102??0000110?0010110101?0011??0?2000110111311?10?0011?0010001112011102
 1??00-0?-0?01??00000000---
 0000?00001?00??0?1?110010100111?00??1000000?001??10?0?1??0?00001

Lessemsaurus_sauropoides??

??0010-
 ??1000000?0??000-?00000010-1-0-000000000?000000--11--
 000010??????????0??00101000000000?0??
 ???110010(0
 1)001100000??000?00?0?00000?00?????0000000000001000????0?0100??00??1??

000?000?????---
 ?????0?????01000?011????00?1?????????01110?1?01?110??11001?0?0?????????
 0?????????????????110011?????0001?0111?102?????1?????1?0?????1?11320????00?1
 ?0?2??0000?000?????0?100?0110002??????010?00{0
 1}01?????????????????1?1????????????0???

Antetonitrus_ingenipes??

????????????????????????????????????0?????????????????2??????0?00-
 10??0?????0?????0-?0000001121-0-000000000000000000--01--
 000000??????0??000?0000?0?0?0-
 1?000000002?0?000?????0?????0?1010?00000?????????0000?0?0110?000?0000?00?
 0?????????0????????????0010000{1 2}010001001?????????011?1?000?0?0?????0????---
 ???????0????????000?????????????????000?01111?{0
 1}1100??1011111????0????????????????????????????????????00011???1?000110?1(1
 2)??1?1???1??????100?2?01?11311???????1?0?21000000?????-
 000?000?01??02?????1?0010100111??00?????????0?01??1????????????00??

Ledumahadi_mafube

??
 ??0?0?????00?0-?00000000-1-0-
 000000000000?00000-10?-000000?????????0?0?0????000000000-
 ???0??????2?0??????0-
 00????????????????????????????????????0000????????????????????????????????????0?
 ??020?????????????????????????????????0?????????---
 ?????0??0?????????????????????????????????0101?????????0?????????????????????1?
 ??????????????????00?1?????????????????0?????????????????????????{2 3}21?????-
 ??012??00?????---
 ??0?00?0110?12?????????????1????0?????????00?????????????????

Ingentia_prima??

???0?10-?0100?0?010000000-
 ?????????0-1-
 ??????????????????????????????0?????????????????????????????0????????????????
 ???1?0?????????????????????????????101?001000{0
 1}0?00?0?????????????????????????????0?????????????????????0?000?????0?????????
 ??????????????0?????????????????????011?????????????????11????????????????????
 ??????????????????????10??11110?????????????1??1?????????????01??3?????????-

?????????????---

??01?0??00??????0?100??????????0??11?1????????????

Gongxianosaurus_shibeiensis????????????1????????????????????????????

??1?12?2????0??0-

10??????0??????0?0??????0-

??0??????????????????0??????????????0?00?000????????????00??01000????

0????001000?000?00?0?????1000?0?00?01?00000?0?????????0?????????????????1

11??0??1?01?00?????0000?1?000000100000??1---

??????0?00??????0?????????????1????0?01?????????11--

??0?110?????????????0????2?????????????1??????0?2-

??13?????????????????????1? {1

2}??0?0?????10??????????????00????0????????????????????????????????????

??1????????????????

Pulanesaurs_eocollum??

??120010??10?0-

10100000010000000-??000?100-1-??00?00000000??0000-00--

?0??0?????????????0??0000000010-1?00000000??0??????0-

00??????????????????????????????01?01??10?0?????????????????????0?0?0000000???

??????0001?????????????????????0?????---

1?????0?10?01?01??????????0001?????011?0101?????????1?????0???????????????

?????????????????????1?00?1?????????0????0??????0?????????????????10?????0-

??????????00??--000?00?01100?????? {0

1}00?????1??00?????????0?????11?0??????0??001

Archaeodontosaurus_descouensi

??

?1??????????????????00??20000???

??

??

??????????????????????????-

?1?????????????????????????????????????1101???????????????????????????????

??

??

?01

Amygdalodon_patagonicus

??
 ?????????????????????11012?20???1000-1????????00????????0???0????1?-
 ??0????0?????0??????????01??0????????0????00????????????0000????0??0?????
 ???
 ???00-1--
 ?????00????????????????????????????????10??
 ???
 ?????????????00????0????????????????????????????????????00?????1?????0??????01

Isanosaurus_attavipachi

??
 ?????????????????????????????????1?00-10????????0????????0?????0-1?-
 0????????0??????10?11?00?0??
 ???001000?0000??1110
 010001??--
 ??????0????????????????????????????????????1?????????11--
 01??0??????????2-
 ??????11????????????????????????20?2?????????1????????????????????????0?????????
 ???0??????{0 1}1????????????????????????????????????0???

Volkheimeria_chubutensis

??
 ???0?1020{0
 1}?0?????0????????000?011{0 1}?00?00000000001100000-11--
 0??010??
 ?????????????????????????????????01?00?0?00000000{0
 1}1001100001101000??---
 ?????????????????10????????????????????????????1?????0?0110--
 101????????????????????0?????????????????????1?????????11?2-
 1????????????????????0?????2?2?????00??00{0
 2}??0000?0?????0?00?01????????????????????00?0?0?????????00??{0
 1}?????????0?01???

Sanpasaurus_yaoi

??
 ???
 ???011?????-?00?0?10?00100????????????{0 1}????0?????0?0000000?0?10-
 1?1000000?2?0?000?????0??1????????????1?????????????1?01??1010001????????????

0010000000110001100100-11--
 110020??0021?0?0?0??000000??1??1??000?0002002?0?????00??11030001?000100
 100??????101001001110100?????????????110000010000000100011100011010001????
 ???????101011?????????????00-10--0??0100000?001000????????1121?-
 2?111111111100??011011--01?????????????????????1??????????-?????00010?{1
 2}?????1112-1?????????0????0?????????0??1?2??20???-
 00?1?000??00000?00??0000110?0110020????10001?10001101010??????000000111?
 ?????100?01000

Bagualia_alba 10001-000011?000??0????00101010001?1000001000{0
 1}0010?0--001?00?????00{0 1}000100000000{0
 1}1000000?1????1111010110120000??1001000010000010100100-?000101112001-
 0?0000110001111 {0 1}00-11--0100{1 2}0010?2110?0?0?000000000010-
 1000000000200{1 2}0000--1?00??110300000000100100??????1011010{0
 1}1110100??00??00?????11000001000000?1?0011100101001001?11 {0
 1}000100?1??????????1??????00-1---00000100000?0110000??011011011-
 20111111101100??0??11--10??????01?1??{0 1}10211111110{1 2}00?1-
 ??????00?10?1?0??11?2-1????1??10{0 1}??1?0{0 1}0????0?{1 2}?1?20020?00-00-
 1?000??00000000---00{0 1}01{0 1}000110020110010001{0 1}100{0
 1}110101010000{0 1}00000111111101110011111

Nebulasaurus_taito????????????????????????????????????10??0?1011?010?10????
 ??????????0??001000??
 ???
 ???
 ???
 ???
 1010??11111010111????????????????
 ???
 ???????0?00??

Spinophorosaurus_nigeriensis?1?0?????????????????????0{0
 1}0??0?0?100?00110010110?0--
 ??0?00????000000100?0?0101?????????????1????01101200002?1001{0
 1}00000000{0 1}10100100-110010110-001?200000110001110100-11--
 01002001002110101010000000000010-
 10000000002002000??1100??110100000000100?00??????10100100????????????????
 ??011000??10000000?000101001000001011?1101000?????????????????????00-

1?????0100000?001000???11011101??????11111?0??0??011111?0?????111111
0101111?????????????????0????{1 2}?????1?1111?????????????????0??????{1 2}?{1
2}?20?2??0??00-1?010??00000000---??{0 1}0110001100201?10010{0
1}1?????1?11?0?????0?001??0?1??1?0??0011011

Mierasaurus_bobyongi?11?1-0?00?101?00?0{0

1}?????00?????0??????1??010?0?1110?????????0??000?0??0?0?{0
1}110?00?0?????110101101?0200?010?2010010?0?0101?0??0-?11110110-
00?0?1?0?0?1000?00111011--??0021010?2????????100100100010-
????00?0102001000?????0{0 1}??10?100{0 1}001{0
1}??????0??????????????10????????10??????100010?1?0??10?00{1
2}1?00002011{0
1}0??010?0?????????????1111100?100?1????0??10??0?????0??????01?1?0??11
-??1110??????10?1--10?10??1??????0?02??1?????????1?1?????0?1????????10?2-
0??21?????0?0??????001?????????2?1??-
00?100?0??010?0?10??0010????00100?011111?11?000?1?10000????0?00100?11??
00??0??01?1{0 1}

Haestasaurus_becklessi??

??
??
??
??
??
1}1100001??
??
??
??
??
??
??
????????????????

Moabosaurus_utahensis??

?1??00?????????0000000010??001?????????????????1?1101202{0
1}0??1002221011?00110100100-?101111120010110000110001110211011-?0?{0
1}2200?0?2??0?000?10010111001??1?110011102001100?????????1?0?????????????
?00000?101001101000??
??
00111?????????10--00??????11????020??1?????????????????10?10?2?????????2-
??
1}110200100101011111?11??11?10111??000001001111??????0110100{0 1}

ZBY_atlanticus??

??101202?0????????????????????????????????
??
????????????00??100?0?0?0?1100100??????10?0010011{0
1}0001??110010?11??
??00?1????????1??????0????????????????????????????11??????0?000????????????????????????
??1{1
2}??0????????????????1????????????0?????1??00?0????????????????????????????????????
??1????????????1101100??????????????0??00?11??????????????11

Turiasaurus_riodevensis

??????????????????????0??0??10?00010?0?0?1?0
?1?01????1????????????110120200??1120100000100101?0101??1111011100010?-
00000100011101100111100?1200100??????0?1?02000?0?1??????????????????200????
?????1??????????????????00?0?101101001??010011110000111????????????????????????
??????????00??11?101010?11??11??1?10?111?00-
1000?????100?0?00????0??200?1101?????111??0??????????????????????????00?0-
??????1????????????????????????1??????????????2??????0?1?????10??-
?01??0??????????????????00??????????1?1?0?0?0??0110????10010??00000100??
00??101110?????????????11

Losillasaurus_giganteus

??10????01??
1?????????????????1?01?1?01?02????1012010000000010110100-
?11110111001101000100?000111011001111100120?????????1?0?1?0200?10(0
1)100??00000?0????1??1011010?????1????????
?????01000?010?0?00?11?0??00?1010??
0?100??1??????????????00????????1?0?101??0????????????????????????????????1????
?????????????1??01??1????2?????00??????0
0??????000??1??0?0?0?0??010011??1?0?????1?????????0?00?10?1?????????????111

Jobaria_tiguidensis

110010100011110?0101100?0000??10010100?101000101101110???10??11?000??00?
00?0?0?1100000??????1100?01101200001?11?211?000000010010100-2{0
1}1010110-0(0 1)1-
11000001000111011001111000010010021101010100000??000100?000100000200100
????1?00101100010????01000000????11011010011101000111000011111000?01000

00001100111000110?11011101111100111011111????????00-1---
 00000100000?001000?00????1101?-2??1110?1111????0?????--
 ?0?????????1?????????????????1??-?????10?10?????????11?2-?????????-
 ???1???0??????-??1?2???0?000100{0 1}?002??00001?0000-
 00111100011002100?000111100001?10010??0?000?01111??1????10101010

Haplocanthosaurus_priscus

??0???
 ???
 ???(1 2 3 4)?101211?001000010010110-
 01111011100110110001010001100110011101001201100211011?0100000000001001
 00010000120010????????10??11030211?000100?00?000????????????????????????????????
 111000?01000000011001110001{1
 2}01?????????1????????????????????????????????????000?????0000?0??1??????????0111????
 ?????0?1011????0??00--1????????????????????????1?????????????????????0?10?????????11?2-
 ??????????????????0?????????0?????20?2?????1001???1??00001???00-
 001111000110022????{0 1}{0 1}11??????{0
 1}001000??????001?0?0?0??????10?0??

Camarasaurus1110101000111101010100(0

1)00000001001010001010001011011100011010111000000000100001100000111111
 11110?011012020010101212?0110100101101-11210011110-
 001011000001000110121001111000220010?211011101000000000110010001000002
 0010000--(0 1)0(0 1)010110100010100100100000001101{0
 1}01001110100111111001111110000011000010110011100011011101110101110011
 1101111111111111000-100000000000000000200000?0101010?0-20111-
 0?1010?1??0?1??1--10010????0101{0 1}122?21111111020?00-
 1210200010?????????11?2-1??22?00?10?01100001?010-20112?02000001001000?{0
 1}00000101100-0010?-00001001-
 0010101101100001110001?00000011010000?1111?01?011{0 1}0

Bellusaurus_sui?????0100011????????????????????????????10100??01??01??1??11000

??010??????000?????0??????0????????????1?010110120200??10121200010000101101
 00-
 ?1001111110110110000010001101110011110002201?0?2??0?1?0?100300000110?10
 0010000??0?000??????????11(0
 1)300010100100?00?????10110100111010?????1?????????11000?01100001011001110
 1010001101????0????????????????????????????????00-

10000????000000?0010????????012??-2??11-??10?1?1?????11--
10?????????????????????1?1????????-?????000101?????1??2-
1??????0?0?1?0??????0???1?20?2????00?01?00????0000101000000101?020?100???
00010110000000001?????10?00?01000?0?10??110??10

Galvesaurus_herreroi??

??1112100012??0??12001
?????1?01111101111100??0?0001101(1
2)100111100021001012110?0?0??01000?0?100?0??0011??0?000?????1??1?????
?0??1?????00000?101(0
1)0100????????????????????????????????????0101100????????????????????????????????
????????????????????????0?0??00????????????????????????????101?0????????????????
????????????????????????????????0010??1???
?{1
2}?????0????????0000????????0?1??0??100??????????10????????????????????0??0?
?1?????????1?????

Tehuelchesaurus_benitezii

??0??
????????????????????????????????????(1 2 3)????????????????(0 1 2)10001110-
001021001011000100?0100111-000211??01(1 2
3)1??1??110300010100100111????1100
101011010100????????????1????0011000?1011001111000101????????????????????
????????????????000??????0????00?0????????????????????????10?1?0??????1--
10?????????????????1????????????????????12????????2-
??????0?0?????0??????????1?2?? {1
2}0?????0?1?00??0000?000?????0?0?00??10??????001100011????????????????10
1??0????????????1???

Europasaurus_holgeri1101010001111?0010110200000??1001?000010010010

1101110000101????{0 1}0000000111010011000001111?11111010{0
1}10120200?01012121011101110110100-
?100111111011021000001000111011001110100220010021?001?0?000000000010000
0010001020010000--0-
10??11030011010010010000????10100101110100??11??11?01111101?01100001011
0?111000110?1101110101110?11?1??1?1?1??11?010000000?0?000??100020?0?0?
210100010-20?11?0?101?0??????1--101?????01?01012?21111111?20101-

1111??0010????????2-1??2?????00?1100?0??10-
2?1?20?20?0002?01?00??0000101100000101100001002001101111?1??010110001?
?0{0 1}?000101?01?10?1?01110?000

Tastavinsaurus_sanzi??
????????????????????0??
??1001{2 3}?10-0{0 1}????0?000100011011100?10-001221?0?211011001000{1
2}00000110010001000111000100??0-
1011??1111011011000010110011
110010011101110?0????1111110111?1001110????000?????0101??2011010????
????????????101????0??11--
101???10????????????1????????????????????010??????11?2-
10021?0?????????????0-????2??2?0??{0 1}00?001???00001?0000001???0{0
1}????????111??001?01????????????01????????????????10??

Euhelopus_zdankyi011010100011??010?{0 1}110{0
1}00000??00?????????0?????11?001?01?1?1?????????0????1000001?????111
011{0 1}101202004?11{0 1}3101012000010?1?1-
1111011311110011111?10?100?11102110111100022101113??011????????????????
????????????????????11030001110?000?00?????101{0
1}0101????????????????1110?100110000101100111100100011011101011?00?1110
1?11?1??11?000-00000?000111????00?010000????1101?-2??11-0?1??1?0????????--
????????????????????1?1??1?01??-?????00????????????2-
???2?????0???110?0????10????2??2??00000?1?103100000?000?????101-??10102{0
1}-??????10?????1010?11??01?1011?0110????{0 1}20????1?00

Brachiosaurus_altithorax12101?10??11????????????000?10?1110?01010?010
11??110?????????0?0000001110?0?1????????????1210?0?1012?201??11?222?0020
00111??1??10012111001100000010100?111121001110010221??1????1?????0?
?0????????????????????????????????????0????????1??????10100011????????
????????????1????????????1121001100????1??0?????????????????????0100000?
??????01?????0?????0??(0 1)-2????-??1011?0??0????1--
10??????01????????11111020?01-121(0 1)?0?01?????11?2-
1?????0????11??00?????0????2??2??000?0000002??0000????????1??2??01?0012??
??11??11??1??????0??0?01????1??????????10--

Giraffatitan_brancai121010100011111101111010100000100101000100000101
101110000101?111000000001110?00110000011111121210?0010120201?0111222(0

??????0????????????????????2??0??0?00?0????0000?1??0000010100?00101 {1
2}??--

Venenosaurus_dicrocei??
??
??11??????0??0-
00??00?001000100010000?000????????11?30001110?1????????????????????1?10100
????1????????????101?0000101?00????????????????????0????????????????????????
????????????111????????11????0????????????????0?????1????????????????????
????????????????????????0??2?01????0??(0
1)?????0?????0?????????????0??0?????001?????????101 {0
1}00000????0????????????1111?20011????????????????0????????????????0??

Cedarasaurus_weiskopfe??
??
?????100?(2
3)????????????????1????????????2?1?????????0??010?0000?0?0?0010?11000
00100?????????0?00010??1011?0??021000011111?00????????????????????
?????????11210110????0????????????111?11????1111100?????????????0?1100?0?
????????????????????1??1?0??????1--
??????0????????????????????????????0??2????????2-
1??2????0????????????????1?2??0?????0?????1?0000?1??00000????0?????????
?111?1?0010?????????????????1?0??1????????????0??

Erketu_ellisoni??
??010130100020100111101?????
??01????????????????????????????????
????????????????????????????1??
????????????????111?11010111?0????????????????????????????000????????????
??0101??????0????????????????1?1????????????????????????????0?????
?????????1?????0??1
12????????????????????????0????????????1110????

Phuwiangosaurus_sirindhornae????????????????????10?????100101??????
?0?????111?????????1000110?1100?0?1????????????????????1022?201(2 3
4)?101213?002010011100101?21(0 1)1131111001111101001010111121(0
1)011110002201??2????1?????0100100010-1?0011001110010000--0-
10??110?00011001?????11????10?0010?1101110????????????110011011000010110

01121?01001111110?????????????????????011000000?0?101101?002011???01
0?1101??????-0?1011?(0 1)??0???1--
001????0??1????1??2??1?????????????????01?0?2?????11?2-
1??2??????????0??????0??????0??????200?001?0000?00000000101?????112??0
11011?1??10101?11??0?????00?1??111??????0?1?10--

Chubutisaurus_insignis??

??
????1???3?10-0011?110??01?10??1?10??10-
00?22?0?11??????010?01000?0?10??0??0001??0?000?????10??1110000111001??
???????1101001211??0110??111111??????????????0001011011121011011101?????
?????????????1?????????????????000??????0?01?01?0??10??????????????????0?1?01?
?????0--?1???1??0?????2-
1?????0?????0??0?????????????1?20?????????0??00?????????????-
0?????00?????????????1?11100??1?????????????????00??1?????????????10??

Ligabuesaurus_lenzai??

??(0 1
2)?01001022?201??1?12??002??0??000020-?1001310111-
111110000101?111111001111000221??
?????????113000111011????0?????210100021????????????????????????????????????
11210?1101110111010??????11111111?????????1?00000???0??00????00?010?10??
?????????????-??1011?0?????????1--
00????1???0?10??????????2-
10????0?????????????????????????1??0??????????1?00?100000?1??????1112??10?0022??
?????11?????1?00000?????00??10?1?????????0?1?--

Wintonotitan_wattsi

??
???1???31?121-
?1?20??????????????1??1??????22??11??????0?0?01001?????00??0001??0?0001?
??10??11?0001110?1?????????????01001??1?10110??111??1?????????????00?10?1
0???0????????????????
?????????????????01???200????
?????????????????0?????????????????1?????????????1?????????????1????000????0????????
?????1??1??101??

??????1???111????10?0?????????0?1?0111??1??????0??????0???000(0
1)?0?3??0?111100002?1?00?????10?????????????????????????????????
??????????0??
??2????????????????????????????
??0????????????????????????
??0?????100?????????????????????1????????????????????????????????

Zapalasauros_bonapartei

??
??11?211001?00????????????????????
??1001001110?011?010000201100????????
??0000?0?11?0?????1?2??
??0?000?0?0????????????????0????
??
????0?????????????2?????????0?00?????0?????000????????10?????001??????
????????????????????????????????????

Histrisaurus_bocardeli

??
??1111?????????10?010??
0???00101111-
01?020??
??
??0?101????????
?????????????????1????????????????????0????????????????????
????????????????????1????????????1????????????????????????????
?????????????1?0??

Comahuesaurus_windhanseni

??
????????????????????????0????????????????????????????11011110-
0210220?1??1?0??00111111-
?1?02?????????0?0?20140000?10?0???100002011?0?????10?1?????????00?0
01?????10110121????????????????????????01010000011?0211000110?2????????
????????????????????000????????0000?0?0????????????????????101?0????0
?11--00????????????????????????????????????10?????????2-

?????1??????0?????????22??????0??00??0?0?10??001????10?????
?1?1?0????11?000????????00?0?????????10??

Rebbachisaurus_garasbae

??1??
????????????????????????320????????????????????????????????11011110-
02?01201210110011100101111-
111020??????1??????????03?????111?????????????????????11021?1001001????
??????1000??{0
2}????????????????????????11100??
????????????000??????0????0????????????20?????????1011?00?0?0?????????1??
?????????????1????????????????????101???1??11???100??102??????0????????????1??0
?2?????????1???2??1111?0??000??1?0??1??2?????????1?????????????????????01?1?
??????????????????

Cathartesaura_anaerobica??

??1102110011?0??0
00100-
??140??0131000?111100
002?1??0?????????????1?21110011?1??
?????????????2110001??0??0??????
????????????20?????????????1?????????0--
00??2-
??????0??1??0?????????????100?????????00?????
?01??????100??????????0??????????????????????????????

Limaysaurus_tessonei?????????????1?0?????2?1???000??11?-0011111-001----

0111011?20?????100101010110?101?????????????????????????11321213??1102110011000
010000100-?11011110-02101101210110011000101111-1110201?0???????(1 2)01(0
2)014000013100001?11000020110011?1??10??11021110011010010011???110100101
1110100?????????????11??00101100001101211000?101210??1?11???0??10001111??
?????????-110000?????000000?0?0?????1010?0020????????-???1??1????1??1--
00?????????0000-22?????1?????????????????????????0??????????2-
1?????????0?????????????????????1?20?2??11??001??02??0??010??0000010?0?{0
1}1110022110000110?00?01?0?????00{0 1}0000?00?10??01????0??1?--

Demandasaurus_darwini?0?0??

??1????10120?????????2?2?1?0??321213??110211001100001

0200100-?11??1?10-02????0?1?0110111100101?11-
 ?1?02011??????????20140001131001?1110100??0?00?????10?????????????
 ???111?1??1?1211010110?????????????
 ?????????????????????00000??0?0????????0??????????????????01-
 0?101??????????1--00?????????????????????1?????????????????10?0??????????2-
 ?????????????????????????????????2?????????00?00??111????00000??0?1??0?????
 ?101??????00?????????????????01?????????0????0--

Nigersaurus_taqueti 00201011101100?1??2211??0000??11?-0011110-?11----

0111011?2??????100100010??0?1?1101200000????2301?00113212132?11021100110
 00110200100-211?11110-0210120111110111100101111-
 1100201?00??1??????140?0103?0?0?1111?00120110011?11010??110212100000100
 ?00??????10000101?????????????????????110?00??111??????1211010110??????????1??
 ?????????????????????-1100000000?1000?0?00?0?????0?001?11-2??01-
 0?1?11????0?????--?????????0111?????11011?1102-???-12????0??????????11?2-
 ??????????????????0?0????{0
 1}????1????2??1?20001??0??110110??0000010?0??0110020?100?011010000011000
 01?00010??101010?????22?010?0--

Suwassea_emiliae0121???1???2?????????1??01??????00?00??12100?0??1??0?

10?????????0????0?0?????????1?11?????????2?2???1??220????0111211000100111010?
 ?-
 1??110?11?????1021?????????????????????1?????????1100????????0????1??0?????????????
 ??0????????????????????00001000?????0????????0?2????????????????????????????????
 ??????????????????????????1????????????????????????????????0??00000??000?????00?0
 00?01{0
 2}01000??????00?0?10?1?1??????????????????0?01111102?211?1?????????????????100
 00?????????????1012?????????????????????????1??0?????????0?????????0?0??????????
 ???211002-?010??101??????1000?????0?????10?0????????00?0?--

Amargasaurus_cazau

????????????2?0?1?????????100??10?01100011210011111?????????????????0011101001?
 0?111?????????????????????????????????11110231000?-1-1101001-10?01020110-1-1-
 1100210110?10?00100111-
 0000201??02??1?????0?0?0?10?????010??00020?????????????????1??0??11?0?1??1?
 ?????1101101001010?00?????????????11001?????????????????1110?0?101?????????1?????
 ??????????????????????????---

	Char. 36: 0 --> 1	
Node 114 :	Char. 233: 0 --> 1	Node 123 :
All trees:	Char. 257: 0 --> 1	All trees:
Char. 30: 0 --> 1	Char. 392: 1 --> 0	Char. 174: 0 --> 1
Char. 125: 0 --> 1	Char. 536: 0 --> 1	Char. 251: 0 --> 1
Char. 199: 0 --> 1		Char. 396: 0 --> 1
Char. 480: 1 --> 0	Node 119 :	Char. 490: 1 --> 2
Char. 482: 1 --> 0	All trees:	Char. 546: 1 --> 0
	Char. 545: 0 --> 1	
Node 115 :	Some trees:	Node 124 :
All trees:	Char. 443: 1 --> 0	All trees:
Char. 94: 0 --> 1		Char. 140: 0 --> 1
Char. 133: 0 --> 1	Node 120 :	Char. 167: 0 --> 1
Char. 217: 0 --> 1	All trees:	Char. 261: 0 --> 1
Char. 485: 2 --> 1	Char. 277: 0 --> 1	Char. 388: 0 --> 1
	Char. 379: 0 --> 1	
Node 116 :	Char. 394: 2 --> 1	Node 125 :
All trees:	Char. 457: 0 --> 1	All trees:
Char. 248: 0 --> 1	Char. 489: 2 --> 3	Char. 199: 0 --> 1
Char. 461: 0 --> 1	Char. 490: 0 --> 1	
Char. 470: 1 --> 0		Node 126 :
Char. 484: 1 --> 0	Node 121 :	All trees:
Char. 499: 1 --> 0	All trees:	Char. 387: 0 --> 1
	Char. 445: 1 --> 0	Char. 389: 0 --> 1
Node 117 :	Some trees:	
All trees:	Char. 202: 0 --> 1	Node 127 :
Char. 235: 1 --> 0	Char. 401: 0 --> 1	Some trees:
Char. 254: 1 --> 0	Char. 402: 0 --> 1	Char. 105: 0 --> 2
Char. 338: 1 --> 0	Char. 463: 0 --> 1	Char. 400: 0 --> 1
Char. 466: 0 --> 1		
Char. 479: 1 --> 0	Node 122 :	Node 128 :
	All trees:	All trees:
Node 118 :	Char. 112: 0 --> 1	Char. 233: 1 --> 0
All trees:	Char. 392: 0 --> 1	Char. 262: 0 --> 1

Char. 298: 0 --> 1	Char. 564: 1 --> 0	Char. 112: 0 --> 1
Char. 299: 0 --> 1		Char. 115: 0 --> 1
Char. 335: 0 --> 1	Node 133 :	Char. 388: 1 --> 0
Char. 409: 0 --> 1	All trees:	Char. 441: 0 --> 1
Char. 456: 1 --> 2	Char. 99: 0 --> 1	Char. 447: 1 --> 2
Char. 487: 1 --> 2	Char. 383: 0 --> 1	Char. 577: 0 --> 1
	Char. 582: 1 --> 0	
Node 129 :		Node 138 :
All trees:	Node 134 :	All trees:
Char. 381: 0 --> 1	All trees:	Char. 126: 0 --> 1
	Char. 117: 1 --> 0	Char. 134: 0 --> 1
Node 130 :	Char. 181: 0 --> 1	Char. 154: 0 --> 1
All trees:	Char. 229: 0 --> 1	Char. 180: 1 --> 2
Char. 115: 1 --> 0	Char. 240: 0 --> 1	Char. 182: 0 --> 1
Char. 170: 0 --> 1	Char. 314: 0 --> 1	
Char. 174: 1 --> 2	Char. 386: 0 --> 1	Node 139 :
Char. 397: 0 --> 1		All trees:
Char. 398: 1 --> 0	Node 135 :	Char. 111: 0 --> 1
	All trees:	Char. 114: 0 --> 2
Node 131 :	Char. 124: 1 --> 0	Char. 123: 0 --> 1
All trees:	Char. 305: 1 --> 0	Char. 138: 0 --> 3
Char. 143: 1 --> 0	Char. 536: 1 --> 0	Char. 141: 0 --> 1
Char. 404: 1 --> 0	Char. 540: 1 --> 0	Char. 173: 0 --> 2
Char. 454: 0 --> 1	Char. 567: 1 --> 0	Char. 385: 0 --> 1
Node 132 :	Node 136 :	Node 140 :
All trees:	All trees:	All trees:
Char. 299: 1 --> 0	Char. 308: 0 --> 1	Char. 171: 0 --> 1
Char. 340: 0 --> 1	Char. 386: 1 --> 0	Char. 215: 1 --> 2
Char. 406: 0 --> 1	Char. 446: 0 --> 1	Char. 353: 0 --> 1
Char. 410: 0 --> 1	Char. 576: 0 --> 1	Char. 374: 0 --> 1
Char. 411: 0 --> 1		Char. 395: 1 --> 0
Char. 447: 1 --> 2	Node 137 :	Char. 551: 0 --> 1
Char. 456: 2 --> 1	All trees:	Char. 574: 0 --> 1

	Char. 374: 0 --> 1	Char. 549: 0 --> 1
Node 141 :	Char. 407: 1 --> 0	
All trees:	Char. 462: 0 --> 1	Node 149 :
Char. 170: 1 --> 0	Char. 538: 0 --> 1	All trees:
Char. 303: 0 --> 1	Char. 539: 0 --> 1	Char. 119: 0 --> 1
Char. 304: 1 --> 0		Char. 176: 0 --> 1
Char. 307: 1 --> 0	Node 145 :	Char. 540: 1 --> 0
Char. 578: 0 --> 1	All trees:	Char. 565: 1 --> 0
Char. 582: 0 --> 1	Char. 138: 0 --> 1	Char. 567: 1 --> 0
	Char. 550: 0 --> 1	
Node 142 :	Char. 551: 0 --> 1	Node 150 :
All trees:	Char. 552: 0 --> 1	All trees:
Char. 118: 0 --> 1		Char. 118: 0 --> 1
Char. 195: 0 --> 1	Node 146 :	Char. 176: 1 --> 0
Char. 210: 0 --> 1	All trees:	Char. 362: 1 --> 2
Char. 388: 0 --> 1	Char. 67: 0 --> 1	Char. 548: 0 --> 1
Char. 507: 0 --> 1	Char. 75: 0 --> 1	Some trees:
Char. 532: 0 --> 1	Char. 173: 0 --> 1	Char. 542: 0 --> 1
Char. 535: 0 --> 1	Char. 563: 0 --> 1	
Char. 548: 0 --> 1	Char. 564: 1 --> 0	Node 151 :
Char. 561: 0 --> 1		All trees:
	Node 147 :	Char. 115: 1 --> 2
Node 143 :	All trees:	Char. 135: 1 --> 0
All trees:	Char. 6: 0 --> 1	Char. 142: 0 --> 1
Char. 136: 0 --> 1	Char. 114: 0 --> 1	Char. 161: 0 --> 1
Char. 189: 0 --> 1	Char. 206: 0 --> 1	Char. 287: 0 --> 1
Char. 537: 0 --> 1	Char. 316: 0 --> 1	Char. 292: 0 --> 1
	Char. 318: 0 --> 1	Char. 316: 1 --> 0
Node 144 :		
All trees:	Node 148 :	Node 152 :
Char. 170: 1 --> 0	All trees:	All trees:
Char. 269: 0 --> 1	Char. 141: 0 --> 1	Char. 564: 1 --> 0
Char. 295: 0 --> 1	Char. 185: 0 --> 1	Some trees:
Char. 314: 1 --> 0	Char. 231: 12 --> 3	Char. 111: 0 --> 1

Char. 119: 1 --> 2	Char. 244: 1 --> 0	
Char. 125: 0 --> 1	Char. 246: 0 --> 1	Node 159 :
Char. 146: 0 --> 1	Char. 393: 0 --> 1	All trees:
Char. 192: 0 --> 1	Char. 525: 0 --> 1	Char. 148: 1 --> 2
Char. 540: 0 --> 1		Char. 150: 0 --> 1
	Node 156 :	Char. 151: 0 --> 2
Node 153 :	All trees:	Char. 310: 0 --> 1
All trees:	Char. 111: 1 --> 0	Char. 356: 1 --> 0
Char. 138: 1 --> 3	Char. 121: 0 --> 1	Some trees:
Some trees:	Char. 310: 0 --> 1	Char. 111: 1 --> 0
Char. 142: 1 --> 0	Char. 528: 0 --> 1	Char. 137: 1 --> 3
Char. 175: 0 --> 1		Char. 140: 1 --> 0
	Node 157 :	Char. 147: 1 --> 2
Node 154 :	All trees:	Char. 154: 1 --> 0
All trees:	Char. 143: 0 --> 1	Char. 172: 0 --> 1
Char. 131: 0 --> 1	Char. 497: 0 --> 1	Char. 306: 0 --> 1
Char. 136: 0 --> 1	Some trees:	Char. 466: 0 --> 1
Char. 151: 0 --> 1	Char. 126: 1 --> 0	Char. 565: 0 --> 1
Char. 162: 1 --> 2	Char. 127: 1 --> 0	
Char. 281: 1 --> 0	Char. 202: 1 --> 0	Node 160 :
Char. 305: 1 --> 0	Char. 219: 0 --> 1	All trees:
Char. 355: 0 --> 1	Char. 548: 1 --> 0	Char. 147: 2 --> 1
Char. 529: 01 --> 2		Char. 156: 2 --> 0
Char. 565: 0 --> 1	Node 158 :	
Some trees:	Some trees:	Node 161 :
Char. 142: 2 --> 1	Char. 117: 0 --> 1	Some trees:
Char. 303: 1 --> 0	Char. 192: 1 --> 3	Char. 29: 0 --> 1
Char. 511: 1 --> 0	Char. 225: 0 --> 1	Char. 60: 0 --> 1
	Char. 236: 1 --> 0	Char. 69: 1 --> 0
Node 155 :	Char. 237: 1 --> 0	Char. 76: 0 --> 1
All trees:	Char. 255: 0 --> 1	Char. 120: 0 --> 1
Char. 265: 0 --> 1	Char. 354: 0 --> 1	Char. 162: 1 --> 0
Some trees:	Char. 361: 0 --> 1	Char. 374: 1 --> 0
Char. 144: 1 --> 0	Char. 529: 0 --> 1	Char. 376: 1 --> 0

	Char. 93: 1 --> 2	Char. 288: 0 --> 1
Node 162 :	Char. 94: 1 --> 3	
All trees:	Char. 96: 0 --> 1	Node 167 :
Char. 135: 0 --> 1	Char. 99: 1 --> 0	All trees:
Char. 136: 0 --> 1	Char. 101: 0 --> 1	Char. 254: 1 --> 0
Char. 217: 0 --> 1	Char. 102: 1 --> 3	Char. 290: 0 --> 1
Char. 240: 1 --> 0	Char. 107: 0 --> 3	Char. 506: 0 --> 1
Char. 364: 1 --> 0	Char. 144: 1 --> 2	Char. 509: 0 --> 1
Some trees:	Char. 162: 1 --> 0	Some trees:
Char. 117: 1 --> 0	Char. 183: 0 --> 1	Char. 302: 0 --> 1
Char. 149: 2 --> 1	Char. 197: 0 --> 1	Char. 546: 1 --> 0
Char. 374: 1 --> 0	Char. 198: 0 --> 3	
Char. 376: 1 --> 0	Char. 204: 0 --> 1	Node 168 :
	Char. 214: 0 --> 1	All trees:
Node 163 :	Char. 218: 0 --> 1	Char. 255: 1 --> 0
All trees:	Char. 219: 0 --> 1	Char. 289: 0 --> 1
Char. 202: 1 --> 0	Char. 342: 0 --> 1	Char. 297: 0 --> 1
Char. 205: 0 --> 1	Char. 344: 1 --> 0	Char. 510: 0 --> 1
Char. 207: 0 --> 1	Char. 368: 0 --> 1	Some trees:
Char. 510: 1 --> 0	Char. 376: 1 --> 0	Char. 104: 0 --> 1
	Char. 382: 1 --> 0	
Node 164 :	Char. 532: 0 --> 1	Node 169 :
All trees:	Char. 573: 1 --> 2	All trees:
Char. 0: 1 --> 0	Char. 574: 0 --> 1	Char. 238: 0 --> 1
Char. 1: 1 --> 0		
Char. 7: 0 --> 1	Node 165 :	Node 170 :
Char. 8: 0 --> 1	Some trees:	All trees:
Char. 18: 0 --> 2	Char. 165: 0 --> 1	Char. 3: 0 --> 1
Char. 19: 1 --> 2	Char. 191: 0 --> 1	Char. 25: 0 --> 1
Char. 21: 0 --> 1		Char. 33: 1 --> 0
Char. 54: 0 --> 1	Node 166 :	Char. 42: 0 --> 1
Char. 57: 1 --> 2	Some trees:	Char. 49: 0 --> 1
Char. 67: 0 --> 1	Char. 151: 0 --> 1	Char. 83: 0 --> 1
Char. 77: 0 --> 1	Char. 192: 0 --> 4	Char. 84: 0 --> 1

Char. 102: 3 --> 2	Char. 580: 0 --> 1	Char. 208: 0 --> 1
Char. 370: 1 --> 0		Char. 212: 2 --> 3
Char. 374: 1 --> 0	Node 172 :	
Char. 525: 0 --> 2	All trees:	Node 175 :
	Char. 34: 0 --> 1	All trees:
Node 171 :	Char. 46: 0 --> 1	Char. 24: 0 --> 1
All trees:	Char. 112: 1 --> 0	Char. 26: 0 --> 1
Char. 11: 1 --> 2	Char. 114: 12 --> 3	Char. 27: 0 --> 1
Char. 52: 1 --> 0	Char. 134: 1 --> 0	Char. 43: 0 --> 1
Char. 81: 0 --> 1	Char. 138: 1 --> 0	Char. 56: 1 --> 0
Char. 123: 0 --> 1	Char. 539: 1 --> 0	Char. 108: 1 --> 3
Char. 131: 0 --> 1		Char. 119: 1 --> 2
Char. 157: 0 --> 1	Node 173 :	Char. 133: 2 --> 3
Char. 192: 0 --> 2	All trees:	Char. 135: 1 --> 0
Char. 215: 1 --> 2	Char. 170: 0 --> 1	Char. 153: 0 --> 1
Char. 231: 12 --> 0		Char. 195: 0 --> 1
Char. 285: 0 --> 1	Node 174 :	Char. 200: 0 --> 1
Char. 294: 1 --> 0	All trees:	Char. 201: 0 --> 1
Char. 295: 1 --> 0	Char. 125: 0 --> 1	Char. 441: 1 --> 0
Char. 296: 0 --> 1	Char. 128: 0 --> 1	Char. 516: 0 --> 1
Char. 326: 0 --> 1	Char. 193: 0 --> 1	Char. 548: 0 --> 1
Char. 416: 0 --> 1	Char. 194: 0 --> 1	Char. 555: 0 --> 1
Char. 444: 1 --> 0	Char. 203: 0 --> 1	
Char. 499: 1 --> 0	Char. 207: 0 --> 2	

Capítulo 5

Tablas

Taxon	Neck Length	Cervical number	Specimen no,
<i>Plateosaurus</i>	0,95	10	GPIT 1
<i>Plateosaurus</i>	1,08	10	SMNS 13200
<i>Xingxiulong</i>	0,68	10	LFGT-D0001
<i>Sarhsaurus</i>	0,76	10	TMM 43646-2 LFGT-
<i>Yizhousaurus</i>	1,2	10	ZLJ0033
<i>Adeopapposaurus</i>	0,62	11	PVSJ568
<i>Yunnanosaurus</i>	1,81	10	CXMVZA 185
<i>Leyesaurus</i>	0,53	10	PVSJ706
<i>Shunosaurus</i>	2,23	13	ZDM T5402 MPEF-PV
<i>Bagualia</i>	2,7	13	3301 LCM
<i>Cetiosaurus</i>	2,73	13	G468,1968
<i>Mamenchisaurus</i>	5,96	18	ZDM 0083
<i>Jobaria</i>	4,03	12	MNN Tig 3,4
<i>Apatosaurus</i>	3,84	15	CM3018
<i>Diplodocus</i>	6,74	15	CM84
<i>Camarasaurus lewisi</i>	2,58	12	BYU 9047
<i>Camarasaurus supremus</i>	3,1	12	AMNH 5761
<i>Giraffatitan</i>	6,68	13	HM SII
<i>Euhelopus</i>	3,63	17	PMU 233 FMNH PR
<i>Rapetosaurus</i>	3,2	17	2209
<i>Dicraeosaurus</i>	3,1	14	MB R 2379.1

Tabla 5.1. Número de vértebras cervicales y longitud del cuello de sauropodomorfos con series axiales casi o totalmente completas. Con asterisco se indican aquellas medidas aproximadas.

Taxon	EI	CP	Body Mass (tn)
<i>Plateosaurus engelhardti</i>	2.05	0.4	0.92
<i>Sarhsaurus aurifontanalis</i>	2.29	0.42	0.1
<i>Riojasaurus incertus</i>	2.7	0.39	1.1
<i>Yizhousaurus sunae</i>	3.7	0.42	?
<i>Jingshanosaurus xinwaensis</i>	?	0.42	2.9
<i>Xingxiulong chengi</i>	2.2	0.42	?
<i>Yunnanosaurus</i>	3.01	0.42	0.43
<i>Massospondylus carinatus</i>	?	0.4	0.49
<i>Leyesaurus marayensis</i>	5.12	?	?
<i>Adeopapposaurus mognai</i>	4.11	0.46	0.04
<i>Coloradisaurus brevis</i>	?	?	0.58
<i>Lufengosaurus huenei</i>	?	0.4	2.3
<i>Mussaurus patagonicus</i>	2.31	?	1.02
<i>Anchisaurus</i>	?	?	0.14
<i>Aardonyx celestae</i>	?	?	1.14
<i>Melanorosaurus readi</i>	?	0.38	1.4
<i>Leoneerasaurus taquetrensis</i>	2.75	?	?
<i>Lessemsaurus sauropoides</i>	2	?	6
<i>Antetonitrus ingenipes</i>	?	?	5.6
<i>Ledumahadi mafube</i>	?	?	12
<i>Ingentia prima</i>	3.29	?	?
<i>Amygdalodon patagonicus</i>	4.5	?	?
<i>Vulcanodon karibaensis</i>	?	?	9.8
<i>Tazoudasaurus naimi</i>	2.5	?	10.1
<i>Shunosaurus lii</i>	2.64	0.5	6.7
<i>Bagualia alba</i>	4.6	?	10
<i>Spinophorosaurus</i>	3	0.52	?

nigeriensis

<i>Patagosaurus fariasi</i>	2.4	0.51	?
<i>Omeisaurus</i>	5.98	0.59	16
<i>Cetiosaurus oxoniensis</i>	2.86	0.42	27
<i>Mamenchisaurus</i>	3.76	0.6	6.2
<i>Turiasaurus riodevensis</i>	?	?	51
<i>Jobaria tiguidensis</i>	2.3	0.52	14
<i>Haplocanthosaurus priscus</i>	4.22	0.5	?
<i>Camarasaurus</i>	3.5	0.5	29
<i>Europasaurus holgeri</i>	?	?	1
<i>Euhelopus zdanskyi</i>	5.41	0.57	5.9
<i>Brachiosaurus altithorax</i>	?	0.52	56
<i>Sauroposeidon proteles</i>	6.1	?	12
<i>Giraffatitan brancai</i>	4.6	?	34
<i>Cedarosaurus weiskopfe</i>	?	?	15
<i>Chubutisaurus insignis</i>	?	?	29
<i>Ligabuesaurus lenzai</i>	?	?	20
<i>Opisthocoelicaudia skarzynskii</i>	?	?	25
<i>Malawisaurus dixeyi</i>	6.48	?	7
<i>Alamosaurus sanjuanensis</i>	?	?	35
<i>Epachthosaurus sciuttoi</i>	?	?	13
<i>Rapetosaurus krausei</i>	6.43	0.63	1.6
<i>Saltasaurus loricatus</i>	?	?	5.8
<i>Neuquensaurus australis</i>	?	?	6.1
<i>Comahuesaurus windhanseni</i>	?	?	12
<i>Limaysaurus tessonei</i>	?	?	12
<i>Suwassea emiliae</i>	4.73	?	?
<i>Dicraeosaurus hansemanni</i>	2.58	?	10
<i>Amargasaurus cazau</i>	2.2	0.53	11
<i>Diplodocus</i>	4.95	0.6	14
<i>Apatosaurus</i>	3.27	0.6	41

<i>Barosaurus lentus</i>	?	0.62	13
--------------------------	---	------	----

Tabla 5.2. Valores de EI, CP, y masa corporal utilizados en las optimizaciones.

Optimizaciones

A continuación se muestran las optimizaciones de los caracteres de interés (ver Materiales y Métodos) en la topología obtenida en el Capítulo 4.

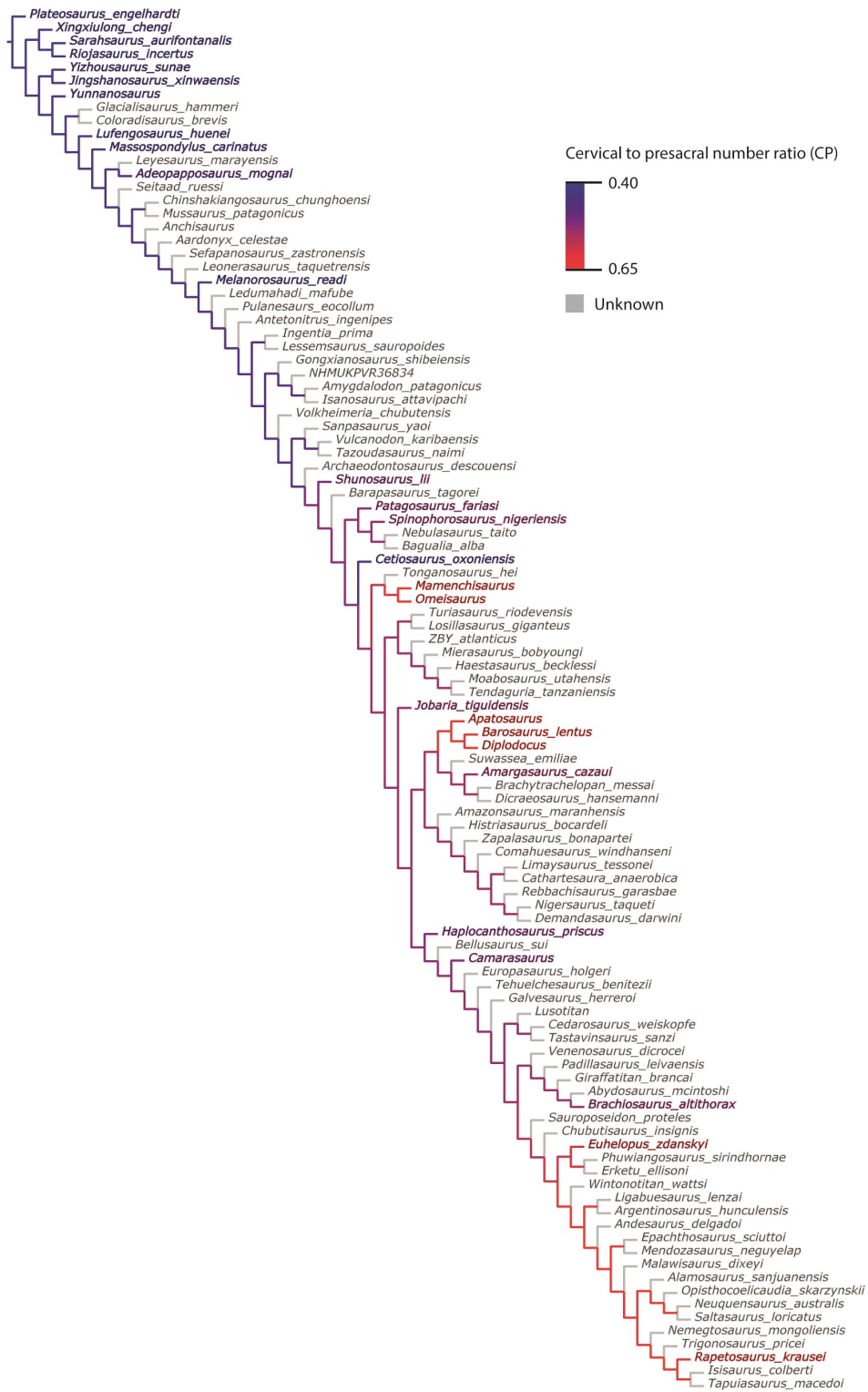


Figura 5.2. Optimización del valor CP.



Figura 5.3. Optimización del índice de elongación (IE).

Cervical vertebrae, neural arch lamination

- Well developed, with well marked laminae and fossae
- Rudimentary, with diapophyseal laminae absents or very slightly marked
- Ambiguous

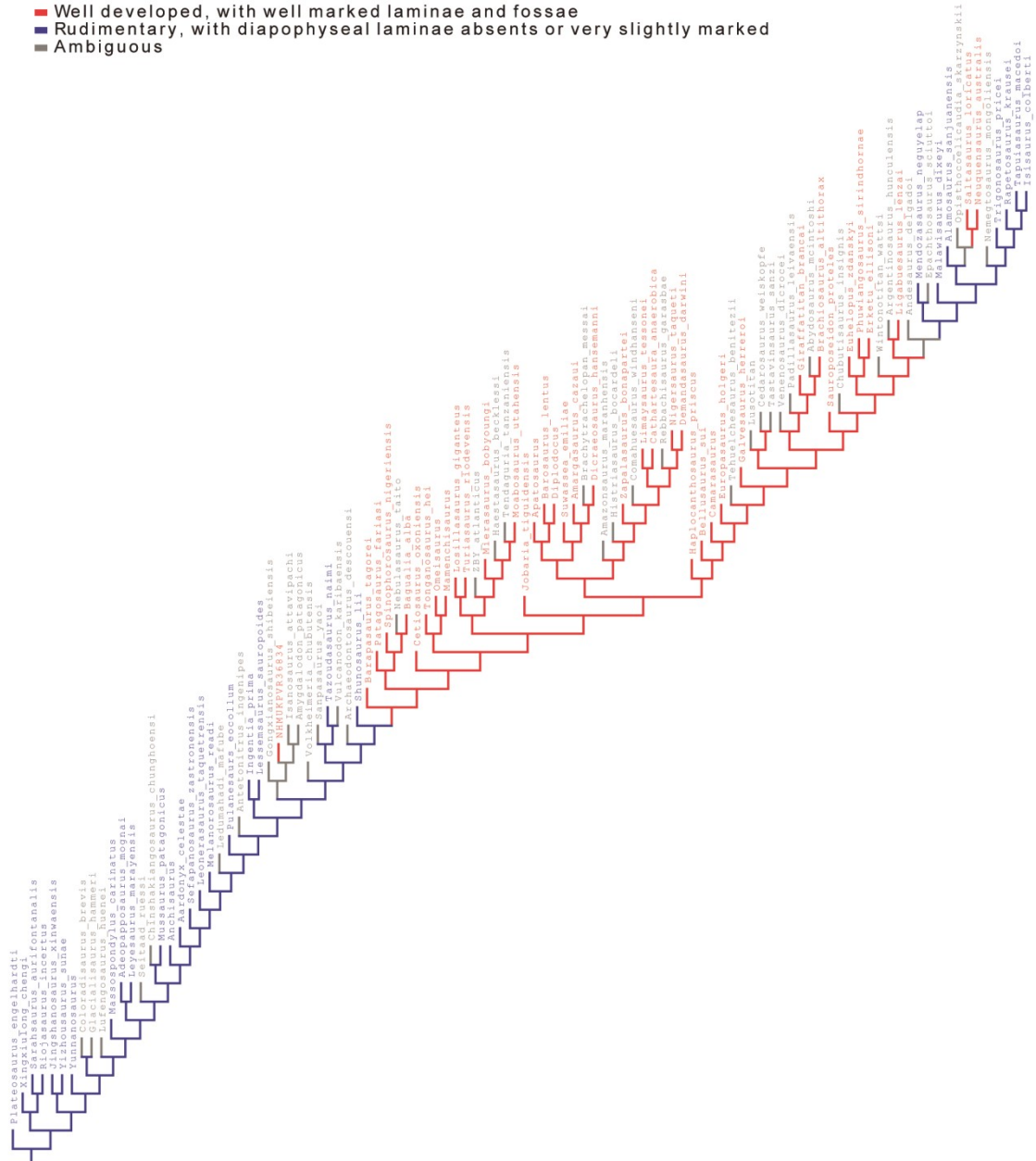


Figura 5.7. Optimización de la laminación en las vértebras cervicales (ch. 118).



Figura 5.10. Optimización de la Masa Corporal.

Capítulo 6

Tablas

Especimen	tp	f	hc	mdw	lbliw	SI	dtms	dt ds	wf
Premaxilar									
MPEF-PV 3305	1°	si	26,3	17,3	-	1,5	2	1	m
Maxilar									
MPEF-PV 3204	1°	no	-	-	-	-	4	1	no
	2°	no	23,5	17	-	1,4	4	1	no
Dentario									
MPEF-PV 3302-3	2°	no	-	16	-	-	8	1	no
	1°	no	-	-	-	-	4	3	no
Dentario	6°	no	-	-	-	-	-	-	no
MPEF-PV 3302-1	5° rt	no	21,5	15	7	1,4	11	9	no
	8°	no	-	-	-	-	10*	9*	no
	12°	no	-	-	-	-	9*	-	no
	1°	si	20	-	10,6	-	0	0	m/a/d
	2°	si	-	-	-	-	0	0	b
	3°	si	-	-	12	-	0	0	m/a/d
	4°	si	21	19	12	1,1	0	1	m
Maxilar	5°	si	-	15	9,6	-	0	0	b
MPEF-PV 3341	6°	si	19	-	9,2	-	0	0	m/a/d
	7°	si	-	-	-	-	0	0	b
	8°	si	3,27	14	9	-	0	0	m/a/d
	9°	si	-	13,5	6,4	-	-	-	-
	10°	si	11,5	13,5	8	-	0	0	m/a/d
	11°	si	15	13	6	1,2	2*	0	a/d

Tabla 6.1. Medidas de los dientes erupcionados de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **a**, faceta apical; **b**, faceta basal; **d**, faceta distal; **dt ds**, dentículos en el margen distal; **dtms**, dentículos en el margen mesial; **f**, funcional; **hc**, alto de la corona; **lbliw**, ancho labiolingual máximo; **m**, faceta mesial; **mdw**, ancho mesiodistal máximo; **rt**, diente de reemplazo; **SI**, slendernessindex; **tp**, posición del diente; **wf**, faceta de desgaste. Con asterisco (*) se indican aquellas medidas aproximadas.

tp	Premaxilla		Maxilla		L. Dentary		R. Dentary	
	Et	1° Rt	Et	1° Rt	Et	1° Rt	Et	1° Rt

1	1,5	-	-	1,6	1,7	-	-	1,7*
2	-	1,46	-	1,5	-	1,4	1,7*	1,6*
3	-	1,5	-	1,4	-	-	-	1,5*
4	-	1,46	1,1	1,3	-	1,4	-	-
5	na	na	-	1,4*	-	1,4	-	1,45
6	na	na	-	1,3	1,4	-	-	1,4
7	na	na	-	1,3	-	-	-	-
8	na	na	-	1,3*	-	-	-	1,35
9	na	na	-	-	1,4	1,4*	-	1,4
10	na	na	-	-	-	1,4*	-	1,3
11	na	na	1,2	-	-	1,3	-	1,3
12	na	na	-	-	-	-	-	1,25*
13	na	na	-	-	1,1*	-	-	1,3
14	na	na	na	na	1,2*	-	-	1,25*
15	na	na	na	na	-	-	-	1,1*

Tabla 6.2. Valores de SI de dientes erupcionados y de reemplazo de *Bagualia alba* en el premaxilar MPEF-PV 3305, maxilar MPEF-PV 3341a, y dentarios MPEF-PV 3302. **Abreviaturas:** **et**, diente erupcionado; **l**, izquierdo; **na**, no aplicable; **r**, derecho; **tp**, posición de diente; **1°rt**, primer diente de reemplazo. Con asterisco (*) se indican aquellas medidas aproximadas.

Specimen	f	hc	mdw	lbiw	mdwr	SI	dtms	dt ds	wf
MPEF-PV 3146	si	18	14,4	13,3	-	1,3	0	0	m/d
MPEF-PV 3174	si	14	13,3	8	11,7	1,1	1	0	a/d/m
MPEF-PV 3175	si	16,6	14	8,3	9,8	1,2	0	0	a/d/m
MPEF-PV 3176	no	26	19,3	11,4	12,7	1,3	2	2	no
MPEF-PV 3203	no	-	-	-	-	-	4	2	no
MPEF-PV 3205	si	7	14,3	11,5	8	0,5	0	0	a/m
MPEF-PV 3207	si	13,6	13	7,7	10	1,0	0	0	a/d/m
MPEF-PV 3208	si	-	-	-	9,5	-	-	-	d
MPEF-PV 3209	si	7	8,6	5,2	7	0,8	0	0	a/d/m
MPEF-PV 11031	-	-	-	-	11	-	-	-	-
MPEF-PV 11032	no	-	-	-	-	-	3	0	no

MPEF- PV 11033	si	-	17,5	11,3	13,2	-	-	-	d*
MPEF- PV 11034	si	-	16,3	10	12	-	-	-	b
MPEF- PV 11035	si	-	16,7	10	-	-	-	-	-
MPEF- PV 11036	si	17,4	14,5	11,4	8,7	1,2	0	0	m/d
MPEF- PV 11037	no	23	17	11,3	-	1,4	2	0	no
MPEF- PV 11038	si	27,8	17,8	11,5	15	1,6	-	1	d*
MPEF- PV 11039-1	si	-	-	-	-	-	-	-	m/d
MPEF- PV 11039-2	si	8,7	10,8	6	-	0,8	0	0	m/d
MPEF- PV 11039-3	si	12	14,4	8	-	0,8	0	0	d*
MPEF- PV 11041	si	20,2	16,4	10	8,3	1,2	0	0	a/d/m
MPEF- PV 11042-1	-	-	-	-	9,3	-	-	-	-
MPEF- PV 11042-2	-	-	-	6,5	-	-	-	-	-
MPEF- PV 11043	no	24	19	9,2	10,3	1,3	3	2	no
MPEF- PV 11045	si	-	19,3	6	9,8	-	0	-	m*
MPEF- PV 11046	no	19,2	14	7	6	1,4	9	7*	no
MPEF- PV 11047	si	-	-	-	-	-	0	0	b
MPEF- PV 11050	si	*	9	8	-	-	0	0	b

Tabla 6.3. Medidas de los dientes aislados de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **a**, faceta apical; **b**, faceta basal; **d**, faceta distal; **dt**, denticulos en el margen distal; **dtms**, denticulos en el margen mesial; **f**, funcional; **hc**, alto de la corona; **lbiw**, ancho labiolingual máximo; **m**, faceta mesial; **mdw**, ancho mesiodistal máximo; **mdwr**, ancho mesiodistal máximo de la raíz; **rt**, diente de reemplazo; **SI**, slendernessindex; **tp**, posición del diente; **wf**, faceta de desgaste. En gris se indican aquellos dientes cuyas

medidas no son afectadas por el desgaste. Con asterisco (*) se indican las facetas preservadas.

tp	Premaxilla		Maxilla	
	Et	1° Rt	Et	1° Rt
1	-	-	-	-
2	-	1,5	-	-
3	-	-	-	-
4	-	1,6	-	-
5	na	na	1,4*	-
6	na	na	-	1,5
7	na	na	-	-
8	na	na	-	1,5
9	na	na	-	-
10	na	na	-	-
11	na	na	-	1,3
12	na	na	-	-
13	na	na	-	1,2
14	na	na	-	1,3*
15	na	na	-	-
16	na	na	-	-
17	na	na	-	1,2*

Tabla 6.4. Valores de SI de dientes erupcionados y de reemplazo de *Amygdalodon patagonicus* en el premaxilar derecho MPEF-PV 11552 y el maxilar izquierdo MPEF-PV 11551. **Abreviaturas:**et, diente erupcionado; na, no aplicable;tp, posición de diente; 1° rt, primer diente de reemplazo. Con asterisco (*) se indican aquellas medidas aproximadas.

tp	Dentary		
	Et	1° Rt	2° Rt
1	-	2,4	-
2	-	2,3	2,2*
3	-	2,6*	2,5
4	-	2	-
5	-	2,2*	1,9
6	-	2*	-
7	-	2,6	2*
8	-	2*	-
9	1,6	-	-
10	-	1,6	-
11	-	-	-

12	1,5*	-	-
13	-	-	-

Tabla 6.5. Valores de SI de dientes erupcionados y de reemplazo del dentario derecho MPEF-PV 1670 de *Patagosaurus*. **Abreviaturas:** **et**, diente erupcionado; **tp**, posición de diente; **1° rt**, primer diente de reemplazo; **2° rt**, segundo diente de reemplazo. Con asterisco (*) se indican aquellas medidas aproximadas, y en rojo el valor de SI obtenido por Holwerda et al. (2015).

tp	Maxilla		
	Et	1° Rt	2° Rt
1	2,2	2,9*	2,5*
2	-	2,2	2,2*
3	2,5	2,6*	2
4	2	2,2*	-
5	-	2	2*
6	-	2,4*	-
7	-	2,3	2
8	-	2,4*	-
9	-	1,9	-
10	-	1,9	-
11	-	-	-
12	-	1,9	-

Tabla 6.6. Valores de SI de dientes erupcionados y de reemplazo del maxilar izquierdo MACN-CH 934. **Abreviaturas:** **et**, diente erupcionado; **tp**, posición de diente; **1° rt**, primer diente de reemplazo; **2° rt**, segundo diente de reemplazo. Con asterisco (*) se indican aquellas medidas aproximadas.

tp	Premaxilla		
	Et	1°Rt	
1	-	1,90	-
2	-	1,88	-
3	1,8*	1,55*	-
4	-	1,93	-

Tabla 6.7. Valores de SI de dientes erupcionados y de reemplazo de MPEF-PV 12010. **Abreviaturas:** **et**, diente erupcionado; **tp**, posición de diente; **1° rt**, primer diente de reemplazo. Con asterisco (*) se indican aquellas medidas aproximadas.

Taxon	SI		Esmalte			Dentículos		Facetas de desgaste	Corona-raíz		Surcos	
	superior	inferior	rugosidad	grosor	extension	desarrollo	extensión		Cons.	Esc.	Lab.	Lin.
<i>Leonerasaurus</i>	?	1,3	+	0,15	r	+	apical	no	si	no	no	no
<i>Amygdalodon</i>	1,4	?	+	0,45	c/r	no	-	si	si	no	si	si
<i>Bagualia</i>	1,4	1,4	++	0,70	c/r	++	mitad	si	si	si	si	si
<i>Patagosaurus</i>	?	2,2	++	0,30	r	+	apical	si	no	no	no	no
MACN-CH 934	2,2	?	++	0,66	?	no	-	?	si	?	si	si
MPEF-PV 12010	1,8	?	++	1,07	?	no	-	?	si	?	si	si

Tabla 6.8. Resumen de características dentales de los saurópodos de la Formación Cañadón Asfalto. **Abreviaturas:** -, no aplicable; **c**, sólo en la corona; **c/r**, hasta el límite corona-raíz; **cons**, contricción; **esc**, escalón; **lab**, labial; **lin**, lingual; **r**, hasta parte de la raíz.

Espécimen	Grosor (mm)	
	Lingual	Labial
<i>Mussaurus</i>	0,16	0,16
<i>Leoneosaurus</i>	0,15	0,15
<i>Amygdalodon</i> (MPEF-PV 11551- 1 e)	0,45	0,45
<i>Amygdalodon</i> (MPEF-PV 11551- 2/2º rt)	0,42	0,45
<i>Bagualia</i> (MPEF-PV 3341- 1 f)	0,58	0,72
<i>Bagualia</i> (MPEF-PV 3341- 9 f)	0,70	0,76
<i>Patagosaurus</i> (MACN-CH 933- 6º f)	0,37	0,37
<i>Patagosaurus</i> (MACN-CH 933- 10º?)	0,23	0,26
Maxilar izquierdo MACN-CH 934- 1 f	0,64	0,83
Maxilar derecho MACN-CH 934- 1/1º rt	0,54	0,62
MPEF-PV 12010- 3º e	0,85	1,3

Tabla 6.9. Medidas de grosor del esmalte en el lado lingual y labial de los dientes de *Mussaurus*(MPM1813), *Amygdalodon*(MPEF-PV 11551), *Bagualia*(MPEF-PV 3341a), MPEF-PV 12010, *Patagosaurus*(MACN-CH 933), y MACN-CH 934. **Abreviaturas:** e, erupcionado; f, diente erupcionado; rt, diente de reemplazo. Con número se indica la posición de los dientes.

Position	Stage	owf	mwf	dwf
1	6	n	y	n
1	4	-	-	-
1	2	-	-	-
1	1	-	-	-
2	4	-	-	-
2	2	-	-	-
2	1	-	-	-
3	4	-	-	-
3	2	-	-	-
3	1	-	-	-
4	4	-	-	-
4	3	-	-	-
4	1	-	-	-

Tabla 6.10. Estados de desarrollo y desgaste de los dientes del premaxilar de *Bagualia alba*(MPEF-PV 3305). **Abreviaturas:** **dwf**, faceta de desgaste distal; **mwf**, faceta de desgaste mesial; **n**, ausente; **owf**, faceta de desgaste oclusal o apical; **y**, presente. Dentro de las posiciones de dientes se indica en negro los dientes erupcionados, en rojo los dientes de primer reemplazo, en azul los dientes de segundo reemplazo, y en verde los dientes de tercer reemplazo.

Position	Stage	owf	mwf	dwf
1	8	y	?	y
1	3	-	-	-
1	2	-	-	-
2	10	y	n	n
2	4	-	-	-
2	3	-	-	-
2	1	-	-	-
3	9	-	y	y
3	3	-	-	-
3	2	-	-	-
4	7	y	n	n
4	3	-	-	-
4	1	-	-	-
5	10	y	n	n
5	3	-	-	-
5	2	-	-	-
6	8	y	y	y
6	3	-	-	-
6	1	-	-	-
7	10	-	-	-
7	4	-	-	-
7	2	-	-	-
8	9	-	-	-
8	3	-	-	-
8	1	-	-	-
9	7	-	-	-
9	3	-	-	-
10	9	y	y	y
10	3	-	-	-
10	1	-	-	-
11	6	y	n	n
11	2	-	-	-
11	1	-	-	-
12	1	-	-	-
13	1	-	-	-

Tabla 6.11. Estados de desarrollo y desgaste de los dientes del maxilar de *Bagualia alba*(MPEF-PV 3341a). **Abreviaturas:** **dwf**, faceta de desgaste distal; **mwf**, faceta de desgaste mesial; **n**, ausente; **owf**, faceta de desgaste oclusal o apical; **y**, presente. Dentro de las posiciones de dientes se indica en negro los dientes erupcionados, en rojo los dientes de primer reemplazo, en azul los dientes de segundo reemplazo, y en verde los dientes de tercer reemplazo.

Position	Stage	owf	mwf	dwf
1	5	n	n	n
1	4	-	-	-
1	1	-	-	-
2	4	-	-	-
2	2	-	-	-
3	3	-	-	-
4	4	-	-	-
4	2	-	-	-
5	4	-	-	-
5	3	-	-	-
6	5	n	n	n
7	2	-	-	-
8	2	-	-	-
8	1	-	-	-
9	5	n	n	n
9	3	-	-	-
9	1	-	-	-
10	4	-	-	-
10	2	-	-	-
11	3	-	-	-
11	2	-	-	-
12	3	-	-	-
13	5	n	n	n
13	3	-	-	-
14	5	n	n	n
14	2	-	-	-

Tabla 6.12. Estados de desarrollo y desgaste de los dientes del dentario izquierdo de *Bagualia alba*(MPEF-PV 3302-1). **Abreviaturas:** **dwf**, faceta de desgaste distal; **mwf**, faceta de desgaste mesial; **n**, ausente; **owf**, faceta de desgaste oclusal o apical; **y**, presente. Dentro de las posiciones de dientes se indica en negro los dientes erupcionados, en rojo los dientes de primer reemplazo, en azul los dientes de segundo reemplazo, y en verde los dientes de tercer reemplazo.

Position	Stage	owf	mwf	dwf
1	3	-	-	-
1	2	-	-	-
2	4	n	n	n
2	3	-	-	-
2	2	-	-	-
3	3	-	-	-
3	2	-	-	-
4	3	-	-	-
4	2	-	-	-
5	3	-	-	-
5	2	-	-	-
6	3	-	-	-
6	2	-	-	-
7	3	-	-	-
7	2	-	-	-
8	3	-	-	-
8	2	-	-	-
8	1	-	-	-
9	3	-	-	-
9	1	-	-	-
10	3	-	-	-
11	3	-	-	-
11	2	-	-	-
12	3	-	-	-
12	1	-	-	-
13	3	-	-	-
14	3	-	-	-
15	3	-	-	-
16	1	-	-	-
17	2	-	-	-

Tabla 6.13. Estados de desarrollo y desgaste de los dientes del dentario derecho de *Bagualia alba*(MPEF-PV 3302-3). **Abreviaturas:** **dwf**, faceta de desgaste distal; **mwf**, faceta de desgaste mesial; **n**, ausente; **owf**, faceta de desgaste oclusal o apical; **y**, presente. Dentro de las posiciones de dientes se indica en negro los dientes erupcionados, en rojo los dientes de primer reemplazo, en azul los dientes de segundo reemplazo, y en verde los dientes de tercer reemplazo.

Bone	tp	Develpement			RI
		1° rt	2° rt	3° rt	

Pmx	1	1	0,66	0,16	5,46
	2	1	0,63	0,35	5,94
	3	1	0,45	0,15	4,80
	4	1	0,8	0,5	6,90
Mx	1	1	0,5	-	3,00
	2	1	0,8	0,35	6,45
	3	1	0,66	-	3,32
	4	1	0,34	-	2,68
	5	1	0,53	-	3,06
	6	1	0,5	-	3,00
	7	1	0,6	-	3,20
	8	1	0,42	-	2,84
	9	1	-	-	1,00
	10	1	0,35	-	2,70
	11	1	0,36	-	2,72
	12	1	-	-	1,00
	13	1	-	-	1,00

Tabla 6.14. Valores de RI para la dentición superior de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **mx**, maxilar MPEF-PV 3341a; **pmx**, premaxilar MPEF-PV 3305; **rt**, diente de reemplazo; **tp**, posición del diente.

Bone	tp	Develpement			RI
		1° rt	2° rt	3° rt	
R.Dnt	1	1	0,47	-	2,94
	2	1	0,6	-	3,20
	3	1	0,55	-	3,10
	4	1	0,64	-	3,28
	5	1	0,58	-	3,16
	6	1	0,43	-	2,86
	7	1	0,44	-	2,88
	8	1	0,5	0,08	4,74
	9	1	0,3	-	2,60
	10	1	-	-	1,00
	11	1	0,65	-	3,30
	12	1	0,4	-	2,80
L.Dnt	1	1	0,38	-	2,76
	2	1	0,5	-	3,00
	3	1	-	-	1,00
	4	1	0,45	-	2,90
	5	-	-	-	-
	6	-	-	-	-
	7	1	-	-	1,00
	8	1	0,52	-	3,04

	9	1	0,15	-	2,30
	10	1	0,52	-	3,04
	11	1	0,75	-	3,50
	12	1	-	-	1
	13	1	-	-	1

Tabla 6.15. Valores de RI para la dentición inferior de *Bagualia alba*. **Abreviaturas:** **L. Dnt**, dentario izquierdo MPEF-PV 3302-1; **R. Dnt**, dentario derecho MPEF-PV 3302-3; **rt**, diente de reemplazo; **tp**, posición del diente.

Bone	tp	Develpement			RI
		1° rt	2° rt	3° rt	
Pmx	1	-	-	-	-
	2	1	0,36	-	2,72
	3	1	0,22	-	2,44
	4	1	0,31	-	2,62
Mx	8 (?)	1	0,21	-	2,42

Tabla 6.16. Valores de RI para la dentición superior de *Amygdalodon patagonicus*. **Abreviaturas:** **mx**, maxilar MPEF-PV 11551; **pmx**, premaxilar MPEF-PV 11552; **rt**, diente de reemplazo; **tp**, posición del diente.

Bone	tp	Develpement			RI
		1° rt	2° rt	3° rt	
MPEF- PV 12010	1	1	0,340	-	2,68
	2	1	0,360	-	2,72
	3	1	0,300	-	2,6
	4	1	0,380	-	2,76

Tabla 6.17. Valores de RI para el premaxilar MPEF-PV 12010. **Abreviaturas:** **rt**, diente de reemplazo; **tp**, posición del diente.

Bone	tp	Develpement			RI
		1° rt	2° rt	3° rt	
L.Mx	1	1	0,51	-	3,02
	2	1	0,52	0,10	4,86
	3	1	0,51	-	3,02
	4	1	0,45	-	2,9
	5	1	0,48	0,13	4,83
	6	1	0,45	-	2,9
	7	1	0,43	-	3,43

	8	1	0,44	-	2,88
	9	1	-	-	1
	10	1	-	-	1
	11	1	-	-	1
	12	1	-	-	1

Tabla 6.18. Valores de RI para el maxilar izquierdo del espécimen MACN-CH 934.

Abreviaturas: L.Mx, maxilar izquierdo; rt, diente de reemplazo; tp, posición del diente.

Bone	tp	Develpement			RI
		1° rt	2° rt	3° rt	
R.Dnt	1	1	0,42	-	2,84
	2	1	0,47	0,18	4,95
	3	1	0,49	-	2,98
	4	1	0,49	-	2,98
	5	1	0,4	-	2,8
	6	1	0,37	-	2,74
	7	1	0,43	-	2,86
	8	1	0,34	-	2,68
	9	1	0,42	-	2,84
	10	1	0,33	-	2,66
	11	1	-	-	1
	12	1	0,31	-	2,62

Tabla 6.19. Valores de RI para el dentario derecho de *Patagosaurus fariasi*.

Abreviaturas: R. Dnt, dentario derecho MPEF-PV 1670; rt, diente de reemplazo; tp, posición del diente.

	<i>Amygdalodon</i>	<i>Bagualia</i>	<i>Patagosaurus</i>	MPEF-PV12010	MACN-CH 934
1	-	5.46	-	2.68	
2	2.72	5.94	-	2.72	
3	2.44	4.80	-	2.6	
4	2.62	6.90	-	2.76	
1	-	3	-	-	3.02
2	-	6.45	-	-	4.86
3	-	3.32	-	-	3.02
4	-	2.68	-	-	2.9
5	-	3.06	-	-	4.83
6	-	3	-	-	2.9
7	-	3.20	-	-	3.43

8	2.42	2.84	-	-	2.88
9	-	-	-	-	-
10	-	2.70	-	-	-
11	-	2.72	-	-	-
12	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-
1	-	2.85	2.84	-	-
2	-	3.1	4.95	-	-
3	-	3.10	2.98	-	-
4	-	3.09	2.98	-	-
5	-	3.16	2.8	-	-
6	-	2.86	2.74	-	-
7	-	2.88	2.86	-	-
8	-	4.74	2.68	-	-
9	-	2.45	2.84	-	-
10	-	3.04	2.66	-	-
11	-	3.4	-	-	-
12	-	2.80	2.62	-	-
13	-	-	-	-	-

Tabla 6.20. Resumen de valores de RI en la dentición de los taxones de la Formación Cañadón Asfalto estudiados. De superior a inferior se indican las posiciones de dientes en el premaxilar, maxilar y dentario. Sólo se muestran valores de RI para dos (formato normal) y tres reemplazos (formato negrita).

Indice	<i>Bagualia</i>			<i>Amygdalodon</i>	<i>Patagosaurus</i>	MPEF-PV 12010
	Superior	Inferior		Superior	Inferior	Superior
		MPEF-PV3302-1	MPEF-PV3302-3			
aa	8,7	7,8	5,8	-	8	-
pa	29	19,6	20,2	-	11	-
uAI	0,30	na	na	-	na	-
IAI	na	0,40	0,29	na	0,73	na
PMI	39,6%	na	na	-	na	-
DI	na	64,4%	56,4%	na	61%	na
PMDA	58°	-	-	33°	-	41°

Tabla 6.21. Índices de forma del hocico de los saurópodos del Jurásico Temprano de Chubut. **Abreviaturas:** **aa**, ancho de arcada; **DI**, índice dentario; **IAI**, índice de arcada inferior; **na**, no aplicable; **pa**, profundidad de arcada; **PMDA**, ángulo de divergencia del premaxilar; **PMI**, índice premaxilar-maxilar; **uAI**, índice de arcada superior.

	AI	PMI/DI	PMDA
<i>Plateosaurus</i>	0,25	4,7%	63º
<i>Thecodontosaurus</i>	0,4	6,7%	63º
<i>Coloradisaurus</i>	0,38	6,0%	56,5º
<i>Adeopapposaurus</i>	0,37	19,0%	55,4º
<i>Melanorosaurus</i>	0,3	18,0%	58º
<i>Amygdalodon</i>	-	-	37º
<i>Tazoudasaurus</i>	-	57,20%	-
<i>Shunosaurus</i>	-	58%	-
<i>Bagualia</i>	0,33	39,6/60%	58º
<i>Patagosaurus</i>	-	61%	0
MPEF-PV 12010	-	-	41º
<i>Mamenchisaurus</i>	0,29	52%	55º
<i>Jobaria</i>	0,25	64,0%	46º
<i>Camarasaurus</i>	0,4	63,0%	40º
<i>Brachiosaurus</i>	0,6	68,0%	33º
<i>Nigersaurus</i>	4	95,0%	3,5º
<i>Apatosaurus</i>	1,5	84,0%	6,3º
<i>Diplodocus</i>	1,2	84,0%	7,4º

Tabla 6.22. Resumen de los índices de forma del hocico en sauropodomorfos representativos. **Abreviaturas:** **AI**, índice de arcada; **DI**, índice dentario; **PMDA**, ángulo de divergencia del premaxilar; **PMI**, índice premaxilar-maxilar.

	Triassic	Jurassic pre Toarcian	Toarcian	Middle Jurassic	Late Jurassic	Cretacic
WMPD	0,18196	0,19743	0,18052	0,18450	0,25699	0,32860
Lower Limit	0,15197	0,18261	0,15665	0,15197	0,24341	0,31827
Upper Limit	0,20817	0,21104	0,20066	0,21487	0,27118	0,33893
SoR	7,69996	9,71030	7,31847	2,89829	9,53298	12,19459
Lower Limit	4,70053	7,46108	4,77412	1,35274	6,80599	9,98302
Upper Limit	7,69996	9,70288	7,31847	2,89829	9,53298	12,15662
SoV	0,33645	0,24506	0,23840	0,09280	0,23796	0,34496
Lower Limit	0,31161	0,18907	0,18819	0,09175	0,17595	0,30233
Upper Limit	0,49412	0,32057	0,35266	0,15774	0,31544	0,40583

Tabla 6.22. Valores de WMPD, SoR y SoV para los diferentes grupos temporales utilizando la matriz A sin exclusión de taxones.

	Triassic	Jurassic pre Toarcian	Toarcian	Middle Jurassic	Late Jurassic	Cretacic
--	----------	-----------------------	----------	-----------------	---------------	----------

WMPD	0,16458	0,17228	0,18778	0,21125	0,25699	0,32860
Lower Limit	0,14128	0,15739	0,15068	0,14967	0,24344	0,31801
Upper Limit	0,18981	0,18608	0,22285	0,22568	0,27085	0,33901
SoR	6,56487	9,03183	5,54721	2,74772	8,91780	12,20175
Lower Limit	3,81204	6,67568	2,99812	0,00000	6,54997	10,05645
Upper Limit	6,56487	9,03183	5,54721	2,74772	8,91011	12,07231
SoV	0,30174	0,22730	0,21174	0,11587	0,23618	0,33992
Lower Limit	0,28495	0,17155	0,17956	0,11587	0,17635	0,30186
Upper Limit	0,45617	0,30383	0,34711	0,23175	0,31145	0,39930

Tabla 6.23. Valores de WMPD, SoR y SoV para los diferentes grupos temporales utilizando la matriz A con exclusión de taxones.

	Triassic	Jurassic pre Toarcian	Toarcian	Middle Jurassic	Late Jurassic	Cretacic
WMPD	0,19444	0,26547	0,17409	0,23729	0,31491	0,32719
Lower Limit	0,13434	0,24014	0,13697	0,17155	0,27058	0,29517
Upper Limit	0,25427	0,28995	0,21272	0,33172	0,35686	0,35925
SoR	6,49092	12,27779	8,74579	6,39884	10,79106	11,89758
Lower Limit	3,18545	9,71082	5,26381	3,24299	8,30531	9,47665
Upper Limit	6,49092	12,10978	8,74579	6,39884	10,74720	11,82018
SoV	0,42044	0,47758	0,40995	0,40199	0,46019	0,47212
Lower Limit	0,42044	0,45819	0,40769	0,40199	0,43085	0,44387
Upper Limit	0,67663	0,55694	0,55848	0,62694	0,56993	0,56162

Tabla 6.24. Valores de WMPD, SoR y SoV para los diferentes grupos temporales utilizando la matriz B sin exclusión de taxones.

	Triassic	Jurassic pre Toarcian	Toarcian	Middle Jurassic	Late Jurassic	Cretacic
WMPD	0,19444	0,25309	0,18857	0,28205	0,31491	0,32719
Lower Limit	0,13417	0,22833	0,14596	0,20696	0,27078	0,29416
Upper Limit	0,25427	0,27688	0,23080	0,36410	0,35635	0,35945
SoR	6,36035	11,69311	6,83005	5,30548	10,96688	11,93070
Lower Limit	2,91868	9,20344	3,20706	0,00000	8,54447	9,49534
Upper Limit	6,36035	11,67396	6,83005	5,30548	10,92822	11,82690
SoV	0,40701	0,45413	0,36487	0,40939	0,47267	0,47334
Lower Limit	0,40701	0,43862	0,36487	0,40939	0,44529	0,44962
Upper Limit	0,66876	0,53376	0,57144	0,81878	0,58046	0,56077

Tabla 6.25. Valores de WMPD, SoR y SoV para los diferentes grupos temporales utilizando la matriz A con exclusión de taxones.

Script para Análisis de Disparidad

```

library("Claddis")
library("dispRity")
library("ggplot2")
library(openxlsx)
#Importar las funciones para el cálculo de las mediciones de disparidad y dibujar los
morfoespacios
source("C:/Users/Admin/Desktop/Resultados morfoespacios/disparityfunctions.txt")
source("C:/Users/Admin/Desktop/Resultados morfoespacios/convexhullfunction.txt")

#Importar Matriz A
matrixA<- read_nexus_matrix("MatrixA")
matrixA

#Crear la tabla FAD-LAD
fadlad<- read.table("fadladMA.txt", header = TRUE, sep = "\t")
temp_data <- fadlad[,c(1:3)]

#Chequear correspondencia entre ambos sets de datos
setdiff(names(matrixA$matrix_1$matrix[,1]),temp_data$Taxon)
#Cálculo del porcentaje de entradas faltantes o falta de información (miss data) para
cada taxón
miss_data <- apply(X = matrixA$matrix_1$matrix, MARGIN = 1, FUN = function(x)
mean(is.na(x)))
miss_data
#Taxones cuya miss data es mayor al 70%
miss_data_higher_0.7 <- miss_data[miss_data>0.7]
miss_data_higher_0.7

#Asignar los taxones a cada intervalo de tiempo definido
Triassic <- temp_data[temp_data$FAD>201.3 & temp_data$LAD<240,]
JpreToarcian <- temp_data[temp_data$FAD>182.7 & temp_data$LAD<201.3,]
Toarcian <- temp_data[temp_data$FAD>174 & temp_data$LAD<182.7,]
MiddleJ <- temp_data[temp_data$FAD>163.5 & temp_data$LAD<174,]

```

```

LateJ <- temp_data[temp_data$FAD>145 & temp_data$LAD<163.5,]
Cretacic <- temp_data[temp_data$FAD<145 & temp_data$LAD<145,]
intersect(Triassic$Taxon,JpreToarcian$Taxon)
intersect(JpreToarcian$Taxon,Toarcian$Taxon)
intersect(Toarcian$Taxon,MiddleJ$Taxon)
intersect(MiddleJ$Taxon,LateJ$Taxon)
intersect(LateJ$Taxon,Cretacic$Taxon)

#crear la matriz MORD
dist_matrix <- calculate_morphological_distances(cladistic_matrix = matrixA,
distance_metric = "mord", distance_transformation = "none")
dist_matrix

#Recortar taxones para generar el ordenamiento de la matriz
trim_dist_matrix <- trim_matrix(distance_matrix = dist_matrix$distance_matrix)
trim_dist_matrix

#13 taxones inestables han sido removidos (Nebulasaurus, Archaeodontosaurus,
Haestasaurus, Glacialisaurus, NHMUKPVR36834, Zby, Chinshakiangosaurus, Erketu,
Argentinosaurus, Nemegtosaurus, Histriasaurus, Coloradisaurus, Venenosaurus)
#para observar el porcentaje de miss data de esos taxones
miss_data[trim_dist_matrix$removed_taxa]
Neb  Arc  Hae  Glac NHM ZBY Chi
0.9365352 0.9725557 0.9433962 0.9605489 0.9502573 0.8644940 0.9519726
Erk  Arg  NemHis  Col Ven
0.9022298 0.8902230 0.7427101 0.9399657 0.6295026 0.8319039
#Análisis de PCoA con corrección de Lingoes
pcoa_result <- pcoa(D = trim_dist_matrix$distance_matrix, correction = "lingoes")
#Para observar la cantidad de varianza explicada en cada coordenada
plot(pcoa_result$values$Rel_corr_eig*100)
#El último cambio de pendiente más marcado se encuentra en la coordenada 23

#Calcular la distancia del centroide para cada taxon
dist_2_centroid <- get_dist_to_centroid(pcoa_result$vectors.cor[,1:23])
dist_2_centroid

```



```

#Explorar la correlacion entre la distancia al centroide y la proporción de miss data
plot(miss_data[rownames(trim_dist_matrix$distance_matrix)], dist_2_centroid,
pch=19)
#El grafico muestra que hay una correlación positiva
#Test de correlación de Pearson
cor.test(miss_data[rownames(trim_dist_matrix$distance_matrix)], dist_2_centroid)
Pearson's product-moment correlation
data:miss_data[rownames(trim_dist_matrix$distance_matrix)] and dist_2_centroid
t = 8.6599, df = 89, p-value = 1.899e-13
alternative hypothesis: true correlation is not equal to 0
95 percent confidence interval:
 0.5463873 0.7743420
sample estimates:
cor
0.676238
#La correlación entre la distancia al centroide y proporción de entradas faltantes es
significativa

#asignamos los taxones no recortados a los intervalos de tiempo definidos
A <- intersect(Triassic$Taxon, rownames(pcoa_result$ectors.cor))
B <- intersect(JpreToarcian$Taxon, rownames(pcoa_result$ectors.cor))
C <- intersect(Toarcian$Taxon, rownames(pcoa_result$ectors.cor))
D <- intersect(MiddleJ$Taxon, rownames(pcoa_result$ectors.cor))
E <- intersect(LateJ$Taxon, rownames(pcoa_result$ectors.cor))
F <- intersect(Cretacic$Taxon, rownames(pcoa_result$ectors.cor))
bins.trim<- list(A, B, C, D, E, F)

#Graficar el morfoespacio
plot(x = NULL,y = NULL, xlim = c(min(pcoa_result$ectors.cor[, 1]),
max(pcoa_result$ectors.cor[, 2])), ylim = c(min(pcoa_result$ectors.cor[, 2]),
max(pcoa_result$ectors.cor[, 2])),)
abline(h = 0, lty = 2)
abline(v = 0, lty = 2)

```

```

#Agregado de los grupos definidos en el plot
points(x = pcoa_result$vector.cor[A, 1], y = pcoa_result$vector.cor[A, 2], col =
"brown1", pch = 19)
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vector.cor[A, 1], ycoord =
pcoa_result$vector.cor[A, 2], lcolor = "brown1")
points(x = pcoa_result$vector.cor[B, 1], y = pcoa_result$vector.cor[B, 2], col =
"chartreuse3", pch = 19)
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vector.cor[B, 1], ycoord =
pcoa_result$vector.cor[B, 2], lcolor = "chartreuse3")
points(x = pcoa_result$vector.cor[C, 1], y = pcoa_result$vector.cor[C, 2], col =
"cyan3", pch = 19)
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vector.cor[C, 1], ycoord =
pcoa_result$vector.cor[C, 2], lcolor = "cyan3")
points(x = pcoa_result$vector.cor[D, 1], y = pcoa_result$vector.cor[D, 2], col =
"darkorchid1", pch = 19)
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vector.cor[D, 1], ycoord =
pcoa_result$vector.cor[D, 2], lcolor = "darkorchid1")
points(x = pcoa_result$vector.cor[E, 1], y = pcoa_result$vector.cor[E, 2], col =
"orange", pch = 19)
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vector.cor[E, 1], ycoord =
pcoa_result$vector.cor[E, 2], lcolor = "orange")
points(x = pcoa_result$vector.cor[F, 1], y = pcoa_result$vector.cor[F, 2], col =
"blue", pch = 19)
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vector.cor[F, 1], ycoord =
pcoa_result$vector.cor[F, 2], lcolor = "blue")
text(x = pcoa_result$vector.cor[, 1], y = pcoa_result$vector.cor[, 2],
rownames(pcoa_result$vector.cor), cex = 0.7)

```

```

#Cálculo del WMPD

```

```

WMPD_result <- WMPDBootstrap(DistanceMatrix = dist_matrix, Replicates = 9999,
list("Triassic" = Triassic$Taxon, "JpreToarcian" = JpreToarcian$Taxon, "Toarcian" =
Toarcian$Taxon, "MiddleJ" = MiddleJ$Taxon, "LateJ" = LateJ$Taxon, "Cretacic" =
Cretacic$Taxon))

```

```

WMPD_result$Bin      <-      factor(WMPD_result$Bin,      levels      =
c("Triassic","JpreToarcian","Toarcian","MiddleJ", "LateJ", "Cretacic"))
write.xlsx(WMPD_result,"WMPDMA.xlsx")
#Gráfico del WMPD
ggplot(WMPD_result) + geom_errorbar(aes(x = Bin, ymin = LowerLimit, ymax =
UpperLimit, col = Bin), width = 0.25, lwd = 1) + geom_point(aes(x = Bin, y = WMPD,
col = Bin)) + theme_bw() + theme(legend.position = "none")

#Explorar diferentes métricas de los morfoespacios
#Suma de Varianzas (SoV)
sum_variances_test <- test.metric(pcoa_result$vectors.cor[,1:23], metric = c(sum,
variances), shifts = c("random", "size", "density", "position"))
summary(sum_variances_test)
#Gráfico de SoV
plot(sum_variances_test)
# Tamaño y densidad del morfoespacio son bien capturados por la SoV.

#Suma de rangos (SoR)
sum_ranges_test <- test.metric(pcoa_result$vectors.cor[,1:23], metric = c(sum, ranges),
shifts = c("random", "size", "density", "position"))
summary(sum_ranges_test)
#Gráfico de SoR
plot(sum_ranges_test)

#Calcular SoV
sov_result <- sov_bootstrap(Vectors = pcoa_result$vectors.cor[,1:23],
Replicates = 9999,
Bins = list("Triassic" = A,"JpreToarcian" = B, "Toarcian" = C, "MiddleJ" = D, "LateJ"
= E, "Cretacic" = F))
sov_result$Bin      <-      factor(sov_result$Bin,      levels      =
c("Triassic","JpreToarcian","Toarcian","MiddleJ","LateJ","Cretacic"))
write.xlsx(sov_result,"resultadoSOVMA.xlsx")
#Graficar SoV

```

```
ggplot(soV_result) + geom_errorbar(aes(x = Bin, ymin = LowerLimit, ymax =
UpperLimit, col = Bin), width = 0.25, lwd = 1) + geom_point(aes(x = Bin, y = SoV, col
= Bin)) + theme_bw() + theme(legend.position = "none")
```

```
#Calcular SoR
```

```
SoR <- list()
```

```
for (i in 1:length(bins.trim)) {
```

```
  SoR[[i]] <- sum(ranges(pcoa_result$vectors.cor[bins.trim[[i]], 1:23]))
```

```
}
```

```
boot_SoR <- list()
```

```
SoR_ds <- list()
```

```
q_SoR <- list()
```

```
for (j in 1:length(bins.trim)) {
```

```
  boot_SoR[[j]] <- boot.matrix(data = pcoa_result$vectors.cor[bins.trim[[j]], 1:23],
```

```
  bootstraps = 9999)
```

```
  SoR_ds[[j]] <- apply(X = boot_SoR[[j]]$subsets[[1]][[2]],
```

```
  MARGIN = 2,
```

```
  FUN = function(x) sum(ranges(pcoa_result$vectors.cor[bins.trim[[j]], ][x, 1:23])))
```

```
  q_SoR[[j]] <- sort(quantile(SoR_ds[[j]], c(0.05, 1), names = FALSE))
```

```
}
```

```
SoR_result <- data.frame(Bin =
```

```
c("Triassic", "JpreToarcian", "Toarcian", "MiddleJ", "LateJ", "Cretacic"),
```

```
  SoR = c(SoR[[1]], SoR[[2]], SoR[[3]], SoR[[4]], SoR[[5]], SoR[[6]]),
```

```
  LowerLimit = c(q_SoR[[1]][1], q_SoR[[2]][1], q_SoR[[3]][1], q_SoR[[4]][1],
```

```
  q_SoR[[5]][1], q_SoR[[6]][1]),
```

```
  UpperLimit = c(q_SoR[[1]][2], q_SoR[[2]][2], q_SoR[[3]][2], q_SoR[[4]][2],
```

```
  q_SoR[[5]][2], q_SoR[[6]][2]))
```

```
write.xlsx(SoR_result, "resultadoSoRMA.xlsx")
```

```
#Graficar SoR
```

```
ggplot(SoR_result) +
```

```
geom_errorbar(aes(x = Bin, ymin = LowerLimit, ymax = UpperLimit, col = Bin),
```

```
width = 0.25, lwd = 1) +
```

```
geom_point(aes(x = Bin, y = SoR, col = Bin)) +
```

```
theme_bw() +
```

```

theme(legend.position = "none")
##### El mismo procedimiento se llevó a cabo para la matriz A sin los taxones
problemáticos

#####

#Importar Matriz B (caracteres dentales)
matrixB<- read_nexus_matrix("MatrixB")
matrixB
#Crear la tabla FAD-LAD
fadlad<- read.table("fadladMB.txt", header = TRUE, sep = "\t")
temp_data <- fadlad[,c(1:3)]
#Chequear correspondencia entre ambos sets de datos
setdiff(names(matrixB$matrix_1$matrix[,1]),temp_data$Taxon)
#Cálculo del porcentaje de entradas faltantes o falta de información (miss data) para
cada taxón
miss_data <- apply(X = matrixB$matrix_1$matrix, MARGIN = 1, FUN = function(x)
mean(is.na(x)))
miss_data
#Taxones cuya miss data es mayor al 70%
miss_data_higher_0.7 <- miss_data[miss_data>0.7]
miss_data_higher_0.7

#Asignar los taxones a cada intervalo de tiempo definido
Triassic <- temp_data[temp_data$FAD>201.3 & temp_data$LAD<240,]
JpreToarcian <- temp_data[temp_data$FAD>182.7 & temp_data$LAD<201.3,]
Toarcian <- temp_data[temp_data$FAD>174 & temp_data$LAD<182.7,]
MiddleJ <- temp_data[temp_data$FAD>163.5 & temp_data$LAD<174,]
LateJ <- temp_data[temp_data$FAD>145 & temp_data$LAD<163.5,]
Cretacic <- temp_data[temp_data$FAD<145 & temp_data$LAD<145,]
intersect(Triassic$Taxon,JpreToarcian$Taxon)
intersect(JpreToarcian$Taxon,Toarcian$Taxon)
intersect(Toarcian$Taxon,MiddleJ$Taxon)
intersect(MiddleJ$Taxon,LateJ$Taxon)

```

```

intersect(LateJ$Taxon,Cretacic$Taxon)

#crear la matriz MORD
dist_matrix <- calculate_morphological_distances(cladistic_matrix = matrixB,
distance_metric = "mord", distance_transformation = "none")
dist_matrix
#Recortar taxones para generar el ordenamiento de la matriz
trim_dist_matrix <- trim_matrix(distance_matrix = dist_matrix$distance_matrix)
trim_dist_matrix
#3 taxones inestables han sido removidos (Barosaurus, Comahuesaurus y Xingxiulong)
#para observar el porcentaje de miss data de esos taxones
miss_data[trim_dist_matrix$removed_taxa]
Bar    Com    Xin
0.9677419    0.9677419    0.9032258

#Análisis de PCoA con corrección de Lingoes
pcoa_result <- pcoa(D = trim_dist_matrix$distance_matrix, correction = "lingoes")

#Cantidad de varianza explicada en cada coordenada
plot(pcoa_result$values$Rel_corr_eig*100)
#El último cambio de pendiente más marcado se encuentra en la coordenada 23

#Distancia del centroide
dist_2_centroid <- get_dist_to_centroid(pcoa_result$vectors.cor[,1:23])
dist_2_centroid

#Correlación entre distancia al centroide y miss data
plot(miss_data[rownames(trim_dist_matrix$distance_matrix)], dist_2_centroid,
pch=19)
#Se observa correlación significativa
cor.test(miss_data[rownames(trim_dist_matrix$distance_matrix)], dist_2_centroid)
Pearson's product-moment correlation
data:miss_data[rownames(trim_dist_matrix$distance_matrix)] and dist_2_centroid
t = 4.2693, df = 56, p-value = 7.651e-05

```

alternative hypothesis: true correlation is not equal to 0

95 percent confidence interval:

0.2720687 0.6682971

sample estimates:

cor

0.4955407

#La correlación entre la distancia al centroide y miss data es significativa

#asignamos los taxones no recortados a los intervalos de tiempo definidos

```
A <- intersect(Triassic$Taxon, rownames(pcoa_result$_vectors.cor))
```

```
B <- intersect(JpreToarcian$Taxon, rownames(pcoa_result$_vectors.cor))
```

```
C <- intersect(Toarcian$Taxon, rownames(pcoa_result$_vectors.cor))
```

```
D <- intersect(MiddleJ$Taxon, rownames(pcoa_result$_vectors.cor))
```

```
E <- intersect(LateJ$Taxon, rownames(pcoa_result$_vectors.cor))
```

```
F <- intersect(Cretacic$Taxon, rownames(pcoa_result$_vectors.cor))
```

```
bins.trim<- list(A, B, C, D, E, F)
```

#Graficar el morfoespacio

```
plot(x = NULL,y = NULL, xlim = c(min(pcoa_result$_vectors.cor[, 1]-0.2),
max(pcoa_result$_vectors.cor[, 2]+0.4)), ylim = c(min(pcoa_result$_vectors.cor[, 2]-0.2),
max(pcoa_result$_vectors.cor[, 2]+0.2)),)
```

#pongo las lineas que subdividen el plot

```
abline(h = 0, lty = 2)
```

```
abline(v = 0, lty = 2)
```

```
points(x = pcoa_result$_vectors.cor[A, 1],y = pcoa_result$_vectors.cor[A, 2], col =
"brown1", pch = 19)
```

```
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$_vectors.cor[A, 1], ycoord =
pcoa_result$_vectors.cor[A, 2], lcolor = "brown1")
```

```
points(x = pcoa_result$_vectors.cor[B, 1], y = pcoa_result$_vectors.cor[B, 2], col =
"chartreuse3", pch = 19)
```

```
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$_vectors.cor[B, 1], ycoord =
pcoa_result$_vectors.cor[B, 2], lcolor = "chartreuse3")
```

```
points(x = pcoa_result$_vectors.cor[C, 1], y = pcoa_result$_vectors.cor[C, 2], col =
"cyan3", pch = 19)
```

```

Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vectors.cor[C, 1], ycoord =
pcoa_result$vectors.cor[C, 2], lcolor = "cyan3")
points(x = pcoa_result$vectors.cor[D, 1], y = pcoa_result$vectors.cor[D, 2], col =
"darkorchid1", pch = 19)
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vectors.cor[D, 1], ycoord =
pcoa_result$vectors.cor[D, 2], lcolor = "darkorchid1")
points(x = pcoa_result$vectors.cor[E, 1], y = pcoa_result$vectors.cor[E, 2], col =
"orange", pch = 19)
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vectors.cor[E, 1], ycoord =
pcoa_result$vectors.cor[E, 2], lcolor = "orange")
points(x = pcoa_result$vectors.cor[F, 1], y = pcoa_result$vectors.cor[F, 2], col =
"blue", pch = 19)
Plot_ConvexHull(xcoord = pcoa_result$vectors.cor[F, 1], ycoord =
pcoa_result$vectors.cor[F, 2], lcolor = "blue")
text(x = pcoa_result$vectors.cor[, 1], y = pcoa_result$vectors.cor[, 2],
rownames(pcoa_result$vectors.cor), cex = 0.7)

```

#Cálculo del WMPD

```

WMPD_result <- WMPDBootstrap(DistanceMatrix = dist_matrix, Replicates = 9999,
list("Triassic" = Triassic$Taxon, "JpreToarcian" = JpreToarcian$Taxon, "Toarcian" =
Toarcian$Taxon, "MiddleJ" = MiddleJ$Taxon, "LateJ" = LateJ$Taxon, "Cretacic" =
Cretacic$Taxon))
WMPD_result$Bin <- factor(WMPD_result$Bin, levels =
c("Triassic", "JpreToarcian", "Toarcian", "MiddleJ", "LateJ", "Cretacic"))
write.xlsx(WMPD_result, "WMPDMB.xlsx")

```

#Graficar el WMPD

```

ggplot(WMPD_result) + geom_errorbar(aes(x = Bin, ymin = LowerLimit, ymax =
UpperLimit, col = Bin), width = 0.25, lwd = 1) + geom_point(aes(x = Bin, y = WMPD,
col = Bin)) + theme_bw() + theme(legend.position = "none")

```

#Explorar diferentes métricas de los morfoespacios

#Suma de varianzas (SoV)

```

sum_variances_test <- test.metric(pcoa_result$vectors.cor[,1:23], metric = c(sum,
variances), shifts = c("random", "size", "density", "position"))

```



```

summary(sum_variances_test)
#Graficar SoV
plot(sum_variances_test)
#Suma de rangos (SoR)
sum_ranges_test <- test.metric(pcoa_result$vectors.cor[,1:23], metric = c(sum, ranges),
shifts = c("random", "size", "density", "position"))
summary(sum_ranges_test)
#Graficar SoR
plot(sum_ranges_test)

#Calcular SoV
sov_result <- sov_bootstrap(Vectors = pcoa_result$vectors.cor[,1:23],
Replicates = 9999,
Bins = list("Triassic" = A,"JpreToarcian" = B, "Toarcian" = C, "MiddleJ" = D, "LateJ"
= E, "Cretacic" = F))
sov_result$Bin <- factor(sov_result$Bin, levels =
c("Triassic","JpreToarcian","Toarcian","MiddleJ","LateJ","Cretacic"))
write.xlsx(sov_result,"SOVMB.xlsx")
#Graficar SOV
ggplot(sov_result) + geom_errorbar(aes(x = Bin, ymin = LowerLimit, ymax =
UpperLimit, col = Bin), width = 0.25, lwd = 1) + geom_point(aes(x = Bin, y = SoV, col
= Bin)) + theme_bw() + theme(legend.position = "none")

#Calcular suma de rangos (SoR)
SoR <- list()
for (i in 1:length(bins.trim)) {
SoR[[i]] <- sum(ranges(pcoa_result$vectors.cor[bins.trim[[i]], 1:23))
}
boot_SoR <- list()
SoR_ds <- list()
q_SoR <- list()
for (j in 1:length(bins.trim)) {
boot_SoR[[j]] <- boot.matrix(data = pcoa_result$vectors.cor[bins.trim[[j]], 1:23],
bootstraps = 9999)

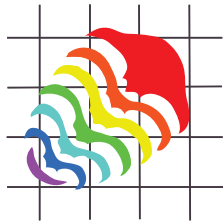
```

```

SoR_ds[[j]] <- apply(X = boot_SoR[[j]]$subsets[[1]][[2]],
MARGIN = 2,
FUN = function(x) sum(ranges(pcoa_result$vectors.cor[bins.trim[[j]], ][x, 1:23])))
q_SoR[[j]] <- sort(quantile(SoR_ds[[j]], c(0.05, 1), names = FALSE))
}
SoR_result <- data.frame(Bin =
c("Triassic", "JpreToarcian", "Toarcian", "MiddleJ", "LateJ", "Cretacic"),
SoR = c(SoR[[1]], SoR[[2]], SoR[[3]], SoR[[4]], SoR[[5]], SoR[[6]]),
LowerLimit = c(q_SoR[[1]][1], q_SoR[[2]][1], q_SoR[[3]][1], q_SoR[[4]][1],
q_SoR[[5]][1], q_SoR[[6]][1]),
UpperLimit = c(q_SoR[[1]][2], q_SoR[[2]][2], q_SoR[[3]][2], q_SoR[[4]][2],
q_SoR[[5]][2], q_SoR[[6]][2]))
write.xlsx(SoR_result, "SoRMB.xlsx")
#graficar SoR
ggplot(SoR_result) +
geom_errorbar(aes(x = Bin, ymin = LowerLimit, ymax = UpperLimit, col = Bin),
width = 0.25, lwd = 1) +
geom_point(aes(x = Bin, y = SoR, col = Bin)) +
theme_bw() +
theme(legend.position = "none")

#### El mismo procedimiento se llevó a cabo para la matriz B sin los taxones
problemáticos

```



The axial skeleton of *Bagualia alba* (Dinosauria: Eusauropoda) from the Early Jurassic of Patagonia

Kevin Leonel Gomez, Jose Luis Carballido, and Diego Pol

ABSTRACT

Sauropod dinosaurs were the dominant large-bodied herbivores in many Mesozoic terrestrial ecosystems. Such predominance took place after a faunal replacement event linked to a global environmental change during the Early Jurassic (Pliensbachian–Toarcian), when the smaller basal sauropodomorphs were replaced by giant forms in the subclade Eusauropoda. Two main characteristics of this latter group are large body size (exceeding 10 tons) and a remarkably long neck. New data is presented on the axial anatomy of one of the earliest known eusauropods, *Bagualia alba* from the Toarcian levels of the Cañadón Asfalto Formation (Chubut Province, Argentina), which bear on the origins of these characteristics. Optimizing relevant axial characters on sauropodomorph phylogeny highlights important changes in cervical anatomy in the evolution of Sauropoda: a greater elongation of the neck due to both an increase in the vertebral count and the elongation of each cervical vertebra, and the appearance of pneumatic structures, first on the external surface (e.g., pleurocoels, laminae within the pleurocoels, accessory laminae of the neural arch) and subsequently invading the internal body of the vertebrae. These two changes have been considered essentials for body mass increase in Eusauropoda. The Toarcian age of *Bagualia* indicates that several important modifications in the axial skeleton and especially the neck occurred early in eusauropod evolution. These modifications are of ecomorphological importance and likely influenced the success of the eusauropods during the climatic changes surrounding the Pliensbachian–Toarcian crisis.

Kevin Leonel Gomez. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Fontana 140, 9100, Trelew, Argentina. kgomez@mef.org.ar

Jose Luis Carballido. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Fontana 140, 9100, Trelew, Argentina. jcarballido@mef.org.ar

Diego Pol. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Fontana 140, 9100, Trelew, Argentina. dpol@mef.org.ar

Keywords: Sauropoda; Argentina; cervical vertebrae; body size evolution

Submission: 5 July 2021. Acceptance: 18 November 2021.

Gomez, Kevin Leonel, Carballido, Jose Luis, and Pol, Diego. 2021. The axial skeleton of *Bagualia alba* (Dinosauria: Eusauropoda) from the Early Jurassic of Patagonia. *Palaeontologia Electronica*, 24(3):a37. <https://doi.org/10.26879/1176>
palaeo-electronica.org/content/2021/3490-axial-skeleton-of-bagualia

Copyright: December 2021 Society of Vertebrate Paleontology.

This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.
creativecommons.org/licenses/by/4.0

INTRODUCTION

Sauropods were giant, herbivorous dinosaurs that predominated in many Mesozoic ecosystems (Upchurch et al., 2004). However, our understanding of the early evolution and diversification of Sauropoda is poor, due to the scarce fossil record prior to the Middle Jurassic (Allain and Aquesbi, 2008; McPhee et al., 2015). Sauropods from the Early Jurassic are known from Africa (e.g., Cooper, 1984; Allain and Aquesbi, 2008; McPhee et al., 2014, 2015; Nicholl et al., 2018), Europe (e.g., Upchurch and Martin, 2002; Stumpf et al., 2015), India (e.g., Kutty et al., 2007; Bandyopadhyay et al., 2010), China (e.g., He et al., 1988; Li et al., 2010), and South America (e.g., Cúneo et al., 2013). The records of sauropods from the Early–Middle Jurassic from South America come from Central Patagonia (Chubut Province, Argentina) and currently include four taxa: *Amygdalodon pata-*

gonicus Cabrera 1947, from the Cerro Carnerero Formation (Toarcian–Bajocian; Rauhut, 2003), and *Volkheimeria chubutensis* Bonaparte 1979, *Patagosaurus fariasi* Bonaparte 1979, and *Bagualia alba* Pol et al., 2020 from the Cañadón Asfalto Formation (Figure 1), currently dated as Toarcian–Bajocian (Cúneo et al., 2013). In recent analyses, *Amygdalodon* and *Volkheimeria* have been recovered as non-eusauropod sauropods, while *Patagosaurus* and *Bagualia* are early eusauropods (Carballido and Pol, 2010; Becerra et al., 2017; Holwerda and Pol, 2018; Mannion et al., 2019a; Pol et al., 2020). The Cañadón Asfalto Formation not only preserves a good record of late Early Jurassic sauropods, but also evidences floral and faunal changes (Cúneo et al., 2013; Figari et al., 2015) potentially reflecting global climatic changes linked to a Pliensbachian–Toarcian volcanic event

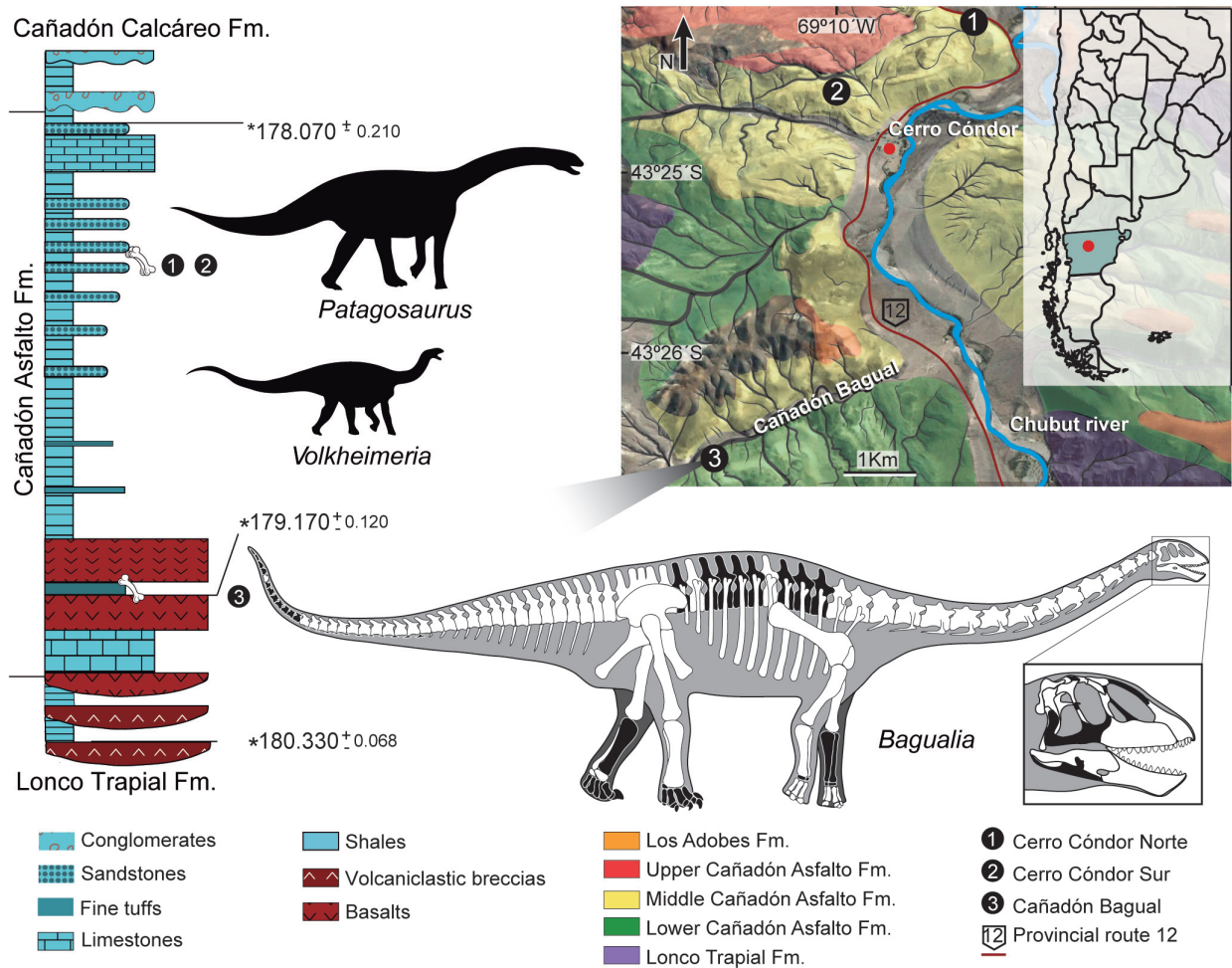


FIGURE 1. Location map and stratigraphic distribution of the main sauropods of the Cañadón Asfalto Formation, and reconstructed skeleton of *Bagualia alba*. Preserved bones in white and missing elements in black. Stratigraphy modified from Pol et al. (2020) and Figari (2005). Map data: Google, ©2021 CNES/Airbus, Landsat/ Copernicus, Maxar Technologies, Map data ©2021

(180–185 Ma; Hesselbo et al., 2000; Sell et al., 2014; Burges et al., 2015).

The early evolution of sauropods was characterized by an increase in body size, elongation of the neck, and a transition from bipedal to quadrupedal posture (Wilson, 2002; Rauhut et al., 2011). The length of the sauropod neck exceeds that of all other known animals (Wedel, 2006) and is a hallmark change in the evolution of the group, allowing them not only to reach greater browsing heights but also to cover a wider feeding area without the need to move their massive bodies (Sander et al., 2011; Barrett, 2014). Elongation of the neck would have occurred through a combination of three morphological changes over the course of sauropod evolution: 1) appearance of new elements in the cervical region; 2) conversion of a dorsal vertebra and its incorporation into the cervical region; and 3) elongation of pre-existing cervical vertebrae (Upchurch, 1994; Wilson and Sereno, 1998). Recent studies on neck development in archosaurs, based on embryonic stages of crocodiles and birds (Mansfield and Abzhanov, 2010; Böhmer et al., 2019; Bui and Larsson, 2021), can provide insights on the evolution of sauropodomorph necks (Böhmer et al., 2015), but require corroboration with fossil data. Only a few basal sauropods preserve nearly complete axial series (e.g., *Shunosaurus*, *Spinophorosaurus*; Zhang, 1988; Remes et al., 2009), so our knowledge about the early evolution of neck elongation at the base of Sauropoda (i.e., the sequence of appearance of the three changes in neck anatomy listed above) is still limited. Relevant to this issue is the recent discovery of a new basal eusauropod from the Cañadon Asfalto Formation (*Bagualia alba*) represented by abundant axial material. The sediments that buried *Bagualia* have been dated with high precision (U-Pb ID-TIMS at 179.12 ± 0.24 Ma; Toarcian), making it the earliest definite record of Eusauropoda and marking the onset of eusauropod predominance in terrestrial ecosystems (Pol et al., 2020). Therefore, its cervical anatomy can inform the sequence of anatomical changes occurring during the rise of Eusauropoda.

The axial skeleton of *Bagualia* is described in detail and compared not only with those taxa recorded in the same formation (i.e., *Patagosaurus* and *Volkheimeria*), but also with other phylogenetically proximate taxa (basal, i.e., non-neosauropod, sauropods). Based on an expanded version of our recent phylogenetic analysis, we corroborate the position of *Bagualia* as a basal eusauropod closely related to *Spinophorosaurus* and *Patagosaurus*.

We use the phylogenetic trees obtained in this study to optimize certain axial characters related to lengthening of the neck to reevaluate key changes in sauropod evolution.

Institutional Abbreviations

AMNH, American Museum of Natural History, New York, U.S.A.; **BYU**, Brigham Young University, Museum of Paleontology, Provo, U.S.A.; **CM**, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, U.S.A.; **CPT**, Museo de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, Aragón, Spain; **GCP**, Grupo Cultural Paleontológico de Elche, Museo Paleontológico de Elche, Spain; **GMNH**, Gunma Museum of Natural History, Gunma, Japan; **IVPP**, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing; **LCM**, Leicester City Museums, Leicester; **LFGT**, Bureau of Land and Resources of Lufeng Country, Yunnan, China; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina; **MB**, Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung, Berlin, Germany; **MLP**, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **MMCH**, Museo Municipal “Ernesto Bachmann”, Villa el Chocón, Neuquén, Argentina; **MNN**, Musée National du Niger, Niamey, Republic of Niger; **MPEF**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Chubut, Argentina; **MUCPv**, Museo de la Universidad del Comahue-Patagonia, Argentina; **NHMUK**, Natural History Museum, London, United Kingdom; **NM**, National Museum, Bloemfontein, South Africa; **NMB**, Staatliches Naturhistorisches Museum Braunschweig, Germany; **PMU**, Palaeontological Museum, Uppsala, Sweden; **PVL**, Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina; **PVSJ**, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, San Juan, Argentina; **TMM**, Vertebrate Paleontology Laboratory, Austin, U.S.A.; **ZDM**, Zigong Dinosaur Museum, Zigong, China.

Anatomical Abbreviations

acdl, anterior centrodiapophyseal lamina; **acpl**, anterior centroparapophyseal lamina; **al**, accessory lamina; **avk**, anterior ventral keel; **cp**, capitulum; **cpof**, centropostzygapophyseal fossa; **cpol**, centropostzygapophyseal lamina; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **cr**, caudal recess; **dp**, diapophysis; **epi**, epipophysis; **epri**, epipophyseal-prezygapophyseal lamina; **hypa**, hypantrum; **hypo**, hyposphene; **lcpol**, lateral centropostzygapophyseal lamina; **mcpol**, medial centropostzygapophyseal lamina; **mdcpol**, medial division of the

centropostzygapophyseal lamina; **mcdprl**, medial division of the centroprezygapophyseal lamina; **nc**, neural canal; **ppdl**, paradiapophyseal lamina; **pp**, parapophysis; **ped**, pedicels; **pl**, pleurocoel; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **posl**, postspinal lamina; **poz**, postzygapophysis; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **prsl**, prespinal lamina; **prz**, prezygapophysis; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prepi**, pre-epipophysis; **pvk**, posterior ventral keel; **stpol**, single intrapostzygapophyseal lamina; **stprl**, single intraprezygapophyseal lamina; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **str**, striations; **tb**, tuberculum; **tpol**, intrapostzygapophyseal lamina; **tprl**, intraprezygapophyseal lamina.

MATERIALS AND METHODS

Materials

The studied material comprises axial elements (cervical, dorsal, sacral, and caudal vertebrae) both from the holotype and referred specimens of *Bagualia alba* (see below for details, and Appendix 1 for tables of measurements). Fossae and laminae are described following the nomenclature of Wilson et al. (2011) and Wilson (1999), respectively. We use the term pleurocoel to refer to a deep lateral depression of the centrum with well-defined edges, where the posterior could be weakly marked, as defined by Carballido and Sander (2014).

Methods

Elongation of cervical vertebrae. The elongation of the cervical vertebrae was calculated according to the Elongation Index (EI) *sensu* Wedel et al. (2000) as the anteroposterior length of the centrum divided by the midline height of the posterior articular face. In the case of highly deformed elements such as those with both lateromedial and dorsoventral centra crushed, the average of the width and height of the posterior articular face was used to calculate the EI (EI *sensu* Chure et al., 2010).

Source of comparative data. Comparisons with other sauropodomorphs made in the description and discussion were based on the published literature, photographs, and personal observations on certain taxa (see Table 1 in Appendix 1). The comparisons are primarily focused on non-neosauropod sauropodomorphs and some representative taxa of the main groups within Neosauropoda.

Phylogenetic analysis. The phylogenetic analysis was carried out using a modified version of the data matrix presented by Pol et al. (2020). The

changes in the data matrix include score modifications for some species, expansion of the character sampling (incorporating 90 characters), removal of some characters and taxa, and modification in some character definitions (see Phylogenetic Analysis in Appendix 1). Thus, the resulting matrix is composed of a total of 104 taxa and 583 characters (Appendix 2 in .nex format). The phylogenetic analysis was carried out using an equal weights search in TNT (Goloboff et al., 2008).

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

DINOSAURIA Owen, 1842

SAURISCHIA Seeley, 1887

SAUROPODA Marsh, 1878

EUSAUROPODA Upchurch, 1995

Bagualia alba Pol, Ramezani, Gomez, Carballido, Paulina Carabajal, Rauhut, Escapa, and Cúneo, 2020

Figures 1–26

Holotype. MPEF-PV 3301 includes a posterior half of a skull articulated with seven cervical vertebrae. The material comprises: left lacrimal (MPEF-PV 3301/11), left prefrontal (MPEF-PV 3301/6), both frontals fused (MPEF-PV 3301/3), left parietal (MPEF-PV 3301/8), right postorbital (MPEF-PV 3301/10a,b), right and left squamosals (MPEF-PV 3301/9 and MPEF-PV 3301/7, respectively), right quadrate (MPEF-PV 3301/4), braincase (MPEF-PV 3301/1-2), one right proatlas (MPEF-PV 3301/5), atlas (MPEF-PV 3301/18), and cervical vertebrae from the axis (second) to the seventh cervical element (MPEF-PV 3301/12-16).

Referred specimens. All referred materials were found at the same locality as the holotype. These elements were recovered from a bonebed in which multiple individuals were found in association with isolated theropod teeth and a theropod dentary. Sauropod materials represent a minimum number of three individuals, based on the presence of three right humeri. The specimens are similarly sized (repeated humeri varying up to 15% in length). The repeated elements lack anatomical differences, leading us to consider this bonebed as a monospecific assemblage. Except for the articulated elements of the holotype, most other elements found at the excavation are catalogued as single specimens, as no obvious association or articulation can be established, although few specimens are composed of some articulated elements. The materials recovered provide an extensive sample of the anatomy of *Bagualia* (Figure 1) and include: left premaxilla (MPEF-PV 3305), two left maxillae (MPEF-PV 3304, 3341a), right maxilla

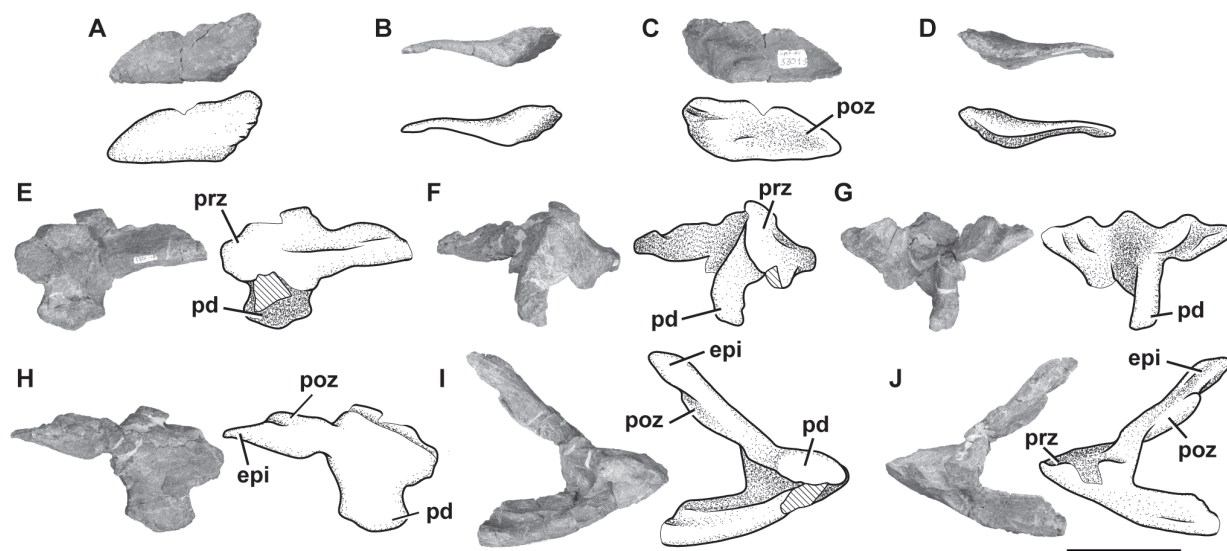


FIGURE 2. Proatlas and atlas of *Bagualia alba*. **A–D**, right proatlas (MPEF-PV3301/5) in lateral (**A**), ventral (**B**), medial (**C**) and dorsal (**D**) views; **E–J**, atlas (MPEF-PV 3301/18) in left lateral (**E**), anterior (**F**), posterior (**G**), right lateral (**H**), ventral (**I**), and dorsal (**J**) views. Abbreviations: **epi**, epiphysis; **pd**, pedicel; **poz**, postzygapophysis; **prz**: prozygapophysis. Hatched pattern represents broken surfaces. Scale bar equals 5 cm.

(MPEF-PV 3204), right nasal (MPEF-PV 3340), left quadrate (MPEF-PV3342), both dentaries and right surangular (MPEF-PV 3202), right surangular (MPEF-PV 3339), left pterygoid (MPEF-PV 11017), several isolated teeth (MPEF-PV 3146, 3174-3176, 3203, 3205, 3207- 3209, 11030-11039, 11041-11047, 11050), two middle cervical vertebrae (MPEF-PV 11040), mid-posterior cervical vertebra (MPEF-PV 3408), cervical centrum (MPEF-PV 3327), posterior cervical vertebrae (MPEF-PV 3348, 3349), anteriormost dorsal vertebra (MPEF-PV 11023), four dorsal centra (MPEF-PV 3343,3403, 3405, 11012), dorsal neural arch (MPEF-PV 11027), posterior dorsal vertebra (MPEF-PV 11000), two posterior dorsal neural arches with sacrum, both ilia, right pubis and the first ten caudal vertebrae articulated (MPEF-PV 11011), two segments of three articulated anterior caudal vertebrae (MPEF-PV 3316, 11044), 29 isolated caudal vertebrae (MPEF-PV 3179, 3300, 3314, 3315, 3317-3326, 3328-3331, 3344-3346, 3389, 3401, 3402, 3404, 3406, 3407, 3409, 11026), cervical ribs (MPEF-PV 11052), dorsal ribs (MPEF-PV 11058), five isolated caudal transverse processes (MPEF-PV 11001-11005), 13 haemal arches (MPEF-PV3351-3359, 3390, 11009, 11010, 11025), two coracoids (MPEF-PV3387, 11015), three scapulae (MPEF-PV 3382-3384), two scapulocoracoids (MPEF-PV 3385, 3386), five humeri (MPEF-PV 3311,3338,3380,3381,11020), radius (MPEF-PV 3313), two ulnae (MPEF-PV 3312,

3379), ilium (MPEF-PV 3369), three pubes (MPEF-PV 11011, 11019, 11051), two ischia (MPEF-PV 3337, 11016), five femora (MPEF-PV 3303, 3371, 11024, 11021, 11022), tibia (MPEF-PV 3374), two fibulae (MPEF-PV 3306, 3376), two astragalus (MPEF-PV 3307, 3308), calcaneum (MPEF-PV 11018), four metapodials (MPEF-PV 3309, 3332-3334/), four non-ungual phalanges (MPEF-PV 3335, 11028, 11029, 11049), and two unguis phalanges (MPEF-PV 3310, 3410).

Geographic occurrence. Bagual Canyon, 5 km south of Cerro Cóndor, Chubut, Argentina (Figure 1).

Stratigraphic occurrence. Lower levels of the Cañadón Asfalto Formation, dated at 179.17 ± 0.12 Ma, Early Jurassic, Toarcian (Pol et al., 2020).

Emended diagnosis. To the original diagnosis of *Bagualia alba* (see Pol et al., 2020) we added 11 characters (new characters are indicated by + and autapomorphies are marked by *): *pointed process on the anteroventral end of the premaxilla and anterodorsal end of the dentary; *anterior margin of the premaxilla without a marked step; *orbital margin of the prefrontal with a close 'V-shape' pointed medially, resulting in a short contribution to the orbit; *supretemporal fenestra about as anteroposteriorly long as lateromedially wide; *strongly marked proatlantal facets on the laterodorsal margin of the foramen magnum; +foramen magnum vertically taller than transversely wide (different to wider than tall foramen magnum present in *Spino-*

phorosaurus and *Nebulasaurus*); *concave ventral margin of the distal portion of the cultriform process; axis with the anterior process in the dorsal part of the neural spine (convergent in *Jobaria* and *Europasaurus*); *accessory lamina below the PCDL in middle cervical vertebrae; EPRL present in middle cervical vertebrae; +*cervical vertebrae with an accessory lamina below the EPRL within the SDF; +dorsal centra without pleurocoels (different from eusauropods and derived taxa, in which pleurocoels are present); +dorsal vertebrae with single prespinal lamina (shared with *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*, Turiasauria, and several neosauropods); +middle and posterior dorsal centrum slightly dorsoventrally compressed with a height/width ratio between 0.8 and 1 (shared with *Cetiosaurus*, *Omeisaurus*, and some neosauropods); +subcircular posterior dorsal neural canal (different from the slit-shaped canal of *Patagosaurus* and *Spinophorosaurus*); +PRDL in anteriormost caudal vertebrae (shared with *Tazoudasaurus* and absent in *Spinophorosaurus* and *Patagosaurus*); +tubercle above the transverse process of the anterior and middle caudal vertebrae (present in *Mamenchisaurus*, *Losillasaurus*, and some neosauropods); +radial condyle of the humerus undivided on its anterior face (different from the divided condyle of other basal eusauropods); +tibia with a proximal condyle expanded transversely (shared with mamenchisaurids, *Mierasaurus*, and some neosauropods); +foramina at the base of the ascending process (different from most eusauropods and neosauropods).

DESCRIPTION

Cervical Vertebrae

A total of 12 cervical vertebrae were recovered in the quarry, of which the first seven cervical vertebrae plus one proatlas pertain to the holotype specimen (MPEF-PV 3301/5, /18, /12-16) whereas the other five are considered different specimens because no clear association was found between them (MPEF-PV 3327, MPEF-PV 3348; MPEF-PV 3349, MPEF-PV 3408, MPEF-PV 11040). The holotype specimen provides anatomical information for the anterior and middle section of the cervical series. Although the exact position of each referred specimen cannot be known, the specimens described herein provide information on the anterior to the posteriormost cervical vertebrae, such that combined they provide a nearly complete understanding of neck anatomy in *Bagualia*.

The description proceeds in an anterior-posterior direction, firstly describing in detail the holotype, followed by the referred specimens. One specimen, composed of two cervical vertebrae (MPEF-PV 11040), overlaps with the holotype and is briefly described after it. All cervical vertebrae are opisthocoelous (a synapomorphy of *Amygdalodon* and more derived taxa; Carballido and Sander, 2014) with both articular faces as wide as tall. They have elongate centra (with an elongation index between 2 and 4.6), a ventral keel, and marked pleurocoels. The lamination is well developed (see Table 2 in Appendix 1), as in all sauropods more derived than *Vulcanodon* (Wilson, 1999).

Proatlas. A single right proatlas (MPEF-PV 3301/5) was recovered from the quarry. In lateral view the proatlas is robust and rhomboidal in shape (Figure 2A–D), as in *Adeopapposaurus* (Martínez, 2009, figure 14), but differing from the subtriangular proatlas present in *Leyesaurus* (Apaldetti et al., 2011, figure 6A) and the gracile and elongate proatlas of *Camarasaurus* (Madsen et al., 1995, figure 50). This element becomes thinner posteriorly and thicker anteriorly, where it is medially flat and laterally convex, acquiring a D-shape in cross section. The anterior surface is flat, slightly beveled medially and oriented anterodorsally. In *Camarasaurus*, the anterior articular surface is not visible in medial view (Madsen et al., 1995, figure 50). This surface contacts the exoccipital and supraoccipital along the lateral and dorsal margin of the foramen magnum, respectively. Near the dorsal end of the anterior surface there is a short, anterodorsally oriented groove. The anteroventral edge is rounded and bulbous. The anteriormost end (anterodorsal margin) is thinner than the ventral one and is above the level of the dorsal margin of the postzygapophysis (Figure 2C). In contrast, *Leyesaurus* has an anterior end located in the mid-dorsoventral length of the main body of the proatlas, below the dorsal margin of the postzygapophysis (Apaldetti et al., 2011, figure 6A). This margin is straight and probably contacts (or nearly so) the other proatlas to form the roof of the neural canal (Apaldetti et al., 2011). The lateral surface of the anterior margin of the proatlas is rough with short, thin striations oriented anteroposteriorly. In lateral view, the ventral margin is straight and the dorsal margin of the postzygapophysis is convex, posteroventrally oriented, and ends in a sharp point. The sharp posterior end of the postzygapophysis is also seen in some basal sauropodomorphs (e.g., *Riojasaurus*, *Adeopapposaurus*; Bonaparte and

Pumares, 1995, figure 5C–D; Martínez, 2009, figure 14). The lateral surface of the postzygapophysis is convex, and the medial one is slightly concave for the articulation with the prezygapophysis of the atlas.

Atlas. Only the neurapophyses of the atlas is present, which were clearly not fused to the intercentrum and with the right one completely preserved (MPEF-PV 3301/18; Figure 2E–J). The neural arch is anteroposteriorly elongated, approximately two times longer than high (measured from the anterior end of the prezygapophysis to the posterior end of the postzygapophysis). As in other sauropods, the neurapophyses are wing-shaped and posterodorsally directed (Figure 2E). Both neurapophyses appear anterodorsally fused, an uncommon morphology, since in sauropods both neurapophyses remain, in general, separated from each other as independent units (Harris, 2006). We interpret the neurapophyseal dorsal fusion as a consequence of diagenetic processes instead of the natural condition of the vertebra. Whereas the left pedicel is broken, the right one is nearly complete. Although the distal articular surface of the pedicel is slightly damaged, it can be seen that it was somewhat V-shaped in lateral view, as in other sauropodomorphs (e.g., *Leyesaurus*, Apaldetti et al., 2011, figure 6D), albeit open at a greater angle than that of other sauropodomorphs, such as *Thecodontosaurus* (Yates, 2003, figure 10C), *Europasaurus* (Carballido and Sander, 2014, figure 1), and *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009, figure 6). In other sauropodomorphs the form of the articular surface of the pedicel is variable, having a rounded shape as in *Adeopapposaurus* (Martínez, 2009, figure 14A) or a flat shape as in *Anchisaurus* (Galton, 1976, figure 15A–B).

The prezygapophyses are anteriorly extended (around 2.4 cm) from the anterior margin of the pedicel, unlike the anteroposteriorly short prezygapophyses of other sauropodomorphs, which are located posteriorly relative to the pedicel (e.g., *Adeopapposaurus*; *Leyesaurus*, *Europasaurus*, *Camarasaurus*, *Apatosaurus*; Apaldetti et al., 2011, figure 6D; Martínez, 2009, figure 14A; Carballido and Sander, 2014, figure 1H; GMNH 101; Gilmore, 1936, figure 6).

The postzygapophyses are well developed, with the articular surfaces having an elliptical shape with its longest axis anteroposteriorly oriented along the process. As in *Adeopapposaurus* and *Leyesaurus*, the prominent epipophyses are posteriorly directed from the mid-height of the postzygapophyses and end in a thin tip (preserved in

the right neurapophysis; Figure 2H–J). The right complete epipophysis is separated from the articular surface of the postzygapophysis by a long deep groove, which extends posteriorly around 2 cm from the posterior margin of the articulation. Therefore, the epipophysis is almost as long anteroposteriorly as the postzygapophysis, being relatively shorter than that of *Thecodontosaurus* (Yates, 2003, figure 10C).

Axis. The preserved axis (MPEF-PV 3301/13) has been distorted by lateromedial compression (Figure 3). Its EI is 2.3 (see Table 3 in Appendix 1) similar in proportions to other taxa (e.g., *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*; Allain et al., 2004, figure 8A–B; MACN-CH 936). In contrast, other eusauropods have lower EIs (e.g., *Cetiosaurus*, *Omeisaurus*, *Jobaria*; Upchurch and Martin, 2002, figure 2A; He et al., 1988, figure 18; MNN TIG 3–5). The centrum has very deep lateral fossae (pleurocoels *sensu* Carballido and Sander, 2014) separated by a thin bony plate (approximately 1 mm thick). Whereas the anterior, dorsal, and ventral margin of the pleurocoel is well marked, the posterior margin is subtle, as in *Tazoudasaurus* (Allain and Aquesbi, 2008, figure 8A–B). This morphology is clearly different from that observed in several sauropods, which have pleurocoels completely bounded by sharp margins (e.g., *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Jobaria*; Upchurch and Martin, 2002, figure 2A; Holwerda et al., 2021; Sereno et al., 1999, figure 3, MNN TIG 3–5). As in most sauropods, the pleurocoel of *Bagualia* is simple instead of divided by an oblique lamina, contrasting with the divided pleurocoels present in derived eusauropods such as *Omeisaurus* (He et al., 1988, figure 18). In lateral view, the ventral margin of the centrum is slightly concave throughout its anteroposterior length. On the ventral surface of the centrum there is a ventral keel, which is slightly marked in the anterior portion and seems to become higher and stouter towards the posterior margin, though this is probably due to taphonomic deformation (Figure 2E). A ventral keel is a common feature present in basal sauropodomorphs (e.g., *Sarhsaurus*, *Yizhousaurus*, *Leyesaurus*; Marsh and Rowe, 2018; Zhang et al., 2018; Apaldetti et al., 2011), and is retained in basal sauropods and eusauropods (e.g., *Amygdalodon*, *Tazoudasaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Jobaria*; Rauhut, 2003; Allain and Aquesbi, 2008; Remeset et al., 2009; Holwerda et al., 2021; MNN TIG3) and few neosauropods (e.g., *Dicraeosaurus*, *Demandasaurus*; Upchurch et al., 2004; Torcida et al., 2011). In some sauropodomorphs, the keel is

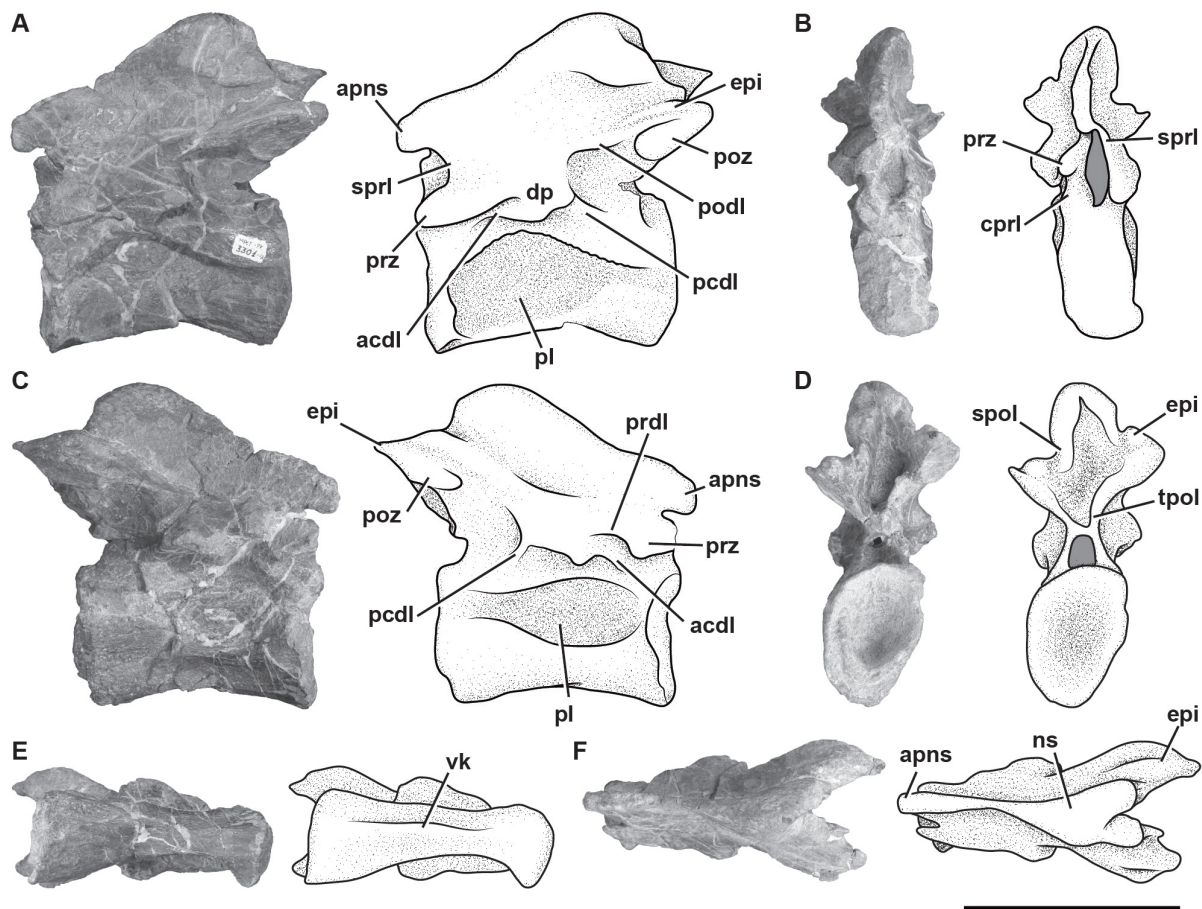


FIGURE 3. Axis of *Bagualia alba* (MPEF-PV3301/13) in left lateral (A), anterior (B), right lateral (C), posterior (D), ventral (E), and dorsal (F) views. Abbreviations: **acdl**, anterior centrodiapophyseal lamina; **apns**, anterior process of the neural spine; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **dp**, diapophysis; **epi**, epipophysis; **ns**, neural spine; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prz**, prezygapophysis; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **tpri**, intraprezygapophyseal lamina; **vk**, ventral keel. Scale bar equals 10 cm.

absent in the anterior and middle cervical vertebrae (e.g., *Riojasaurus*, *Plateosaurus*, *Lessemisaurus*; Apaldetti et al., 2011), while in others it is found in all elements of the neck including the axis (e.g., *Sarhsaurus*, *Yizhousaurus*, *Adeoppaposaurus*, *Leyesaurus*; Marsh and Rowe, 2018; Zhang et al., 2018; Martínez, 2009; Apaldetti et al., 2011). In the basal sauropodomorph *Yunnanosaurus*, the keel appears from the third cervical onwards (Lu et al., 2007), while in *Xingxiulong* it appears between the fourth and ninth vertebra (e.g., Wang et al., 2017), and in *Thecodontosaurus* it is only observed in the tenth (i.e., the last vertebra of the neck; Yates, 2003). In the basal eusauropod *Cetiosaurus*, a ventral keel is present in vertebrae 1-3 (LCM G468.1968) and in cervical 12 (Upchurch and Martin, 2002). The restricted presence of a ventral keel is also observed in *Jobaria*, where it is present in

the third cervical and from the ninth onwards (Upchurch and Martin, 2003). Although the parapophyses are poorly preserved in *Bagualia*, they are noticeably smaller than those of *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986, figure 35) and are positioned differently, being in the mid-dorsoventral length of the centrum and directed lateroposteriorly from the anterior articular surface of the centrum.

The neural arch occupies the full anteroposterior length of the centrum, and there is a marked neurocentral suture, which would indicate that the axis belongs to a subadult individual (Carballido and Sander, 2014). The prezygapophyses are anteroposteriorly short and smooth (Figure 3B), and do not extend beyond the anterior articular face of the centrum. A thin PRDL runs from the prezygapophysis to the diapophysis (Figure 3C),

as is also observed in other sauropods including *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986, figure 35).

The postzygapophyses are sheet-like with the long axis oriented anteroposteriorly and facing lateroventrally, so they are visible in lateral view, unlike *Tazoudasaurus* (Allain and Aquesbi, 2008) in which the postzygapophyses are more horizontally oriented. The postzygapophyses are better developed than the prezygapophyses and have a crest-shaped epiphysis on their dorsal surface, which extends about 0.5 cm from their posterior margin (Figure 3A, C). The TPOL (Wilson, 1999; Janensch, 1929; Osborn and Mook, 1921) is short and joins the postzygapophyses forming the roof of the neural canal, whereas the CPOLs are absent (Figure 3D). The transverse processes are well developed and anteroposteriorly short. In contrast to *Tazoudasaurus*, the ACDL is present and larger than the PCDL, which does not reach to the posterior margin of the articular surface of the centrum. The presence of centrodiaepophyseal laminae is shared with other sauropods, such as *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986, figure 35).

In lateral view, the neural spine is slightly concave anteroposteriorly, similar to but not so deep as that of *Omeisaurus* (He et al., 1988, figure 18B), *Cetiosaurus* (Upchurch and Martin, 2002, figure 2A), and *Mamenchisaurus* (Young and Zhao, 1972), and different from the flat or convex neural spine present in *Tazoudasaurus* (Allain and Aquesbi, 2008, figure 8B), *Patagosaurus* (Bonaparte, 1986, figure 35), and *Jobaria* (MNN TIG 3–5). The SPRLs are narrow and form the roof of the neural canal. In the anterior distal end of the neural spine, just above the junction of both the SPRLs, there is an anterior process (apns) that is also observed in the basal sauropodomorph *Anchisaurus* (Galton, 1976, figure 15D), the eusauropod *Jobaria* (MNN TIG 3–5), and a few neosauropods (i.e., *Europasaurus*, *Erketu*; Carballido and Sander, 2014, figure 2; Ksepka and Norell, 2006, figure 3). The basal sauropodomorph *Sarhsaurus* also has this process, but only in the middle and posterior cervical vertebrae, and also has a distal posterior projection of the spine (Marsh and Rowe, 2018). Therefore, the presence of an apns seems to be a character that was convergently acquired by various sauropodomorphs, both basal and derived. This process is considered as a part of the PRSL by Tschopp et al. (2015: character 151), which is described by Carballido and Sander (2014) in *Europasaurus*. The distal portion of the neural spine becomes broad (Figure 3F), and on its dorsal surface there are pits and grooves. In contrast with

Patagosaurus (Bonaparte, 1986), in *Bagualia*, the posterior end of the neural spine does not extend past the posterior articular surface of the centrum.

Third cervical vertebra. This vertebra (MPEF-PV 3301/12) is completely preserved, but it is deformed at an angle of 45 degrees towards the right side, with respect to the longitudinal axis, so that the right apophyses and zygapophyses are above the level of the left ones by around 2 cm (Figure 4). The centrum has an EI of 3.6 (see Table 3 in Appendix 1). The ventral surface is flat and bears a keel that occupies the anterior half of the anteroposterior length of the centrum and fades posteriorly (Figure 4E). A single ventral keel is present in many sauropodomorphs (e.g., *Adeopapposaurus*, *Amygdalodon*, *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*; Martínez, 2009; Rauhut, 2003; Allain and Aquesbi, 2008; Holwerda et al., 2021) with a few exceptions that have a forked keel (e.g., *Spinophorosaurus*, *Barapasaurus*; GCP-CV-4229; Bandyopadhyay et al., 2010). On the lateral sides there are well-marked pleurocoels that extend anteroposteriorly throughout almost the entire length of the centrum (Figure 4A, C). The septum that separates the left and right pleurocoels is very narrow, and like the axis, presents a rough lateral texture, and does not communicate with internal chambers or with other pneumatic cavities. Rough surfaces are typical of immature specimens (Varricchio, 1997), indicating fast-growing tissue (e.g., Marpmann et al., 2015), which in the case of the holotype specimen of *Bagualia* also accords with the visible neurocentral suture on its cervical vertebrae preserved. The centrum has well-developed ovoid-shaped parapophyses. As in the axis, the ventral margin of the pedicels of the neural arch is easily recognized (on both sides) due to the presence of the neurocentral suture, which has a rough and zipper-like shape. No dorsal notch on the margin of the posterior articular surface is present. This notch has been described as an autapomorphy of *Europasaurus* (Sander et al., 2006), but it is also present in other camarasauromorphs such as *Giraffatitan* (MB.R.2181) and *Euhelopus* (PMU 233) (Carballido and Sander, 2014). In lateral view, at the base of the neural arch, there is a U-shaped recess which was previously considered an autapomorphy of *Spinophorosaurus* (Remes et al., 2009). The transverse processes are well developed. The complete right diapophysis (the articular surface for the tuberculum of the cervical rib) is elliptically-shaped as in other sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*; Allain and Aquesbi, 2008, figure 9A–B; Holwerda et al., 2021, figure 4).

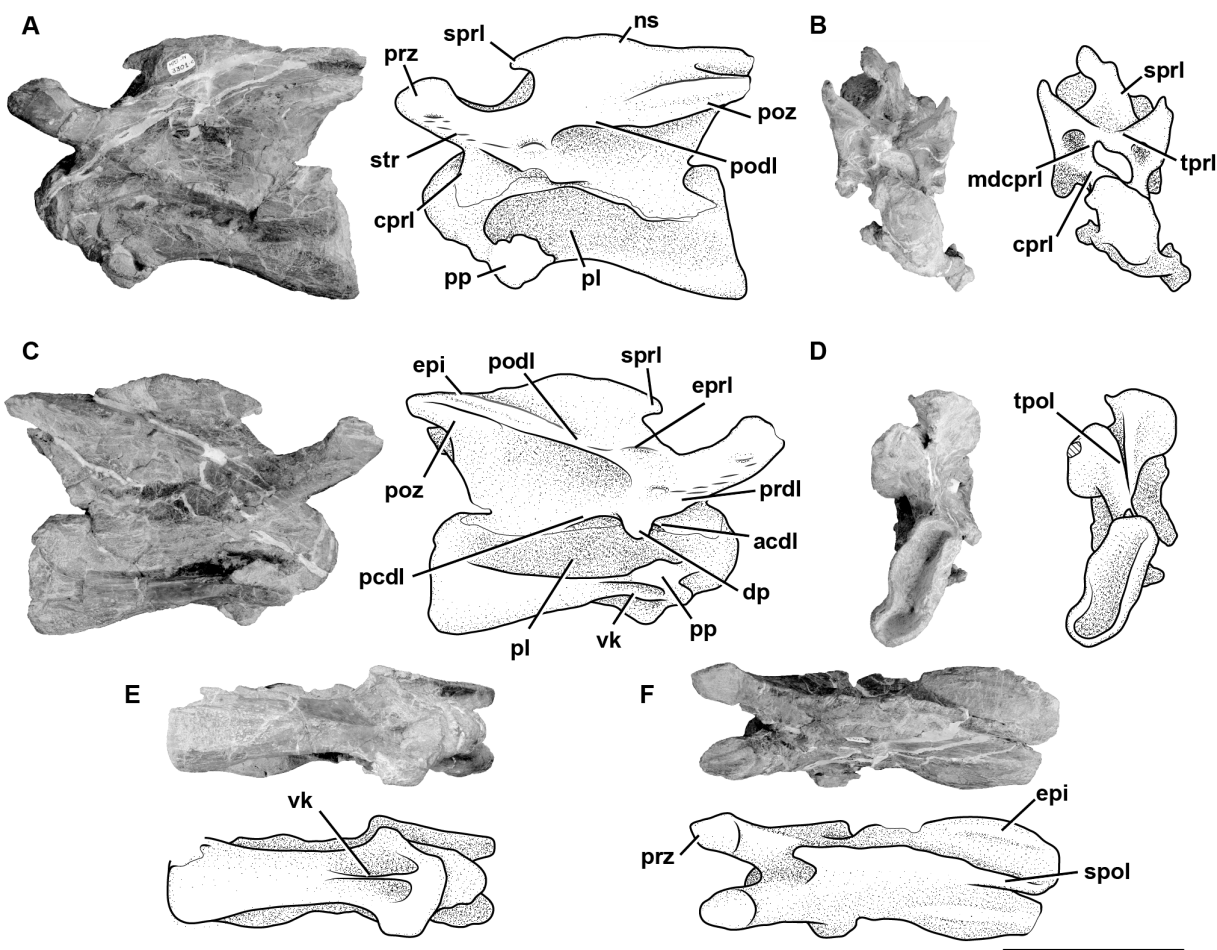


FIGURE 4. Third cervical vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301/12) in left lateral (A), anterior (B), right lateral (C), posterior (D), ventral (E), and dorsal (F) views. Abbreviations: **acdl**, anterior centrodiapophyseal lamina; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **cr**, caudal recess; **dp**, diapophysis; **eipi**, epiphysis; **epri**, epiphysal-prezygapophyseal lamina; **mdcpri**, medial division of the centroprezygapophyseal lamina; **ns**, neural spine; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pl**, pleurocoel; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **pp**, parapophysis; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prz**, prezygapophysis; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **str**, striations; **tpol**, intrapostzygapophyseal lamina; **tpri**, intraprezygapophyseal lamina; **vk**, ventral keel. Hatched pattern represents broken surfaces. Scale bar equals 10 cm.

On the lateral surface of the prezygapophyseal process, on both right and left sides, there are numerous small horizontal smooth striations (Figure 4A, C). These extend to the transverse process, staying close to the anterior border of the PRDL. At the dorsal base of the transverse process, a marked horizontal bulge develops, which could be related to the aforementioned striations. On the right lateral surface, a low EPRL is present (Figure 4C). This lamina is better developed in the middle and posterior vertebrae (see below).

The PCDL extends at an angle of about 10° from the diapophysis to nearly contact the posterior articular surface of the centrum, as in *Jobaria* (MNN TIG 3-5) and *Spinophorosaurus* (GCP-CV

4229). The ACDL is shorter than the PCDL but reaches the anterior margin of the centrum. These laminae define a CDF below the transverse process, which is weakly marked. The neural canal is anteriorly semicircular; posteriorly it is crushed dorsoventrally and displaced to the left side due to the general deformation of the vertebra. The prezygapophyses are well preserved, and their articular surfaces are flat and lateral surfaces convex. Both articular surfaces of the prezygapophyses are directed dorsolaterally and surpass the anterior articular surface of the centrum by around 2 cm. This feature is also observed in other sauropods (e.g., *Spinophorosaurus*, *Jobaria*; GCP-CV 4229, MNN TIG 3–5). On the lateral surface of the prezy-

gapophyseal process, close to the anteroventral margin, there is an anteroposteriorly oriented short, low crest. This small crest does not contact the CPRL and could be homologous to the pre-epiphyses (*sensu* Wilson and Upchurch, 2009; see below). The CPRLs are short and are dorsally divided. Only the medial ramus of the CPRL (mdCPRL) contacts the TPRL and defines a deep CPRF (Wilson et al., 2011; Figure 4B), as in most sauropods (e.g., *Spinophorosaurus*, *Europasaurus*; GCP-CV 4229; Carballido and Sander, 2014). The TPRL is short and contacts directly with the neural canal, forming the roof of it (Figure 4B). The PRDL is well developed (especially on the right side) and is running from the lateroventral edge of the prezygapophyseal process up to the anterior margin of the diapophysis. As in most sauropods the prezygapophyses are flat and surpass the articular surface of the centrum, in the case of this element by around 2 cm. The postzygapophyses are above to prezygapophyses, as in other sauropods (Bonaparte, 1999; McPhee et al., 2015). Due to deformation, the right postzygapophysis is approximately 2 cm higher than the left one. As in most sauropodomorphs, on the laterodorsal surface of the postzygapophyses there are tall, discrete epiphyses (Figure 4F). However, in some basal sauropodomorphs the epiphyses are flat and low (e.g., *Thecodontosaurus*; Yates, 2003). The epiphysis in *Bagualia* runs posteriorly and surpasses the posterior margin of the postzygapophysis as in other sauropodomorphs (e.g., *Thecodontosaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Turiasaurus*, *Jobaria*, *Euhelopus*; Yates, 2003; PVL 4170; Remes et al., 2009; CPT 1220; MNN TIG 3–5; Wilson and Upchurch, 2009). The epiphyses run separately from the SPOL and do not reach it, although this may be related to the position of the vertebra in the cervical series (see below). The postzygapophyses of this vertebra have a greater angle than in the axis, resulting in a long TPOL (Figure 4D). The TPOL is long and extends downwards to the neural canal through a short sTPOL. Therefore, unlike in the axis, the dorsal margin of the neural canal ceases to be in contact with the TPOL. The CPOLs are considered absent in this vertebra, as no clear lamina can be traced, except for the thin walls of the neural canal as in *Tazoudasaurus* (Allain and Aquesbi, 2008, figure 9I–J). The PODL are very well developed, running from the diapophysis to the laterodorsal margin of the postzygapophyseal facet. Below the PODL there is a deep, triangular POCDF, which is more elongated than the one present in the axis.

The neural spine is non-bifurcated and five times anteroposteriorly longer than lateromedially wide, and its anteroposterior length is about 43% of the centrum length. The neural spine is low, with its dorsal edge slightly higher than the postzygapophyses. Its width does not vary throughout its anteroposterior length. Its height is half the height of the centrum (at the posterior articular surface). The dorsal edge of the neural spine is almost flat, with a horizontal edge. The anterior half of the dorsal margin is slightly convex, and the posterior one slightly concave. Spinal laminae (SPRL, SPOL) are thin and enclose deep fossae (SPRF, SPOF). In the anterior distal end of the neural spine, both SPRLs extend anteriorly, producing a process in lateral view. Both SPRLs contacting each other dorsally (maybe a result of preservation), so the SPRF is enclosed by them dorsally. This morphology is also present in the middle and posterior cervical vertebrae of *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229) and *Patagosaurus* (MACN-CH 936). Unlike *Bagualia*, *Spinophorosaurus* also has lateral extensions at the end of the neural spine, which appear to be the distal ends of the spinodiapophyseal laminae (SPDLs).

Fourth cervical vertebra. The fourth cervical vertebra (MPEF-PV 3301/11) is lateromedially compressed and deformed, so that it tilts laterally at an angle of about 45° to the base of its centrum (Figure 5). This deformation has caused the right zygapophyses to meet at unequal angles, and to make the ventral face of the centrum visible in right lateral view. This vertebra is more elongated than the previous vertebrae (EI: 4.1; see Table 3 in Appendix 1).

As in most sauropods, both sides of the centrum have well-defined pleurocoels (Wilson and Sereno, 1998) that occupy almost its entire length (Figure 5A, C), similar to the condition of the more anterior cervical vertebrae described above. These pleurocoels are excavated more deeply in the anterior portion. Though the dorsal, ventral, and anterior margins of the pleurocoels are well marked, the posterior margin is absent, so the pleurocoel fades posteriorly as in *Patagosaurus* (Holwerda et al., 2021, figure 5) and *Spinophorosaurus* (Remes et al., 2009, figure 3A). The septum that separates the pleurocoels is extremely narrow and has a rough texture. The pleurocoels are not connected with any internal chambers or other pneumatic structures, as is common in most non-neosauropod sauropods with few exceptions, such as some mamenchisaurids with camellate internal cavities (e.g., *Mamenchisaurus*; Wedel, 2003,

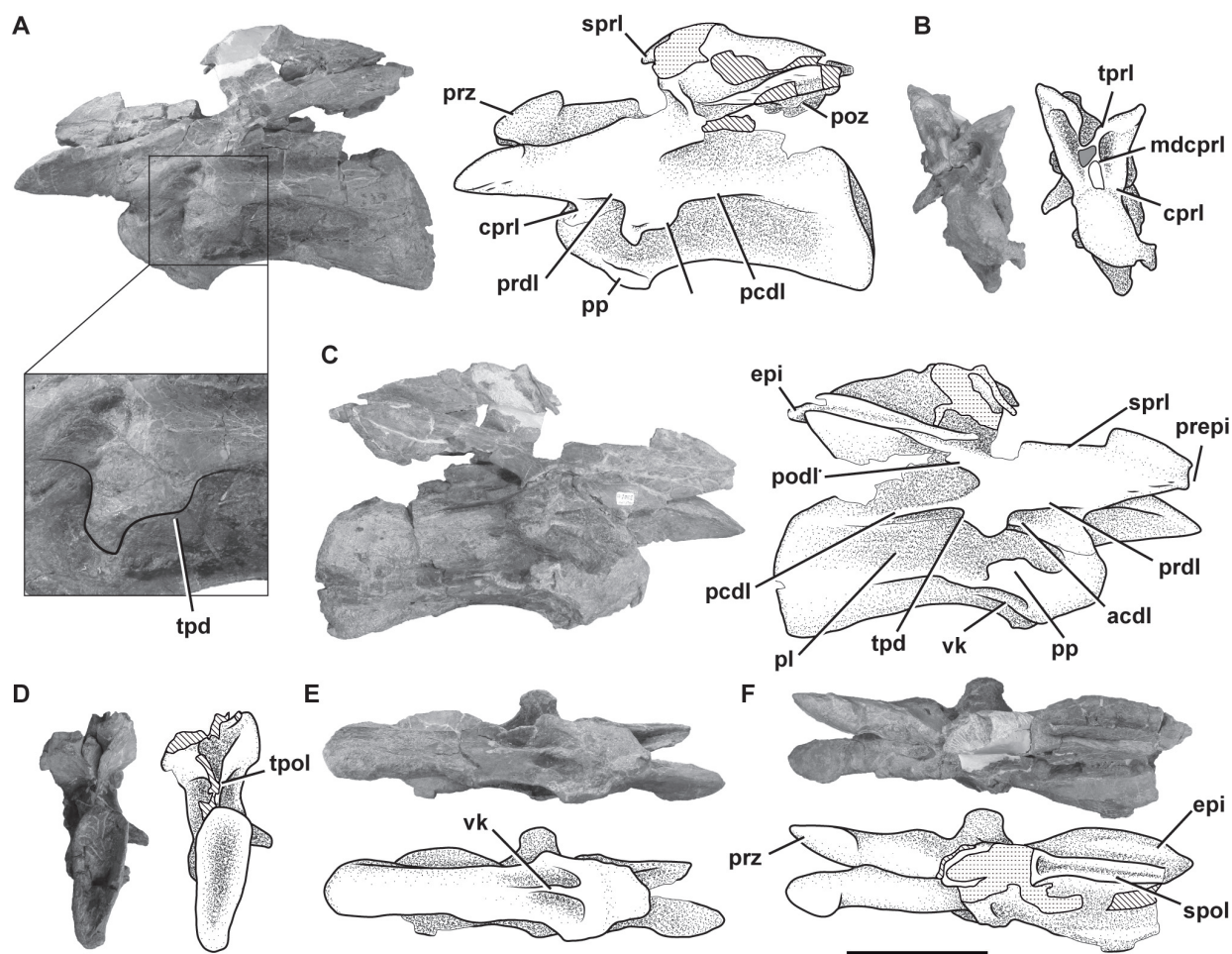


FIGURE 5. Fourth cervical vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301/11) in left lateral (A), anterior (B), right lateral (C), posterior (D), ventral (E), and dorsal (F) views. Abbreviations: **acdi**, anterior centrodiapophyseal lamina; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **dp**, diapophysis; **eipi**, epipophysis; **mdcpri**, medial division of the centroprezygapophyseal lamina; **ns**, neural spine; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pl**, pleurocoel; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **pp**, parapophysis; **prdi**, prezygodiapophyseal lamina; **prepi**, preepipophysis; **prz**, prezygapophysis; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **tpd**, triangular process of the diapophysis; **tprl**, intraprezygapophyseal lamina; **vk**, ventral keel. Hatched pattern represents broken surfaces and dotted pattern represents putty. Scale bar equals 10 cm.

2005). The parapophyses are well developed, having an elliptic shape with the major axis oriented anteroposteriorly. They are situated at the anteroventral corner of the centrum. At the ventral surface of the centrum, there is a marked ventral keel that extends posteriorly for more than a third of the total length of the centrum (Figure 5E), as seen in other sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*; Allain and Aquesbi, 2008; GCP-CV 4229; MACN-CH936). On each side of the ventral keel, there is a deep fossa which fades towards the posterior portion of the centrum, as in other sauropods (e.g., *Amygdalodon*, *Tazoudasaurus*, *Jobaria*; Rauhut, 2003, figure 1D; Allain and

Aquesbi, 2008, figure 9E–F; MNN TIG 3–5). The zipper-like neurocentral suture is also visible in this vertebra. The transverse processes are well-developed and directed lateroventrally. The development of diapophyseal laminae is greater than in the third cervical. The PCDL runs posteroventrally from the diapophysis to its contact with the centrum. On the posterior margin of the transverse process, there is a triangular process (Figure 5A, C) that is also present in other sauropods (e.g., *Shunosaurus*, *Cetiosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Omeisaurus*, *Turiasaurus*; ZDM T5401; LCM G468.1986; Remes et al., 2009; He et al., 1988, figures 20–21; CPT 1220). *Patagosaurus* does not have this trian-

gular process in the holotype (PVL 4170), although it is found in a cervical vertebra referred to this taxon (MACN-CH 936). On both sides, the PCDL extend almost to the posterior articular face. This lamina traverses the vertebra with an inclination hardly greater than that observed in the previous cervical, resulting from the higher position of the diapophysis. The ACDLs are well marked and define, together with the PRDL, a deep PRCDF. Below the transverse process, there is a CDF delimited by the ACDL (anteriorly), the PCDL (posteriorly), and the dorsal edge of the pleurocoel (ventrally). Also, between the PCDL, and the PODL, a POCDF is developed. The PODL has a greater angle than that of the anteriormost cervical vertebrae described above. The prezygapophyseal process surpasses the anterior end of the centrum, and its articular surface is flat, whereas the lateral face is convex. The right prezygapophyseal process is directed dorsally at an angle of 30° with respect to the left one, which is horizontal. As in the anterior vertebra, small horizontal striations can be recognized on the lateral surface of the prezygapophyseal process, and a rough protuberance on the dorsal surface of the diapophysis process (Figure 5A). In the distal ventral margin of the prezygapophyseal process, there is a protruding pre-epipophysis that reaches the anterior end of the process without exceeding it. Pre-epipophyses were initially described as a diagnostic character of *Jobaria* (Serenó et al., 1999; Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004), but are also present in other non-neosauropod eusauropods (e.g., *Shunosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Turiasaurus*; IVPP V 9065; GCP-CV-4229; PVL 4170, MACN CH 936; Ouyang and Ye, 2002, figure 17; CPT 1220) and some more derived taxa (e.g., *Camarasaurus*, *Apatosaurus*; BYU 9047, CM 84), so its distribution is greater than previously thought. In some taxa, the pre-epipophyses extend on the lateral side of the prezygapophyseal process towards the diapophysis as a tall, rugose crest (e.g., *Klamelisaurus*, *Moabosaurus*, *Euhelopus*, *Kaatedocus*; Moore et al., 2020; Britt et al., 2017, figure 16B; Wilson and Upchurch, 2009, figure 9; Tschopp et al., 2015, figure 51A) or as low striations, as seen in *Bagualia* (also, e.g., *Turiasaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Malawisaurus*; CPT 1220; GCP-CV-4229 / HB1; MACN-CH 936; Gomani, 2005, figure 9). These lateral striations in *Bagualia* coincide with the site of attachment for epaxial musculature (Wedel and Sanders, 2002; Tsuihiji, 2005).

The CPRLs are short and define, together with the lateral walls of the neural canal and the TPRL, deep CPRFs (Figure 5B). The TPRLs contact each other medially, close to the roof of the neural canal. Only the proximal and distal (at the distal tip of the neural spine) portions of the thin SPRL are preserved. The right postzygapophysis is approximately 2 cm above the left one due to the deformation, and its articular surfaces are flat and sheet-like. Both postzygapophyses have an angle of approximately 30 degrees with respect to the horizontal plane of the centrum, which is common in sauropods, and causes them to always be located above the prezygapophyses and exceed the posterior face of the centrum (e.g., *Shunosaurus*, *Spinophorosaurus*; Zhang, 1988, figures 24–27; Remes et al., 2009, figure 3A). In contrast, the basal sauropodomorphs have postzygapophyses with a low angle, so they are located at the same height or slightly higher than the prezygapophyses (e.g., *Yizhouosaurus*, *Adeopapposaurus*, *Leyesaurus*; Zhang et al., 2018, figure 4A; Martínez, 2009, figure 15; Apaldetti et al., 2011, figure 7). There are no CPOLs. The TPOL is thin, and due to the lack of the portion between this lamina and the roof of the neural canal, it is not possible to say with certainty if there is a sTPOL (Figure 5D). Finally, the SPOLs are well defined but fuse at the posterior end of the neural spine.

The finger-shaped epipophyses extend posteriorly from the posterior margin of the postzygapophysis (Figure 5C, F). The right epipophysis exceeds (by about 0.5 cm) the posterior margin of the postzygapophysis, whereas this extension is not preserved on the other side. On the right lateral side there is preserved a proximal portion of the EPRL (Figure 5C). This lamina is better developed in the mid and posterior cervicals (see below). On the left side there is a vertical lamina extending from the PODL to the anterior margin of the neural spine, although this may be due to asymmetry in the vertebra.

Despite the neural spine being poorly preserved, it is clearly low, longer anteroposteriorly than medially, and is about 30% of the length of the centrum. It is around three times longer than tall. Its width is constant along the anteroposterior length, whereas this increases to around four times more in the dorsal portion than its base. The dorsoventral height of the neural spine is equal to half of the height of the vertebral centrum.

Fifth cervical vertebra. This vertebra (MPEF-PV 3301/14) is well preserved but was strongly deformed by the force of lateromedial compression

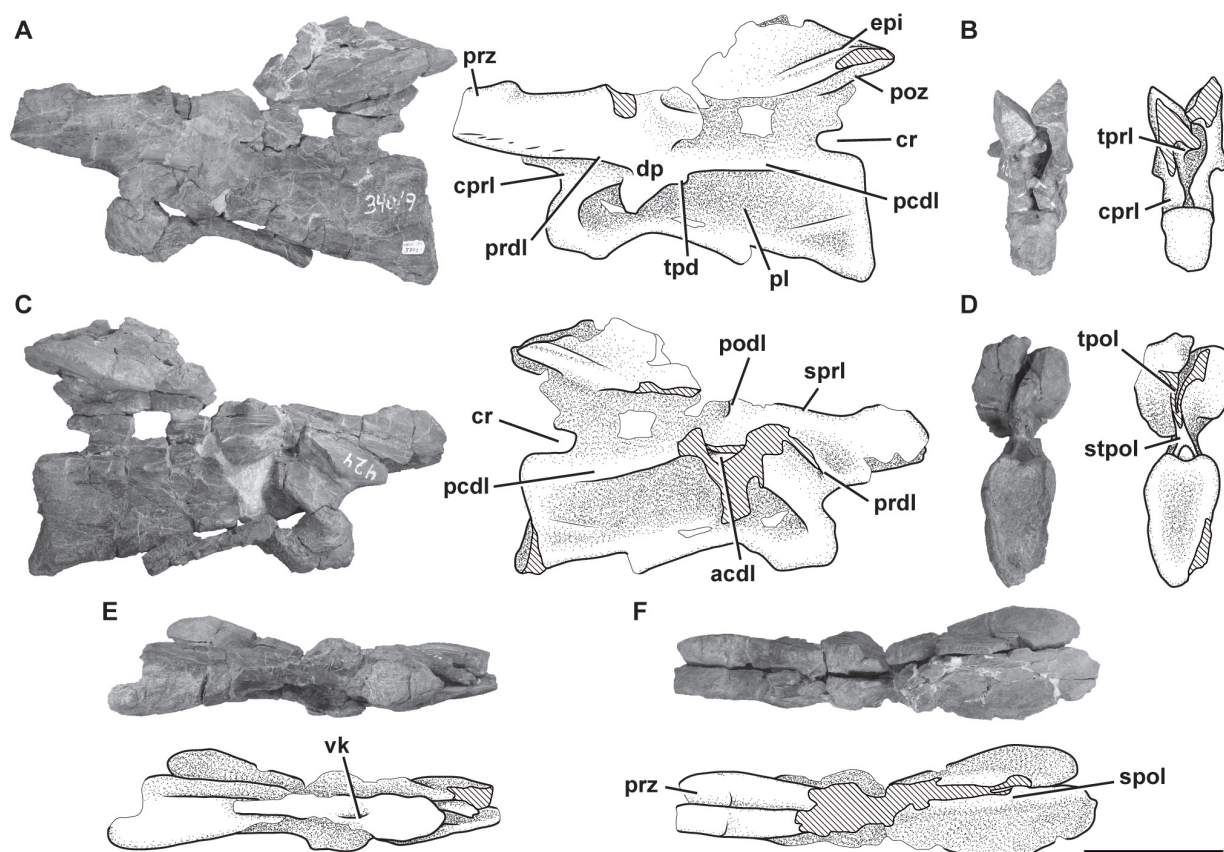


FIGURE 6. Fifth cervical vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301/14) in left lateral (A), anterior (B), right lateral (C), posterior (D), ventral (E), and dorsal (F) views. Abbreviations: **acdl**, anterior centrodiaophyseal lamina; **cprl**, centro-prezygapophyseal lamina; **cr**, caudal recess; **dp**, diapophysis; **epl**, epiphysis; **pcdl**, posterior centrodiaophyseal lamina; **pl**, pleurocoel; **podl**, postzygodiaophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **prdl**, prezygodiaophyseal lamina; **prz**, prezygapophysis; **spri**, spinoprezygapophyseal lamina; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **stpol**, single intrapostzygapophyseal lamina; **tpd**, triangular process of the diapophysis; **tpol**, intrapostzygapophyseal lamina; **tpri**, intraprezygapophyseal lamina; **vk**, ventral keel. Hatched pattern represents broken surfaces. Scale bar equals 10 cm.

during the diagenetic process (Figure 6). As a result of this deformation, the posterior portion of the centrum, the neural spine, and the postzygapophyses are slightly inclined to the right. This vertebra has an elongate centrum with an EI of 3.8 (see Table 3 in the Appendix 1). The ventral surface of the centrum bears a short keel (Figure 6E), which is restricted to the anterior portion of the centrum, being relatively shorter than that of more anterior cervical vertebrae. This shortening of the keel on a middle cervical vertebra also occurs in *Spinophorosaurus* (GCP-CV-4229), but it does not happen in *Patagosaurus*, where the ventral keel exceeds half the length of the centrum (MACN-CH 936; Holwerda et al., 2021, figure 6E). The well-marked pleurocoel occupies almost the entire length of the centrum (Figure 6A, C). The septum that separates left and right pleurocoels is wider than that of anterior cervical vertebrae, although it

maintains the rough texture described above. As in more anterior cervicals, the pleurocoels are not communicating with internal pneumatic cavities. On the posteroventral corner of the centrum there is a triangular deepening, separated from the pleurocoel by a low and thin crest that runs posterodorsally from the ventral margin of the centrum to reach the posterior articular surface (Figure 6A, C). The parapophyses are low and slightly ventrally projected, and the cervical ribs were not fused.

The maximum height of the neural arch is similar to the maximum height of the posterior articular surface of the centrum. As in more anterior cervical vertebrae, the base of the neural arch is triangular in anterior and posterior views, and the neural canal is semicircular (higher than wide), which seems to be a preservational artifact due to lateromedial compression. In this element, the neurocentral suture is still visible anteriorly, but is less

distinct than in the more anterior cervical vertebrae. This is interpreted as evidence of greater fusion with the centrum than in the anterior vertebrae and a neurocentral closure pattern from posterior to anterior in both the cervical series as a whole and within each vertebra, a typical feature of sauropods (Irmis, 2007). As in the third cervical vertebra, there is a caudal recess in the posteroventral end of the neural arch, although it is larger. Only the left transverse process is preserved. The transverse process is lateroventrally oriented, but at a lower angle than those of more anterior cervical vertebrae. The ACDL is a short and vertical lamina positioned just below the transverse process as is seen in *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229).

The PCDL extends from the posterior margin of the transverse process to close to the posterior articular surface of the centrum. As in the fourth cervical vertebra, there is a triangular process on the posterior margin of the transverse process. The prezygapophyses are directed anteriorly and horizontally, surpassing the anterior articular face of the centrum by 7 cm. The articular surface is slightly convex and faces dorsomedially at an angle of around 45 degrees. The CPRLs are stout and single laminae. A thin TPRL runs medially to both prezygapophyses (Figure 6B), and it is not possible to recognize a sTPRL due to poor preservation of this zone. The PRDL is preserved on the left side of this vertebra and is well developed, extending posteroventrally from the ventral margin of the prezygapophysis at a lower angle than the fourth cervical vertebra. As previously described, on the lateral surface of the prezygapophyseal process, close to the anterior margin of the PRDL, there are numerous, small, horizontal striations. The PODLs are directed dorsally at an angle of 30 degrees. From the left PODL, a smooth EPRL appears to extend towards the SPRL, although this area is badly damaged. The postzygapophyses are flat, and the dorsolateral surfaces bear weak epiphyses that extend posteriorly but do not pass beyond the posterior margin of the postzygapophyses (Figure 6A). Therefore, the epiphyses of this vertebra are not as posteriorly developed as those of the more anterior cervical vertebrae, but are dorsoventrally higher. Both postzygapophyses are medially connected to each other through a thin TPOL. The sTPOL runs from the roof of the neural canal to the TPOL. The sTPOL is longer than the present in the third cervical vertebra (Figure 6D). The elongation of the sTPOL through the series is common in other sauropods (e.g., *Cetiosaurus*,

Camarasaurus, *Apatosaurus*; Carballido and Sander, 2014).

The neural spine is poorly preserved, missing most of their anterior half and its dorsal margin. The thin SPOLs are close to each other due to the lateromedial compression of this element (Figure 6F).

Sixth cervical vertebra. The sixth cervical vertebra (MPEF-PV 3301/15) is incomplete, lacking the anterior half of its centrum, so the parapophyses and the ventral keel (if was present) were not preserved (Figure 7). As in the other, more anterior cervical vertebrae, it is lateromedially compressed. This deformation also caused the right zygapophyses to be 3 cm below the level of the left ones. Both sides of the centrum have well-marked pleurocoels. The preserved posterior half of the pleurocoel extends to near the posterior margin of the centrum (Figure 7A, C). As in the fifth cervical vertebra, on the posteroventral corner of the centrum there is a triangular deepening, which is separated anterodorsally from the pleurocoel by a thin, almost horizontal lamina. This deepening is shallower than in the fifth cervical vertebra. This feature is also seen in *Amygdalodon* (MLP 46-VIII-21-1/8) and *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229), but is absent in most other sauropods (e.g., *Cetiosaurus*, *Haplocantosaur*, *Camarasaurus*, *Giraffatitan*). The septum separating the pleurocoels is thicker than that of the fifth cervical vertebra, and exhibits the rough lateral texture also observed in the other elements of the holotype.

The neurocentral suture, recognized in the previous vertebrae, is not visible in this element, but its presence is somewhat uncertain considering that its anterior portion is not preserved. As in the third and fifth cervical vertebrae, there is a caudal recess in the base of the neural arch. The transverse processes are directed lateroventrally, with the diapophyses facing ventrally. The transverse process is ventrally supported by a short, vertical ACDL, slightly more developed in this vertebra than in the more anterior one. The PCDL extends from the diapophysis to near the dorsal margin of the posterior face of the centrum. This lamina is longer than those present in the middle cervical vertebrae of other sauropods, such as *Volkheimeria* (PVL4077), *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229), and *Patagosaurus* (PLV 4170).

The prezygapophyseal processes are horizontally oriented and anteriorly directed, with sheet-like flat surfaces facing dorsolaterally at an angle between 75 degrees (the left one) and 45 degrees (the right one). As in the fourth cervical

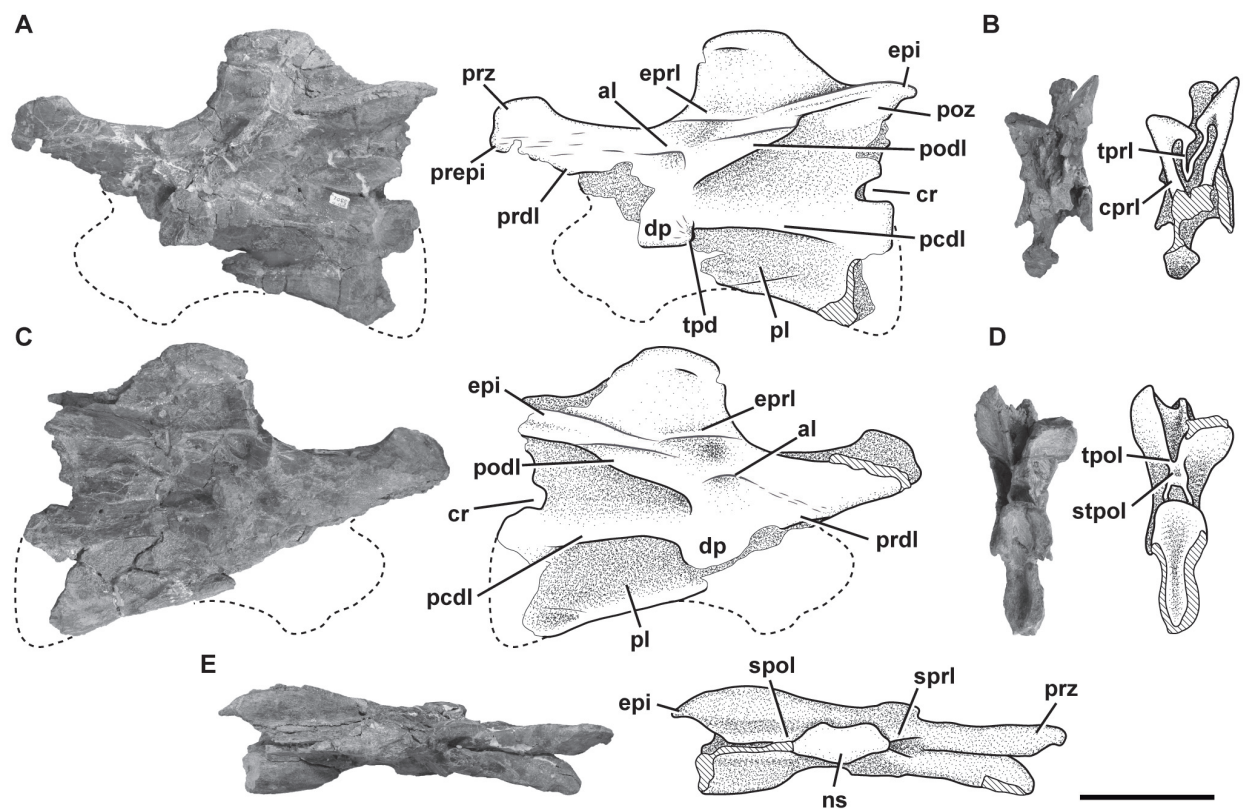


FIGURE 7. Sixth cervical vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301/15) in left lateral (A), anterior (B), right lateral (C), posterior (D), and dorsal (E) views. Abbreviations: **al**, accessory lamina; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **cr**, caudal recess; **dp**, diapophysis; **e**pi, epipophysis; **epri**, epipophyseal-prezygapophyseal lamina; **ns**, neural spine; **pcdl**, posterior centrodiaepophyseal lamina; **pl**, pleurocoel; **podl**, postzygodiaepophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **prdl**, prezygodiaepophyseal lamina; **prepi**, pre-epipophysis; **prz**, prezygapophysis; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **stpol**, single intrapostzygapophyseal lamina; **tpd**, triangular process of the diapophysis; **tpol**, intrapostzygapophyseal lamina; **tpri**, intraprezygapophyseal lamina. Dashed line for the reconstructed parts, and hatched pattern for broken surfaces. Scale bar equals 10 cm.

vertebra, there is a pre-epipophysis on the distal ventral margin of the prezygapophyseal process. In this case, the pre-epipophysis is better developed than that of the fourth cervical vertebra, forming an anteroventrally directed protrusion that extends slightly past the anterior end of the prezygapophyses. The lateral surface of the prezygapophyseal process has numerous horizontal striations continuous with the pre-epipophysis. The PRDL are poorly preserved on both sides. The TPRL is narrow and long (Figure 7B). Due to poor preservation of the anteroventral portion of the neural arch, it is not possible to recognize the presence of a sTPRL.

The ACDL and PCDL enclose a small CDF, which lies just below the transverse process. As in the anterior vertebrae there is a triangular process on the posterior margin of the transverse process. The PODL is posterodorsally directed from the diapophysis at an angle of 50 degrees, to contact the postzygapophysis anteriorly. This lamina is straight

in dorsal view, as in most sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Cetiosaurus*, *Jobaria*, *Nigersaurus*; Allain and Aquesbi, 2008, figure 9; Upchurch and Martin, 2002, figure 2; MNN TIG 3–5; MNN GAD 512). However, the PODL is concave in dorsal view in middle cervical vertebrae of certain taxa (e.g., *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Euhelopus*; GCP-CV 4229; MACN-CH 936; Ouyang and Ye, 2002, figure 15; Wilson and Upchurch, 2009, figure 11). The PODL delimits a deep POCDF dorsally. As described in the fourth cervical vertebra, an EPRL projects anteriorly from the lateral margin of the postzygapophysis onto the SDF, converging with the SPRL (Figure 7A, C). The EPRL was initially identified as a synapomorphic feature of Rebbachisauridae (e.g., *Nigersaurus*, *Demandasaurus*, *Zapalasaurs*; Sereno et al., 2007; Torcida et al., 2011; Salgado et al., 2006), but this lamina presents a broader distribution, and has also been recognized in some basal macronar-

ians, such as *Camarasaurus* (BYU 9047) and *Euhelopus* (Wilson and Upchurch, 2009, figures 9–10), and the titanosaur *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009). Within non-neosauropod sauropodomorphs, a similar lamina to that seen in *Bagualia* is present in a few basal eusauropods (e.g., *Moabosaurus*, *Klamelisaurus*; Britt et al., 2017, figures 13G, 14B, 16B, 17B; Moore et al., 2020). In contrast to *Bagualia* and the aforementioned taxa, the posterior cervical vertebrae of *Patagosaurus* exhibit a short, smooth lamina restricted within the SDF and without contacting any other structure (MACN-CH 936), so this lamina is not interpreted here as a true EPRL. A second lamina within the SDF is present below the EPRL in *Bagualia*, which is less marked and more curved. Both laminae are smooth and define small subfossae within the SDF (Figure 7A, C). The postzygapophyses are flat and visible laterally. There are no CPOLs developed, as the lateral walls of the neural canal are thin and dorsally connected to the sTPOL. The sTPOL forms the roof of the neural canal and connects it to the ventral margin of the TPOLs (Figure 7D). The TPOLs are ventromedially directed from the postzygapophyses at an angle of some 80 degrees. The complete left epiphysis extends posteriorly around 0.5 cm from the posterior end of the postzygapophysis.

The neural spine is rectangular, with rounded anterior and posterior edges in lateral view. Its anteroposterior length is three times its lateromedial width. The dorsoventral height is less than the dorsoventral height of the vertebral centrum (measured on its posterior articular surface). The SPRLs are well developed and are joined in the mid dorsoventral length of the neural spine (Figure 7E). In this vertebra it seems that the SPRLs are not anteriorly extended as in cervical 3. The SPOL is thin and reaches the posterior dorsal end of the neural spine.

Seventh cervical vertebra. MPEF-PV 3301/16 has been deformed by lateromedial compression, which caused the right side to be above the left one (Figure 8). The vertebra is almost complete, lacking only its left postzygapophysis and a fragment of its middle ventral portion of the centrum. This centrum has the greatest elongation index in the preserved cervical series of the holotype specimen MPEF-PV 3301 (aEI: 4.6; see Table 3 in the Appendix 1). The ventral surface of the centrum has two well-marked medial keels, an anterior and a posterior one (Figure 8F). The anterior one is 4.5 cm long and is slightly longer than the posterior one, and is positioned at the level of the parapoph-

yses and is bounded by two shallow fossae. The posterior ventral keel extends around 3 cm anterior to the posterior articular surface of the centrum. This accessory posterior keel is also seen in other mid-posterior cervical vertebrae from the referred specimens (see below). This posterior keel is also present in *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229), but absent in *Patagosaurus* (MACN-CH 936; Holwerda et al., 2021, figure 8C). Both sides of the centrum have well-marked pleurocoels that occupy almost the entire anteroposterior length of the centrum (Figure 8A, D). The septum that separates the pleurocoels is thicker than in the sixth cervical vertebra, following the trend of posterior widening, but has a similar rough texture. As in the anterior vertebrae, there is a deep, triangular fossa on the posteroventral corner of the centrum, although in this vertebra it is shallower, and the anterodorsal crest is low. The right parapophysis is almost complete and lateroventrally directed, whereas the left one is shorter, rounded, and dorsolaterally directed as a result of taphonomic deformation. As in more anterior cervical vertebrae, the cervical ribs were not fused to the centrum.

The base of the neural arch is triangular in shape in anterior view, but the neural canal is ovoid and compressed lateromedially. A zipper-like neurocentral suture is weakly marked at the anterior end of this element. The right transverse process and its diapophysis are complete whereas the left transverse process is broken, only preserving some of the laminae that connect the diapophysis to the centrum and neural arch. The ACDL is a short and slightly anteroventrally oriented lamina positioned just below the transverse process. The PCDL is longer than the ACDL and extends from the posterior margin of the transverse process to the posterodorsal surface of the centrum. As in the previous vertebrae, there is a triangular process on the posterior margin of the transverse process, which is present in other mid-cervical vertebrae found in the quarry (see below). Below the transverse process there is a deep, triangular CDF defined anterodorsally by the ACDL, posterodorsally by the PCDL, and ventrally by the centrum. Posteriorly and parallel to the ACDL and below the PCDL, there is a short accessory lamina (Figure 8A). This is an uncommon lamina, which has previously been described in the rebbachisaurid *Nigersaurus* (MNN GAD 512) and the macronarian *Europasaurus*, and in the latter taxon was called the accessory ACDL (Carballido and Sander, 2014, figures 4D, 7E).

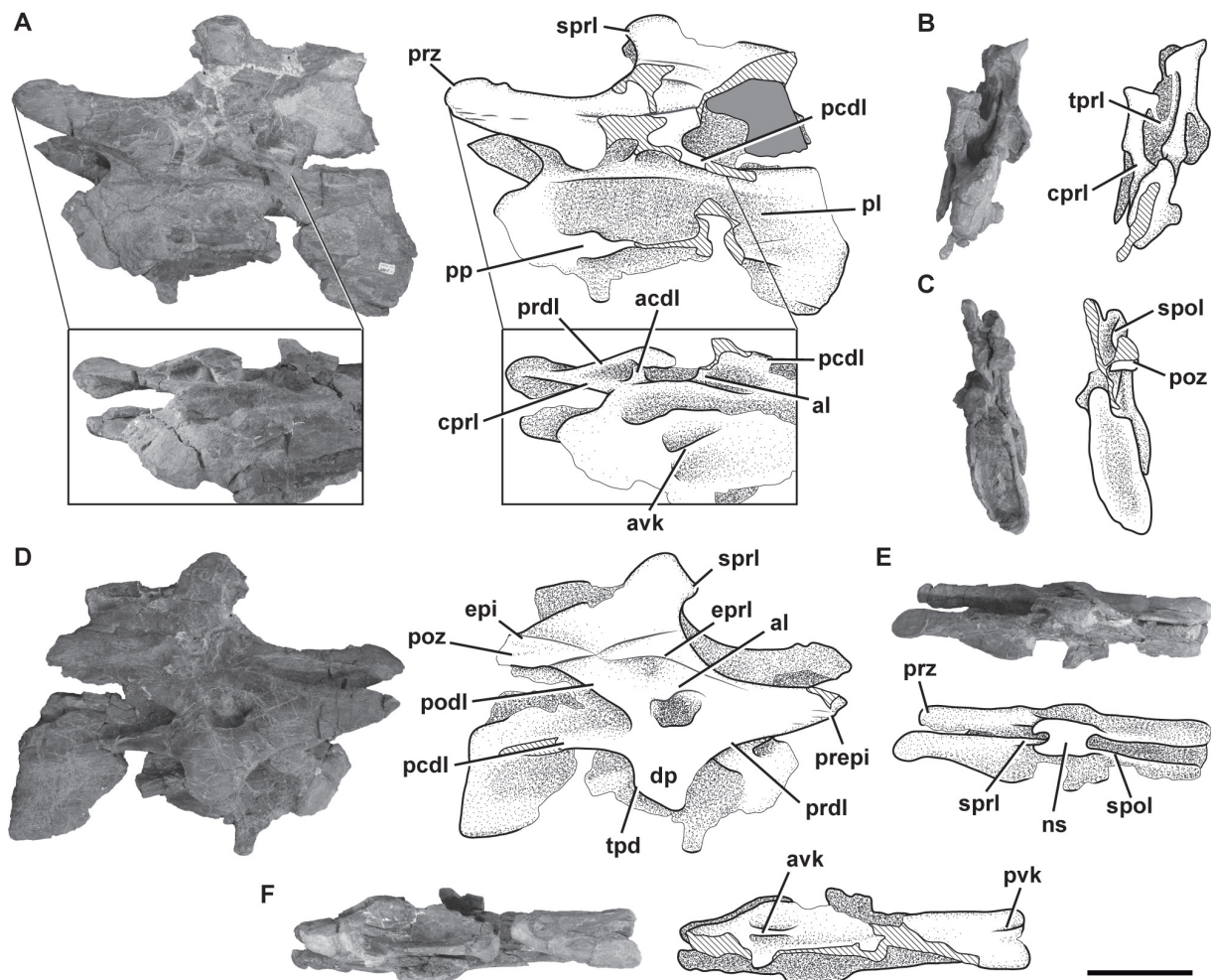


FIGURE 8. Seventh cervical vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 3301/16) in left lateral and ventrolateral (A), anterior (B), posterior (C), right lateral (D), dorsal (E), and ventral (F) views. Abbreviations: **acdl**, anterior centrodiapophyseal lamina; **al**, accessory lamina; **avk**, anterior ventral keel; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **dp**, diapophysis; **epi**, epiphysis; **epri**, epiphysal-prezygapophyseal lamina; **ns**, neural spine; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pl**, pleurocoel; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **pp**, parapophysis; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prepi**, pre-epiphysis; **prz**, prezygapophysis; **pvk**, posterior ventral keel; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **tpd**, triangular process of the diapophysis; **tpri**, intraprezygapophyseal lamina. Hatched pattern represents broken surfaces. Scale bar equals 10 cm.

The CPRL is long and forms the lateral walls of the neural canal, while a thin and short TPRL (poorly preserved) is directed ventrally, directly contacting the roof of the neural canal (Figure 8B). The prezygapophyses have flat, sheet-like articular surfaces. Both are directed anteriorly, parallel to the plane of the centrum, and extend past the condyle for about 4 cm. As in the fourth and sixth cervical vertebrae, there is a marked pre-epiphysis, although it is more weakly developed and does not reach the anterior tip of the prezygapophysis. The lateral surface of the prezygapophyseal process possesses small horizontal striations, as have

been described for the anterior vertebrae. The PRDL also has a greater angle of inclination than in the anterior vertebrae. The right postzygapophysis is complete and well preserved, whereas the left one is broken. The preserved postzygapophysis is directed horizontally backward without extending beyond the posterior surface of the centrum. Its lateral edge is convex and the epiphysis is present and prominent, being stout and dorso-ventrally high. Whereas the epiphyses of the anteriormost cervical vertebrae are posteriorly directed, surpassing the postzygapophysis, in this vertebra the posterior edge of the epiphysis is at

the same level as the postzygapophysis. Below the postzygapophyses, it is not possible to recognize the TPOLs or sTPOL due to lateral crushing of the vertebra and general poor preservation. As has been described in the anterior vertebrae, there are EPRLs (Figure 8A, D). This lamina is long and defines the dorsal margin of a small fossa within the SDF. Beneath this small fossa, there is an accessory lamina that does not contact any other lamina and that defines a very deep fossa on the dorsal surface of the transverse process, although this is likely to be due to the crushing of the vertebra.

The neural spine is oriented slightly anteriorly and is anteroposteriorly short, being around one sixth the length of the centrum. The distal end is around twice as lateromedially wide than the base of the spine, and is 1.5 times anteroposteriorly longer than lateromedially wide at its distal tip. The dorsoventral length of the spine is less than the dorsoventral length of the vertebral centrum. The SPRL extends from the dorsal surface of the prezygapophysis to the distal end of the neural spine (Figure 8E). As in the third cervical vertebra, both SPRLs extend anteriorly at the distal end of the spine. The SPOLs are thin and extend from the postzygapophyses to the posterodorsal margin of the neural spine (Figure 8C). Both anteriorly and posteriorly, deep fossae are enclosed between the SPRLs and SPOLs, respectively. Neither PRSL nor POSL are present and the anterior and posterior surfaces are rough. As in *Patagosaurus* (Holwerda et al., 2021), the SPD is not present in any cervical vertebrae of *Bagualia*.

MPEF-PV 11040. This specimen consists of two middle cervical vertebrae (which, by comparison to the holotype specimen, are interpreted as the fourth and fifth or perhaps the fifth and sixth cervical vertebrae). As this specimen overlaps with two of the cervical vertebrae previously described (either 4–5 or 5–6), only a brief description is given here.

The more anterior vertebra (MPEF-PV 11040/1) is an incomplete neural arch (including the neural spine) that lacks its anterior portion, including the prezygapophyses and transverse processes (Figure 9). Both postzygapophyses are preserved and the thin, paired TPOL runs ventrally from them to contact the roof of the neural canal (Figure 9C). Above the postzygapophyses, there are weakly developed epipophyses, and although their posterior tips are missing, they project posteriorly to the postzygapophyses (as described for MPEF-PV 3301-13/11/15; Figure 9A, D, E). In this vertebra,

an EPRL is preserved within the SDF, which is smooth and extends from the PODL to the SPRL and appears to have a slightly marked contact with the epipophysis (Figure 9A, D).

The neural spines of the fourth and fifth cervical vertebrae of the holotype were not preserved, making it impossible to directly compare the morphology of this specimen with the holotype. The neural spine is around four times anteroposteriorly longer than lateromedially wide. Based on the shortening trend described for the neural spine, and the proportions of the third and sixth vertebrae, this neural spine can be interpreted as a fourth or fifth position. The anterodorsal edge and the posterior portion of the neural spine are incomplete. Therefore, it is not possible to distinguish the presence of an anterior extension of the SPRLs (Figure 9B), which was present in the third, fourth, and seventh cervical vertebrae of MPEF-PV 3301. A thin SPOL runs from the postzygapophyses up to the posterodorsal end of the neural spine (Figure 9E). The neural spine widens lateromedially towards its distal end (around twice that of its base). The dorsal surface is convex and rough with small striations anteroposteriorly oriented.

The following cervical vertebra of this specimen (MPEF-PV 11040/2) is nearly complete (Figure 10). The centrum is opisthocoelus and elongated. The elongation index estimated for this element (aEI: 3.1; see Table 3 in Appendix 1) is not exact, given that the centrum is incomplete. The ventral surface is flat in transverse section, and bears two median keels, one at the anterior section, at the level of the parapophysis, and the other at the posterior third as seen in the seventh cervical vertebra of MPEF-PV 3301 (Figure 10F). Both keels have the same length (around 7 cm) and extend towards the mid length of the centrum before fading. On each side of the anterior keel, there is a deep fossa that becomes deeper anteriorly. On the left side (where it is possible to observe), there is a concavity posterior to the parapophysis, which is almost continuous with the pleurocoel (Figure 10D). Dorsally-excavated parapophyses without a septum dividing them from the pleurocoels are also observed in *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229) and *Patagosaurus* (MACN-CH 936, PVL 4170). In contrast, a marked septum is present in neosauropods (Upchurch, 1998). Both transverse processes are incomplete, but the right retains its posterior margin, where a portion of the triangular process described in MPEF-PV 3301 is present (Figure 10A). The ACDL is situated anterior to and below the transverse process and is ori-

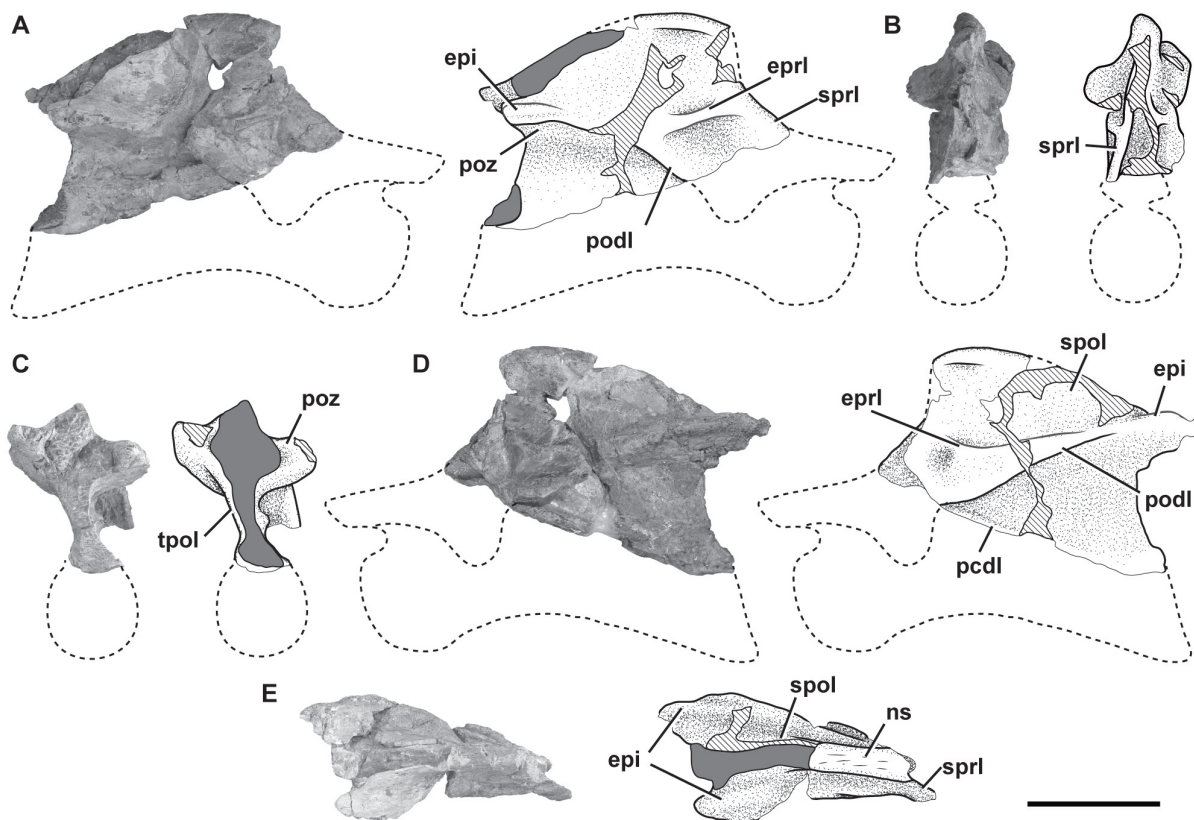


FIGURE 9. Middle cervical vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 11040/1) in right lateral (A), anterior (B), posterior (C), left lateral (D), and dorsal (E) views. Abbreviations: **e**pi, epiphysis; **ep**ri, epiphysal-prezygapophysal lamina; **ns**, neural spine; **pc**dl, posterior centrodiapophysal lamina; **po**dl, postzygodiapophysal lamina; **po**z, postzygapophysis; **sp**ri, spinoprezygapophysal lamina; **tp**ol, intrapostzygapophysal lamina. Dashed line for the reconstructed parts. Hatched pattern represents broken surfaces and grey form represents sediment. Scale bar equals 10 cm.

ented anteroventrally, contacting the CPRL before reaching the centrum. As in the seventh cervical vertebra, on the left side (where it is preserved) there is a short accessory lamina below the PCDL that runs anteroventrally (Figure 10D). Only the base of the left prezygapophysal process is preserved. As seen in MPEF-PV 3301, the CPRL bifurcates in an mdCPRL that connects the centrum with the sTPRL (Figure 10B). The mdCPRL forms the walls of the neural canal and is present in most sauropods (e.g., *Spinophorosaurus*, *Europasaurus*; GCP-CV 4229; Carballido and Sander, 2014). The roof of the neural canal is connected with the TPRL via a thin sTPRL. Both the CPRLs and TPRL delimit a single deep CPRF below the prezygapophysal process on each side of the neural canal. This fossa is deeper than those present in the anterior cervical vertebrae (which preserve this area) of MPEF-PV 3301. This difference is interpreted as a product of the more posterior position of this cervical element. As described in

the anterior vertebrae, there is an EPRL within the SDF which extends from the lateral margin of the postzygapophysis to the SPRL (Figure 10A, D). This lamina forms the dorsal margin of a deep subfossa within the SDF. Furthermore, there is an accessory lamina below the EPRL that does not contact any other lamina and defines a marked subfossa both dorsally and ventrally.

From the medial edge of the postzygapophyses the TPOLs run ventromedially to the roof of the neural canal (Figure 10C). The epiphyses are poorly developed on the dorsal surface of the postzygapophyses. The preserved portion of the left epiphysis extends posteriorly from the postzygapophysis, slightly surpassing the posterior articular surface of the centrum. From the dorsomedial surface of the postzygapophysis, the SPOL is oriented anterodorsally at an angle of 45 degrees towards the posterior margin of the distal tip of the neural spine. The SPOF is as deep as the SPRF and also occupied the total length of the neural spine.

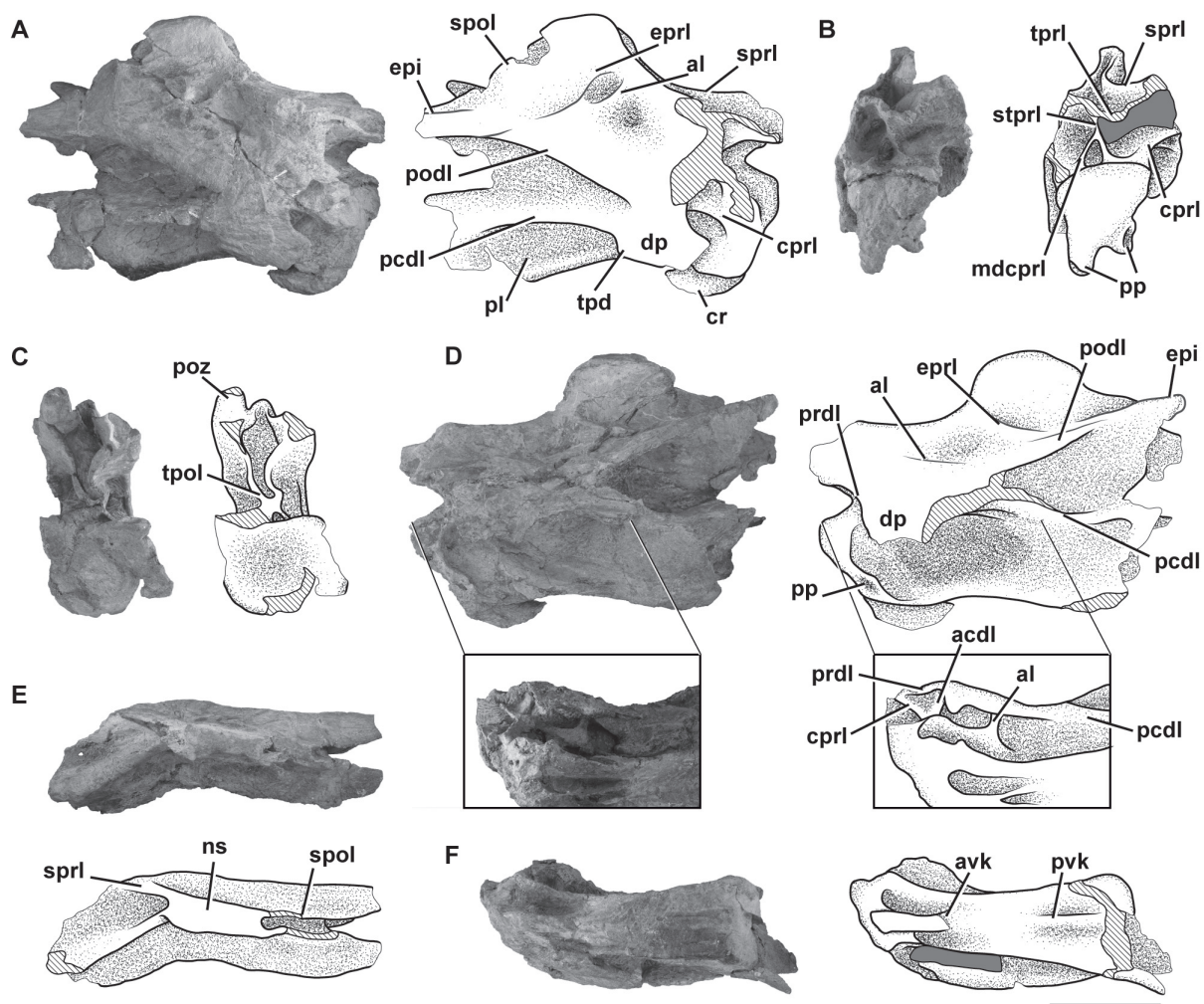


FIGURE 10. Middle cervical vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 11040/2) in right lateral (A), anterior (B), posterior (C), left lateral and lateroventral (D), dorsal (E), and ventral (F) views. Abbreviations: **acdli**, anterior centrodiapophyseal lamina; **al**, accessory lamina; **avk**, anterior ventral keel; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **cr**, cervical rib; **dp**, diapophysis; **epi**, epiphysis; **epri**, epiphyseal-prezygapophyseal lamina; **mdcpri**, medial division of the centroprezygapophyseal lamina; **ns**, neural spine; **pcdli**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pl**, pleurocoel; **podli**, postzygodiapophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **pp**, parapophysis; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **pvk**, posterior ventral keel; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **sprli**, spinoprezygapophyseal lamina; **stpri**, single intraprezygapophyseal lamina; **tpol**, intrapostzygapophyseal lamina; **tpd**, triangular process of the diapophysis; **tpri**, intraprezygapophyseal lamina. Hatched pattern represents broken surfaces and grey form represents sediment. Scale bar equals 10 cm.

The neural spine widens lateromedially towards its distal end, being 2.7 times anteroposteriorly longer than lateromedially wide (like the sixth cervical of the holotype) and three times shorter than the total anteroposterior length of the centrum (Figure 10E). As the sixth cervical vertebra, the SPRLs do not extend anteriorly from the distal end of the neural spine.

MPEF-PV 3408. This cervical vertebra is almost complete, although strongly dorsoventrally crushed (Figure 11). Given its low elongation index and

general morphology it is considered a posterior cervical vertebra. The centrum is opisthocoeleous and has an EI of 2.5 (see Table 3 in Appendix 1) with a long ventral keel (Figure 11E). The height of the keel decreases posteriorly from near the mid-length of the centrum. At the anterior portion of the centrum, at the level of the parapophyses, the ventral keel is bounded by paired fossae, as was described for the middle cervical vertebrae (see above). In transverse section, the ventral surface is flat throughout the posterior half. The parapophy-

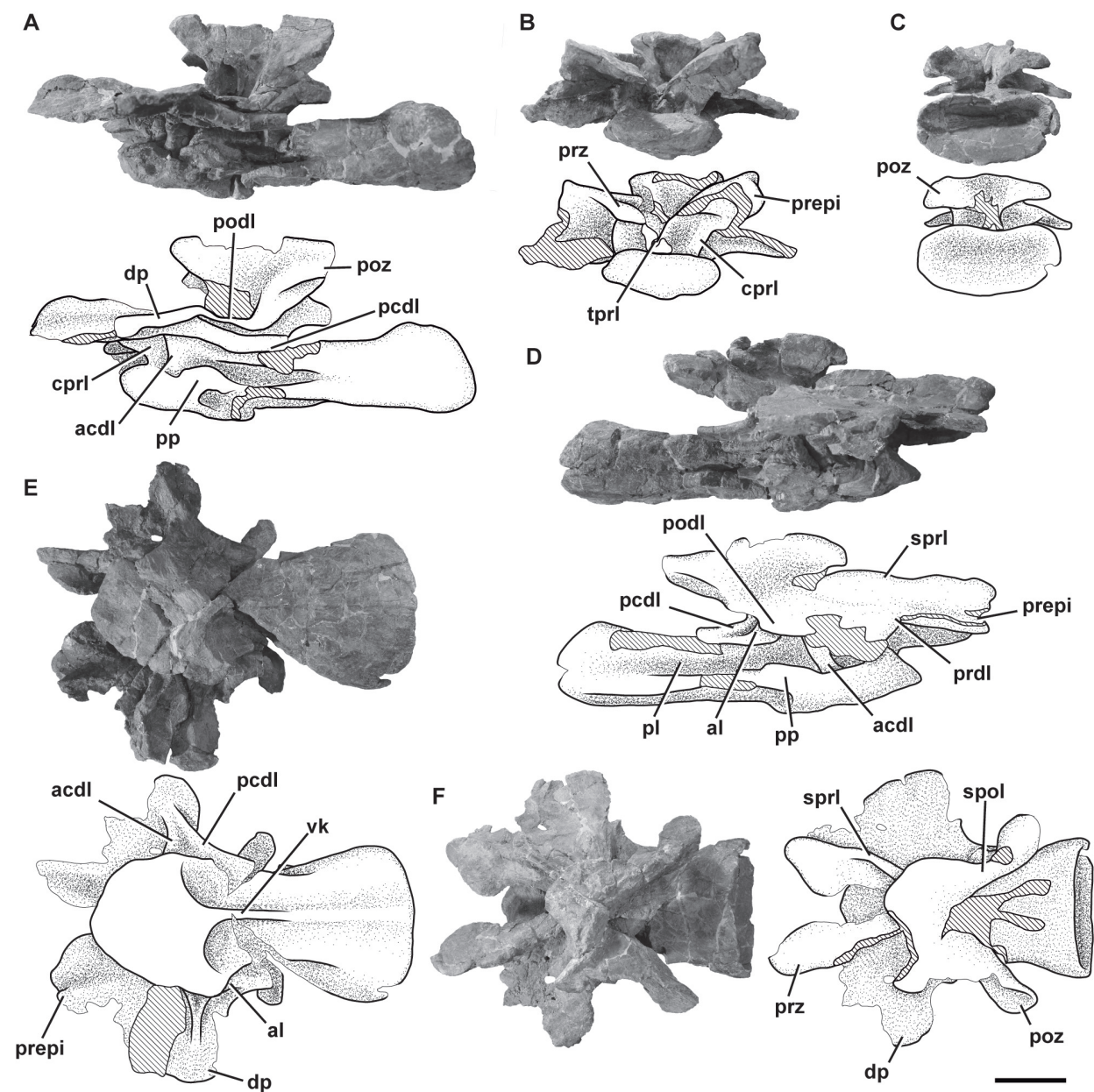


FIGURE 11. Middle–posterior cervical vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV3408) in left lateral (A), anterior (B), posterior (C), left lateral (D), ventral (E), and dorsal (F) views. Abbreviations: **acdl**, anterior centrodiapophyseal lamina; **al**, accessory lamina; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **dp**, diapophysis; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pl**, pleurocoel; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **pp**, parapophysis; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **spri**, spinoprezygapophyseal lamina; **tpri**, intraprezygapophyseal lamina; **vk**, ventral keel. Hatched pattern represents broken surfaces and grey form represents sediment. Scale bar equals 10 cm.

ses are low and are restricted to the anteroventral corner of the centrum. They are ovoid in shape and directed ventrolaterally. Large, undivided pleurocoels occupy most of the lateral surface of the centrum (Figure 11A, D). As in the rest of the cervical vertebrae, the pleurocoels are defined by their anterior, dorsal, and ventral margins, being well

excavated anteriorly and becoming shallow posteriorly. The transverse process is anteroposteriorly long and low. Both transverse processes are nearly complete, lacking only their posterior margins. These processes are flat, lateromedially longer than dorsoventrally high (due to the dorsoventral compression), and oriented laterally and slightly

ventrally. The transverse process is supported ventrally by a short, thick ACDL and a long PCDL. The ACDL is ventrally positioned in the transverse process and dorsally reaches the PCDL at the distal tip of the diapophysis. The PCDL is as broad as the ACDL, and extends almost horizontally from the ventral margin of the transverse process to the posterodorsal margin of the centrum without reaching the posterior articular surface. The ACDL, PCDL, and the dorsal border of the pleurocoel form the anterodorsal, posterodorsal, and ventral edges of the CDF, respectively. The CDF is triangular and dorsoventrally crushed. On the right side, there is an accessory lamina below the transverse process just anterior to the PCDL (Figure 11D). This sheet could be homologous with the accessory lamina seen in the middle cervical vertebrae (MPEF-PV 3301/16, MPEF-PV 11040/2), but it is oriented posteroventrally. Also, this lamina is only seen on one side, so it is considered as a particular variation in the lamination of this vertebra.

A marked PRDL runs from the ventrolateral surface of the prezygapophysis to the diapophysis, projecting horizontally. In lateral view, the prezygapophyseal processes are horizontal and extend anteriorly, surpassing the anterior articular surface of the centrum. The prezygapophyses are flat and oval in shape, with the major margin oriented dorsomedially (Figure 11F). On the ventrolateral surface of the prezygapophysis there is a marked pre-epiphysis, as in the anterior and mid-cervical vertebrae. Both prezygapophyses are linked by very thin paired TPRLs that run ventrally (Figure 11B). No sTPRL is visible due to damage. The neural canal is crushed and broken anteriorly, and posteriorly is compressed. It is small and ovoid in shape. A stout CPRL runs vertically from the ventral base of the prezygapophyseal process, ventral to the laterodorsal corner of the centrum. The CPRL defines, with the ACDL and the PRDL, a deep and triangular PRCDF. This fossa has the shape of an inverted triangle with its base oriented dorsally. Anteriorly, the TPRL and the CPRL define a long, dorsoventrally oriented CPRF that extends along the entire ventral surface of the prezygapophyseal process. The postzygapophyses are oriented laterally without reaching the level of the posterior articular surface of the centrum, unlike the more anterior cervical vertebrae (Figure 11C). Despite being very deformed, the postzygapophyses of this element are dorsally inclined and they do not reach the posterior articular surface of the centrum, as occurs in most sauropods (e.g., *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*; PVL 4170; Ouyang

and Ye, 2002, figure 13). No marked CPOLs are recognized, as in the more anterior cervical vertebrae. The complete left PODL extends from the posterior margin of the diapophyses to the ventrolateral surface of the postzygapophysis. This lamina is oriented posterodorsally, defining the dorsal edge of a POCDF that is dorsoventrally crushed.

The neural spine is dorsoventrally crushed and lacks the left anterolateral portion of its distal end. The neural spine maintains the trend of shortening throughout the cervical series, and is lateromedially wider than anteroposteriorly long (Figure 11F). The prezygapophyses are linked with the neural spine by long SPRLs. These incomplete laminae are oriented dorsomedially from the dorsomedial edge of the prezygapophyses to the distal tip of the neural spine where they widen laterally. Both SPRLs bound the SPRF, in which no signs of a PRSL are observed. The slightly anterodorsally directed SPOLs are as long as the SPRLs and extend from the postzygapophyses up to the dorsal end of the neural spine. They are parallel to each other and form the lateral walls of the SPOF, which extends across nearly the whole posterior surface of the neural spine. As with the PRSL, the POSL is absent. The undamaged posterior surface of the neural spine appears to be rough in texture.

MPEF-PV 3327. This element is poorly preserved and very deformed. In anterior view the vertebra is inclined towards the left at about 45 degrees. The vertebra preserves a portion of its centrum and the right transverse process. In the ventral surface of the centrum there is a keel restricted to the anterior zone (where it is more marked) that vanishes posteriorly, occupying two thirds of the length of the centrum. On both sides of the anterior part of the centrum, there are two deep concavities on each side of the keel. The pleurocoels are deep without division. The septum that separates the pleurocoels is rough, and does not communicate with internal chambers. The transverse process is directed downwards, perhaps by the general deformation of the vertebra. The neural canal is only visible in posterior view, as it is deformed.

MPEF-PV 3349. This vertebra is incomplete (Figure 12). The centrum is opisthocelous with its posterior articular surface strongly concave. Although deformed, the centrum is notably shorter than previous vertebrae (EI: 2; see Table 3 in Appendix 1), in accordance with a posterior position for this element. On the ventral surface of the centrum, there is a keel extending for nearly the first half of the total length then fading posteriorly (Figure 12E). Only the bases of the parapophyses

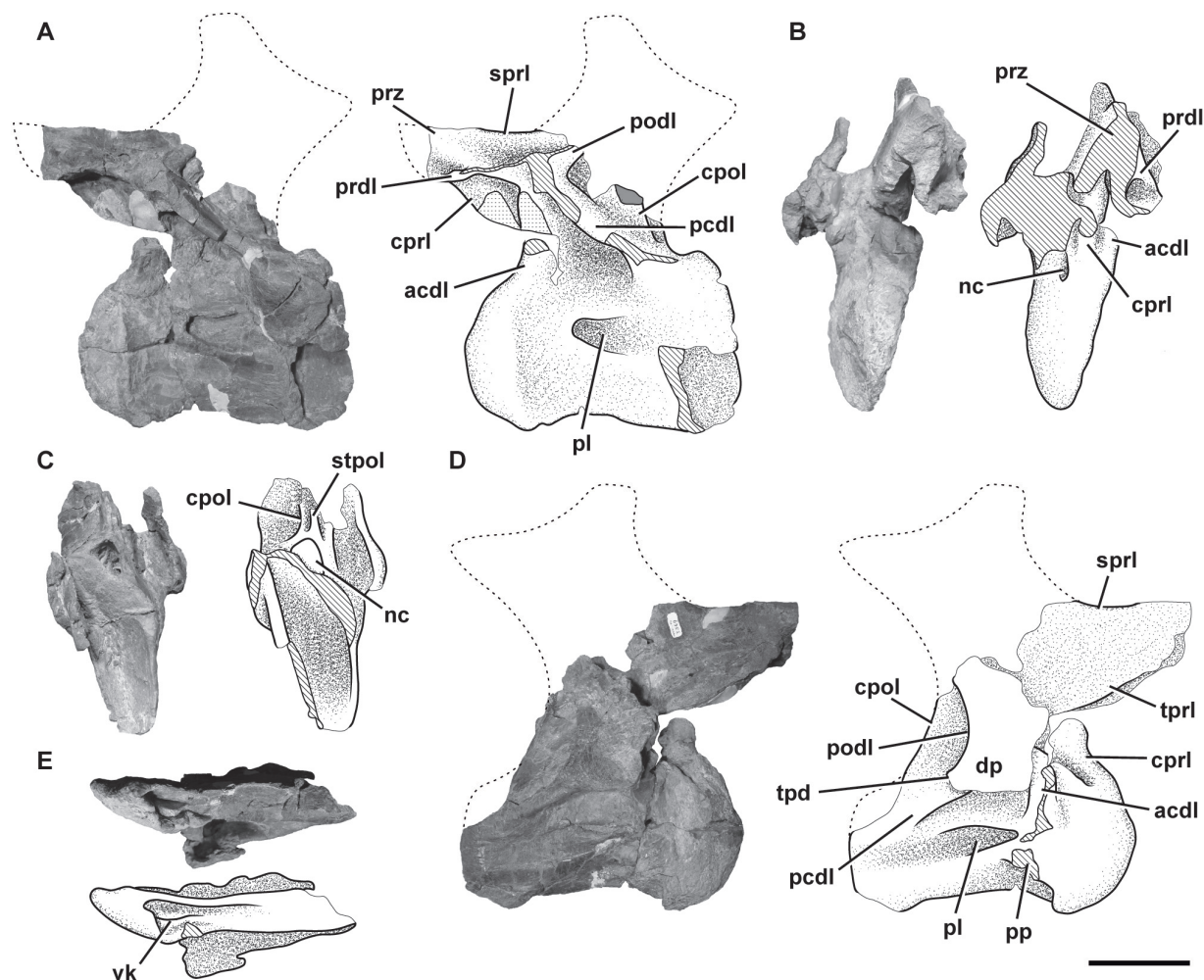


FIGURE 12. Posterior cervical vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 3349) in left lateral (A), anterior (B), posterior (C), right lateral (D), and ventral (E) views. Abbreviations: **acdl**, anterior centrodiapophyseal lamina; **cpol**, centropostzygapophyseal lamina; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **dp**, diapophysis; **nc**, neural canal; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pl**, pleurocoel; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **pp**, parapophysis; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prz**, prezygapophysis; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **stpol**, simple intrapostzygapophyseal lamina; **tpd**, triangular process of the diapophysis; **tprl**, intraprezygapophyseal lamina; **vk**, ventral keel. Dashed line for the reconstructed parts. Hatched pattern represents broken surfaces and grey form represents sediment. Scale bar equals 10 cm.

are preserved. They are rounded and restricted to the anteroventral corner of the centrum (Figure 12D). The lateral surfaces present distinct pleurocoels that are similar in shape to those seen in more anterior cervical vertebrae, with the anterior, dorsal, and ventral edges well-marked and the posterior one absent (Figure 12A, D). In posterior view, the neural canal is triangular in shape, and in anterior view is slit-shaped due to the lateromedial compression of this element (Figure 12C). The right transverse process is nearly complete. The transverse processes are positioned higher on the vertebra than in more anterior cervicals. They are

ventrally supported by a broad, vertically oriented ACDL and a posteroventrally directed PCDL (at an angle of 45 degrees). The ACDL extends downwards from the anterior margin of the diapophysis to the anterodorsal corner of the centrum. The PCDL runs from the posterior edge of the diapophysis and reaches the posterior articular surface of the centrum. The posteriorly oriented triangular process, also present in middle cervical vertebrae, is incompletely preserved but well developed. Both ACDL and PCDL define a triangular and deep CDF.

Only the left prezygapophyseal process is preserved. It is nearly horizontal, medially flat, and bears a small portion of the prezygapophysis. The PRDL runs from the lateral surface of the prezygapophyseal process to the anterodorsal margin of the transverse process, with a similar angle as the PCDL. On the lateral surface of the distal end of the prezygapophyseal process, there is a small, deep fossa on the PRDL. The incomplete left CPRL is broad and runs ventromedially from the ventral surface of the prezygapophysis to the anterodorsal surface of the centrum, where it reaches the ACDL (Figure 12B). Although both postzygapophyses are absent, it is possible to recognize some postzygapophyseal laminae. Only the bases of the PODLs are preserved. The left anterior portion of the PODL is thin. The CPOL, which was not developed in the anterior and mid-cervical vertebrae, can be recognized in this posterior cervical. The CPOLs run dorsally from each side of the roof of the neural canal. Right above the roof of the neural canal there is a thin, vertical sTPOL (Figure 12C). This lamina and the CPOLs define small, paired, vertical, elliptic CPOF above the neural canal. Between the PODL, PCDL, and CPOL there is a deep POCDF on the left lateral side.

The proximal portion of the left SPRL extends horizontally backwards and defines, with the PRDL and PODL, a deep SDF above the transverse process. The SPDL is absent in this vertebra.

MPEF-PV 3348. This vertebra is very deformed and fragmented. In anterior view, the left parapophysis is anteroventrally oriented, and the posterior portion of the vertebra is curved towards the right. This deformation was caused by compressive force on the right anterolateral side of this element. The centrum is complete and has a low EI (0.9; see Table 3 in Appendix 1). Both sides of the centrum have well-defined pleurocoels that occupy almost their entire length and do not connect with internal chambers or other pneumatic cavities. The septum separating the pleurocoels is smooth in texture, differing from those of the holotype specimen where this surface was rough. On the anterior part of the pleurocoel, there is a marked circular depression. The parapophyses are well developed, and the right has the proximal portion of its cervical rib fused with it, indicating a certain degree of maturity in this specimen. As in MPEF-PV 11040/2, the dorsal surface of the parapophysis is excavated and separated from the pleurocoel by a slight elevation of the bone. The proximal portion of the rib has the capitular and tubercular processes form a high

angle (almost 180 degrees), indicating the posterior position of this vertebra in the neck, where the diapophysis becomes higher in the neural arch. The neural canal is triangular anteriorly and posteriorly, which is a product of deformation. The diapophyses are well developed, with their long, well-defined ACDL reaching the anterior articular face of the centrum, while the PCDL connects the diapophysis to the posterior articular surface. The right transverse process has the triangular process described for more anterior cervical vertebrae. This process is better developed in this specimen than in any of the more anterior cervical vertebrae described. Below the transverse process there is a deep CDF. The PRDL is well developed, and defines a deep PRCDF in conjunction with the ACDL and the CPRL. Underneath the right PODL, there is a deep POCDF. Both prezygapophyses are well preserved, although very deformed. The CPRLs are well developed, and are long and form the walls of the neural canal. The TPRL is wider than in the anterior vertebrae, contacts the roof of the neural canal, and forms a deep CPRF with the CPRL. The postzygapophyses are highly developed. Their articular surfaces are flat and sheet-like. On the dorsal surface of the right postzygapophyseal process, there is a well-developed epipophysis as an extension of the SPOL, which reaches the posterior margin of the postzygapophysis without surpassing it.

Observing this, we can trace the development of the epipophysis along the cervical series. As described, the axis of *Bagualia* has epipophyses that occupy the entire dorsal surface of the postzygapophysis and extend beyond the posterior margin of it as a prong (*sensu* D'Emic, 2012). This epipophysis is separated from the SPOL, which is medial to the postzygapophysis. In the anterior and middle cervicals, the epipophysis continues to be developed on the dorsal surface of the postzygapophysis, but there is a slight union between it and the SPOL, which now takes a more lateral position. Towards the posterior cervicals, the SPOL becomes more lateral and extends over the dorsal surface of the postzygapophyses, forming the epipophysis. In these elements, the ridge on the dorsal surface of the postzygapophysis observed in the anterior vertebrae does not exist, because now the epipophysis is formed by the SPOL on the dorsal surface of the postzygapophysis. In the most posterior cervicals, the epipophysis forms a laminar posterior extension of the SPOL just above the postzygapophysis without contacting it, as observed in other sauropods (e.g., *Shunosaurus*,

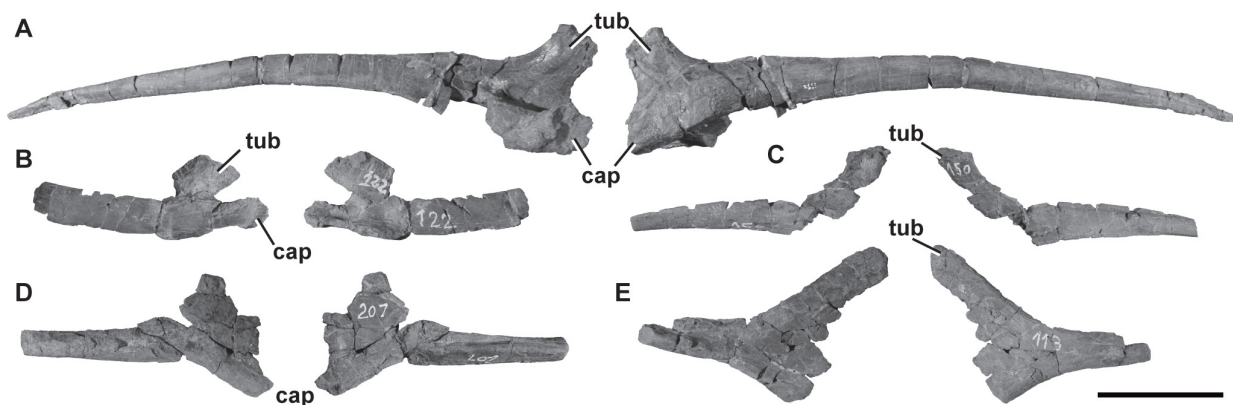


FIGURE 13. Cervical ribs of *Bagualia alba*. **A**, MPEF-PV 11058 in medial and lateral views; **B**, MPEF-PV 11054 in lateral and medial views; **C**, MPEF-PV 11057 in medial and lateral views; **D**, MPEF-PV 11056 in lateral and medial views; **E**, MPEF-PV 11055 in medial and lateral views. Abbreviations: **cap**, capitulum; **tub**, tuberculum. Scale bar equals 10 cm.

Patagosaurus, *Spinophorosaurus*, *Jobaria*; ZDM T5401; PVL 4170; GCP-CV 4229, NMB 1699 R; MN TIG 3–5). This would indicate that the epiphysis shows greater development on the dorsal surface of the postzygapophysis in the anterior elements of the neck, whereas posteriorly in the series it develops like a prong from the margin of the postzygapophysis and migrates dorsally to be a posterior extension of SPOL in the last cervicals.

The neural spine is lateromedially wider (by about six times) than anteroposteriorly long. Although this relation may be exaggerated by deformation in this vertebra, it is clear that the neural spines of the posterior-middle and posterior cervical vertebrae are wider than long. This feature and the elongation index of the centrum indicate that this vertebra could belong to a posteriormost position in the cervical series. The right SPOL is complete and exposed in both lateral views due to poor preservation of the left one. This lamina is broad and runs from the dorsal margin of the postzygapophysis to the distal posterior edge of the neural spine.

Cervical Ribs

Several cervical ribs were recovered from the Cañadón Bagual locality, which were found isolated and without clear association to vertebral elements. Because most of the cervical ribs are represented by fragments of different sizes, this description is based mainly on the most complete elements (Figure 13). Taking into account that the angle between capitulum and tuberculum (and their lengths) varies along the neck (following the separation between parapophyses and diapophyses; Carballido and Sander, 2014) some elements

can be identified as anterior cervical ribs (MPEF-PV 11058, MPEF-PV 11054) and others as posterior cervical ribs (MPEF-PV 11055, MPEF-PV 11056, MPEF-PV 11057). The ribs are tetraradial proximally, with a well-developed tuberculum, capitulum, and anterior process, and a long, slender shaft directed posteriorly as in most sauropods (Upchurch et al., 2004). The most complete cervical rib is MPEF-PV 11058, which is longer than any preserved cervical centrum (Figure 13A). Therefore, it seems that the cervical ribs of *Bagualia* were around twice the length of the centrum, as in most sauropods except diplodocoids (Wilson and Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004). MPEF-PV 11058 has its proximal portion well preserved. In this rib, the anterior process is incomplete, having a triangular shape in cross section with the major axis oriented dorsoventrally. The tuberculum is vertically oriented, blade-shaped (mediolaterally flattened), and lacking its articular surface with the diapophysis. The capitulum is more robust than the tuberculum but has the same length. This process is oriented anteriorly, slightly surpassing the anterior margin of the tuberculum. In cross section, the capitulum has a semicircular shape, being flat ventrally and convex dorsally. The articular surface with the parapophysis is circular and slightly concave. The angle between capitular and tubercular processes is about 60 degrees, similar to that of the anterior cervical ribs of other sauropods (e.g., *Spinophorosaurus*, *Camarasaurus*; GCP-CV 4229; McIntosh et al., 1996). In most posterior cervical ribs this angle increases to be about 90 degrees (Figure 13B–E). At the base of the tuberculum, there is an elongate concavity subdivided by a short, posteroventrally oriented lamina. This con-

cavity and its division are also present in MPEF-PV 11054 (Figure 13B), and it could be an incipient, albeit not truly, pneumatic structure. The shaft is around 37 cm long. The ventral surface of the shaft is proximally flat, becoming concave as a sulcus that fades near the half of the full anteroposterior length of the rib. Distally, the shaft becomes rounded in cross section.

Dorsal Vertebrae

Nine dorsal vertebrae referable to *Bagualia alba* are present, described as eight different specimens, seven represented by isolated elements (MPEF-PV 3403; MPEF-PV 3405; MPEF-PV 3343; MPEF-PV 11000; MPEF-PV 11012; MPEF-PV 11023; MPEF-PV 11027), and one (MPEF-PV 11011) being part of a single specimen represented by the last two dorsal vertebrae, an incomplete sacrum with a pubis, and the first 10 caudal vertebrae. Preserved dorsal elements represent the anterior, middle, and posterior sections of the dorsal series. As in the cervical vertebrae, the description is following an anterior–posterior anatomical direction. The preserved dorsal vertebrae have greater development of their zygapophyses and apophyses than cervical vertebrae, as well as of the bony laminae that unite them (see Table 2 in Appendix 1). The parapophyses ascend in this axial region from the dorsoventral mid-length of the centrum in the anteriormost dorsal vertebrae (Carballido and Sander, 2014), to being completely located in the neural arch from the third dorsal onward. This change in the position of the apophyses is found in all sauropods and is especially important for recognizing the position of dorsal vertebrae (Upchurch et al., 2004). The neural spines are higher than in the cervical vertebrae, so that the SPRLs and SPOLs have a greater angle.

MPEF-PV 11023. Due to the low position of the parapophyses and the lack of the hyposphene-hypantrum system (Carballido and Sander, 2014), this vertebra is interpreted as the first or second dorsal (Figure 14). The centrum is strongly opisthocoealous, lateromedially compressed due to deformation, and, as in most sauropods, lacks the ventral keel (e.g., *Spinophorosaurus*; GCP-CV-4229). The ventral keel is present in some eusauropods (e.g., *Patagosaurus*; Holwerda et al., 2021) and derived taxa (e.g., *Diplodocus*, *Haplocanthosaurus*; Upchurch et al., 2004). The EI is around 1.9 (see Table 4 in Appendix 1). The shape of the pleurocoels resembles those present in cervical vertebrae (see above). The parapophyses are located in the centrum, at the anterodorsal corner

of the pleurocoels (Figure 14A, E). They are circular and concave to receive the capitulum of the dorsal rib. As the parapophyses are located in the centrum, parapophyseal laminae (ACPL, PCPL, PRPL, and PDDL) are not present. In anterior view, the prezygapophyses are inclined ventromedially at an angle of 45 degrees. The articular surface is flat and elliptical in shape, with the major axis oriented slightly posteromedially with respect to the sagittal plane. The CPRL is a long, robust lamina running from the anteroventral tip of the prezygapophyses to the anterodorsal surface of the centrum. The ventral end of the CPRL is connected to the anterior end of the ACDL. As in the posterior cervical vertebrae, there is a sTPRL that connects both TPRLs with the roof of the neural canal, although it is longer than that of the cervical vertebrae due to the increased dorsoventral height of the neural arch (Figure 14B). The presence of a TPRL is common in the anteriormost dorsal vertebrae of sauropods, which lack the hypantrum (Wilson, 1999; Carballido and Sander, 2014). Between the CPRL and the TPRL + sTPRL there is a deep CPRF. A broad PRDL runs from the lateral surface of the prezygapophysis to the diapophysis. In both prezygapophyseal processes there is a ridge extending anteriorly from the PRDL, which could be observed in at least the first two dorsal vertebrae of other eusauropods (e.g., *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Mierasaurus*, *Tendaguria*; IVPP V 9065; MACN-CH 936; Royo Torres et al., 2017: figure AB; Mannion et al., 2019a, figure 19) and the titanosauriform *Euhelopus* (PMU 233). This anterior extension of the PRDL appears to be homologous with the pre-epiphysis present in cervical vertebrae, or a relic of it within the anteriormost dorsal vertebrae. This feature is not present in the rest of the preserved dorsal vertebrae, which correspond to the middle and posterior region of the axial series, so can be considered as a structure that generally appears in the middle cervical vertebrae, reaches its maximum development towards the posterior cervicals, and persists in the first dorsal vertebra.

The postzygapophyses are elliptical in shape and oriented ventromedially. Both TPOLs are longer than TPRLs (Figure 14D). Due to poor preservation, the presence of a sTPOL is unknown. The CPOL is only preserved on the left side as a short lamina lateral to the TPOL, as in *Patagosaurus* (MACN-CH 936). The PODL is as long as the PRDL and runs parallel to the SPRL from the anterior margin of the postzygapophysis to the dorsal surface of the diapophysis. The PODL, PCDL, and

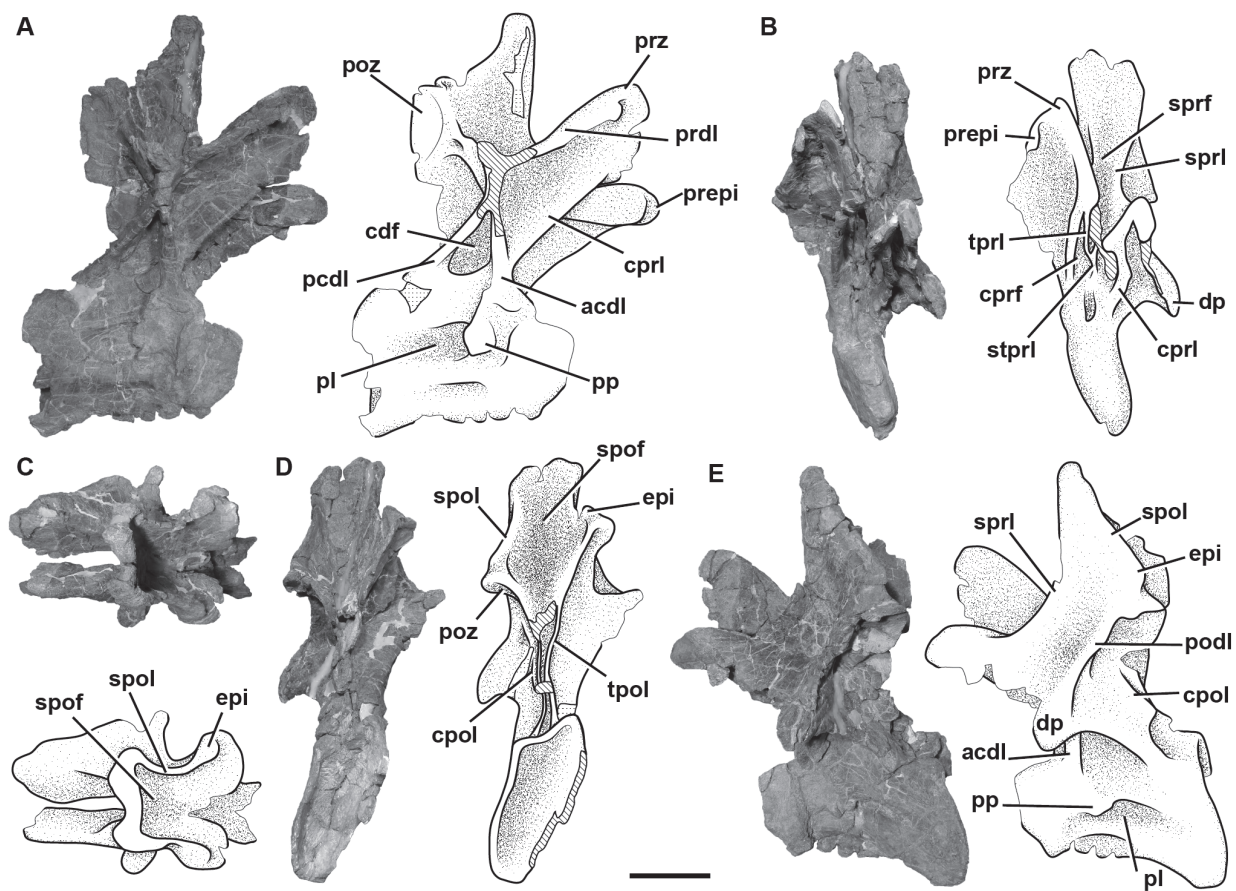


FIGURE 14. Anterior dorsal vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 11023) in right lateral (A), anterior (B), dorsal (C), posterior (D), left lateral (E) views. Abbreviations: **acdl**, anterior centrodiapophyseal lamina; **cdf**, centrodiapophyseal fossa; **cpol**, centropostzygapophyseal lamina; **cprf**, centroprezygapophyseal fossa; **cpri**, centroprezygapophyseal lamina; **dp**, diapophysis; **epi**, epiphysis; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pl**, pleurocoel; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **pp**, parapophysis; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prepi**, pre-epiphysis; **prz**, prezygapophysis; **spof**, spinopostzygapophyseal fossa; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **sprf**, spinoprezygapophyseal fossa; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **stpri**, single intraprezygapophyseal lamina; **tpol**, intrapostzygapophyseal lamina; **tpri**, intraprezygapophyseal lamina. Hatched pattern represents broken surfaces. Scale bar equals 10 cm.

TPOL define a deep POCDF as in other sauropods (e.g., *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*). On the anterodorsal corner of this fossa there are at least two shallow concavities separated by a thin lamina, which is also present in *Moabosaurus* (Britt et al., 2017, figure 19G). As in posterior cervical vertebrae, an epiphysis is present, although in this vertebra this is an extension of the SPOL above the postzygapophysis without exceeding its posterior margin (Figure 14D, E). Furthermore, this lamina curves laterally above the postzygapophysis. The presence of epiphyses in anteriormost dorsal vertebrae is rare, being present in the first dorsal vertebrae of a few taxa (e.g., *Yunnanosaurus*, *Moabosaurus*, NHMUK 1871, *Euhelopus*; Lu et al., 2007; Britt et al., 2017, figure 19; Mannion, 2019;

Wilson and Upchurch, 2009) but absent in most sauropods, such as *Patagosaurus* (PVL 4170; MACN-CH 936). The transverse process is almost complete on the left side, being large and slightly oriented anteroventrally. The dorsal surface of the transverse process is flat and smooth. This process lacks any fossae on its anteroventral surface, which are seen in *Moabosaurus* (Britt et al., 2017). The diapophysis is rough and rounded. The ACDL is nearly vertical and runs from the ventral surface of the transverse process to the anterodorsal surface of the centrum, where this is fused with the CPRL. Between the CPRL, ACDL, and PRDL, there is a deep PRCDF. The PCDL runs from the posterior margin of the transverse process posteroventrally to the posterodorsal surface of the cen-

trum close the articular surface. Both ACDL and PCDL enclose a deep triangular CDF, which is separated from its opposing fossa by a thin septum of bone, as in *Patagosaurus* (Holwerda et al., 2021). Like *Spinophorosaurus* (CP-CV-4229) and *Patagosaurus* (MACN-CH 936), between the transverse process and the neural spine there is a rounded, undivided, very deep SDF. A divided SDF is present in some sauropods (e.g., *Mamenchisaurus*, *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*; Wilson et al., 2011).

The neural spine is vertical, and around 2.6 times wider lateromedially than anteroposteriorly long (Figure 14C). Its anteroposterior length is 13% of the full anteroposterior length of the centrum. Both anterior and posterior surfaces are rough, and although no clear POSL and PRSL are present, the rough surface is in the place of these single laminae. The SPOL extends to the distal posterior tip of the spine and encloses a tall, deep SPOF. The SPRL extends at least for half of the dorsoventral length of the spine. The lateral margins of the neural spine are expanded slightly close to the tip, giving it a convex shape in anterior or posterior views. This morphology clearly differs from that of other taxa, which have an aliform process (see below).

MPEF-PV 11012. Isolated dorsal centrum dorsoventrally compressed so that both articular surfaces are exaggeratedly concave. This centrum preserves a small portion of the base of the neural arch. The centrum does not have a ventral keel. The lateral fossa is elliptical in shape, with its greater axis oriented anteroposteriorly and, in contrast to the anterior dorsal vertebra, only the ventral margin is distinct. This fossa is located a little closer to the anterior articular surface than the posterior one and restricted to the centrum.

MPEF-PV 3343. Isolated dorsal centrum with a small portion of the neural arch. This vertebra is dorsoventrally crushed so that the posterior articular surface and lateral fossae are exaggeratedly deepened due to taphonomic deformation. As in the other dorsal vertebrae, there is no ventral keel. The lateral fossae are elliptical, with their major axis oriented anteroposteriorly.

MPEF-PV 3405. Centrum with a small portion of the neural arch crushed lateromedially. Its centrum is amphicoelous and lacks a ventral keel. The left lateral fossa is ovoid in shape and is placed near the anterodorsal corner of the centrum.

MPEF-PV 3403. Centrum dorsoventrally compressed. This centrum has a posterior articular sur-

face deeper than the anterior one and does not have a ventral keel.

MPEF-PV 11027. This is the fragmentary, isolated neural arch of a mid-posterior dorsal vertebra (Figure 15). This vertebra was recovered in association with a posterior caudal vertebra that bears the same collection number, although cannot be confidentially assigned to the same specimen. The dorsal element is solely represented by the left ventral section of the neural arch. The hyposphene-hypantrum, if it was present, is not preserved. The parapophysis has a semicircular articular surface and was separated from the dorsal margin of the centrum. The PCPL curves and becomes thin posteroventrally, whereas the ACPL is not recognizable (Figure 15B, D). As the parapophysis located in the neural arch, the lamina that runs anteroventrally from the diapophysis is the PPDL, which connects the diapophysis and the parapophysis at an angle of some 12 degrees. The right prezygapophysis has a flat, oval-shaped surface, with its lateral margin anteroventrally inclined (Figure 15C). In anterior view, the prezygapophyses are inclined ventromedially, forming an angle of approximately 45 degrees. The short PRPL is thick and projects posteroventrally from the base of the prezygapophysis to the anterodorsal margin of the parapophysis (Figure 15B).

As in MPEF-PV 11023, there are no fossae on the anteroventral surface of the transverse process. The diapophysis is 3.4 times anteroposteriorly longer than dorsoventrally high (Figure 15A, C). In both its anterior and posterior edges, the diapophysis expands dorsoventrally, giving its dorsal edge a concave shape. The PRCDF is oval, long, and oriented anteroposteriorly below the PRDL. Close to its mid-length, the PRDL is divided into two laminae, a very thin dorsal lamina and a thicker ventral one that connects the prezygapophysis with the anteromedial margin and the ventral surface of the transverse process, respectively (Figure 15D). The PCDL arise under the transverse process as a short single lamina. The PPDL anteriorly and PCDL posteriorly enclose a triangular CDF (Figure 15D). The SPDL, widespread in many other sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Omeisaurus*, *Mierasaurus*, *Moabosaurus*; Allain and Aquesbi, 2008; He et al., 1988, figure 28; Royo Torres et al., 2017; Britt et al., 2017), is absent in dorsal vertebrae of *Bagualia* (Figure 15C). The eusauropod *Spinophorosaurus* appears to have a lateral spinal lamina posterior to the SPRL that could be a reduced SPDL, which has been observed by Tschopp et al. (2015) in the specimen NMB-1699-R. This lamina

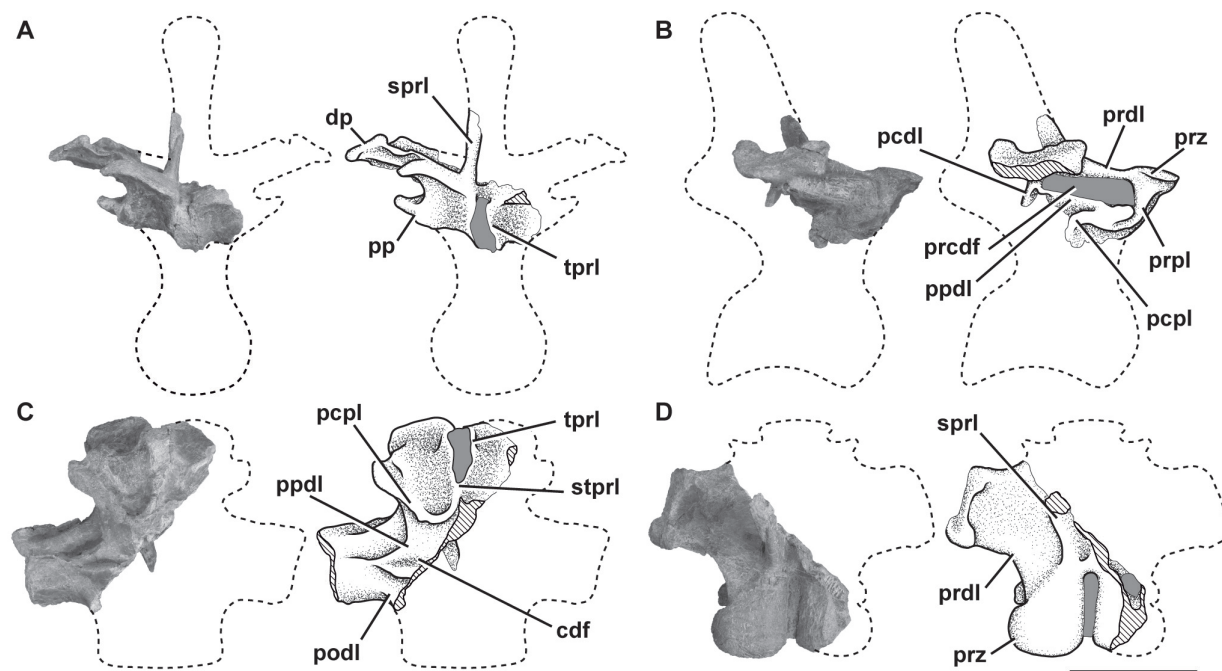


FIGURE 15. Mid-posterior dorsal vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 11027) in anterior (A), right lateral (B), ventral (C), and dorsal (D) views. Abbreviations: **cdf**, centrodiapophyseal fossa; **dp**, diapophysis; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pcpl**, posterior centroparapophyseal lamina; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **pp**, parapophysis; **ppdl**, paradiapophyseal lamina; **prcdf**, prezygapophyseal centrodiapophyseal fossa; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prpl**, prezygoparapophyseal lamina; **prz**, prezygapophysis; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **stprl**, single intraprezygapophyseal lamina; **tpri**, intraprezygapophyseal lamina. Dashed line for the reconstructed parts. Hatched pattern represents broken surfaces. Scale bar equals 10 cm.

also appears to be present in the cervical vertebrae in the *Spinophorosaurus* specimen GCP-CV 4229, where it is marked on the lateral surface of the neural spine, and distally forms a protuberance (GCP-CV 4229/HB 4–7).

MPEF-PV 11011. Two mid-posterior dorsal neural arches (probably 5 and 6) were found closely associated with a partial sacrum, pubis, and the first 10 caudal vertebrae, so are considered part of the same specimen. Both neural arches lack the distal portion of their neural spines (Figure 16). Whereas the anterior neural arch lacks the entire anterior portion from the level of the diapophyses, the posterior one is almost complete. Due to the articulation between both arches, the hyposphene cannot be visualized. The parapophyses, preserved in the posterior neural arch, are elliptical in shape, with the major axis oriented dorsoventrally (Figure 16A). The short, vertically oriented ACPL is visible on the right lateral side, running downward from the ventral edge of the parapophysis. The PCPL is developed on the left lateral side and is posteroventrally oriented at an angle of 45 degrees, fading posteriorly without reaching the PCDL or the centrum (Figure 16D). A short, thick PRPL runs verti-

cally from the lateral edge of the prezygapophysis to the parapophysis. The PRDL, only preserved in the posterior vertebra (Figure 16A, D), connects the prezygapophysis with the diapophysis. This lamina, in conjunction with the PRPL and the PPDL, defines a deep PRCDF which is oriented posterodorsally. The prezygapophyses (solely preserved in the more posterior neural arch of the two preserved) are medially obscured by the postzygapophyses of the anterior vertebra, as they are in articulation, although they seem to be dorsoventrally long and oriented dorsomedially. Although the hypantrum is obscured by the hyposphene of the anterior vertebra, its presence results in the absence of the TPRL, a common change in all sauropods (Wilson, 1999). The postzygapophyses are hoof-shaped and have flat surfaces. A weakly developed hyposphene is present. The hyposphene is slightly triangular in shape, with its major axis oriented vertically and with an incipient ventral expansion (Figure 16B). Its posterior surface is concave and smooth, and below it runs two thin mCPOLs, which bound the neural canal. The presence of both a hyposphene-hypantrum and the mCPOLs is common in posterior dorsal vertebrae

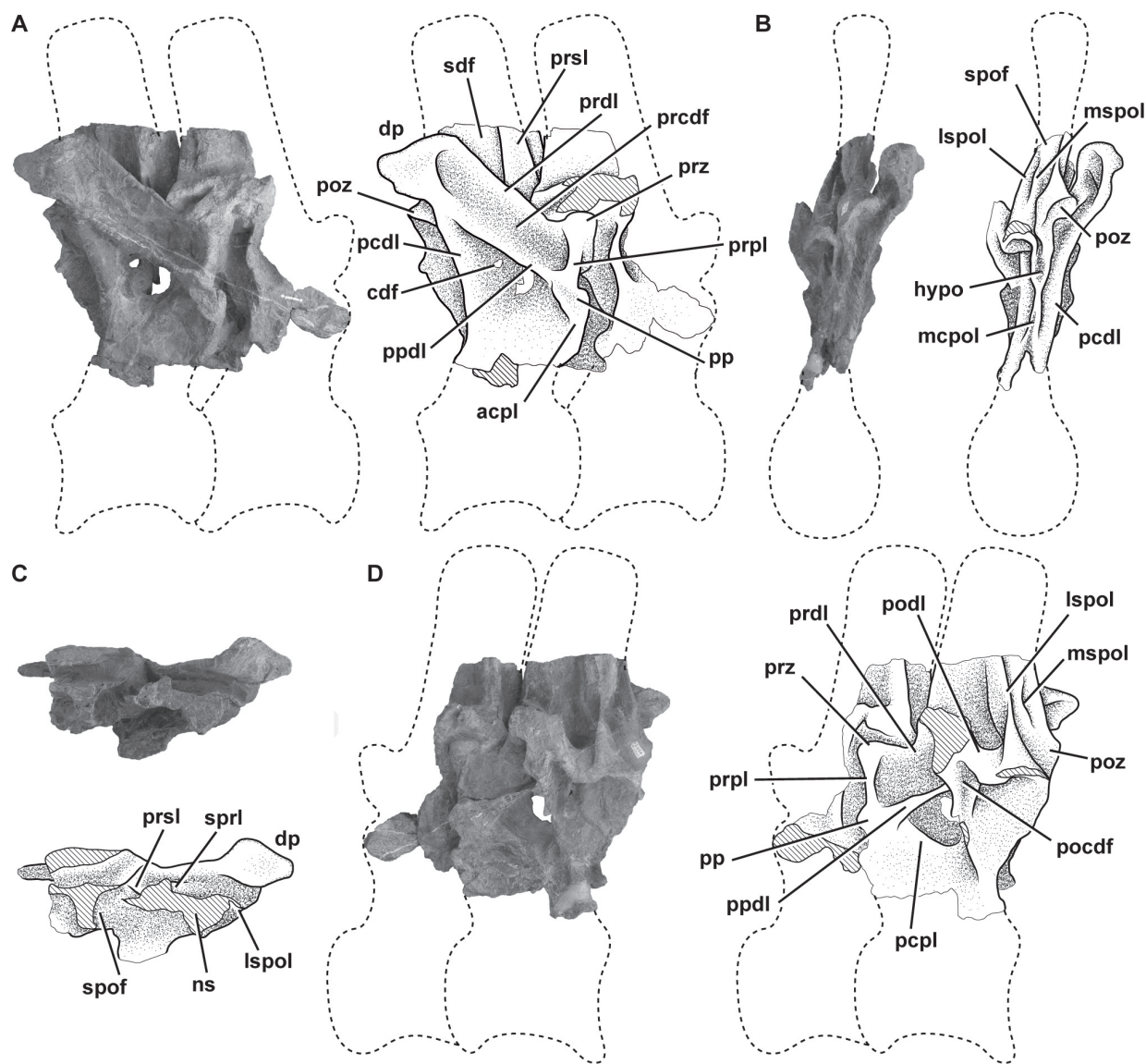


FIGURE 16. Middle-posterior dorsal neural arches of *Bagualia alba* (MPEF-PV 11011) in right lateral (A), posterior (B), dorsal (C), and left lateral (D) views. Abbreviations: **acpl**, anterior centroparapophyseal lamina; **cdf**, centrodiapophyseal fossa; **dp**, diapophysis; **hypo**, hyposphene; **lspol**, lateral spinopostzygapophyseal lamina; **mcpol**, medial centropostzygapophyseal lamina; **mspol**, medial spinopostzygapophyseal lamina; **ns**, neural spine; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pcpl**, posterior centroparapophyseal lamina; **pocdf**, postzygapophyseal centrodiapophyseal fossa; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **pp**, parapophysis; **ppdl**, paradiapophyseal lamina; **prcdf**, prezygapophyseal centrodiapophyseal fossa; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prpl**, prezygoparapophyseal lamina; **prsl**, prespinal lamina; **prz**, prezygapophysis; **sdf**, spinodiapophyseal fossa; **spof**, spinopostzygapophyseal fossa; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina. Dashed line for the reconstructed parts. Hatched pattern represents broken surfaces. Scale bar equals 10 cm.

of other sauropods (Carballido and Sander, 2014). The transverse process is large and oriented posterodorsally. The dorsal orientation is exaggerated due to lateromedial compression of the bones. The diapophysis is rhomboid in shape, with the largest axis oriented anteroposteriorly. The PDDL is a thin, long lamina that arises below the transverse pro-

cess from its union with the PCDL. This lamina replaces the ACDL of the cervical and most anterior dorsal vertebrae in most sauropods (e.g., *Camarasaurus*, *Amargasaurus*; Osborn and Mook, 1921; Salgado and Bonaparte, 1991, MACN-N 15). The PCDL runs almost vertically from the diapophysis to the centrum. The PCDL, PDDL, and the

PCPL define deep CDFs on each side of the arch (Figure 16A, D). Left and right CDFs are separated by a thin septum, which is broken due to its fragility. A short, thick PODL develops from the diapophysis and contacts the postzygapophysis anteroventrally. On the left side of the posterior vertebra, there is a short lamina that contacts the PODL with the PCDL. This accessory lamina divides the POCDF in two small fossae (Figure 16D). This subdivision of the POCDF by laminae is also present in other sauropods (e.g., *Moabosaurus*, *Camarasaurus*, *Rapetosaurus*; Britt et al., 2017, figures 4B, 23G; Wilson et al., 2011). Only the base of the neural spine is preserved in both vertebrae. It is around 1.5 times anteroposteriorly longer than lateromedially wide. In contrast to the cervical vertebrae, in this dorsal vertebra there is a well-marked PRSL (Figure 16C), as in many other sauropods (e.g., *Shunosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Moabosaurus*, *Europasaurus*, *Diplodocus*; Britt et al., 2017; Carballido and Sander, 2014; Wilson, 1999). However, this lamina is absent in some sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Mierasaurus*; IVPP V9065; Allain and Aquesbi, 2008, table 2; PVL 4170; Remes et al., 2009; Royo Torres et al., 2017). The cross section of the neural spines reveals a thin septum separating both SDFs between them in dorsal view. Two long SPOLs are present: the LSPOLs that define a deep SPOF, and the MSPOLs within this fossa (Figure 16B). The MSPOLs are thinner and lower than the LSPOLs and are medial to them. The dorsal division of the SPOL is also seen in other sauropods, such as *Spinophorosaurus* (GCP-CV-4229) and *Patagosaurus* (PVL 4170). As in the anterior dorsal vertebrae, the SPDL is absent.

MPEF-PV 11000. This specimen is composed of an almost complete but highly deformed posterior dorsal vertebra (Figure 17). Whereas in mid-dorsal centra, the concave posterior articular face is deeper than the anterior, in posterior dorsal vertebrae the centrum has a flat anterior articular surface and slightly concave posterior one. This feature is similar to that observed in some basal sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Amygdalodon*, *Volkheimeria*; Allain and Aquesbi, 2008; Rauhut, 2003; PVL 4077) and more derived taxa (e.g., *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*, *Jobaria*, *Europasaurus*; Zhang, 1988, figures 24–28; He et al., 1988, figures 19–23; Remes et al., 2009; Bonaparte, 1986; Sereno et al., 1999; Carballido and Sander, 2014).

The centrum of this vertebra is almost as dorsoventrally high as anteroposteriorly long (EI: 0.9;

see Table 4 in Appendix 1). The ventral surface is convex in cross section and lacks a ventral keel (Figure 17E). The lateral fossa has only the ventral edge well-marked and becomes shallower dorsally and posteriorly (Figure 17A, C), as in other sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*; Allain and Aquesbi, 2008, figure 14E–F; Ouyang and Ye, 2002, figures 22–27). This fossa is not considered a true pleurocoel, that is, a fossa with all its margins as observed in other sauropods (e.g., *Omeisaurus*, *Moabosaurus*; He et al., 1988, figure 20; Britt et al., 2017, figures 3–4). In *Patagosaurus*, the pleurocoels are present throughout the dorsal series but gradually become an oval depression in posterior elements (Holwerda et al., 2021), which is similar to that observed in MPEF-PV 11000 (PVL 4170), although in some vertebrae of *Patagosaurus* this lateral fossa is deeper and has all of its margins distinct, with the dorsal one most pronounced (Holwerda et al., 2021, figures 11–17; MACN-CH 936). The neural arch is dorsoventrally crushed and inclined to the left. Only a portion of the right parapophysis is preserved. The ACPL is thin and vertical, extending from the parapophysis to the anterodorsal margin of the centrum and reaching its anterior articular surface. The PRPL is as thin as the ACPL, and also has a vertical orientation in lateral view, although it is somewhat longer than it. The PPDL is clearly visible on both sides, having different degrees of inclination due to the general deformation of the vertebra (Figure 17A, C). The prezygapophyses are flat and inclined ventromedially at an angle of 45 degrees in anterior view. As in all sauropods, this posterior vertebra lacks the TPRL due to the presence of a well-developed hypantrum with the same morphology as that present in MPEF-PV 11027 (Figure 17B). The CPRF is deep, as in *Patagosaurus* (Holwerda et al., 2021, figure 13). The PRCDF has the shape of an inverted triangle with its base oriented dorsally. The diapophysis is anteroposteriorly long and triangular in shape. The posterior surface of the distal end of the diapophysis lacks the excavation described for the posterior dorsal vertebrae of *Patagosaurus* (Holwerda et al., 2021). The PCDL runs from the ventral surface of the transverse process posteroventrally at an angle of 30 degrees, and encloses a deep and triangular CDF with the PPDL (Figure 17C). The postzygapophyses have a flat articular surface and do not have epipophyses. The hyposphene is a small rhomboid structure hanging over the neural canal (Figure 17D).

The neural spine is crushed dorsoventrally and displaced posterolaterally to the left side. Dis-

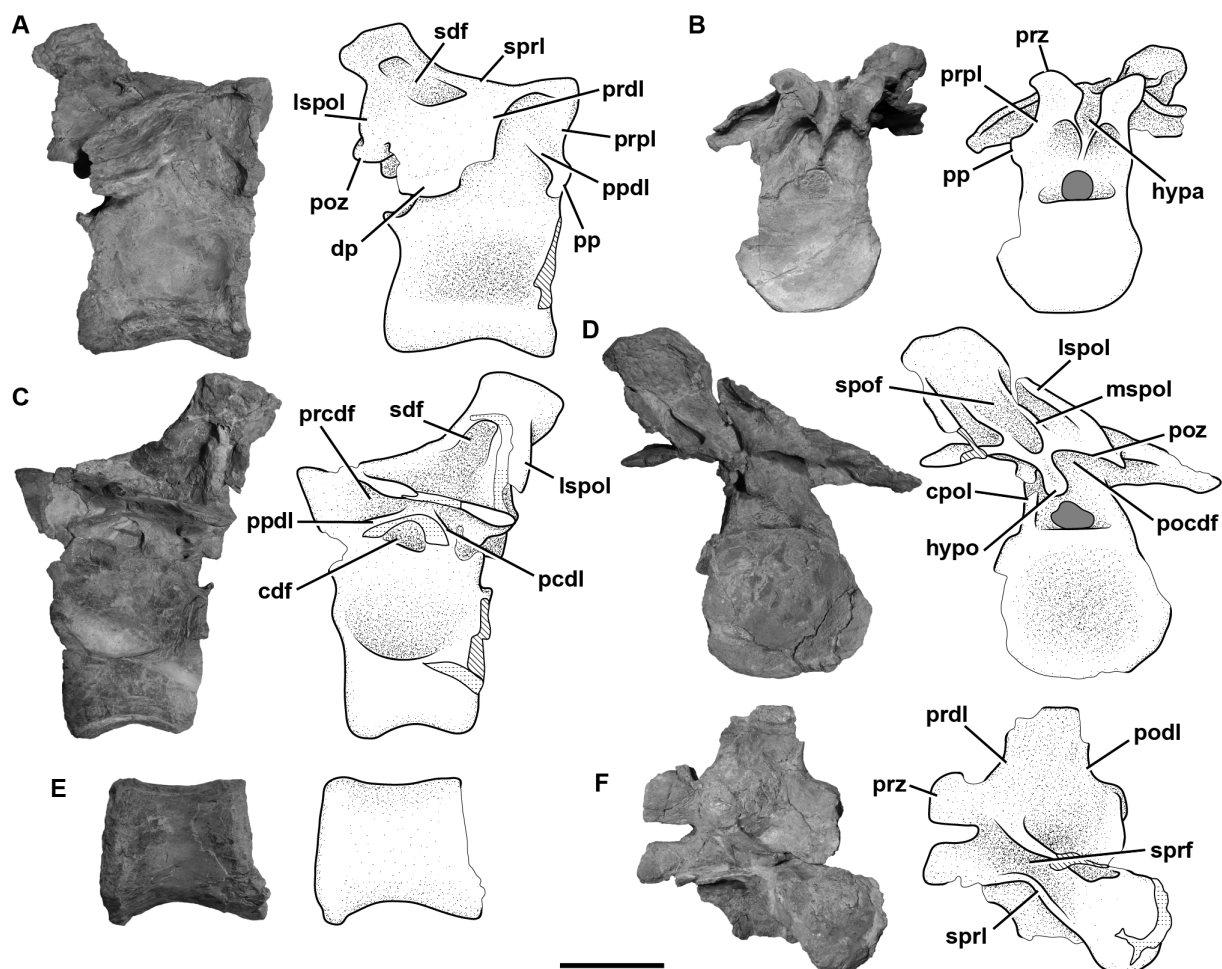


FIGURE 17. Posterior dorsal vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 11000) in right lateral (A), anterior (B), left lateral (C), posterior (D), ventral (E), and dorsal (F) views. Abbreviations: **cdf**, centrodiapophyseal fossa; **cpol**, centropostzygapophyseal lamina; **dp**, diapophysis; **hypa**, hypantrum; **hypo**, hyposphene; **lspot**, lateral spinopostzygapophyseal lamina; **mspot**, medial spinopostzygapophyseal lamina; **pcdl**, posterior centrodiapophyseal lamina; **pocdf**, postzygapophyseal centrodiapophyseal fossa; **podl**, postzygodiapophyseal lamina; **poz**, postzygapophysis; **pp**, parapophysis; **ppdl**, paradiapophyseal lamina; **prcdf**, prezygapophyseal centrodiapophyseal fossa; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prpl**, prezygoparapophyseal lamina; **prz**, prezygapophysis; **sdf**, spinodiapophyseal fossa; **spof**, spinopostzygapophyseal fossa; **sprf**, spinoprezygapophyseal fossa; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina. Hatched pattern represents broken surfaces and dotted pattern represents putty. Scale bar equals 10 cm.

tally the neural spine widens lateromedially, being 1.27 times lateromedially wider than anteroposteriorly long (Figure 17F). This is unlike *Volkheimeria*, in which the neural spine is around two times anteroposteriorly longer than lateromedially wide (Bonaparte, 1986, figure 67). The maximum lateromedial expansion of the neural spine in MPEF-PV 11000 is close to the distal tip, forming a slightly expanded, convexlateral margin. Such an expansion clearly contrasts with the triangular and more expanded aliform process present in several sauropods (e.g., *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*, *Losillasaurus*, *Moabosaurus*; MACN-CH 936; GCP-CV-4229; Royo Torres et al., 2021, figure 7;

Britt et al., 2017, figure 4). The morphology of *Bagualia* could be considered as a very incipient expansion, homologous to the triangular expansion in the aforementioned taxa, but was treated as an ambiguous character for purposes of phylogenetic analysis. Given the degree of variation observed in the development of this process in *Patagosaurus*, new materials from *Bagualia* could clarify the homology of this structure.

The SDF extends from the dorsal base of the transverse process to two thirds of the dorsoventral length of the neural spine (Figure 17A). This fossa is deep and has all its margins well-marked, as in sauropods such as *Tazoudasaurus* (Allain and

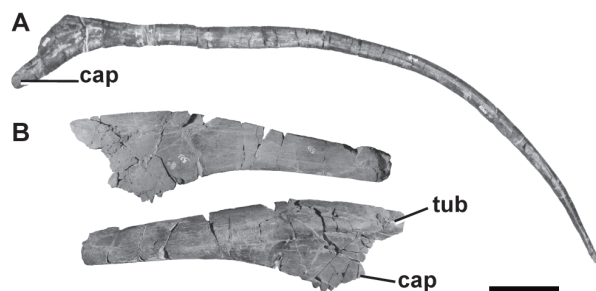


FIGURE 18. Dorsal ribs of *Bagualia alba*. **A**, MPEF-PV 11052 in posterior view; **B**, MPEF-PV 11053 in anterior and posterior views. Abbreviations: **cap**, capitulum; **tub**, tuberculum. Scale bar equals 10 cm.

Aquesbi, 2008, figure 13) and *Patagosaurus* (MACN-CH 936; Holwerda et al., 2021, figure 13). In contrast, *Volkheimeria* does not have a marked SDF in its posterior dorsal vertebrae (Bonaparte, 1986, figures 66–67). As in the previous vertebrae, there are two (left and right) long LSPOLs that run from the dorsal surface of the postzygapophyses to the distal posterior tip of the neural spine (Figure 17D), and two MSPOLs that run medially to the LSPOLs and extend vertically from the posteromedial margin of the postzygapophyses to the dorsoventral mid-length of the neural spine. There is no PODL+LSPOL complex, which is present in *Patagosaurus* and *Cetiosaurus* (Holwerda et al., 2021). There are no signs of a PRSL or POSL, which are present in *Volkheimeria* (Bonaparte, 1986, figures 66–67). However, the anterior and posterior surfaces of the neural spine do feature a slight roughness.

Dorsal Ribs

The dorsal ribs recovered of *Bagualia* are represented by several isolated and mixed fragments that, as for the cervical ribs, cannot be assigned precisely to any of the described dorsal vertebrae. This description is mainly based on the two best preserved dorsal ribs (Figure 18). The right rib MPEF-PV 11052 is one of the anteriormost dorsal ribs of *Bagualia* and only lacks its capitulum and the proximal tip of the tuberculum (Figure 18A). The tuberculum is very long, is aligned with the capitulum, and the angle between the tuberculum and the shaft is approximately 45 degrees. This process is around two times anteroposteriorly longer than lateromedially wide. The shaft is 90 cm long, is triangular in cross section near the proximal part, and becomes rounded distally. The very long shaft and its alignment with the capitulum and tuberculum indicates that MPEF-PV 11052 had a



FIGURE 19. Articulated sacrum, ilia, and caudal vertebrae from first to tenth (MPEF-PV 11011), and possible eleventh, twelfth and thirteenth caudal vertebrae (MPEF-PV 11044) of *Bagualia alba*. Abbreviations: **il**, ilium; **s2–s5**, sacral vertebrae from second to fifth; **1–13**, caudal vertebrae from first to thirteenth. Bold numbers indicate specimen MPEF-PV 11044. Dashed line represents reconstructed parts, hatched pattern for broken surfaces, and grey for sediment. Scale bar equals 10 cm.

lateroventral orientation when articulating with a vertebra, so it is interpreted as a dorsal rib. In addition, the very long tuberculum and the circular shaft in cross section indicate that this rib could be the most anterior (maybe the first) of the dorsal series.

MPEF-PV 11053 is a left dorsal rib from a middle position in the dorsal series (Figure 18B). This rib lacks the capitulum and tuberculum and the distal half of the shaft. The proximal portion is anteroposteriorly flat. The shaft is directed vertically downward and curves slightly ventrally. This shaft is triangular in cross section near the proximal portion, and becomes plate-like with the major axis vertically oriented towards the most distal zone preserved. As in the cervical ribs, no pneumatophore or internal pneumaticity is present in the dorsal ribs of *Bagualia*, differing from derived titanosauriformes (Wilson and Sereno, 1998; Taylor et al., 2011; Carballido and Sander, 2014).

Sacrum

Only one incomplete sacrum was recovered from the Bagual locality (MPEF-PV 11011). This sacrum was found in natural articulation with both incomplete ilia and the first 10 caudal vertebrae (Figure 19). This specimen also comprises two posterior dorsal neural arches (see above) and one right pubis. In general, the pelvic girdle is crushed lateromedially and displaced anteroposteriorly, so the left elements are posteriorly positioned with

respect to the right ones. The description of osteological units of the sacrum is made following the nomenclature of Wilson et al. (2011). Following this nomenclature, the vertebrae present parapophyseal and diapophyseal articulations on which the capitulum and tuberculum of the sacral rib become fused. Distally, the sacral ribs end in an acetabular arm (ventrally) and an alar arm (dorsally), which contacts the ilium.

Although the sacrum is incomplete, the preserved parts reflect that it was composed of five vertebrae (Figure 20A), as in *Patagosaurus* and more derived sauropods (Wilson, 2011). The first three sacral vertebrae are incomplete, almost completely lost, whereas the fourth and fifth are almost complete. The centrum is preserved in the posteriormost three sacral vertebrae (3–5), although the third sacral preserves only the posterior half (Figure 20B).

Despite not having all sacral vertebrae of *Bagualia* preserved, we have attempted to identify them according to the criteria proposed by Nesbitt (2011) to determine the primordial sacral vertebrae. When the primordial vertebrae are identified, it is easy to know if there were additions on the anterior, middle, or posterior zones of the sacral series.

The first sacral vertebra (S1, dorsosacral) only preserves a small portion of the acetabular arm of its sacral rib fused to the right ilium (Figure 20C) by a small and rugose contact with the second sacral rib. If it was complete, S1 would be fused close to the preacetabular process and the anterior margin of the base of the pubic peduncle, as in other sauropodomorphs (e.g., *Xingxiulong*, *Leoneerasaurus*, *Patagosaurus*; Wang et al., 2017; Pol et al., 2011; PVL 4170).

The second sacral vertebra (S2, first primordial) consists of an incomplete sacral rib and most of its neural spine (Figure 20B–C). Its development and location are coincident with the definition of a first primordial sacral vertebra (Nesbitt, 2011). The sacral rib is composed of an almost complete acetabular arm and by an incomplete vertical alar arm, which are fused to the ilium. The acetabulum arm of the rib is located between the base of the pubic peduncle and the acetabulum, occupying around 60% of its anteroposterior length. The acetabular arm is circular in section, and its inferior portion defines a concave anterior surface. The area of attachment of the acetabular arm with the ilium is oval and expanded distally, with a rough surface of scratches in a radial orientation from the rib-ilium contact. This rib is far from the acetabular margin.

Judging from the shaft of the acetabular arm, this rib had a full lateral orientation.

The third sacral vertebra has preserved the posterior half of the centrum, sacral ribs, and most of the neural spine (Figure 20B–C). When complete, this vertebra would be located at the level of the posterior margin of the acetabulum and the anterior half of the ischial peduncle of the ilium. The centrum is subcircular in cross section and lacks pleurocoels or deep lateral fossae. On the left side of the centrum, there is a proximal portion of the sacral rib. The acetabular arm is broad and rounded in cross section, whereas the alar arm is laminar and dorsally elongated. The acetabular arm occupies the dorsal mid-height of the centrum and is continuous with the laminar and elongated alar arm, so the transverse foramen is not present in this element. The right sacral rib only preserves its ventral distal portion (acetabular arm), which is fused to the ilium and the second and fourth sacral ribs. The contact area between this rib and the fourth is slightly larger than that with the second. The acetabular arm of this rib is located at the level of the anterior margin of the ischial pedicel of the ilium, far from the acetabular margin. As in the previous rib, it is distally expanded and has several radial scratches on its surface. This acetabular arm is smaller than the previous one and has a posterodorsal orientation. Taking into account both proximal and distal portions of the ribs of this vertebra, we can infer that these were anterolaterally oriented before contacting the ilium.

The fourth sacral vertebra (second primordial) is nearly complete (Figure 20B–C). The centrum is around 1.5 times dorsoventrally taller than anteroposteriorly long and lacks any lateral fossa or pleurocoel. The left acetabular arm is robust and is attached to the centrum on the dorsoventral and anteroposterior mid-length of the centrum. This area of attachment of the rib occupies almost the entire anteroposterior length of the centrum. The transverse process is fused to the alar arm of the rib, forming a single and laminar complex that contacts the ilium and in this case is crushed, so it obscured part of the following vertebra. The complete rib attachment would be C-shaped (if not crushed), with the anterior surface concave (Figure 20B). No transverse foramen is present in this vertebra. The right sacral rib is fused to the ilium by a distally expanded acetabular arm, which is smaller than that of the previous rib. This rib is at the level of the posterior half of the ischial peduncle and the proximal portion of the postacetabular process. The degree of anterior orientation of the ribs of this

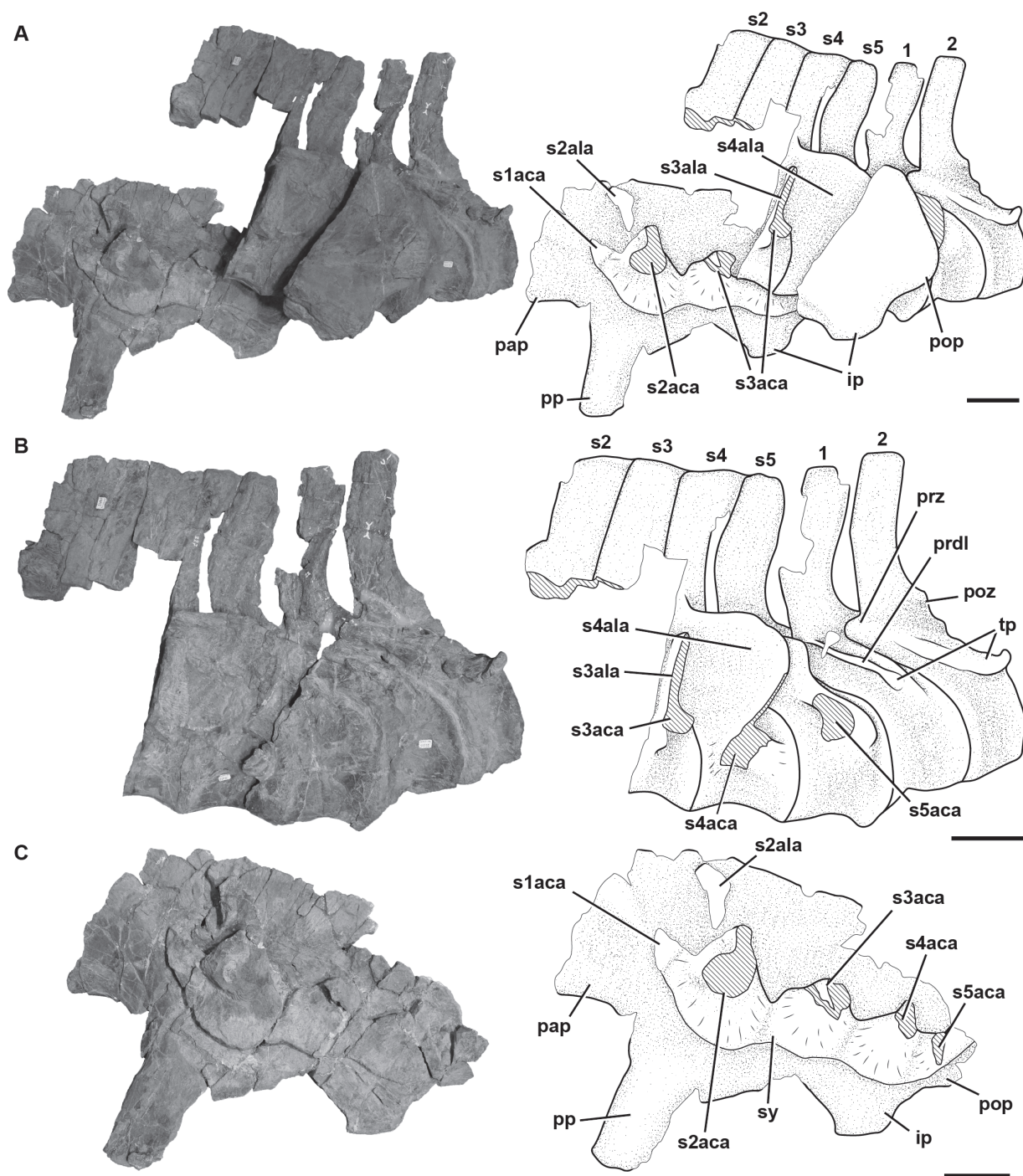


FIGURE 20. Articated sacrum and first caudal vertebrae of *Bagualia alba* (MPEF-PV 11011). **A**, articulated ilia, sacral and first caudal vertebrae in left lateral view; **B**, sacral and first caudal vertebrae in left lateral view; **C**, right ilium in medial view. Abbreviations: **aca**, acetabular arm of the rib; **ala**, alar arm of the rib; **ip**, ischial peduncle; **ns**, neural spine; **p**, protuberance; **pap**, preacetabular process; **pop**, postacetabular process; **poz**, postzygapophysis; **pp**, pubic peduncle; **prdl**, prezygodiapophyseal lamina; **prz**, prezygapophysis; **s1–s5**, sacral vertebrae from second to fifth; **sy**, sacricostal yoke; **tp**, transverse process; **1**, first caudal vertebra; **2**, second caudal vertebra. Hatched pattern represents broken surfaces. Scale bar equals 10 cm.

vertebra is slightly greater than that of the S3. These characteristics are typical of the second primordial rib (Nesbitt, 2011). In contrast, the third sacral rib is fused to the ilium anterior to the ischial peduncle, and this is not consistent with a primordial sacral rib, so we considerate that the third vertebra is an insertion between the first and second primordial sacral vertebrae.

The fifth sacral vertebra (S5, caudosacral) lacks part of its sacral ribs and an anterior portion of the neural spine (Figure 20B–C). The most posterior location (on the posterior end of the postacetabular process) and the lesser development of the fifth sacral rib allow identification of the fifth sacral vertebra as a caudosacral. As in the previous vertebrae, the centrum is taller than anteroposteriorly long and no pleurocoels are present. The centrum has similar measurements to that of the anterior vertebra, which is different from *Spinophorosaurus*, in which the centrum of the fifth vertebra is shorter than that of the fourth one (GCP-CV 4229/HB 27; see above). The proximal portion of the acetabular arm of the rib joins the centrum at a higher point than that on the fourth sacral vertebra, just above of the dorsoventral mid-length of the centrum (Figure 20B). The area of attachment of the rib in the centrum is slightly smaller than that previous vertebra, occupying around 75% of the anteroposterior length of the centrum. The transverse process extends to the base of the neural arch. The sacral rib is smaller than that of the anterior vertebra (Figure 20B–C). The acetabular arm of the right sacral rib is fused to the ilium at the level of its postacetabular process, just posterior to the iliac peduncle. This rib is more poorly developed than that on the previous vertebrae, but the area of attachment with the anterior rib is more extensive than the rest. Judging by the orientation of portions of the acetabular arm with the vertebral centrum and ilium, the rib of this vertebra would have been much more anteriorly oriented than the preceding vertebrae.

All preserved centra are subcircular in cross section and 1.5 times taller than long (measured in the complete fourth and fifth centra), as in other derived sauropods (e.g., *Patagosaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Diplodocus*; PVL 4170; Hatcher, 1903, figure 15; Osborn, 1904, figure 3). In *Spinophorosaurus*, the first four sacral vertebrae have the same ratio, but the fifth is shortened, being around twice as tall as long (GCP-CV 4229/HB27). Most basal sauropodomorphs have sacral centra longer than tall (e.g., *Massospondylus*, *Jingshanosaurus*, *Adeopapposaurus*, *Leoneerasaurus*, *Mussaurus*;

Cooper, 1981, figure 12C; Zhang and Yang, 1995, figure 17; Martínez, 2009, figure 16A; Pol et al., 2011, figure 8E; Otero and Pol, 2013, figure 4C), whereas in the basal sauropod *Melanorosaurus* (NM QR 1551), the centra are equally long as tall. The lack of deep fossae or pleurocoels on the lateral surfaces of preserved centra S3–S5 (Figure 20B) is also seen in basal sauropodomorphs (e.g., *Jingshanosaurus*, *Leoneerasaurus*, *Mussaurus*; Zhang and Yang, 1995, figure 17; Pol et al., 2011, figure 8E; Otero and Pol, 2013, figure 4E) and some advanced sauropods (e.g., *Cetiosaurus*, *Galvesaurus*; Upchurch and Martin, 2002; Barco, 2009). Well-developed pleurocoels in at least the primordial and caudosacral vertebrae are present in some derived eusauropods (e.g., *Mamenchisaurus*, *Jobaria*, *Camarasaurus*, *Europasaurus*, *Euhelopus*, *Diplodocus*; Ouyang and Ye, 2002, figure 29A; MNN TIG 3–5; BYU 9047; Carballido and Sander, 2014, figure 25C; Wilson and Upchurch, 2009; Hatcher, 1901). Unlike *Bagualia*, in *Patagosaurus* the lateral surfaces of the centra have deep fossae, although they are not considered true pleurocoels (PVL 4170, MACN-CH 935/226). Similar fossae are also present in *Spinophorosaurus*, although these are deeper still than those of *Patagosaurus* and there seems to be a dorsal margin in the fourth vertebra that could be an early stage of a true pleurocoel (GCP-CV 4229/HB 26). The rib is fused on the dorsoventral mid-length of the centrum in the third and fourth sacral vertebrae, whereas in the fifth sacral it migrates slightly dorsally (see above). The zone where the sacral ribs attach to the centrum is variable along a single sacral series or between taxa (Upchurch et al., 2004). The fourth sacral rib of *Bagualia* shows greater dorsoventral development than that in the fifth, as in *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229/HB 26). This variation in the dorsoventral extent of the parapophysis-rib junction is also observed in other taxa. For example, basal sauropodomorphs have parapophyses that occupy a greater dorsoventral length of the centrum posteriorly in the series, which is also greater in the second primordial vertebra or third sacral vertebra of these taxa (e.g., *Adeopapposaurus*, *Mussaurus*, *Leoneerasaurus*; Martínez, 2009; Otero and Pol, 2013, figure 4C; Pol et al., 2011, figure 8F).

Also, there is variation in the anteroposterior location and extent of the parapophysis-rib junction along the same sacral series. In *Bagualia*, the junction in the fourth and fifth sacral vertebra is located at the anteroposterior mid-length of the centrum and occupies around of 80% and 75% of it, respec-

tively. Basal sauropodomorphs have the parapophysis-rib junction on the anterior half of the centrum in the dorsosacral and primordial vertebrae, occupying around 60% of the anteroposterior length of the centrum (e.g., *Yizhousaurus*, *Adeopapposaurus*; Zhang et al., 2018, figure 4D; Martínez, 2009, figure 16). In the case of *Plateosaurus*, which has a caudosacral plus the two primordial sacral vertebrae, the junction in the caudosacral is on the mid-length of the centrum (Galton, 2000, figure 5C). When a fourth sacral vertebra is present, the caudosacral vertebra has its parapophysis in the anteroposterior mid-length of the centrum, and the two other sacral vertebrae maintain their parapophysis in the anterior half in most basal sauropodomorphs (e.g., *Xingxiulong*, *Mussaurus*, *Melanorosaurus*; Wang et al., 2017, figure 4B; Otero and Pol, 2013, figure 4C; NM QR 1551), and possibly in *Leoneosaurus* (Pol et al., 2011, figure 8E). As in *Bagualia*, *Spinophorosaurus* has fourth and fifth sacral vertebrae with their parapophysis-rib junctions close to the anteroposterior mid-length of the centrum, whereas in the first three sacral vertebrae of *Spinophorosaurus* they are restricted to the anterior half (GCP-CV 4229). The eusauropod *Mamenchisaurus* has the first four sacral vertebrae with the parapophysis-rib junction on the anterior half of the length of the centrum, whereas the fifth is close the mid-length (Ouyang and Ye, 2002, figure 29A), as in the diplodocid *Apatosaurus* (Gilmore, 1936, figure 7) and the macronarian *Europasaurus* (Carballido and Sander, 2014, figure 25A). In contrast, the neosauropod *Haplocanthosaurus* has all sacral ribs fused to the anterior half of the centrum (Hatcher, 1903, plate 5). This indicates that, despite the fact that the articulation between the parapophysis and the sacral rib is variable both within the same axial series and between taxa, in most taxa the rib attaches to the centrum on the mid-length on the caudosacral vertebra.

The sacral ribs are concave anteriorly and posteriorly, as in *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229). The shape in cross section of the ribs is variable along the same sacral series and between taxa (e.g., Pol et al., 2011; Otero and Pol, 2013; Martínez, 2009). Due to incompleteness of the material, it is not possible to observe the presence of an intracostal fenestra, which is present in other sauropods (e.g., *Patagosaurus*; MACN-CH 935). The expanded acetabular arms of the sacral ribs are fused to the right ilium and contact one another (except for the first sacral rib which is incomplete), forming a sacricostal yoke, as in the sau-

ropodomorph *Sarhsaurus* (Marsh and Rowe, 2018) and derived sauropods (e.g., Wilson, 2002; Allain and Aquesbi, 2008). The sacral ribs of the S2 and S3 are farther from the edge of the acetabulum than those of *Spinophorosaurus* (GCP-CV 4229). Due to the great distance between the ribs and the dorsal margin of the acetabulum, the sacral vertebrae could not contribute to the dorsal margin of the acetabulum, which contrasts with the typical condition in eusauropods (Wilson and Sereno, 1998; Wilson, 2002). This exclusion of the sacral ribs from the acetabular margin is typical of non-sauropod sauropodomorphs (Marsh and Rowe, 2018).

Only the first sacral vertebra completely lacks its neural spine. All neural spines are plate like, longer than wide, and lack lateral fossae. Distally, the neural spines are not markedly widened and have their anterior, dorsal, and posterior margins flat in lateral view, as in most other sauropods (e.g., *Shunosaurus*, *Cetiosaurus*, *Mamenchisaurus*; IVPP V9065; Upchurch and Martin, 2002; Ouyang and Ye, 2002, figure 29). In contrast, some other taxa have a strong distal widening of their sacral neural spines (e.g., *Moabosaurus*, *Camarasaurus*; Britt et al., 2017, figure 6; BYU 9047). Unlike *Bagualia*, *Patagosaurus* has neural spines that are more distally widened and anteroposteriorly short, with all margins rounded and the dorsal surface convex (PVL 4170). In *Bagualia*, the neural spines lack deep lateral fossae and the saddle-shaped distal end seen in *Spinophorosaurus* and *Patagosaurus* (GCP-CV 4229; Holwerda et al., 2021). The lateral surfaces of the sacral neural spines of *Bagualia* lack SPDLs, as in *Patagosaurus* (Holwerda et al., 2021). The SPDL in sacral vertebrae is present in some eusauropods (e.g., *Spinophorosaurus*, *Moabosaurus*; MACN-CH 935; Remes et al., 2009; Britt et al., 2017) and several neosauropods (e.g., *Camarasaurus*, *Diplodocus*, *Europasaurus*; BYU 9047; CM 94; Carballido and Sander, 2014). All sacral neural spines are fully fused and curved posteriorly from the first third of its dorsoventral height as seen in the last two vertebrae. The neural spines are around 1.8 times dorsoventrally longer than the anteroposterior length of the centrum, as in most sauropodomorphs except diplodocoids, in which the ratio is nearly 4.

Caudal Vertebrae

A total of 45 caudal vertebrae assigned to *Bagualia alba* have been found in the Cañadón Bagual locality. A few elements are articulated

(MPEF-PV 11011, MPEF-PV 11044, MPEF-PV 3316), but the majority were found isolated and treated as different specimens. Caudal vertebrae were divided into anterior, middle, and posterior caudal elements, using as reference the specimen MPEF-PV 11011 (which preserves the first 10 caudals) and the sequence changes in caudal morphology observed in other sauropods, such as *Spinophorosaurus* (GCP-CV-4229). The division of the caudal vertebrae in these three categories is based on anatomical differences such as: 1) the elongation index (in the case of both anterior and posterior faces being measurable, the average of both values was used; see Table 5 in the Appendix 1); 2) the degree of inclination of the neural spine; and 3) the development of the transverse processes.

The anterior and middle section of the caudal sequence is represented by the specimen MPEF-PV 11011 (Figure 19). This specimen is considered a late juvenile, as many of the caudal vertebrae lack their corresponding transverse processes, and the third, fourth, fifth, and seventh caudal vertebrae are solely represented by the neural arches, as their centra were not fused at the time of death.

Anterior caudal vertebrae. The centrum of the first two caudal vertebrae is at least twice as dorsoventrally higher as anteroposteriorly long (Figure 20B), as in all sauropods (Upchurch et al., 2004; Otero et al., 2015). The centra are amphicoelous, with concave anterior and posterior articular surfaces as in other sauropods (e.g., *Patagosaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Camarasaurus*; PVL 4170; McIntosh and Williams, 1988, figure 10; McIntosh et al., 1996). This morphology differs from the slightly procoelous centra present in *Losillasaurus* (Royo Torres et al., 2021) and the strongly procoelous centra seen in mamenchisaurids and several turiasaurs (e.g., *Mamenchisaurus*, *Mierasaurus*, *Moabosaurus*; Ouyang and Ye, 2002, figures 30–31; Royo Torres et al., 2017; Britt et al., 2017), most titanosaurs (e.g., Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004), and diplodocoids (Whitlock, 2011). The ventral edges of the centra are concave in lateral view, and the ventral surface is convex in cross section. No articular facets for haemal arches are present on the first two caudal vertebrae of MPEF-PV 11011, or on other specimens interpreted as anteriormost caudals (e.g., MPEF-PV 3315, MPEF-PV 3402, MPEF-PV 3407). This matches the condition in other sauropods, in which the haemal arches appear around the third or fourth caudal vertebra. The ventral surface does not have a ventral keel, nor the deep, longitudinal groove

described for other sauropods (e.g., *Vulcanodon*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Camarasaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Omeisaurus*; Cooper, 1984; Holwerda et al., 2021; Upchurch and Martin, 2002; Upchurch et al., 2004; He et al., 1988) or the longitudinal ridges observed in the basal sauropodomorph *Thecodontosaurus* (Benton et al., 2010, figure 9G). The lateral surfaces of the centra lack a discrete fossa. The neural arch is located in the anterior half of the centrum, closer to the anterior articular face. In the first two caudal vertebrae, the neurocentral suture is not visible, and the transverse processes are, at least superficially, completely fused. The transverse processes are well developed and posterolaterally oriented, with a broad base. They are somewhat anteroposteriorly longer than dorsoventrally tall and are located on the centrum near its dorsal surface. The PRDL is anterodorsally oriented from the anterior margin of the transverse process towards the lateral surface of the prezygapophyseal processes, being similar in development and orientation to that observed in *Tazoudasaurus* (Allain and Aquesbi, 2008, figure 16A–B; Figure 20B) and other taxa. In the second caudal vertebra, the PRDL is shorter and thicker than in the first. The prezygapophyses of the first caudal vertebrae are anterodorsally oriented at an angle of 45 degrees. Postzygapophyses are short and laminar, and the hyposphene cannot be recognized. As in *Patagosaurus* (PVL4170), the pre- and postzygapophyses surpass the articular edges of the centrum. At base, the neural spines of the anteriormost caudals are vertically directed, whereas distally they bend slightly posteriorly as in other sauropodomorphs (e.g., *Pulanesaura*, *Spinophorosaurus*, *Patagosaurus*; McPhee et al., 2015, figure 3F; GCP-CV-4229-HB 28/29; MACN-CH 935-217). The height of the spines is slightly higher than their centra. The distal widening in the anteriormost caudal vertebrae of *Bagualia* is similar to that observed in some other sauropods (e.g., *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Omeisaurus*; IVPP V 9065; MAC-CH 935; He et al., 1988, figures 33, 34A). In other taxa, however, this widening is better developed, and the dorsal margin is above the lateral margin, giving them a rhombus shape in anterior view (e.g., *Spinophorosaurus*, *Camarasaurus*; Remes et al., 2009, figure 3F; McIntosh et al., 1996, figures 43, 44). The dorsal margin of the neural spine in the anteriormost caudal vertebrae of *Bagualia* is straight, as in most sauropods (e.g., *Antetonitrus*, *Shunosaurus*, *Camarasaurus*; McPhee et al., 2014, figure 6B; IVPP V 9065; McIntosh et al., 1996, figures 43, 44). The distal widening of the

neural spine in the eusauropod *Spinophorosaurus* is greater than that observed in *Bagualia* (Remes et al., 2009, figure 3E–F). Also *Spinophorosaurus* has a saddle-shaped or concave dorsal margin in lateral view, which is also present in other eusauropods (e.g., *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Jobaria*, *Moabosaurus*; Remes et al., 2009, figure 3E–F; Holwerda et al., 2021; Pi et al., 1996, figure 4; MNN TIG 3; Britt et al., 2017, figure 24A–H) and neosauropods (e.g., *Haplocanthosaurus*, CM 879). The eusauropod *Tonganosaurus* has a variant of this morphology, since within the concavity of the dorsal margin there is a central elevation in the anterior-middle caudal vertebrae (Li et al., 2010, figure 2Q–S). Two neural spine laminae are developed in the anteriormost caudals. The SPRLs and SPOLs are thin and reach the dorsoventral half of the neural spine, where they fade. All caudal vertebrae lack pre- or postspinal laminae, as in *Patagosaurus* (PVL 4170, MACN-CH 935) and *Spinophorosaurus* (GCP-CV-4229). The presence of prespinal laminae in anterior caudal vertebrae is common in derived eusauropods (Tschopp et al., 2015) such as *Moabosaurus* (Britt et al., 2017, figure 24) and *Jobaria* (Sereni et al., 1999), and most neosauropods.

The third, fourth, fifth, and seventh caudal vertebrae consist of isolated neural arches (Figures 21, 22D–F), whereas the sixth, eighth, ninth, and tenth are almost complete (Figures 22, 23A–C). The absence of fused centra or transverse processes between the third and eighth caudal vertebrae indicates that in this area of the tail, the junctions between the centrum and neural arch, and the centrum-neural arch to the transverse process, were weak or not fully closed. In contrast, in the ninth and tenth caudal vertebrae the suture is not visible. The lateral surfaces of the centrum have a shallow concavity, which is not bounded by marked margins, as also occurs in many sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*; Allain and Aquesbi, 2008, figures 17–18; PVL 4170). As observed in the sixth and eighth caudal vertebrae, the transverse process articulates with the ventral section of the pedicels of the neural arch and the dorsal end of the centrum. In the neural arches, the articular surface for the transverse process is located at the anteroposterior mid-length and is triangular in shape, with the apex directed dorsally. The articular surface for the transverse process in the centrum (observed in the sixth and eighth caudal vertebrae) form an inverted triangle with its apex directed ventrally (Figure 22A, D).

In the third caudal vertebra, between the dorsal margins of the articular facet for the transverse process and the lateral surface of the prezygapophysis, there is a crest-like protuberance oriented anterodorsally (Figure 21A). This crest-like protuberance is in a similar position to the PRDL seen in the first two caudal elements. Unlike the PRDL in those vertebrae, however, in the third caudal this crest is shorter and becomes thick at its mid-length with a striated surface. Posteriorly, in the fourth and fifth caudal elements, this structure is like a rounded protuberance with a slightly striated surface and a more vertical orientation (Figure 21F). By the sixth vertebra, this protuberance is just a subtle elevated area with a smooth surface (Figure 22A). This protuberance is also observed in other specimens corresponding to the anterior and middle portion of the axial series (see below). In the rest of the vertebrae of MPEF-PV 11011, this protuberance is only observed as a small, rounded bump on the right lateral surface of the ninth caudal (Figure 23A). This feature has not been recognized in other sauropods (e.g., *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*; Upchurch and Martin, 2002, figure 7; PVL 4170). Towards the more posterior vertebrae of MPEF-PV 11011, the prezygapophyseal processes show a dorsoventral orientation at a lower angle than that observed in more anterior elements (around 30 degrees). In all anterior caudal vertebrae with preserved centra, the prezygapophyses extend beyond the anterior articular surface of the centrum. Postzygapophyses are laterally exposed in the third and eighth caudal vertebrae (Figures 21A, 22D). A laminar hyposphene (present in several sauropods; Upchurch et al., 2004) is not observed in any of the preserved caudal vertebrae of *Bagualia*. The neural spines are plate-like and around three times anteroposteriorly longer than mediolaterally wide. The total height of the neural spine is around 3.5 times its minimum anteroposterior length in the third caudal and decreases posteriorly, being 2.2 times by the eighth caudal vertebra. The SPOL and SPRL extend from the zygapophyses to the dorsoventral half of the neural spine (Figure 21B–C).

Middle caudal vertebrae. The centra of the middle caudal vertebrae are more elongate than those of the anterior caudals (between 1 and 2 times longer than tall; see Table 5 in Appendix 1), and the neural arch is located near the anterior articular surface (Figure 24). The articular faces are equally concave and lateral fossae are present (Figure 24A, E, I), unlike the anterior caudal vertebrae. The ventral surface is convex in cross section and the

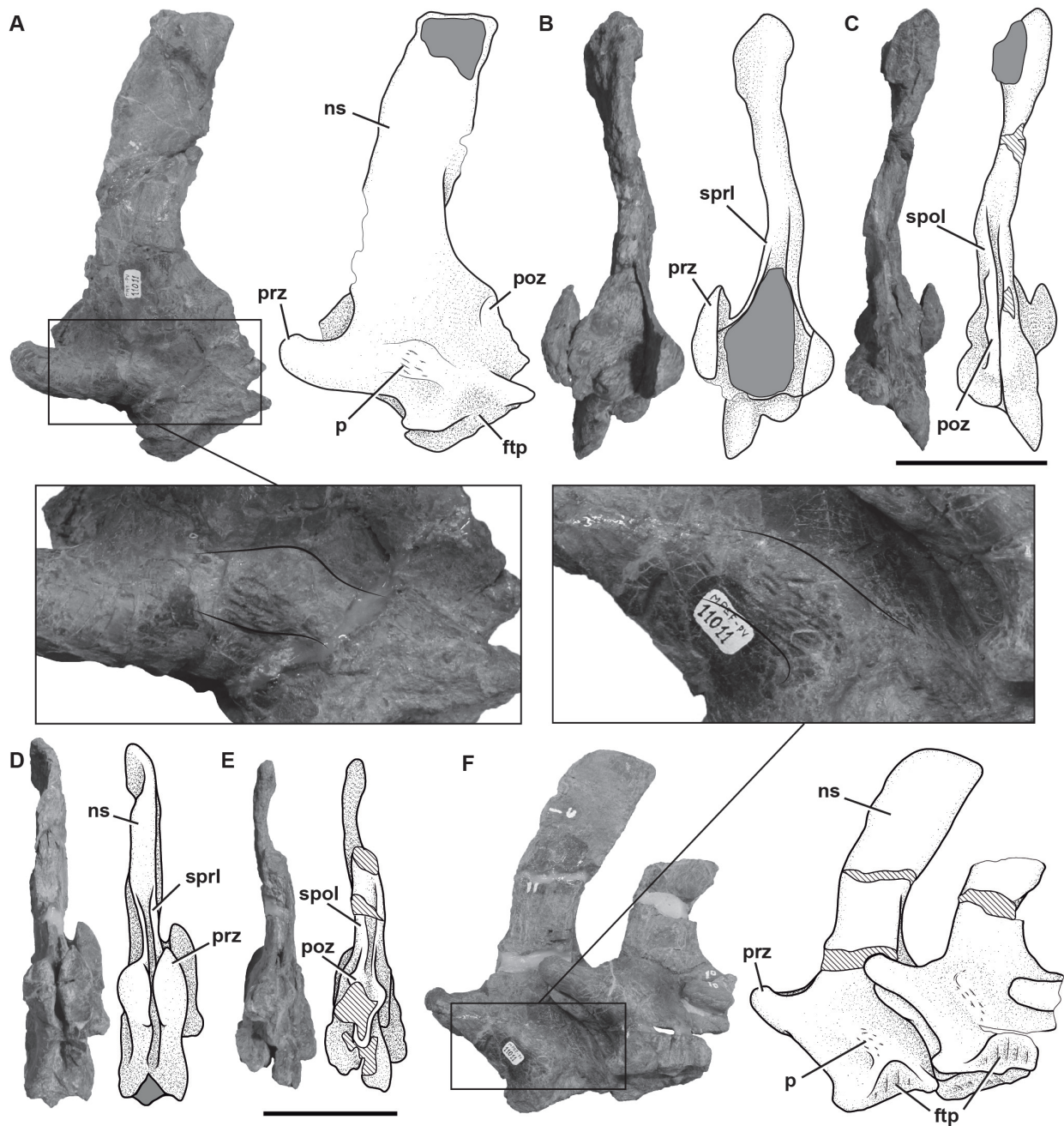


FIGURE 21. Anterior caudal neural arches of *Bagualia alba* (MPEF-PV 11011). **A–C**, third caudal neural arch in left lateral (**A**), anterior (**B**), and posterior (**C**) views. **D–F**, fourth and fifth caudal neural arches in anterior (**D**), posterior (**E**), and left lateral (**F**) views. Abbreviations: **ftp**, facet for transverse process; **ns**, neural spine; **p**, protuberance; **poz**, postzygapophysis; **prz**, prezygapophysis; **sprl**, spinoprezygapophyseal lamina; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina. Hatched pattern represents broken surfaces and grey form represents sediment. Scale bar equals 10 cm.

articular facets for haemal arches are well marked. The transverse processes are dorsoventrally flat and laterally projected and are located on the dorsal margin of the centrum (Figure 24A, C). As expected, development of the transverse processes decreases throughout the caudal series,

and the posteriormost middle caudal vertebrae exhibit a short, laminar process (Figure 24E, I). The bump-like process above the transverse processes described in the anterior caudal vertebrae is present in the middle elements of the tail, although here this structure becomes even lower

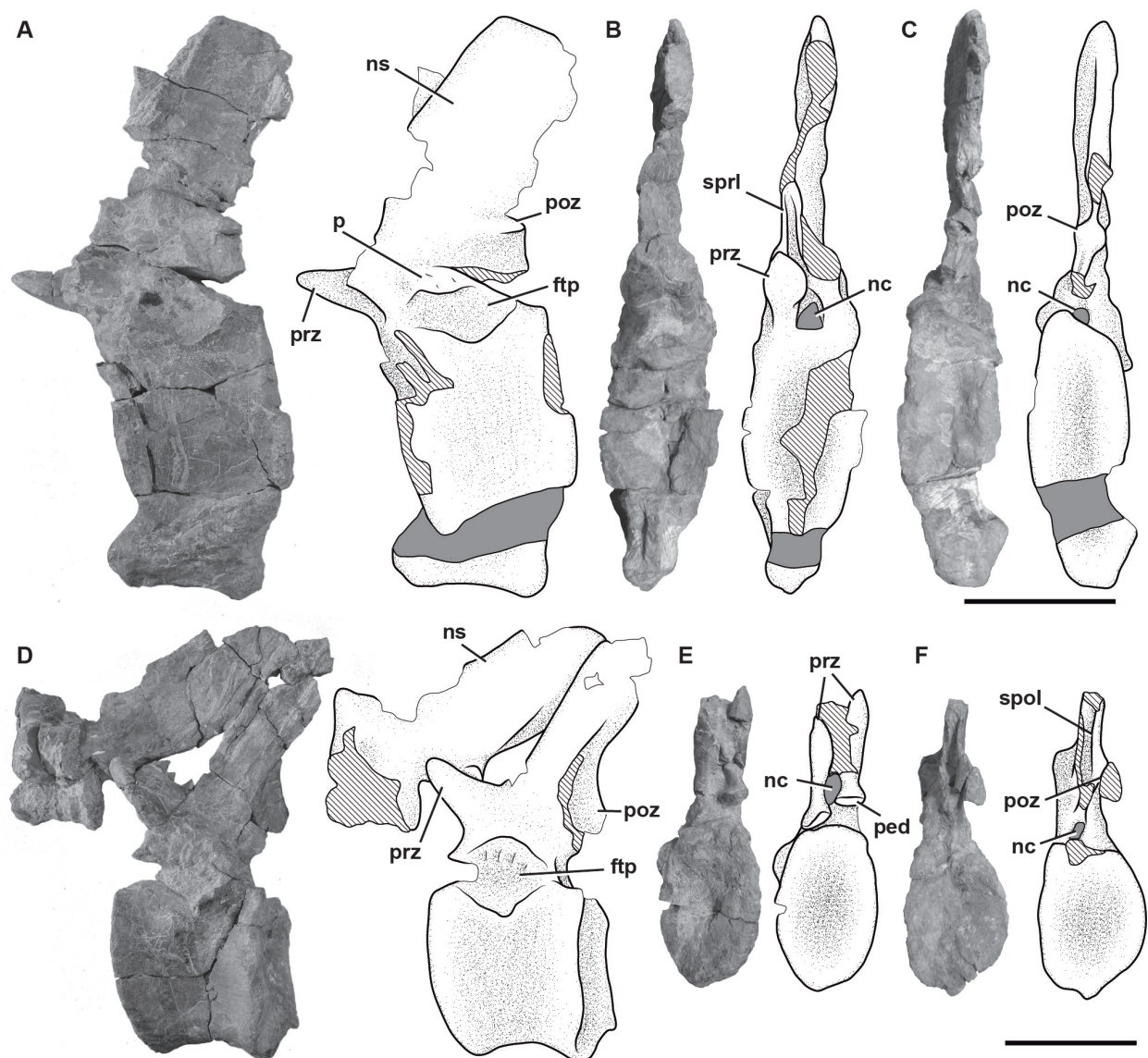


FIGURE 22. Sixth, seventh, and eighth caudal vertebra of *Bagualia alba* (MPEF-PV 11011). **A–C**, sixth caudal vertebra in left lateral (**A**), anterior (**B**), and posterior (**C**) views. **D–F**, seventh and eighth caudal vertebrae in left lateral (**D**), anterior (**E**), and posterior (**F**) views. Abbreviations: **ftp**, facet for transverse process; **nc**, neural canal; **ns**, neural spine; **p**, protuberance; **ped**, pedicel; **poz**, postzygapophysis; **prz**, prezygapophysis; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **spri**, spinoprezygapophyseal lamina. Hatched pattern represents broken surfaces and grey form represents sediment. Scale bar equals 10 cm.

(Figure 24A, E, I). The prezygapophyseal processes are well developed, directed anteriorly at an angle less than 30 degrees, and surpass the anterior face of the centrum. The pre- and postzygapophyses are almost vertical, and no laminar hyposphene is present. The postzygapophyses surpass the posterior face of the centrum due to a more posterior inclination of the neural spine in these vertebrae. The neural spines maintain consistent anteroposterior length and lateromedial width throughout their dorsoventral height. The

total height of the neural spine is less than two times its minimum anteroposterior length. They are posterodorsally projected, ranging from an angle of around 80 degrees in anterior middle caudals to a more posterior inclination (around 60 degrees) in the posteriormost middle caudal vertebrae. The SPRLs and SPOLs are shorter than in anterior caudal vertebrae and do not extend beyond the beginning of the neural spine.

Posterior caudal vertebrae. Posterior caudal vertebrae are recognized as those which centra are

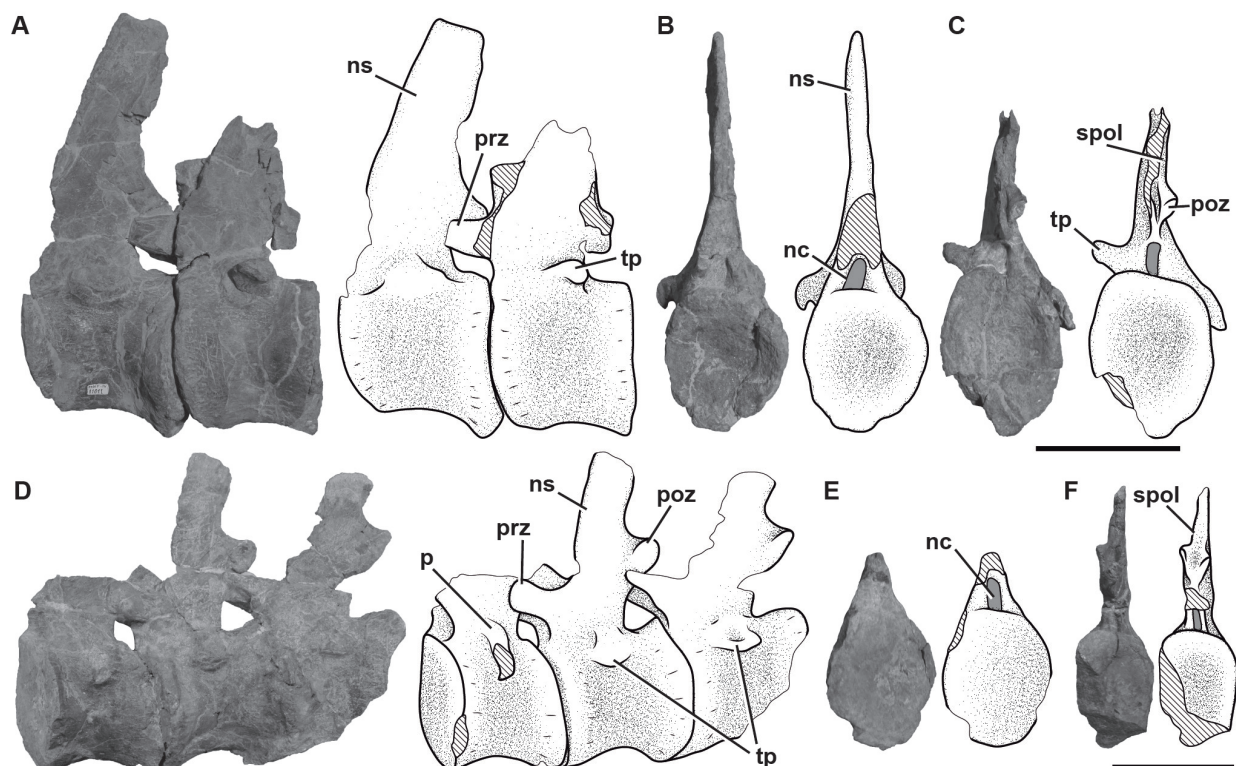


FIGURE 23. Ninth and tenth, and possible eleventh, twelfth and thirteenth caudal vertebrae of *Bagualia alba*. **A–C**, ninth and tenth caudal vertebrae (MPEF-PV 11011) in left lateral (**A**), anterior (**B**), and posterior (**C**) views. **D–F**, possible eleventh, twelfth and thirteenth caudal vertebrae (MPEF-PV 11044) in left lateral (**D**), anterior (**E**), and posterior (**F**) views. Abbreviations: **nc**, neural canal; **ns**, neural spine; **p**, protuberance; **poz**, postzygapophysis; **prz**, prezygapophysis; **spol**, spinopostzygapophyseal lamina; **tp**, transverse process. Hatched pattern represents broken surfaces and grey form represents sediment. Scale bar equals 10 cm.

more than twice as long as tall (see Table 5 in the Appendix 1), transverse processes are completely missing, and no lateral fossae are present (Figure 25A, E, I). Preserved posterior caudal centra have concave anterior and posterior articular surfaces, as in basal sauropods (e.g., Upchurch et al., 2004), with a few exceptions (e.g., *Mamenchisaurus*; Ouyang and Ye, 2002). The protuberance observed above the transverse process in the anterior and middle caudal vertebrae is not present in any of the posterior caudals (Figure 25). The facets for the haemal arches are still present in some posterior caudals, developed to a greater degree than in the anterior caudals (MPEF-PV 3319/ 3322). The anterior margin of the neural arch is straight. The prezygapophyses are slightly marked and ovoid in shape. They do not surpass the anterior articular surface of the centra. On the anteriormost posterior caudal vertebrae, the postzygapophyses are visible as low surfaces at the base of the neural spine (Figure 25A, D), whereas in more posterior vertebrae they cannot be recognized (Figure 25E, H, I, L). Throughout the posterior caudal vertebrae, the

angle of the neural spine continues to decrease, varying from about 40 degrees (Figure 25A) to less than 10 degrees in the most posterior caudal vertebra preserved (Figure 25I). The centrum of the posteriormost caudal vertebra preserved is rod-like with expanded articular ends (Figure 25K).

Transverse Processes

Five isolated caudal transverse processes have been found, four of which are right ones (MPEF-PV 11001; MPEF-PV 11002; MPEF-PV 11003; MPEF-PV 11004) and one left (MPEF-PV 11005). These have the same morphology: dorso-ventrally flattened with straight anterior and concave posterior margins in dorsal view. The distal dorsal surface bears an anteroposteriorly directed step with roughened surface; the ventral surface is smooth.

Haemal Arches

A total of 13 haemal arches were found isolated or in association with some of the caudal vertebrae preserved (Figure 26). As in basal

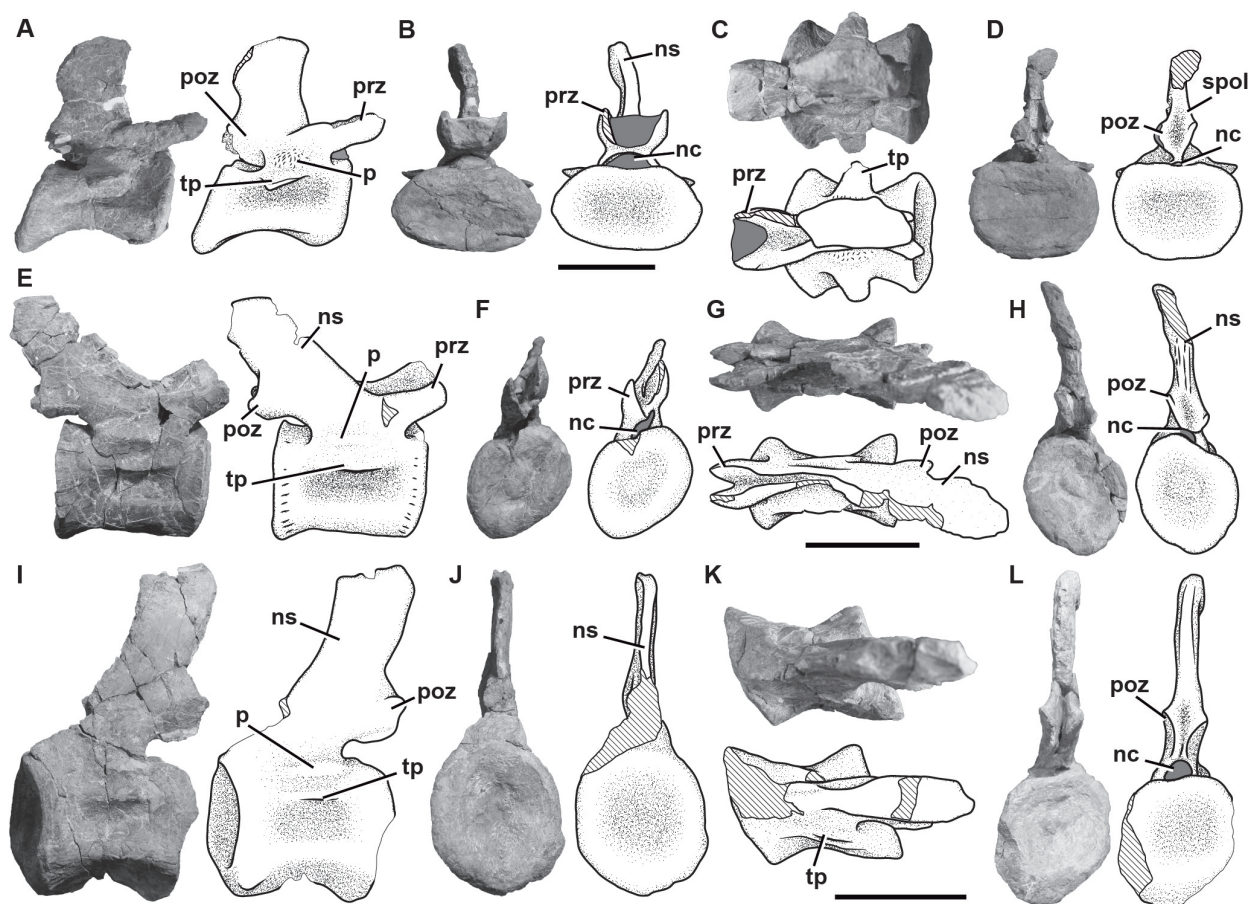


FIGURE 24. Middle caudal vertebrae of *Bagualia alba*. **A–D**, caudal vertebra MPEF-PV 3300 in right lateral (**A**), anterior (**B**), dorsal (**C**), and posterior (**D**) views. **E–H**, caudal vertebra MPEF-PV 3324 in right lateral (**E**), anterior (**F**), dorsal (**G**), and posterior (**H**) views. **I–L**, caudal vertebra MPEF-PV 3346 in left lateral (**I**), anterior (**J**), dorsal (**K**), and posterior (**L**) views. Abbreviations: **nc**, neural canal; **ns**, neural spine; **p**, protuberance; **poz**, postzygapophysis; **prz**, prezygapophysis; **tp**, transverse process. Hatched pattern represents broken surfaces and grey form represents sediment. Scale bar equals 10 cm.

sauropodomorphs, the haemal arches are forked proximally, producing the characteristic Y-shape (Otero et al., 2012). All haemal arches have proximally expanded arms bridged by the intercentrum, as in most basal sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Patagosaurus*, *Omeisaurus*, *Zby*; Allain and Aquesbi, 2008; Bonaparte, 1986, figure 48; He et al., 1988, figure 39; Mateus et al., 2014, figure 2E) and flagellicaudatans (e.g., Wilson, 2002). This condition contrasts with that of *Losillasaurus* and some basal neosauropods, which have anterior and middle haemal arches bridged proximally, but their posterior ones open dorsally (Royo Torres et al., 2021). Having unbridged haemal arches throughout the caudal series is a derived condition present in some basal eusauropods (e.g., *Shunosaurus*, *Mierasaurus*; Zhang, 1988, figure 40; Royo Torres et al., 2017), rebbachisaurids, and macro-

narians (Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004). The complete anterior arches (Figure 26A, C, E) have a haemal canal that occupied around 20% of the total chevron length, which increases Table 6 in the Appendix 1). This ratio is similar to that of the anterior haemal arches of some other eusauropod taxa, such as *Spinophorosaurus* (18–23%; GCP-CV 4229), but greater than that of others (e.g., *Patagosaurus*: 9–11%, *Mamenchisaurus*: 9–10%; MACN-CH 935; Ouyang and Ye, 2002, plate XV). However, the extension of the haemal canal of *Bagualia* is lower than that of some turiasaurs (e.g., *Losillasaurus*: 27%, *Narindasaurus*: 55.3%, *Mierasaurus*: 41%; Royo Torres et al., 2021; MNHN MAJ 425; Royo Torres et al., 2017) and most titanosauriforms (Curry Rogers and Foster, 2001; Wilson, 2002). All haemal arches have concave proximal anterior and posterior facets, with the posterior

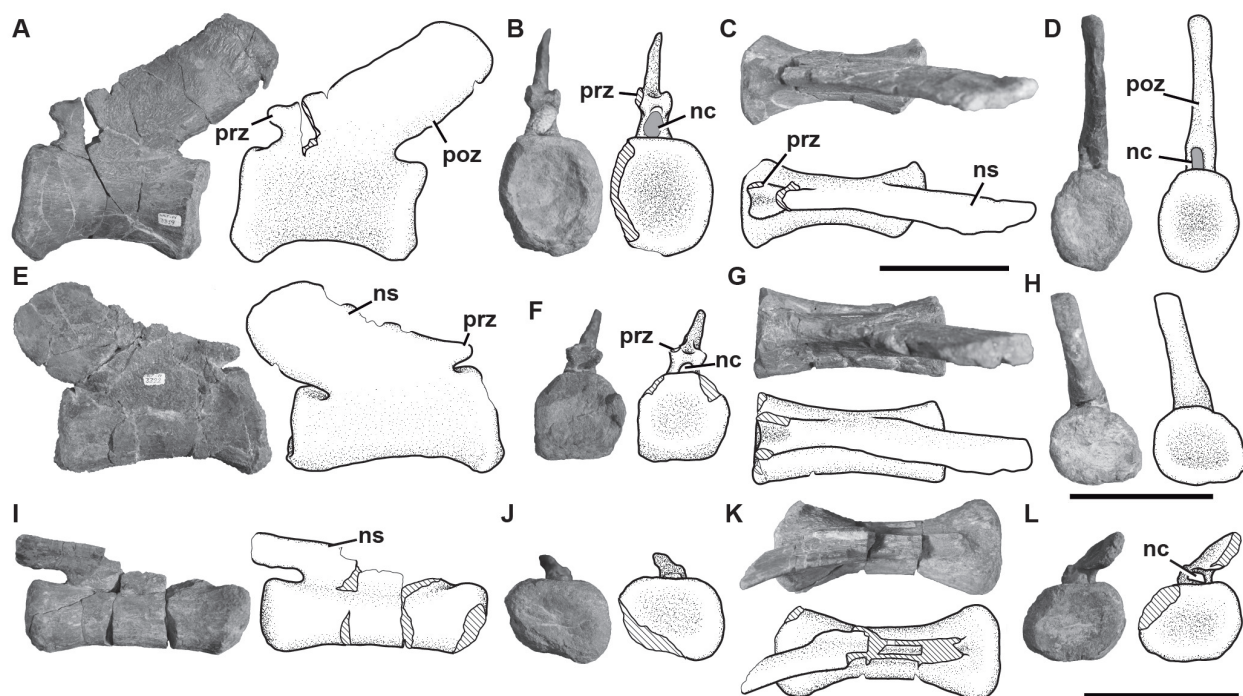


FIGURE 25. Posterior caudal vertebrae of *Bagualia alba*. **A–D**, caudal vertebra MPEF-PV 3319 in left lateral (**A**), anterior (**B**), dorsal (**C**), and posterior (**D**) views. **E–H**, caudal vertebra MPEF-PV 3322 in right lateral (**E**), anterior (**F**), dorsal (**G**), and posterior (**H**) views. **I–L**, caudal vertebra MPEF-PV 3331 in right lateral (**I**), anterior (**J**), dorsal (**K**), and posterior (**L**) views. Abbreviations: **nc**, neural canal; **ns**, neural spine; **poz**, postzygapophysis; **prz**, prezygapophysis. Hatched pattern represents broken surfaces and grey form represents sediment. Scale bar equals 10 cm.

being slightly larger. The anterior haemal arches have a straight ventral blade that is twice as long anteroposteriorly as lateromedially. On the posterior surface of the ventral blade of MPEF-PV 3356, there is a ridge extending along the midline of the shaft (Figure 26A), while in MPEF-PV 3357 and MPEF-PV 3351, the ridge is also seen on the anterior surface (Figure 26C–D). Striated ridges along the midline of the haemal shafts are also present in other sauropods (e.g., *Tazoudasaurus*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*; Allain and Aquesbi, 2008, figure 19E; Upchurch and Martin, 2002; Bonaparte, 1986, figure 48; GCP-CV 4229). The distal end of the ventral blade is expanded anteroposteriorly and compressed mediolaterally in all arches except the posteriormost one preserved, which has a thin distal blade (Figure 26L). Towards the posterior haemal arches, the ventral blade is shortened and curved posteriorly (e.g., Figure 26G, I, K). Also, the posterior haemal arches have a thickening of their arms at the beginning of the distal plate. This thickening has a dorsoventrally striated lateral surface (e.g., Figure 26H–J, L–M).

DISCUSSION

The axial skeleton of sauropods is very informative, due to the high morphological variability in their vertebrae (Bonaparte, 1999). Vertebral features contribute to around a third of the total characters used in most phylogenetic analyses of sauropods that have been published (e.g., Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004; Mannion et al., 2019a; Pol et al., 2020). These features not only encompass the large number of differences between eusauropods and basal sauropodomorphs, but also the numerous changes that occurred in this part of the skeleton in the main lineages of Eusauropoda. The axial remains of *Bagualia* allow us to study the morphological differences between early eusauropod taxa and their outgroups, and to trace character evolution among early sauropods. We carried out a phylogenetic analysis (see Materials and Methods, Phylogenetic Analysis, and the Appendix 1 and 2 for details) to outline the most relevant aspects regarding the early evolution of the axial skeleton in sauropodomorphs, in order to understand the origins of one of their most striking anatomical features: the long neck.

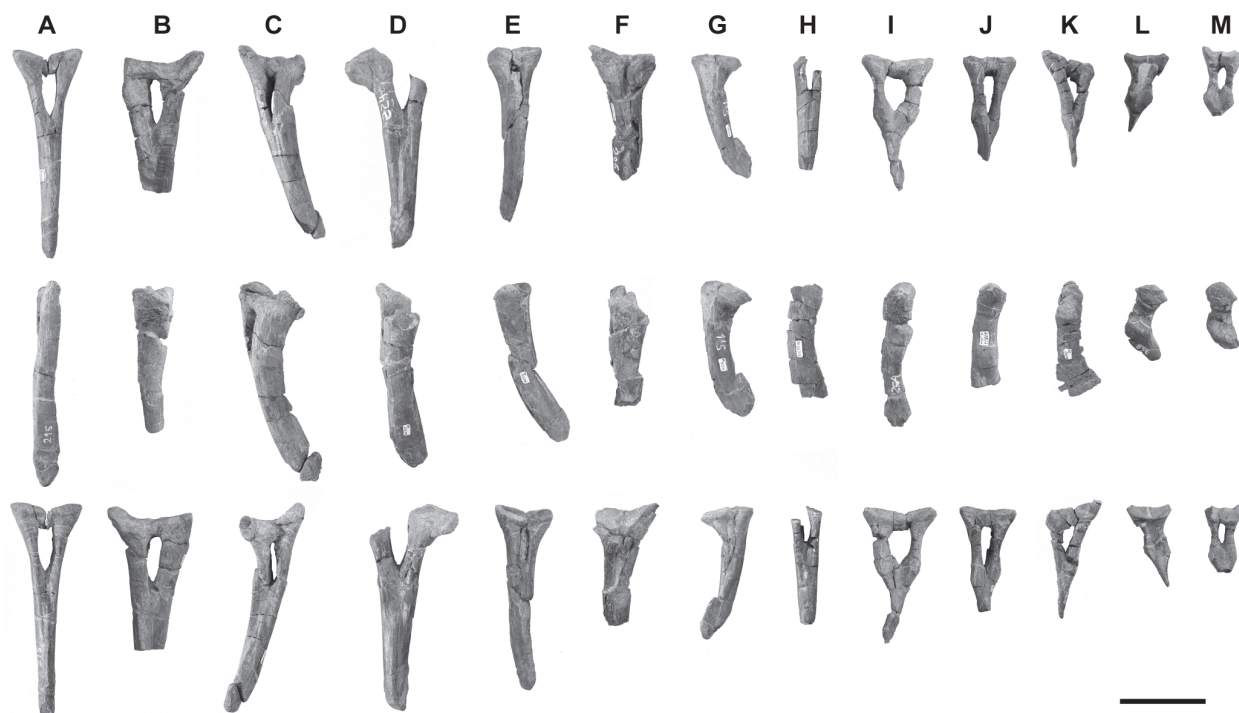


FIGURE 26. Haemal arches of *Bagualia alba* (from top to bottom) in anterior, left lateral and posterior views. **A**, MPEF-PV 3356; **B**, MPEF-PV 11025; **C**, MPEF-PV 3351; **D**, MPEF-PV 3357; **E**, MPEF-PV 3353; **F**, MPEF-PV 3355; **G**, MPEF-PV 3352; **H**, MPEF-PV 3359; **I**, MPEF-PV 3358; **J**, MPEF-PV 11009; **K**, MPEF-PV 3354; **L**, MPEF-PV 3390; **M**, MPEF-PV 11010. From left to right the haemal arches are ordered as proximal to distal elements. Scale bar equals 10 cm.

Phylogenetic Analysis

In agreement with the results of Pol et al. (2020), *Bagualia* is recovered within a monophyletic group in the base of Eusauropoda (Figure 27; Figures 1–2 in Appendix 1). Taking polarity relative to Neosauropoda, this group is more derived than *Barapasaurus*, but more basal than *Cetiosaurus* and Mamenchisauridae. The positions of the main subclades within Sauropodomorpha are similar to that obtained by most recent phylogenetic analyses focused on basal sauropodomorphs (e.g., Pol and Powell, 2007; Otero et al., 2015; Zhang et al., 2018) and eusauropods (e.g., Xing et al., 2015; Mannion et al., 2019a; Royo Torres et al., 2021). Compared to recent studies with broad taxonomic sampling of sauropod taxa (e.g., Mannion et al., 2019a; Royo Torres et al., 2021), our analysis has greater representation (31 operational taxonomic units) for non-eusauropod sauropodomorphs, allowing more robust testing of evolutionary patterns at the base of and outside Eusauropoda (Appendix 2).

The monophyletic group containing *Bagualia* also contains other taxa recorded during the late

Early and Middle Jurassic (*Spinophorosaurus*, *Nebulasaurus*, and *Patagosaurus*; Figure 27; Figure 2 in Appendix 1). The monophyly of this group is supported by the following synapomorphies: up to three replacement teeth per alveolus in the dentary (present in *Bagualia* and *Patagosaurus*); cervical vertebrae with epiphyses that project posteriorly as thin prongs (convergent in *Pulanesaura*, Turiasauria, and some neosauropods); cervical vertebrae with pre-epiphyses (convergent in *Mamenchisaurus* and some turiasaurians and neosauropods); anteriormost dorsal vertebrae with epiphyses (present in *Bagualia* and *Patagosaurus* and convergent in *Mamenchisaurus*, *Moabosaurus*, *Jobaria*, and some neosauropods); posterior dorsal vertebrae with mSPOL (convergent in several neosauropods); first posterior caudal vertebrae with the neural spine strongly directed posteriorly (also present in *Tazoudasaurus*, *Mamenchisaurus*, and some neosauropods); and postacetabular process of the ilium between 40–100% of the distance between the pubic and ischial peduncles (widespread in Neosauropoda). Within this group, *Patagosaurus* is recovered as the sister taxon to a polytomy composed by *Bagualia*, *Nebu-*

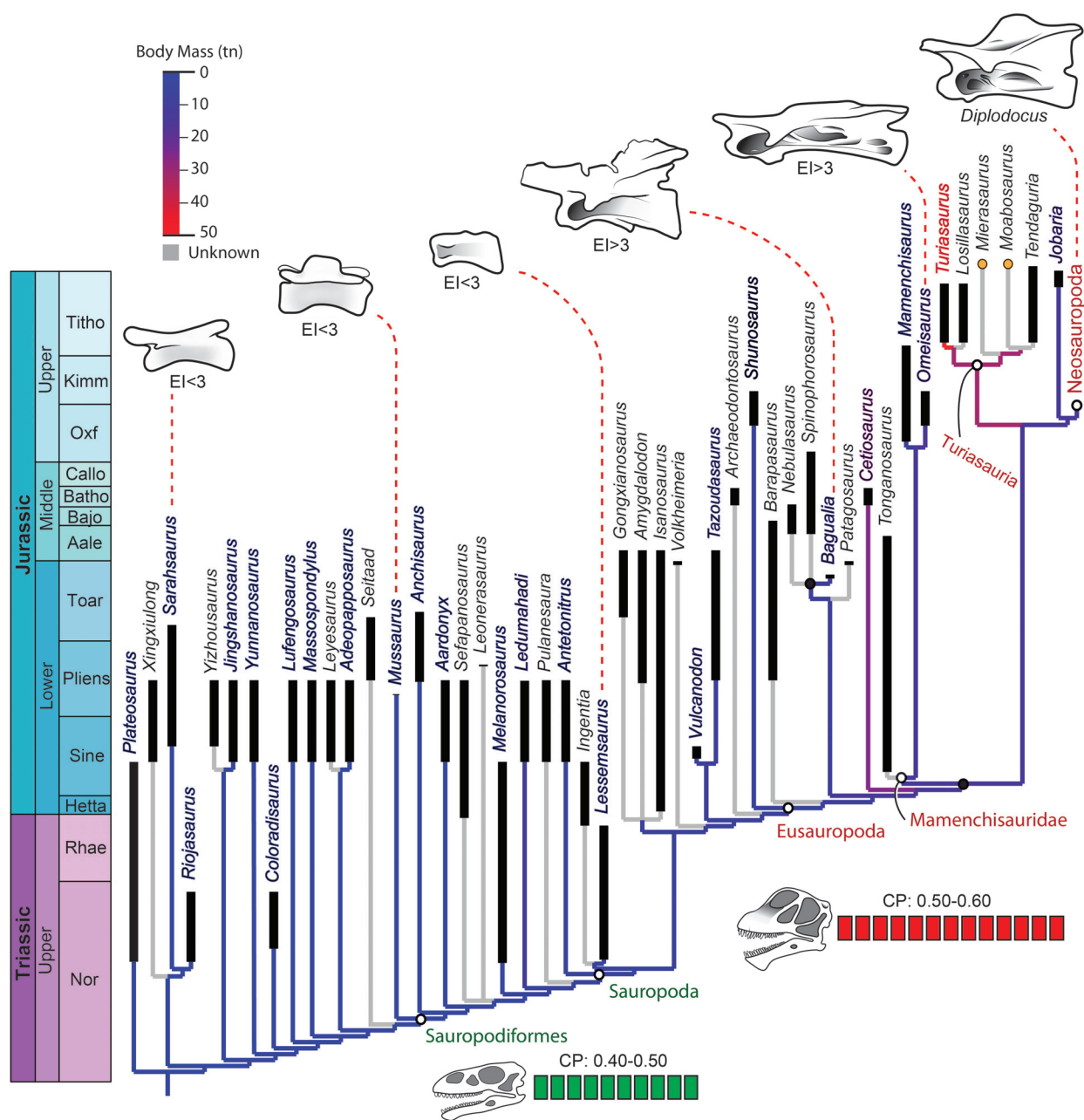


FIGURE 27. Simplified reduced consensus tree showing the calibrated phylogeny of non-neosauropod sauropodomorphs with the optimization of axial characters of the neck (i.e., CP ratio, EI index, Body Mass, and pleurocoels). Black circle indicates the change in the EI. Orange circles indicate Cretaceous taxa.

lasaurus, and *Spinophorosaurus*, which is supported by the following synapomorphies: D-shaped tooth crown mesiodistally narrow along its apical half (widespread amongst sauropods, also an ambiguous synapomorphy of Turiasauria); middle and posterior dorsal vertebrae with the height of the neural arch (below the postzygapophyses) less than the height of the centrum (also present in *Moabosaurus*, *Turiasaurus*, *Jobaria*, and several

neosauropods); femoral head directed dorsally above the level of the greater trochanter (also present in *Shunosaurus*, *Moabosaurus*, and some neosauropods); femur with distal condyles subequal in transverse breadth (widespread character in non eusauropod sauropodomorphs); and femur with the fourth trochanter near the midline of the posterior surface of the shaft (also present in *Shunosaurus*, Mamenchisauridae, and some neosauropods).

Within non-neosauropod Eusauropoda, we also obtained two other subclades previously recognized by other authors, Mamenchisauridae and Turiasauria (Figure 27). Mamenchisauridae is found in a more derived position than the lineage formed by *Bagualia* and related taxa. This position is similar to that obtained historically for this group, contrasting with a more basal position recently obtained by Mannion et al. (2019a) and Royo Torres et al. (2021). This difference could be due to the fact that our taxon sampling outside Eusauropoda is greater, which could modify the optimizations in the most basal nodes within Eusauropoda. In our analysis, Mamenchisauridae is composed of derived eusauropods from the Jurassic of China, with *Tonganosaurus* recovered as the sister taxon of a clade formed by *Omeisaurus* and *Mamenchisaurus*. A close relationship between *Omeisaurus* and *Mamenchisaurus* has been traditionally recognized by other authors (e.g., Allain and Aquesbi, 2008; Remes et al., 2009; Carballido and Sander, 2014; Tschopp et al., 2015; Carballido et al., 2020), although some recent analyses have recovered *Omeisaurus* outside of Mamenchisauridae (e.g., Mannion et al., 2019a; Moore et al., 2020; Royo Torres et al., 2021). Another diverse clade of basal eusauropods is Turiasauria, which was recovered as a lineage more closely related to Neosauropoda than Mamenchisauridae (Figure 27). This clade, defined by Royo Torres et al. (2006), is composed of Jurassic and Cretaceous taxa from Europe (e.g., *Losillasaurus*, *Turiasaurus*), North America (e.g., *Moabosaurus*, *Mierasaurus*), and Africa (i.e., *Tendaguria*). Within Turiasauria, *Turiasaurus* and *Losillasaurus* form the sister clade to a more diverse subclade including *Mierasaurus*, *Moabosaurus*, and *Tendaguria*. The strict consensus renders this latter subclade as a polytomy when *Zby* and *Haestasaurus* are included (Figure 1 in the Appendix 1). The reduced consensus shows possible positions of *Zby* within Turiasauria, recovered mostly within the clade composed of *Mierasaurus*, *Moabosaurus*, and *Tendaguria* (Figure 2 in Appendix 1). Another possible position for *Zby* is within the subclade composed of *Turiasaurus* and *Losillasaurus*, as has been suggested by other analyses (e.g., Mannion et al., 2019a; Royo Torres et al., 2021). In the case of *Haestasaurus*, this taxon can take four possible positions, one within Turiasauria, related to *Moabosaurus* and *Tendaguria*, and the other three within Neosauropoda, as a dicraeosaurid or as a basal macronarian. The position of *Haestasaurus* within Turiasauria is also seen in the equal weights analysis of Mannion et al. (2019a),

although that analysis recovers it together with *Bel-lusaurus* and *Tehuelchesaurus* (here, these taxa are recovered as basal macronarians). In the analysis under implied weighing of Mannion et al. (2019a) and Royo Torres et al. (2021), *Haestasaurus* is recovered outside of Turiasauria and *Bel-lusaurus* and *Camarasaurus* were recovered as basal eusauropods instead of basal macronarians, as recovered here (Figure 2 in the Appendix 1) and by other authors (e.g., Canudo et al., 2008; Carballido et al., 2020). The alternative position of *Haestasaurus* as a basal macronarian is also similar to that obtained by other authors (e.g., Upchurch et al., 2015; Moore et al., 2020). Our analysis recovers *Jobaria* as the sister taxon of Neosauropoda, a position shared with various other authors (e.g., Remes et al., 2009; Carballido and Sander, 2014; Carballido et al., 2020; Holwerda et al., 2021), but a more derived placement than that recently obtained by Mannion et al. (2019a) and Royo Torres et al. (2021), where it is recovered as a basal eusauropod between Mamenchisauridae and Turiasauria.

The main clades within Neosauropoda have been recovered as traditionally recovered by other authors (e.g., Salgado et al., 1997; Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004), but as it is not our objective to resolve their relationships here, we will not focus on topological variations within this diverse group. Based on the results of the phylogenetic analysis, certain axial characters related to neck lengthening have been optimized (Table 7, Figures 3–11 in Appendix 1) and are discussed below to understand cervical elongation in Sauropodomorpha.

Neck Lengthening

Neck elongation is a hallmark change in the evolution of sauropods, with major ecological implications (Sander et al., 2011; Barrett, 2014). Three possible changes to the ancestral neck morphology have been implicated in the lengthening of the sauropodomorph cervical series: 1) appearance of new elements in the cervical region; 2) conversion of a dorsal vertebra and its incorporation into the cervical region; and 3) elongation of pre-existing cervical vertebrae (Upchurch, 1994; Wilson and Sereno, 1998). Changes 1 and 3 are the result of somitogenetic and somatic growth processes (meristic change), whereas point 2 (homeotic change; Kessel and Gruss, 1991) is possibly due to changes in the expression of hox genes during the early stages of embryonic development (Burke et al., 1995; Richardson et al., 1998; Carroll, 2005). The expression pattern of hox genes is correlated

with changes in the vertebral morphology, which in turn have been used to group vertebrae in different axial regions and subregions (Böhmer et al., 2015). To explore the processes that could have produced longer necks in sauropods, we analyze here two types of mechanisms: addition of new cervical elements to the neck (both due to somitogenesis or regionalization) and elongation of the cervical elements of the neck.

Addition of new cervical elements to the neck.

Most studies concerning axial development in archosaurs are based on observations in the embryonic stages in crocodiles and birds (Mansfield and Abzhanov, 2010; Böhmer et al., 2019; Bui and Larsson, 2021). Since we do not have preserved complete embryonic stages of sauropodomorphs, we use the vertebral count of fossil specimens with complete (or almost complete) axial series to infer possible mechanisms of neck elongation in the phylogeny, as conducted previously for other groups (Müller et al., 2010). The presacral formula of basal sauropodomorphs is, in general, 10 cervicals and 14 dorsal vertebrae, whereas the general pattern in eusauropods is that they usually have more cervical and fewer dorsal vertebrae. For example, the early eusauropod *Shunosaurus* has 13 cervicals and 13 dorsals (13–13 presacral formula) and *Spinophorosaurus* has a 13–12 presacral formula (Remes et al., 2009). Other basal eusauropods, such as *Omeisaurus* had even more cervicals, reaching a 16–12 or 17–12 presacral formula (Wilson and Sereno, 1998). This increase was paralleled in Neosauropoda, in which there are lineages that evolved long necks, such as Diplodocidae with 15 cervicals and 10 dorsals, and some titanosaurs such as *Futalognkosaurus* that probably had 14 cervicals and 10 dorsals (Wilson, 2002; Calvo et al., 2007). Meristic and homeotic changes are not correlated, so the ratio between the cervical number and the total presacral vertebral number (CP ratio) of the taxa can give information about whether variation in the axial formula is due to differences in regionalization mediated by hox genes or by somitogenesis (Müller et al., 2010).

The first radiation of Sauropodomorpha in the Norian–Rhaetian is characterized by low CP values (0.39–0.40; Figure 27; Figure 3 in the Appendix 1), as evidenced by taxa with a complete axial skeleton such as *Plateosaurus* or *Riojasaurus*. From this radiation, many lineages of sauropodomorphs continued to emerge in the earliest Jurassic, diversifying further into different clades. The CP values are maintained as relatively low

(0.40–0.42) during this subsequent diversification, as exemplified by many sauropodomorphs recorded during this time (e.g., *Massospondylus*, *Lufengosaurus*, *Sarhsaurus*, *Yunnanosaurus*, *Yizhousaurus*; Table 7 in the Appendix 1), which have a presacral formula of 10–14 and retained the ancestral condition of a total of 24–25 presacral vertebrae present in early plateosaurians. A notable exception is *Adeopapposaurus*, which has a higher CP ratio (0.46) due to the presence of 11 cervicals but the same presacral number as closely related massospondylid taxa. This would represent a first pulse in the addition of a new element to the neck, likely by changes in the expression of homeotic genes.

An important group that radiated during the Early Jurassic is Sauropodiformes, which is represented by *Melanorosaurus* with a CP ratio similar to that of early plateosaurians (0.38). Its condition is optimized as a reversal to the ancestral sauropodomorph condition in this terminal branch, but the lack of information on other early sauropodiforms precludes determining whether this is a more generalized pattern for the group. In fact, the lack of information on CP values extends from early sauropodiforms to the base of Eusauropoda, in which the range of CP values is larger (above 0.5). This gap in the knowledge of CP ratio includes lessemsaurids (basal sauropods *sensu* Yates, 2007) and other sauropodiform or early sauropod taxa (e.g., *Gongxianosaurus*, *Pulanesaura*, *Vulcanodon*, *Tazoudasaurus*) that are critical for understanding the origin of the increase in CP ratio in Eusauropoda. More complete axial skeletons of any of these taxa would provide important information on changes happening during the latest Triassic or the Early Jurassic prior to the Toarcian.

The radiation of Eusauropoda (during the Toarcian and earliest Middle Jurassic; see Pol et al., 2020) is characterized by CP ratios greater than 0.5 (Figure 27). Most early eusauropods have a presacral formula of 13–12 (e.g., *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Spinophorosaurus*). These CP ratios are high with respect to the ancestral condition, but the presacral number is similar (i.e., 25), therefore, we can infer that the appearance of a new cervical element in the earliest eusauropods was a result of changes in the expression of homeotic genes and a change in the regionalization of some elements. A lineage of non-neosauropod eusauropods recorded in China during the Late Jurassic (e.g., *Mamenchisaurus* and *Omeisaurus*, here recovered forming the clade Mamenchisauridae) has even higher CP ratios (close to

0.6) and a larger number of presacral vertebrae with respect to the ancestral condition, so in this clade there were likely also meristic changes.

Within Neosauropoda, a CP ratio of 0.5 is present in most clades (Dicraeosauridae, Macronaria, Camarasauromorpha, Brachiosauridae). However, the case of Diplodocidae is different, because it has higher CP ratios, similar to mamenchisaurid eusauropods (greater than 0.6), but unlike these, the presacral number is equal to that of the ancestral condition, so probably only homeotic changes operated in the generation of very long necks in this clade (e.g., *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Barosaurus*). Other taxa within certain clades of Neosauropoda have indications of both types of change, as in the cases of *Euhelopus* or the titanosaurian *Rapetosaurus*, indicating that evolutionary changes in the necks of neosauropods probably followed a complex and dynamic history with extensive convergences and parallelisms.

In the evolution of Sauropodomorpha, the first cases of appearance of new cervical elements seem to be the result of presacral regionalization, likely caused by changes in the expression of homeotic genes. During the first 40 million years of sauropodomorph evolution, there seems to be a single case of this type of evolutionary change (*Adeopapposaurus*), suggesting the presence of a developmental constraint that maintained cervical count. The evolutionary radiation of Eusauropoda (or perhaps Sauropoda, although more data at the base of this clade are needed) seems to be characterized by a release of this constraint, and consequently more diverse configurations of the cervical region. This evolutionary plasticity probably reflects the presence of both homeotic and meristic changes operating in the presacral region, processes that also characterize the evolutionary dynamic within neosauropods.

Elongation of cervical centra. The increase in the number of cervical vertebrae in Sauropodomorpha was coupled with an elongation of the individual cervical vertebrae to produce the long neck of sauropods (Wilson and Sereno, 1998). The postaxial vertebrae of *Bagualia* increase in length towards the middle of the neck, which is evident not only from the total length of each centrum, but also by their EI (see Table 3 in Appendix 1). This is the usual pattern in sauropodomorphs, where the EI peaks at the mid-cervicals and decreases anterior and posterior to this point (Carballido and Sander, 2014). Since their radiation during the Late Triassic–Early Jurassic, basal sauropodomorphs had mid-cervical centra about two to three times longer

than tall, except for a few taxa in which the EI was much higher (e.g., *Leyesaurus*: 5.12; *Adeopapposaurus*: 4.11; see Figure 4 in Appendix 1). This shows that at the beginning of the sauropodomorph radiation (likely in the Norian), there was an initial event of elongation of the cervical centra in taxa that have their neck composed of fewer elements than the trunk (low CP).

Despite the absence of complete axial series in early sauropodiforms, the EI measured in the fifth cervical vertebra is similar to those of more basal sauropodomorphs (e.g., *Mussaurus*: 2.31; *Leoneosaurus*: 2.75; *Ingentia*: 3.29; *Lessemsaurus*: 2; Table 7 in Appendix 1). The early sauropods from the Early Jurassic have EI values that remain within the range of basal sauropodomorphs (e.g., *Amygdalodon*: 3.3; *Tazoudasaurus*: 2.5). Similarly, almost all early eusauropods from the late Early to Middle Jurassic have EI values that are similar to those present in basal sauropodomorphs (e.g., *Shunosaurus*: 2.64; *Patagosaurus*: 2.1; *Spinophorosaurus*: 3). The sole exception is *Bagualia*, which has a greater elongation (aEI = 4.6), here interpreted as convergently acquired with the long neck of later-diverging eusauropods, such as the mamenchisaurids from the Late Jurassic of China (e.g., *Omeisaurus*: 5.96; *Mamenchisaurus*: 3.76).

The basal nodes of Neosauropoda maintain these relatively low EI values in their mid-cervical vertebrae (e.g., *Dicraeosaurus*: 2.58; *Amargasaurus*: 2.20; *Camarasaurus*: 3.50). However, within this clade there is a clear increase in cervical elongation inferred at the base of Diplodocoidea (e.g., *Diplodocus*: 4.95; *Suuwassea*: 4.73; *Nigersaurus*: 4) and Titanosauriformes (e.g., *Giraffatitan*: 4.6; *Malawisaurus*: 6.48; *Rapetosaurus*: 6.43), or possibly more basal nodes within Macronaria (e.g., *Haplocanthosaurus*: 4.22). Thus, the case of *Bagualia* represents an early, independent elongation event during the radiation of eusauropods in the late Early Jurassic, preceding three similar events occurring in Late Jurassic sauropods (e.g., mamenchisaurids, diplodocoids, titanosauriformes), some of which coupled this elongation with an increase in the number of cervical vertebrae.

Pneumaticity

Pneumaticity in eusauropod presacral vertebrae takes different forms and can be developed both internally (e.g., Wedel, 2003, 2007) and externally (e.g., lateral fossae, pleurocoels; Wilson et al., 2011; Carballido and Sander, 2014), affecting the centrum and the neural arch of presacral verte-

brae, which usually have a complex pattern of bony laminae. Furthermore, pneumaticity can even be present in the sacrum and the anterior and middle caudal vertebrae (Schwarz et al., 2007; Wedel et al., 2000; Wedel 2003, 2007, 2009; Cerda et al., 2012). The presacral vertebrae of non-eusauropod sauropodomorphs, in general, lack large internal pneumatic structures (Wedel, 2005; Figure 6 in Appendix 1). This is the case in *Bagualia* and the earliest eusauropods, which have cervical, dorsal, and caudal vertebrae that lack internal cavities.

Cervical vertebrae. In general, basal sauropodomorphs lack pleurocoels in cervical vertebrae (Wilson and Sereno, 1998; Wedel, 2007). A marked pleurocoel appears at least in the non-eusauropod sauropod *Volkheimeria* from the end of the Early Jurassic, although the oldest record is present in *Bagualia*, found in a somewhat lower stratigraphic level in the same formation. Within Eusauropoda, the pleurocoels are already evident in most of the Middle and Late Jurassic taxa (e.g., *Spinophorosaurus*, *Shunosaurus*, *Turiasaurus*; Figure 8 in the Appendix 1). In general, pleurocoels in early eusauropods recorded during the Early to Middle Jurassic are simple, without any division (Figure 9 in the Appendix 1). Only in the eusauropod *Patagosaurus* is there a posteroventrally oriented crest that originates just below the diapophysis and divides the pleurocoel into two subfossae (Holwerda et al., 2021), a feature that is incipiently present in *Spinophorosaurus*. More derived eusauropods (e.g., *Jobaria*) and several neosauropods have the same degree of development as in *Patagosaurus*. Furthermore, some eusauropods from the Late Jurassic show pleurocoels with several septa that divide them into numerous subfossae (e.g., *Mamenchisaurus*, *Moabosaurus*), a derived condition convergently acquired in some neosauropod lineages, such as Diplodocidae (e.g., *Apatosaurus*, *Barosaurus*) and some brachiosaurids (e.g., *Giraffatitan*, *Brachiosaurus*). This distribution indicates that although the generalized and plesiomorphic condition for early eusauropods in the Early-Middle Jurassic is the presence of simple pleurocoels, there were independent events of increased complexity in the pneumatization of the cervical centra since the Early Jurassic, as evidenced by *Patagosaurus*. Subsequently, multiple lineages further develop more complex pneumatization of the cervical centra during the Late Jurassic, as observed in several neosauropod lineages and mamenchisaurids. Regarding the internal pneumaticity of the cervical centra, this begins to be evident from the Late

Jurassic with *Mamenchisaurus*, and expands widely during the Cretaceous with the turiasaurian *Moabosaurus* and most of neosauropods, where a great diversity of internal spaces is present (e.g., camellate, camerate, polycamerate).

The cervical neural arches of *Bagualia* have pneumatic structures, but the origin of these features has a deeper origin in the evolution of Sauropodomorpha. Several non-eusauropod sauropods recorded as early as the Late Triassic have incipient pneumatic structures in the neural arch, such as fossae with internal subfossae in the CDF and the PRCDF of posterior cervical vertebrae (e.g., *Thecodontosaurus*, *Ingentia*, *Lessem-saurus*; Yates, 2003; Apaldetti et al., 2018) or anteriormost dorsal vertebrae (e.g., *Lessem-saurus*; Pol and Powell, 2007). The cervical neural arches of eusauropods, however, have a greater development of laminae and fossae, as seen in several late Early Jurassic taxa (e.g., *Barapasaurus*, *Patagosaurus*). *Bagualia* has the greatest development of neural arch laminae and fossae among Early Jurassic eusauropods. This is evidenced by the presence of accessory laminae within the SDF in middle and posterior cervical vertebrae, which are also recorded later in the Late Jurassic and Early Cretaceous turiasaurs (e.g., *Mierasaurus*, *Moabosaurus*) and some neosauropod clades (e.g., Rebbachisauridae, Macronaria). Other eusauropod lineages further develop neural arch pneumaticity, as shown by the presence of pits on the lateral surface of the prezygapophyseal process (e.g., *Omeisaurus*, *Moabosaurus*, *Apatosaurus*).

Dorsal vertebrae. Pleurocoels vary in their extent along the dorsal series in Early Jurassic sauropods. Whereas pleurocoels are restricted to the anterior dorsal vertebrae in some taxa (e.g., *Tazoudasaurus*, *Bagualia*), some eusauropods during the late Early Jurassic have pleurocoels throughout the entire dorsal series (*Patagosaurus*; Holwerda et al., 2021). Subsequently, this condition is widely present in most eusauropods during the Middle–Late Jurassic and Cretaceous (e.g., *Cetiosaurus*, *Mamenchisaurus*, *Turiasaurus*; Figure 9 in Appendix 1). As in the cervical vertebrae, the dorsal centra develop internal spaces only in the derived eusauropods recorded during the Late Jurassic and Cretaceous. On the other hand, internal pneumaticity of the dorsal neural arches first appear in some eusauropods during the Early and Middle Jurassic as neural cavities (e.g., *Barapasaurus*, *Patagosaurus*, *Cetiosaurus*; Upchurch and Martin, 2003; Wedel, 2005; Holwerda et al., 2021).

The cervical region of early sauropodomorphs remained relatively static during the first radiation of the group towards the end of the Triassic. In general, non-eusauropod sauropodomorphs have simple cervical vertebrae that lack both internal and external pneumatic structures, with a rudimentary laminar development and a relatively short neck both in terms of the vertebral count (10 cervical vertebrae; CP: 0.40–0.50) and the elongation of each cervical vertebra ($EI < 3$). These characteristics are maintained throughout the diversification of Sauropodiformes between the Late Triassic and the Early Jurassic, despite a marked increase in body size marking the appearance of taxa with weights greater than 5 tons (e.g., *Lessemsaurus*, *Ledumahadi*, *Antetonitrus*).

The most notable changes in the neck of Sauropodomorpha occurred during the radiation of Eusauropoda (Figure 27). The eusauropods recorded by the end of the Early Jurassic and Middle Jurassic show a great increase in body size, with several species that exceeded 10 tons. This increase was accompanied by changes in the neck, such as the development of external structures related to vertebral pneumaticity (i.e., the appearance of pleurocoels in the centrum and a greater development of the laminae in the neural arch; Wedel, 2007; Rauhut et al., 2011). These changes are accompanied by an overall elongation of the neck (Wedel, 2006) both in terms of the number of elements (13–16 cervical vertebrae; CP: 0.50–0.60) and by the greater elongation of each individual vertebra ($3 < EI < 5$).

More derived eusauropods recorded from the Late Jurassic, such as the Turiasauria or Neosauropoda, further develop the pleurocoel, which becomes deeper with discrete edges on all sides (Figure 27). These features are maintained throughout Neosauropoda, although a reduction of these occurs later in Eutitanosauria. Another important, late appearing feature is the appearance of laminae within the pleurocoels, which are observed in mamenchisaurids (e.g., *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*), *Jobaria*, and Neosauropoda (a reversal of this feature is also present in eutitanosaurians with undivided pleurocoels). Finally, the internal pneumaticity of the cervical vertebrae is exclusive to Neosauropoda, where large internal cavities are observed in diplodocoids and macronarians, and a camellate-type system is present in diplodocids and titanosauriforms (Britt, 1997; Wedel, 2003).

Despite having a fairly homogeneous body plan and body mass exceeding 10 tons, eusauro-

pods show high variability in the anatomical details of the neck, which do not always correlate with variations in their body size. In summary, current evidence indicates that: early sauropodomorphs maintained a plesiomorphic neck configuration, and cases of neck elongation among basal sauropodomorphs occurred in the absence of pneumatic structures and at small body size (e.g., *Adeopapposaurus*); sauropodomorphs with longer necks appear in lineages with large body size (greater than 10 tons) and are frequently associated with pneumatic structures (e.g., mamenchisaurids); and having a large body size, however, does not require the presence of a long neck or of sophisticated pneumatic structures, as exemplified by taxa with large body size (6–14 tons) and relatively short necks with reduced pneumaticity (e.g., lessemsaurids, dicraeosaurids).

The Toarcian age of *Bagualia* reveals the timing of appearance of some of these axial features, such as the presence of pleurocoels and accessory laminae in the neural arch of the cervical vertebrae, as well as great elongation of their centra (Figure 27). This morphology indicates an early lengthening event of a pneumatic neck in animals with large body size (10 tons) immediately after the Pliensbachian–Toarcian crisis recorded in Patagonia. A long neck allowed covering a larger feeding area, reaching vegetation that is not easily accessible to other herbivores (Dodson, 1990; Christian and Szemski, 2007). The increase in the pneumaticity of the vertebrae has been noted to reduce weight and facilitate heat dissipation (Sander et al., 2011). After the volcanic event recorded in Patagonia during the Pliensbachian–Toarcian (180–185 Ma), the flora changed markedly, being dominated by Araucariaceae, Cupressaceae, and Cheirolepidiaceae conifers (Cúneo et al., 2013; Figari et al., 2015). These plants are abundant in the global Jurassic record and likely were important components of the diet of high browser sauropods like *Bagualia* due to their high energy content (Hummel et al., 2008). Teeth with a spoon shape and thick enamel, as described in *Bagualia* (Pol et al., 2020), allowed the intake of this type of hard vegetation (Upchurch and Barret, 2000; Sellers et al., 2019). *Bagualia* represents the first record of the axial characters that enabled the Eusauropoda to be a successful group in the face of the new environmental conditions that arose after the Pliensbachian–Toarcian crisis in Patagonia, which possibly helped them to become the dominant group of herbivores in Middle Jurassic ecosystems worldwide.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the personnel of the MEF for the preparation of the materials studied in the present work. Comments made by anonymous reviewers

and the editor helped improve an earlier version of this paper. The authors gratefully acknowledge the financial support provided by PICT 2014-1288 y PICT 2020-03834 (to DP) and PICT 1925 (to JLC).

REFERENCES

- Allain, R. and Aquesbi, N. 2008. Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. *Geodiversitas*, 30:345–424.
- Allain, R., Aquesbi, N., Dejax, J., Meyer, C.A., Monbaron, M., Montenat, C., Richir, P., Rochdy, M., Russell, D.A., and Taquet, P. 2004. A basal sauropod dinosaur from the Early Jurassic of Morocco. *Systematic Paleontology (Vertebrate Paleontology)*, 3:199–208. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2004.03.001>
- Apaldetti, C., Martínez, R.N., Alcober, O.A., and Pol, D. 2011. A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes–El Carrizal Basin), northwestern Argentina. *PLoS ONE*, 6:e26964. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026964>
- Apaldetti, C., Martínez, R.N., Cerda, I.A., Pol, D., and Alcober, O. 2018. An early trend towards gigantism in Triassic sauropodomorph dinosaurs. *Nature Ecology and Evolution*, 2(8):1227. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0599-y>
- Bandyopadhyay, S., Gillette, D.C., Ray, S., and Sengupta, D.P. 2010. Osteology of *Barapasaurustagorei* (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Jurassic of India. *Palaentology*, 53:533–569. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2010.00933.x>
- Barco, J.L. 2009. Sistemática e implicaciones filogenéticas y paleobiogeográficas del saurópodo *Galvesaurus herrerói* (Formación Villar del Arzobispo, Galve, España). Unpublished PhD Thesis, Universidad de Zaragoza, España.
- Barrett, P.M. 2014. Paleobiology of herbivorous dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 42:207–230. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-105515>
- Becerra, M.G., Gomez, K.L., and Pol, D. 2017. A sauropodomorph tooth increases the diversity of dental morphotypes in the Cañadón Asfalto Formation (Early – Middle Jurassic) of Patagonia. *Comptes Rendus Palevol*, 16:832–840. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.08.005>
- Benton, M.J., Juul, L., Storrs, G.W., and Galton, P.M. 2010. Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the upper Triassic of southwest England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(1):77–108.
- Böhmer, C., Rauhut, O.W., and Wörheide, G. 2015. Correlation between Hox code and vertebral morphology in archosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1810):20150077. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0077>
- Böhmer, C., Plateau, O., Cornette, R., and Abourachid, A. 2019. Correlated evolution of neck length and leg length in birds. *Royal Society open science*, 6(5):181588. <https://doi.org/10.1098/rsos.181588>
- Bonaparte, J.F. 1979. Dinosaurs: A Jurassic assemblage from Patagonia. *Science*, 205(4413):1377–1379. <https://doi.org/10.1126/science.205.4413.1377>
- Bonaparte, J.F. 1986. Les Dinosaures (Carnosaures, Allosauridés, Sauropodes, Cétiosauridés) du Jurassique Moyen de Cerro Cándor (Chubut, Argentine). *Annales de Paléontologie*, 72:325–386.
- Bonaparte, J.F. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, 36:115–187.
- Bonaparte, J.F. and Pumares, J.A. 1995. Notas sobre el primer cráneo de *Riojasaurus incertus* (Dinosauria, Prosauropoda, Melanorosauridae) del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 32:341–349.
- Britt, B.B. 1997. Postcranial pneumaticity. Postcranial pneumaticity, 590-593. In Currie, P. J., and Padian, K. (eds.), *The Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, CA.

- Britt, B.B., Scheetz, R.D., Whiting, M.F., and Wilhite, D.R. 2017. *Moabosaurus utahensis* n. gen., n. sp., a new sauropod from the Early Cretaceous (Aptian) of North America. *Contributions from the Museum of Paleontology*, 32(11):189–243.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Cuny, G., Tong, H., Le Loeuff, J., Khansubha, S., and Jonggautchariyakul, S. 2000. The earliest known sauropod dinosaur. *Nature*, 407:72–74.
- Bui, H.N.N., and Larsson, H.C. 2021. Development and evolution of regionalization within the avian axial column. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(1):302–321. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa038>
- Burges, S.D., Bowring, S.A., Fleming, T.H., and Elliot, D.H. 2015. High-precision geochronology links the Ferrar large igneous province with early-Jurassic ocean anoxia and biotic crisis. *Earth and Planetary Science Letters*, 415:90–99. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2015.01.037>
- Burke, A.C., Nelson, C.E., Morgan, B.A., and Tabin, C. 1995. Hox genes and the evolution of vertebrate axial morphology. *Development*, 121(2):333–346. <https://doi.org/10.1242/dev.121.2.333>
- Cabrera, A. 1947. Un saurópodo nuevo del Jurásico de Patagonia. *Notas del Museo de La Plata*, 12:1–17.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González Riga, B.J., Kellner, A.W.A. 2007. Anatomy of *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga and Kellner, 2007 (Dinosauria, Titanosauridae) from the Neuquén Group (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Archivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 65 (4):511–526.
- Canudo, J.I., Royo-Torres, R., and Cuenca-Bescós, G. 2008. A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzí* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3):712–731. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[712:ANSTSG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[712:ANSTSG]2.0.CO;2)
- Carballido, J.L. and Pol, D. 2010. The dentition of *Amygdalodon patagonicus* (Dinosauria: Sauropoda) and the dental evolution in basal sauropods. *Comptes Rendus Palevol*, 9:83–93. <https://doi.org/10.1016/j.crvp.2010.01.003>
- Carballido, J.L. and Sander, P.M. 2014. Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(3):335–387. <https://doi.org/10.1080/14772019.2013.764935>
- Carballido, J.L., Scheil, M., Knötschke, N., and Sander, P.M. 2020. The appendicular skeleton of the dwarf macronarian sauropod *Europasaurus holgeri* from the Late Jurassic of Germany and a re-evaluation of its systematic affinities. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(9):739–781. <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1683770>
- Carroll, S.B. 2005. *Endless Forms Most Beautiful*. Norton, New York.
- Casanovas, M.L., Santafé, J.V., Sanz, J.L. 2001. “*Losillasaurus giganteus*”, un nuevo saurópodo del tránsito Jurásico-Cretácico de la cuenca de “Los Serranos” (Valencia, España). *Paleontologia i Evolució*, (32):99–122.
- Cerda, I.A., Salgado, L., and Powell, J.E. 2012. Extreme postcranial pneumaticity in sauropod dinosaurs from South America. *Paläontologische Zeitschrift*, 86(4):441–449. <https://doi.org/10.1007/s12542-012-0140-6>
- Christian, A. and Dzemplski, G. 2007. Reconstruction of the cervical skeleton posture of *Brachiosaurus brancai* Janensch, 1914 by an analysis of the intervertebral stress along the neck and a comparison with the results of different approaches. *Fossil Record*, 10(1):38–49. <https://doi.org/10.5194/fr-10-38-2007>
- Chure, D., Britt, B.B., Whitlock, J.A., and Wilson, J.A. 2010. First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition. *Naturwissenschaften*, 97(4):379–391. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0650-6>
- Cooper, M.R. 1981. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. *Occasional papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia. Series B. Natural sciences*, 6(10):690–840.
- Cooper, M.R. 1984. A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda. *Palaeontologia Africana*, 25:203–231.
- Cúneo, R., Ramezani, J., Scasso, R., Pol, D., Escapa, I., Zavattieri, A.M., and Bowring, S.A. 2013. High-precision U–Pb geochronology and a new chronostratigraphy for the Cañadón Asfalto Basin, Chubut, central Patagonia: Implications for terrestrial faunal and floral evolution in Jurassic. *Gondwana Research*, 24(3–4):1267–1275. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2013.01.010>

- Curry Rogers, K.C. 2009. The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(4):1046–1086. <https://doi.org/10.1671/039.029.0432>
- Dodson, P. 1990. Sauropod paleoecology, p. 402–407. In Weishampel, D.B., Dodson, P., and Osmolska, H. (eds.), *The Dinosauria*. University of California Press.
- D’Emic, M.D. 2012. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166(3):624–671.
- Figari, C.E., Scasso, R.A., Cúneo, N.R., and Escapa, I.H. 2015. Estratigrafía y evolución geológica de la Cuenca de Cañadón Asfalto, Provincia del Chubut, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 22:135–169.
- Figari, E.G. 2005. Evolución tectónica de la cuenca de Cañadón Asfalto (Zona del valle medio del río Chubut). Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires, Argentina.
- Galton, P.M. 1976. Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. *Postilla*, 169:1–98.
- Galton, P.M. 2000. The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* Meyer, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha). I. The syntypes of *P. engelhardti* Meyer, 1837 (Upper Triassic, Germany), with notes on other European prosauropods with “distally straight” femora. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 216(2):233–275.
- Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*, with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 11:172–298.
- Gomani, E.M. 2005. Sauropod dinosaurs from the early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontologia Electronica*, 8(1):1–37. https://palaeo-electronica.org/2005_1/gomani27/issue1_05.htm
- Harris, J.D. 2006. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Palaeontology*, 49(5):1091–1121. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00577.x>
- Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 1:347–355.
- Hatcher, J.B. 1903. Osteology of *Haplocanthosaurus*, with description of a new species, and remarks on the probable habits of the Sauropoda and the age and origin of the *Atlantosaurus* beds. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 2:1–72.
- He, X–L., Li, K., and Cai, K.–J. 1988. The Middle Jurassic Dinosaur Fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan. Volume IV. Sauropod Dinosaurs (2). *Omeisaurus tianfuensis*. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, China, pp. 143. (In Chinese with English abstract)
- Hesselbo, S.P., Gröcke, D.R., Jenkyns, H.C., Bjerrum, C.J., Farrimond, P., Bell, H.S. M., and Green, O.R. 2000. Massive dissociation of gas hydrate during a Jurassic oceanic anoxic event. *Nature*, 406(6794):392–395. <https://doi.org/10.1038/35019044>
- Holwerda, F.M. and Pol, D. 2018. Phylogenetic analysis of Gondwanan basal eusauropods from the Early-Middle Jurassic of Patagonia, Argentina. *Spanish Journal of Palaeontology*, 33(2): 289–298.
- Holwerda, F.M., Rauhut, O.W.M., and Pol, D. 2021. Osteological revision of the holotype of the Middle Jurassic sauropod dinosaur *Patagosaurus fariasi* Bonaparte, 1979 (Sauropoda: Cetiosauridae). *Geodiversitas*, 43(16):575–643. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2021v43a16>
- Hummel, J., Gee, C.T., Südekum, K.H., Sander, P.M., Nogge, G., and Clauss, M. 2008. In vitro digestibility of fern and gymnosperm foliage: implications for sauropod feeding ecology and diet selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1638):1015–1021. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1728>
- Irmis, R.B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:350–361. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[350:asoitp\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[350:asoitp]2.0.co;2)
- Janensch, W. 1929. Die Wirbelsäule der Gattung *Dicraeosaurus*. *Palaeontographica*, 2(7):35–133.
- Kessel, M. and Gruss, P. 1991. Homeotic transformations of murine vertebrae and concomitant alteration of Hox codes induced by retinoic acid. *Cell*, 67(1):89–104. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(91\)90574-I](https://doi.org/10.1016/0092-8674(91)90574-I)

- Ksepka, D.T. and Norell, M.A. 2006. *Erketu ellisoni*, a long-necked sauropod from Bor Guvé (Dornogov Aimag, Mongolia). *American Museum Novitates*, 3508:1–16. [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2006\)3508\[1:eealsf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2006)3508[1:eealsf]2.0.co;2)
- Kutty, T.S., Chatterjee, S., Galton, P.M., and Upchurch, P. 2007. Basal sauropodomorphs (Dinosauria: Saurischia) from the Lower Jurassic of India: their anatomy and relationships. *Journal of Paleontology*, 81(6):1218–1240. <https://doi.org/10.1666/04-074.1>
- Li, K., Yang, C.Y., Liu, J., and Wang, Z.X. 2010. A new sauropod from the Lower Jurassic of Huili, Sichuan, China. *Vertebrata Palasiatica*, 3:185–202.
- Lu, J., Li, T., Zhong, S., Azuma Y., Fujita, M., Dong, Z., and Ji, Q. 2007. New yunnanosaurid dinosaur (Dinosauria, Prosauropoda) from the Middle Jurassic Zhanghe Formation of Yuanmou, Yunnan Province of China. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, 6:1–15.
- Madsen, J., McIntosh, J.S., Berman, D.S. 1995. Skull and atlas-axis complex of the Upper Jurassic sauropod *Camarasaurus* Cope (Reptilia: Saurischia). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 31:1–115.
- Mannion, P.D. 2019. A turiasaurian sauropod dinosaur from the Early Cretaceous Wealden Supergroup of the United Kingdom. *PeerJ*, 7:e6348. <https://doi.org/10.7717/peerj.6348>
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Schwarz, D., and Wings, O. 2019a. Taxonomic affinities of the putative titanosaurs from the Late Jurassic Tendaguru Formation of Tanzania: phylogenetic and biogeographic implications for eusauropod dinosaur evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(3):784–909. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly068>
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Jin, X., and Zheng, W. 2019b. New information on the Cretaceous sauropod dinosaurs of Zhejiang Province, China: impact on Laurasian titanosauriform phylogeny and biogeography. *Royal Society Open Science*, 6(8):191057. <https://doi.org/10.1098/rsos.191057>
- Mansfield, J.H. and Abzhanov, A. 2010. Hox expression in the American alligator and evolution of archosaurian axial patterning. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314(8):629–644. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21364>
- Marpmann, J.S., Carballido, J.L., Sander, P.M., and Knötschke, N. 2015. Cranial anatomy of the Late Jurassic dwarf sauropod *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Camarasauromorpha): ontogenetic changes and size dimorphism. *Journal of Systematic Palaeontology*, 13(3):221–263. <https://doi.org/10.1080/14772019.2013.875074>
- Marsh, O.C. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part I. *American Journal of Science*, 16:411–416.
- Marsh, A.D. and Rowe, T.B. 2018. Anatomy and systematics of the sauropodomorph *Sarhsaurus aurifontanalis* from the Early Jurassic Kayenta Formation. *PLoS ONE*, 13(10):e0204007. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204007>
- Martínez, R.N. 2009. *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(1):142–164. <https://doi.org/10.1671/039.029.0102>
- Mateus, O., Mannion, P.D., and Upchurch, P. 2014. *Zby atlanticus*, a new turiasaurian sauropod (Dinosauria, Eusauropoda) from the Late Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(3):618–634. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.822875>
- McIntosh, J.S. and Williams, M.E. 1988. A new species of sauropod dinosaur, *Haplocanthosaurus delfsi* sp. nov., from the Upper Jurassic Morrison Fm. of Colorado. *Kirtlandia*, 43:3–26.
- McIntosh, J.S., Miller, W.E., Stadtman, K.L., and Gillette, D.D. 1996. The osteology of *Camarasaurus lewisi* (Jensen, 1988). *Brigham Young University Geology Studies*, 41:73–95.
- McPhee, B.W., Yates, A.M., Choiniere, J.N., and Abdala, F. 2014. The complete anatomy and phylogenetic relationships of *Antetonitrus ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): implications for the origins of Sauropoda. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171(1):151–205. <https://doi.org/10.1111/zoj.12127>
- McPhee, B.W., Bonnan, M.F., Yates, A.M., Neveling, J., and Choiniere, J.N. 2015. A new basal sauropod from the pre-Toarcian Jurassic of South Africa: evidence of niche-partitioning at the sauropodomorph-sauropod boundary?. *Scientific Reports*, 5(1):1–12. <https://doi.org/10.1038/srep13224>

- Moore, A.J., Upchurch, P., Barrett, P.M., Clark, J.M., and Xing, X. 2020. Osteology of *Klamelisaurus gobiensis* (Dinosauria, Eusauropoda) and the evolutionary history of Middle–Late Jurassic Chinese sauropods. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(16):1299–1393. <https://doi.org/10.1080/14772019.2020.1759706>
- Müller, J., Scheyer, T.M., Head, J.J., Barrett, P.M., Werneburg, I., Ericson, P.G., Pol, D., and Sánchez-Villagra, M.R. 2010. Homeotic effects, somitogenesis and the evolution of vertebral numbers in recent and fossil amniotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(5):2118–2123. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912622107>
- Nesbitt, S.J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2011(352):1–292. <https://doi.org/10.1206/352.1>
- Nicholl, C.S.C., Mannion, P.D., and Barrett, P.M. 2018. Sauropod dinosaur remains from a new Early Jurassic locality in the Central High Atlas of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63:147–157. <https://doi.org/10.4202/app.00425.2017>
- Osborn, H.F. 1904. Manus, sacrum, and caudals of Sauropoda. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 20:181–190.
- Osborn, H.F. and Mook, C.C. 1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias*, and other sauropods of Cope. *Memoirs of the American Museum of Natural History New Series*, 3:247–387.
- Otero, A. and Pol, D. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(5):1138–1168. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.769444>
- Otero, A., Gallina, P.A., Canale, J.I., and Haluza, A. 2012. Sauropod haemal arches: morphotypes, new classification and phylogenetic aspects. *Historical Biology*, 24(3):243–256. <https://doi.org/10.1080/08912963.2011.618269>
- Otero, A., Krupandan, E., Pol, D., Chinsamy, A., and Choiniere, J. 2015. A new basal sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 174(3):589–634. <https://doi.org/10.1111/zoj.12247>
- Ouyang, H. and Ye, Y. 2002. The First Mamenchisaurian Skeleton with Complete Skull: *Mamenchisaurus youngi*. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu, pp. 111. (In Chinese with English abstract)
- Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles, part II. Report of the British Association for the Advancement of Science, 11:60–104.
- Parrish, J.M. 2006. The origins of high browsing and the effects of phylogeny and scaling on neck length in sauropodomorphs, p. 201–244. In Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W., and Wi, J.R. (eds.), *Amniote paleobiology: perspectives on the evolution of mammals, birds and reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pi, L., Ou, Y., and Ye, Y. 1996. A new species of sauropod from Zigong, Sichuan, *Mamenchisaurus youngi*, 87–91. In Department of Spatial Planning and Regional Economy (ed.), *Publication in Geoscience Contributed to the 30th International Geological Congress*. China Economic Publishing House, Beijing.
- Pol, D. and Powell, J. E. 2007. New information on *Lessemsaurus sauropoides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Argentina. *Special Papers in Palaeontology*, 77:223–243.
- Pol, D., Garrido, A., and Cerda, I.A. 2011. A new sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the origin and evolution of the sauropod–type sacrum. *PLoS One*, 6:e14572. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014572>
- Pol, D., Ramezani, J., Gomez, K., Carballido, J.L., Carabajal, A.P., Rauhut, O.W.M., and Cúneo, N.R. 2020. Extinction of herbivorous dinosaurs linked to Early Jurassic global warming event. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1939):20202310. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2310>
- Rauhut, O.W. 2003. Revision of *Amygdalodon patagonicus* Cabrera, 1947 (Dinosauria, Sauropoda). *Fossil Record*, 6(1):173–181. <https://doi.org/10.5194/fr-6-173-2003>
- Rauhut, O.W.M., Fechner, R., Remes, K., and Reis, K. 2011. How to get big in the mesozoic: the evolution of the sauropodomorph body plan, p. 119–149. In Klein, N., Remes, K., Gee, C.T., Sander, P.M. (eds.), *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the life of giants*, Indiana University Press.

- Remes, K. 2006. Revision of the Tendaguru sauropod dinosaur *Tornieria africana* (Fraas) and its relevance for sauropod paleobiogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(3):651–669. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2006\)26\[651:rottsd\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[651:rottsd]2.0.co;2)
- Remes, K., Ortega, F., Fierro, I., Joger, U., and Kosma, R. 2009. A new basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of Niger and the early evolution of Sauropoda. *PLoS ONE*, 4(9):e6924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006924>
- Richardson, M.K., Allen, S.P., Wright, G.M., Raynaud, A., and Hanken, J. 1998. Somite number and vertebrate evolution. *Development*, 125(2):151–160. <https://doi.org/10.1242/dev.125.2.151>
- Royo-Torres, R., Cobos, A., and Alcalá, L. 2006. A giant European dinosaur and a new sauropod clade. *Science*, 314(5807):1925–1927. <https://doi.org/10.1126/science.1132885>
- Royo-Torres, R., Upchurch, P., Kirkland, J.I., DeBlieux, D.D., Foster, J.R., Cobos, A., and Alcalá, L. 2017. Descendants of the Jurassic turiasaurs from Iberia found refuge in the Early Cretaceous of western USA. *Scientific Reports*, 7(1):1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14677-2>
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Mocho, P., and Alcalá, L. 2021. Origin and evolution of turiasaur dinosaurs set by means of a new ‘rosetta’ specimen from Spain. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(1):201–227. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa091>
- Salgado, L. and Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazaui* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28:333–346.
- Salgado, L., Coria, R.A., and Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34(1):3–32.
- Salgado, L., Carvalho, I.D.S., and Garrido, A.C. 2006. *Zapalasauros bonapartei*, a new sauropod dinosaur from La Amarga Formation (Lower Cretaceous), northwestern Patagonia, Neuquén Province, Argentina. *Geobios*, 39:695–707. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0016699506000453>
- Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T., and Knötschke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, 441(7094):739–741. <https://doi.org/10.1038/nature04633>
- Sander, P.M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C.T., Griebeler, E.M., and Witzel, U. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews*, 86(1):117–155. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2010.00137.x>
- Schwarz, D., Frey, E., and Meyer, C.A. 2007. Pneumaticity and soft-tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52(1):167–188.
- Seeley, H.G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly called Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43:165–171.
- Sell, B., Ovtcharova, M., Guex, J., Bartolini, A., Jourdan, F., Spangenberg, J.E., and Schaltegger, U. 2014. Evaluating the temporal link between the Karoo LIP and climatic–biologic events of the Toarcian Stage with high–precision U–Pb geochronology. *Earth and Planetary Science Letters*, 408:48–56. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0012821X14006293>
- Sellers, K.C., Schmiegelow, A.B., and Holliday, C.M. 2019. The significance of enamel thickness in the teeth of *Alligator mississippiensis* and its diversity among crocodyliforms. *Journal of Zoology*, 309(3):172–181. <https://doi.org/10.1111/jzo.12707>
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Larsson, H.C., Lyon, G.H., Moussa, B., and Wilson, J.A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science*, 286(5443):1342–1347. <https://doi.org/10.1126/science.286.5443.1342>
- Sereno, P.C., Wilson, J.A., Witmer, L.M., Whitlock, J.A., Maga, A., Ide, O., and Rowe, T.A. 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. *PLoS ONE*, 2(11):e1230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001230>
- Stumpf, S., Ansoerge, J., and Krempien, W. 2015. Gravisaurian sauropod remains from the marine late Early Jurassic (Lower Toarcian) of North-Eastern Germany. *Geobios*, 48(3):271–279. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2015.04.001>
- Taylor, M.P., Wedel, M.J., and Cifelli, R.L. 2011. A new sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation, Utah, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(1):75–98. <https://doi.org/10.4202/app.2010.0073>

- Torcida Fernández-Baldor, F.T., Canudo, J.I., Huerta, P., Montero, D., Suberbiola, X. P., and Salgado, L. 2011. *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(3):535–552.
<https://doi.org/10.4202/app.2010.0003>
- Tschopp, E., Mateus, O., and Benson, R.B. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). *PeerJ*, 3:e857.
<https://doi.org/10.7934/p2124>
- Tsuihiji, T. 2005. Homologies of the transversospinalis muscles in the anterior presacral region of Sauria (crown Diapsida). *Journal of Morphology*, 263:151–178.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10294>
- Upchurch, P. 1994. Sauropod phylogeny and palaeoecology. *Gaia*, 10:249–260.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 349(1330):365–390.
<https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0125>
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124(1):43–103. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1998.tb00569.x>
- Upchurch, P. and Barrett, P.M. 2000. The evolution of sauropod feeding mechanisms, p. 79–122. In Sues, H.D. (ed.), *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: Perspectives from the Fossil Record*, Cambridge University. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511549717.005>
- Upchurch, P. and Martin, J. 2002. The Rutland *Cetiosaurus*: the anatomy and relationships of a Middle Jurassic British sauropod dinosaur. *Palaeontology*, 45(6):1049–1074.
<https://doi.org/10.1111/1475-4983.00275>
- Upchurch, P. and Martin, J. 2003. The anatomy and taxonomy of *Cetiosaurus* (Saurischia, Sauropoda) from the Middle Jurassic of England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(1):208–231. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2003\)23\[208:taatoc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2003)23[208:taatoc]2.0.co;2)
- Upchurch, P., Barret, P.M., and Dodson, P. 2004. Sauropoda, p. 259–354. In Weishampel, D.P., Dodson, P., and Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria*, University of California, Berkeley.
<https://doi.org/10.1525/california/9780520242098.003.0015>
- Upchurch, P., Mannion, P.D., and Taylor, M.P. 2015. The anatomy and phylogenetic relationships of “*Pelorosaurus*” *becklesii* (Neosauropoda, Macronaria) from the Early Cretaceous of England. *PloSone*, 10(6):e0125819 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125819>
- Varricchio, D.J. 1997. Growth and embryology. *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, 282–288.
- Wang, Y.M., You, H.L., and Wang, T. 2017. A new basal sauropodiform dinosaur from the Lower Jurassic of Yunnan Province, China. *Scientific Reports*, 7(1):1–11.
<https://doi.org/10.1038/srep41881>
- Wedel, M.J. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2):344–357.
- Wedel, M.J. 2005. Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates, p. 201–228. In Curry-Rogers, K.A. and Wilson, J.A. (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California.
<https://doi.org/10.1525/california/9780520246232.003.0008>
- Wedel, M.J. 2006. Pneumaticity, neck length, and body size in sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (3):137–137).
- Wedel, M.J. 2007. What pneumaticity tells us about ‘prosauropods’, and vice versa. *Special Papers in Palaeontology*, 77:207–222.
- Wedel, M.J. 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 311(8):611–628.
<https://doi.org/10.1002/jez.513>
- Wedel, M.J., and Sanders, R.K. 2002. Osteological correlates of cervical musculature in Aves and Sauropoda (Dinosauria: Saurischia), with comments on the cervical ribs of *Apatosaurus*. *PaleoBios*, 22:1–6.
- Wedel, M.J., and Taylor, M.P. 2013. Neural spine bifurcation in sauropod dinosaurs of the Morrison Formation: ontogenetic and phylogenetic implications. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 10(1):1–34.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L., and Sanders, R.K. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45(4):343–388.

- Whitlock, J.A. 2011. A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161(4):872915. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00665.x>
- Wilson, J.A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(4):639–653. <https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011178>
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(2):215–275. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x>
- Wilson, J.A. and Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18:1–79. <https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011115>
- Wilson, J.A. and Upchurch, P. 2009. Redescription and reassessment of the phylogenetic affinities of *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of China. *Journal of Systematic Palaeontology*, 7(2):199–239. <https://doi.org/10.1017/s1477201908002691>
- Wilson, J.A., D'Emic, M.D., Ikejiri, T., Moacdieh, E.M., and Whitlock, J.A. 2011. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS ONE*, 6:e17114. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017114>
- Xing, L., Miyashita, T., Currie, P.J., You, H., Zhang, J., and Dong, Z. 2015. A new basal eusauropod from the Middle Jurassic of Yunnan, China, and faunal compositions and transitions of Asian sauropodomorph dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60(1):145–154. <https://doi.org/10.4202/app.2012.0151>
- 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):1–42. <https://doi.org/10.1017/s1477201903001007>
- Yates, A.M. 2007. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Evolution and palaeobiology of early sauropodomorph dinosaurs*, (77):9–55.
- Young, C.C. and Zhao, K.J. 1972. *Mamenchisaurus*. *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Monograph Series* 830 pp.
- Zhang, Y.H. 1988. The Middle Jurassic dinosaur fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan: sauropod dinosaurs (1) *Shunosaurus*. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, China, 3:1–106.
- Zhang, Y.H. and Yang, Z.L. 1995. A new complete osteology of Prosauropoda in Lufeng Basin, Yunnan, China: *Jingshanosaurus*. Yunnan Publishing House of Science and Technology.
- Zhang, Q.N., You, H.L., Wang, T., and Chatterjee, S. 2018. A new sauropodiform dinosaur with a 'sauropodan' skull from the Lower Jurassic Lufeng Formation of Yunnan Province, China. *Scientific Reports*, 8(1):1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31874-9>

APPENDIX 1

Source and measure tables, methodology and results of phylogenetic analysis, character optimizations, character list, and data matrix (available in zipped file for download).

APPENDIX 2

Data matrix in .nex format (available in zipped file for download).