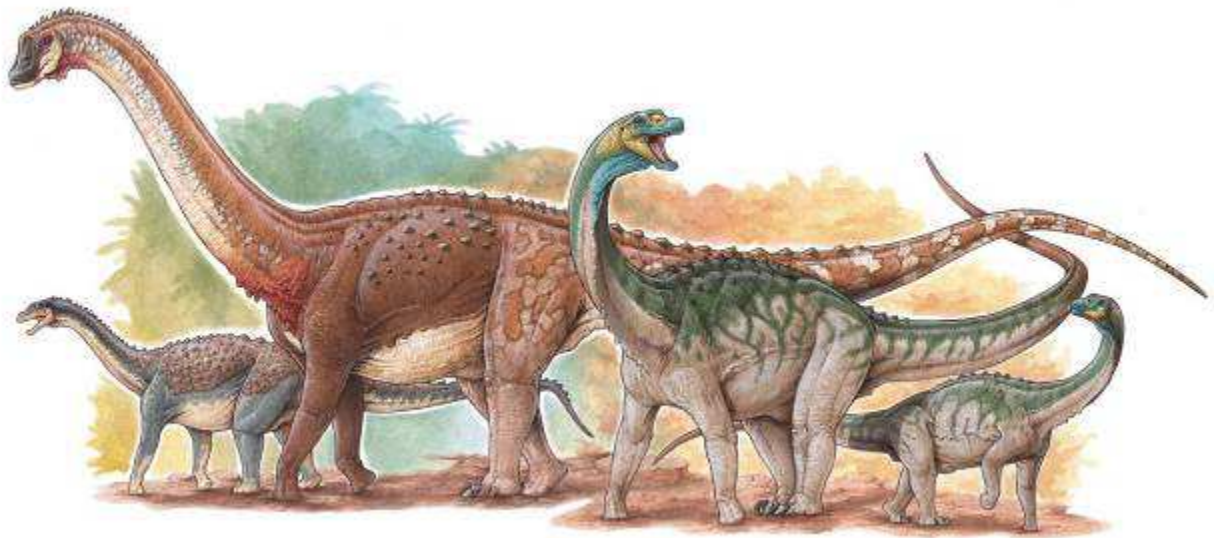




**Universidad Nacional del Comahue**

*Centro Regional Universitario Bariloche*

**Los dinosaurios saurópodos de la Formación Sierra Barrosa (Coniaciano), Grupo Neuquén, en el área de Rincón de los Sauces (Neuquén): osteología, relaciones filogenéticas e inferencias evolutivas**



**Mg. Leonardo Sebastián Filippi**

**Trabajo de Tesis para optar por el Título de Doctor en Biología**

Director: Dr. Leonardo Salgado (Universidad Nacional de Río Negro, CONICET)

Codirector: Dr. Rodolfo A. Coria (Museo Carmen Funes)

*Rincón de los Sauces, 2021*



“El único verdadero viaje de descubrimiento consiste no en buscar nuevos paisajes,  
sino mirar con nuevos ojos”  
**Marcel Proust**

Ilustración de portada  
**Gabriel Lío**

## RESUMEN

En la presente Tesis Doctoral se realiza el estudio de ejemplares de dinosaurios saurópodos procedentes de afloramientos correspondientes a la Formación Sierra Barrosa (Coniaciano), expuestos en dos localidades, Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes, ubicadas en cercanías de la ciudad de Rincón de los Sauces, en el norte de la provincia de Neuquén, Argentina.

Los materiales fueron recuperados durante campañas paleontológicas, llevadas adelante por el tesista y un equipo de colaboradores, con el apoyo de la Municipalidad de Rincón de los Sauces y la colaboración de la empresa YPF. Los materiales, una vez extraídos, fueron preparados en el laboratorio del Museo Municipal *Argentino Urquiza* de Rincón de los Sauces e ingresados en su colección.

La posición estratigráfica de los ejemplares fue determinada mediante una transecta que permitió ubicarlos en la parte alta de la Formación Sierra Barrosa (Coniaciano). El nivel fosilífero del sitio Cañadón Mistringa, está caracterizado principalmente por presentar una monótona sucesión de fangolitas, que permite reconocer un ambiente atribuible a una planicie de inundación. Por otro lado, el nivel fosilífero del sitio Loma de los Jotes, conformado por depósitos compuestos por areniscas cuarcíticas, indicaría el desarrollo de canales de pequeña envergadura y de moderada a baja energía de carga arenosa dominante.

El estudio tafonómico de los restos hallados en ambos sitios permitió reconstruir su historia bioestratigráfica. El espécimen de Cañadón Mistringa es interpretado como autóctono, es decir que habría muerto en el sitio donde fue hallado. Las evidencias en los huesos permitirían indicar un período de exposición subaérea previa al enterramiento definitivo. Para el caso de los ejemplares hallados en Loma de los Jotes, los mismos son interpretados como paraúctonos, es decir que estos pudieron haber sido transportados una corta distancia hasta el sitio de enterramiento.

El estudio osteológico de los ejemplares evidenció que los elementos recuperados del sitio Cañadón Mistringa correspondían a un único espécimen de una nueva especie de saurópodo titanosaurio de gran tamaño (~30 m de longitud), denominada como *Kaijutitan maui*. Por el contrario, en sitio Loma de los Jotes, la repetición de elementos y la diferencia de tamaño y morfología, permitieron establecer la presencia de al menos tres individuos, denominados como Individuo A (~18–22 m de longitud), Individuo B (~14–18 m de longitud) e Individuo C (~10–12 m de longitud).

Con el objetivo de establecer una determinación taxonómica más precisa y definir las relaciones filogenéticas de los ejemplares, se utilizó como base una matriz de datos publicada

recientemente conformada por 95 taxones y 418 caracteres, a la cual se recodificaron 60 caracteres de 11 taxones y se le sumaron 13 nuevos taxones, entre ellos los estudiados en esta Tesis. La hipótesis filogenética propuesta aquí ubica a *Kaijutitan* en una posición basal dentro de Titanosauria, mientras que el Individuo A es recuperado como un Lithostrotia derivado, el cual, a pesar de las distintas posiciones que adquiere dentro de un clado denominando como clado B, estaría cercanamente relacionado con *Traukutitan*, soportado por caracteres presentes en vértebras caudales anteriores y medias. Por otro lado, las diferencias observadas respecto de *Traukutitan*, sugieren que el Individuo A correspondería a una nueva especie. Las relaciones de parentesco del Individuo B y C, interpretados como Titanosauriformes indeterminados, hasta el momento resultan poco claras.

El análisis paleohistológico de elementos costales y apendiculares de *Kaijutitan*, infieren un estadio adulto, dato que es apoyado con el gran tamaño del ejemplar. Aún así, la ausencia de tejido acrecional avascular externo en las muestras, indica que no habría alcanzado aún su talla definitiva. Para el caso de los ejemplares de Loma de los Jotes, sólo se tomaron muestras a los Individuos A y B, los únicos de los tres con elementos apendiculares, permitiendo inferir para ambos un estadio subadulto. Al igual que en *Kaijutitan*, la ausencia de tejido acrecional avascular externo en ambos individuos, indicaría que aún se encontraban en pleno crecimiento.

Finalmente se llevo adelante una evaluación de aspectos evolutivos y paleofaunísticos de los saurópodos para el intervalo Turoniano–Coniaciano, donde se incluyen los ejemplares de Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes, en el marco de los esquemas propuestos para las asociaciones de tetrápodos del Cretácico de la Cuenca Neuquina.

Los resultados aportados por el análisis del registro de los saurópodos del Turoniano–Coniaciano, que corresponden a la *Asociación de Tetrápodos Neuqueniana* (Cuenca Neuquina), y otras áreas de Patagonia, sumado al análisis filogenético presentado aquí, brindan nuevas evidencias que soportan la hipótesis propuesta por otros autores sobre la persistencia de un grupo relictual de titanosauriformes y titanosaurios de ramificación temprana (“basales”) representados por *Malargüesaurus*, *Epachthosaurus*, *Kaijutitan* y probablemente *Mendozasaurus*, quienes habrían coexistido con eutitanosaurios pertenecientes a linajes ramificados más tardíamente (“derivados”). Entre estos últimos contamos con lithostrotios “basales” como *Notocolossus*, *Petrobrasaurus* y probablemente *Sarmientosaurus* y *Elaltitan*, integrantes del clado Rinconsauria como *Muyelensaurus*, y de Aeolosaurini con el registro de un espécimen indeterminado (MAU-Pv-N-414) hallado en niveles de la Fm Plottier de Rincón de los Sauces. Finalmente, se incluyen formas “derivadas” como el

Individuo A, cercanamente relacionado dentro de un clado, que incluye a su vez, a un grupo formado por *Rinconsaurus* + Lognkosauria, este último clado integrado por *Drusilasaura*, *Quetecsaurus* y *Futalognkosaurus*. Dentro de la asociación Neuqueniana también se destaca la presencia del clado Rebbachisauridae con el registro de *Katapultosaurus*, proveniente de la Fm Bajo Barreal (Cenomaniano–Turoniano inferior) y el de un espécimen de rebaquisáurido indeterminado (MAU-Pv-EO-629) en estudio, proveniente del yacimiento El Orejano, cuyos afloramientos corresponden a la Fm Huincul (Cenomaniano superior–Turoniano).

Esta Tesis aporta al registro de los saurópodos del Turoniano–Coniaciano, especialmente para la Fm Sierra Barrosa (Coniaciano), brindando información novedosa sobre su osteología, taxonómica y filogenia, teniendo en cuenta su escaso registro a nivel global.

## ABSTRACT

The present Doctoral Thesis describes the study of specimens of sauropod dinosaurs from outcrops corresponding to the Sierra Barrosa Formation (Coniacian) exposed in two locations, Cañadón Mistringa and Loma de los Jotes, located near the city of Rincón de los Sauces, in the north of the Neuquén Province, Argentina.

The materials were recovered during paleontological campaigns carried out by the thesis student and a team of collaborators, with the support of the Town Hall of Rincón de los Sauces and the YPF. Once extracted, the materials were prepared in the laboratory of the Museo Municipal *Argentino Urquiza* in Rincón de los Sauces and entered into its collection.

The stratigraphic position of the specimens was determined as the upper part of the Sierra Barrosa Formation (Coniacian) using a transect. The fossil level of the Cañadón Mistringa site is mainly characterized by a monotonous succession of mudstones that indicate an environment attributable to a flood plain. On the other hand, the fossil level of the Loma de los Jotes site is made up of deposits of quartzitic sandstones that indicate the development of small size channels and moderate to low energy of the dominant sand load.

The biostratinomic history was reconstructed through the taphonomic study of the remains found in both sites. The specimen from Cañadón Mistringa was interpreted as autochthonous, that is, that it was found at the site where it had died. Evidence on the bones indicates a period of subaerial exposure prior to their final burial. The specimens found in Loma de los Jotes however, are interpreted as parautochthonous, that is, they might have been transported a short distance to the burial site.

The osteological study of the specimens shows that the elements recovered from the Cañadón Mistringa site correspond to a single specimen of *Kaijutitan maui*, a new species of large titanosaur sauropod (~ 30 m long). On the contrary, in the case of the Loma de los Jotes site, the repetition of elements and the differences in size and morphology, made it possible to establish the presence of at least three individuals: Individual A (~ 18-22 m long), Individual B (~ 14-18 m long), and Individual C (~ 10-12 m long).

In order to establish a more precise taxonomic determination and define the phylogenetic relationships of the specimens, 60 characters from 11 taxa were recoded and 13 new taxa were added, including those studied in this Thesis, to a recently published data matrix made up of 95 taxa and 418 characters. The phylogenetic hypothesis proposed by this Thesis places *Kaijutitan* in a basal position within Titanosauria, while Individual A is recovered as a derived Lithostrotia that, despite the different positions it acquires within a clade named as clade B, would be closely related with *Traukutitan*. This is supported by

characters present in anterior and middle caudal vertebrae. On the other hand, the differences observed with respect to *Traukutitan* suggest that Individual A corresponds to a new species. The phylogenetic relationships of Individuals B and C, interpreted as indeterminate Titanosauriforms, remain unclear.

The paleohistological analysis of *Kaijutitan* ribs and appendicular elements infer an adult stage, which is also supported by the large size of the specimen. Nevertheless, the absence of external avascular accretion tissue in the samples indicates that it had not yet reached its final size. In the case of the specimens from Loma de los Jotes, samples from Individuals A and B, the only ones with appendicular elements, allowed to infer a subadult stage for both specimens. As for *Kaijutitan*, the absence of external avascular accretion tissue in both individuals indicates that they were still growing.

Finally, an evaluation of evolutionary and paleofaunistic aspects of the sauropods was carried out for the Turonian-Coniacian interval, in which Cañadón Mistringa and Loma de los Jotes specimens are included, within the framework of the schemes proposed for the Cretaceous tetrapod assemblages of the Neuquén Basin.

The results of the analysis of the registry of the Turonian–Coniacian sauropods that belong to the *Neuquenian Tetrapod Assemblage* (Neuquen Basin), and other areas from Patagonia, plus the phylogenetic analysis presented here, provide new evidence that supports the hypothesis proposed by other authors about the persistence of a relict group of titanosauriforms and early branching (“basal”) titanosaurs represented by *Malarguesaurus*, *Epachthosaurus*, *Kaijutitan*, and probably *Mendozasaurus*, who would have coexisted with eutitanosaurs belonging to lineages that branched later (“derived”). Among the latter, there are “basal” lithostrotians such as *Notocolossus*, *Petrobrasaurus*, and probably *Sarmientosaurus* and *Elaltitan*, there are members of the Rinconsauria clade such as *Muyelensaurus*, and there are Aeolosaurini represented by the record of an indeterminate specimen (MAU-Pv-N-414) found at levels of the Plottier Formation of Rincón de los Sauces. Finally, “derived” forms are included such as Individual A, closely related within a clade that in itself includes a group formed by Rinconsaurus + Lognkosauria. This last clade is made up of *Drusilasaura*, *Quetecsaurus*, and *Futalognkosaurus*. Remarkable within this assemblage is the probable presence of the Rebbachisauridae clade, with the *Katapultosaurus* record from the Bajo Barreal Formation (Cenomanian–Lower Turonian) and an indeterminate rebbachisaurid specimen (MAU-Pv-EO-629; currently being studied) from the El Orejano, whose outcrops correspond to the Huincul Formation (Upper Cenomanian—Turonian).

This Thesis provides novel information on the osteology, taxonomy, and phylogeny of Turonian–Coniacian sauropods, especially from the Sierra Barrosa Formation (Coniacian). This is particularly relevant taking into account their scarce global record.

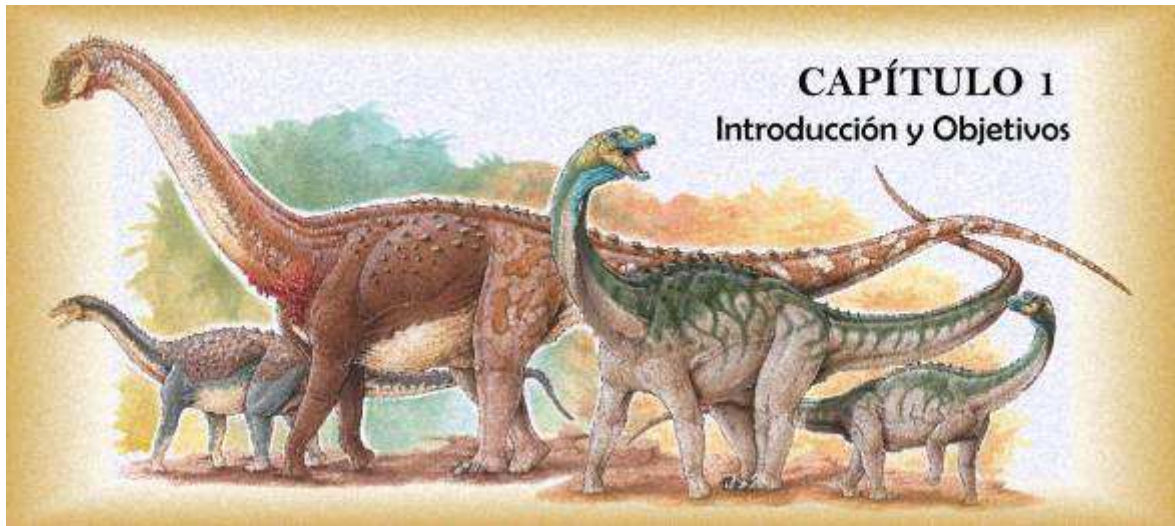


# Índice

RESUMEN.....	2
ABSTRACT .....	5
<b>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS .....</b>	<b>12</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>12</b>
<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>16</b>
<b>HIPÓTESIS DE TRABAJO.....</b>	<b>17</b>
<b>CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>19</b>
<b>TRABAJOS DE CAMPO.....</b>	<b>19</b>
<b>MATERIALES .....</b>	<b>21</b>
Materiales del ejemplar tipo de <i>Kaijutitan maui</i> (MAU-Pv-CM-522), de Cañadón Mistringa....	21
Materiales del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471), de Loma de los Jotes.....	23
Materiales del Individuo B (MAU-Pv-LJ-472), de Loma de los Jotes.....	24
Materiales del Individuo C (MAU-Pv-LJ-611), de Loma de los Jotes.....	24
Listado de las especies de saurópodos utilizadas en las comparaciones .....	25
Listado de los materiales innominados utilizados en las comparaciones. ....	28
Abreviaturas institucionales.....	27
<b>MÉTODOS .....</b>	<b>29</b>
<b>Marco geológico .....</b>	<b>31</b>
<b>Análisis tafonómico .....</b>	<b>31</b>
<b>Osteología.....</b>	<b>34</b>
<b>Láminas .....</b>	<b>34</b>
<b>Fosas.....</b>	<b>34</b>
Sobre el uso de las abreviaturas de huesos, estructuras óseas, lámina y fosas.....	35
<b>Análisis filogenético .....</b>	<b>37</b>
Taxones recodificados en base a observacion directa sobre los materiales .....	38
Taxones recodificados en base a bibliografía .....	38
Taxones incorporados a la matriz .....	38
Taxones incompletos de Loma de los Jotes .....	39
<b>Análisis paleohistológico.....</b>	<b>44</b>
Listado de los cortes delgados. ....	45

<b>CAPÍTULO 3. MARCO GEOLÓGICO</b> .....	47
<i>El Subgrupo Río Neuquén (Grupo Neuquén) en los alrededores de Rincón de los Sauces</i> .....	47
<i>Contenido Paleontológico del Subgrupo Río Neuquén</i> .....	50
<i>El Grupo Neuquén en el área de Rincón de los Sauces</i> .....	52
<i>Geología de los sitios de estudio</i> .....	54
<b>CAPÍTULO 4. CONSIDERACIONES TAFONÓMICAS</b> .....	63
<i>Introducción</i> .....	63
<b>SITIO CAÑADÓN MISTRINGA</b> .....	65
<i>Descripción bioestratinómica</i> .....	66
<i>Ontogenia</i> .....	67
<i>Atributos tafonómicos</i> .....	67
<b>SITIO LOMA DE LOS JOTES</b> .....	75
<i>Descripción bioestratinómica</i> .....	75
<i>Número de individuos</i> .....	76
Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) .....	79
Individuo B (MAU-Pv-LJ-472) .....	80
Individuo C (MAU-Pv-LJ-611) .....	80
<i>Ontogenia</i> .....	80
<i>Atributos tafonómicos</i> .....	82
<b>INTERPRETACIONES TAFONÓMICAS</b> .....	86
<b>CAPÍTULO 5. DESCRIPCIONES</b> .....	91
<b>EL INDIVIDUO DE CAÑADÓN MISTRINGA</b> .....	91
<b>PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA</b> .....	92
<i>Holotipo</i> .....	92
<i>Diagnosis</i> .....	92
Cráneo .....	93
Cintura escapular y miembro anterior.....	116
Cintura pélvica y miembro posterior .....	128
<b>LOS INDIVIDUOS DEL SITIO LOMA DE LOS JOTES</b> .....	137
Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) .....	137
<b>PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA</b> .....	138

<b>Materiales</b> .....	138
<b>Caracteres diagnósticos</b> .....	138
<b>Comentarios</b> .....	138
<i>Individuo B (MAU-Pv-LJ-472)</i> .....	182
<b>PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA</b> .....	183
<b>Materiales</b> .....	183
<i>Individuo C (MAU-Pv-LJ-611)</i> .....	189
<b>CAPÍTULO 6. ANÁLISIS FILOGENÉTICO</b> .....	195
<b>Introducción</b> .....	195
<b>Relaciones filogenéticas de los taxones estudiados en esta tesis</b> .....	204
<b>Discusión</b> .....	¡Error! Marcador no definido.
<b>CAPÍTULO 7. ANÁLISIS PALEOHISTOLÓGICO</b> .....	212
<b>Introducción</b> .....	212
<b>Descripción de las muestras</b> .....	213
<b>CARACTERIZACIÓN HISTOLÓGICA DE LOS EJEMPLARES</b> .....	221
<i>Kaijutitan</i> (sitio Cañadón Mistringa).....	221
<i>Individuos A y B</i> (sitio Loma de los Jotes).....	221
<b>ESTADÍO ONTOGENÉTICO Y TAMAÑO CORPORAL DE LOS EJEMPLARES</b> .....	222
<b>Conclusiones</b> .....	223
<b>CAPÍTULO 8. INFERENCIAS EVOLUTIVAS</b> .....	225
<b>Introducción</b> .....	225
<b>ASOCIACIONES DE TETRÁPODOS</b> .....	227
<b>Asociación de tetrápodos Neuqueniana</b> .....	228
<b>Otros registros de vertebrados para el Turoniano – Coniaciano</b> .....	229
<b>Evolución de los saurópodos de Patagonia durante el Cretácico</b> .....	231
<b>Los saurópodos del Turoniano – Coniaciano de Patagonia</b> .....	233
<b>CAPÍTULO 9. CONCLUSIONES</b> .....	239
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	244
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	247



## CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

### Introducción

Los saurópodos son uno de los grupos de dinosaurios no avianos más abundantes. Estos megaherbívoros cuadrúpedos incluyen a los animales terrestres más grandes que hayan existido sobre el planeta (Wilson 2002; Wilson y Curry Rogers 2005; Barrett *et al.* 2010; Sander *et al.* 2011) con formas verdaderamente gigantescas, como *Argentinosaurus huinculensis* Bonaparte y Coria 1993, *Puertasaurus reuilli* Novas *et al.* 2005a, *Futalognkosaurus dukei* Calvo *et al.* 2007a, c, *Dreadnoughtus schrani* Lacovara *et al.* 2014 y *Patagotitan mayorum* Carballido *et al.* 2017. Sus restos han sido hallados en todos los continentes, incluso en la Antártida (Cerdeña *et al.* 2012).

Los saurópodos se originaron en el Triásico Tardío, se volvieron dominantes en el Jurásico Medio, y se convirtieron en un importante componente faunístico hacia finales del Cretácico (Upchurch *et al.* 2004; Barrett *et al.* 2010). Sin embargo, de todos los grupos de saurópodos conocidos, sólo uno sobrevivió hasta fines del Cretácico, los titanosaurios, los cuales alcanzaron su mayor diversidad en los continentes gondwánicos, especialmente en América del Sur (Bonaparte 1986a; Powell 2003).

En nuestro país, la historia evolutiva de los saurópodos se conoce desde el Jurásico Temprano–Medio hasta el Cretácico Tardío. En el Jurásico Inferior–Medio y Medio el registro de saurópodos está representado por los Eusauropoda *Amygdalodon patagonicus* Cabrera 1947, *Volkheimeria chubutensis* Bonaparte 1979, *Patagosaurus fariasi* Bonaparte 1979, y *Bagualia alba* Pol *et al.* 2020; en el Jurásico Superior sólo se tiene el registro del Neosauropoda macronario *Tehuelchesaurus benitezi* Rich *et al.* 1999 y el Dicraeosauridae *Brachytrachelopan mesai* Rauhut *et al.* 2005. En cambio en el Cretácico Temprano los Diplodocoidea presentan una mayor diversidad. En nuestro país, entre los diplodocoideos de esta edad podemos mencionar al Diplodocinae *Leinkupal laticauda* Gallina *et al.* 2014 y los Rebbachisauridae como *Zapalasaurus bonapartei* Salgado *et al.* 2006, *Comahuesaurus windhausenii* Carballido *et al.* 2012 y *Lavocatisaurus agrioensis* Canudo *et al.*, 2018. En el Cretácico Inferior también están representados los Dicraeosauridae con *Amargasaurus cazau* Salgado y Bonaparte 1991 y *Pilmatueia faundezi* Coria *et al.* 2018 y *Bajadasaurus pronuspinax* Gallina *et al.* 2019 y los Titanosauriformes con *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte, González Riga y Apesteguía 2005 y *Ninjatitan zapatai* Gallina *et al.* 2021.

En el Cretácico Superior se registra aún la presencia de los Rebbachisauridae como *Limaysaurus tessonei* Calvo y Salgado 1995, *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte 1997 (Carballido *et al.*, 2010), *Cathartesaura anaerobica* Gallina y Apesteguía 2005 y *Katepensaurus goicocheai* Ibiricu *et al.* 2013 para el intervalo Cenomaniano–Turoniano; y una gran diversidad de Titanosauria, entre los que se destacan *Argyrosaurus superbus* Lydekker 1893, *Chubutisaurus insignis* del Corro 1975, *Laplatasaurus araukanicus* Huene 1929, *Antarctosaurus wichmannianus* Huene 1929, *Epachthosaurus sciuttoi* Powell 1990, *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte 1991, *Aelosaurus rionegrinus* Powell 1987, *Argentinosaurus huinculensis* Bonaparte y Coria 1993, *Rinconsaurus caudamirus* Calvo y González Riga 2003, *Mendozasaurus neguyelap* González Riga 2003, *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía 2004, *Bonatitan reigi* Martinelli y Forasiepi 2004, *Puertasaurus reuili* Novas *et al.* 2005a, *Futalognkosaurus dukei* Calvo *et al.* 2007a, c, *Muyelensaurus pecheni* Calvo *et al.* 2007b, *Pitekunsaurus macayai* Filippi y Garrido 2008, *Malarguesaurus florenciae* González Riga *et al.* 2008, *Petrobrasaurus puestohernandezii* Filippi *et al.* 2011a, *Narambuenatitan palomoi* Filippi, García y Garrido 2011b, *Traukutitan eocaudata* Juárez Valieri y Calvo 2011, *Overosaurus paradorum* Coria *et al.* 2013, y los titanosaurios más derivados, los Saltosaurini, representados por *Neuquensaurus australis* Lydekker 1893, *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980 y *Rocasaurus muniozi* Salgado y Azpilicueta 2000.

Con el objeto de caracterizar los estratos continentales cretácicos Leanza *et al.* (2004), propusieron para la Cuenca Neuquina una serie de seis asociaciones de tetrápodos: Amarguense, Lohancureense, Limayense, Neuquenense, Coloradoense y Alleniense.

La asociación de tetrápodos Amarguense (Fm. La Amarga, Barremiano–Aptiano temprano) se encuentra definida por la presencia de neosaurópodos Dicraeosauridae como *Amargasaurus*; diplodocoideos Rebbachisauridae; Titanosauriformes basales; terópodos Abelisauridae basales como *Ligabueino andesi* Bonaparte 1996 y ornitisquios estegosáuridos. Además, se compone de Crocodyliformes como *Amargasuchus minor* Chiappe 1988 y Mammalia Cladotheria como *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte 1986b.

La asociación de tetrápodos Lohancureense (Fm. Lohan Cura y Fm. Rayoso, Aptiano tardío–Albiano) se encuentra definida por la presencia de Titanosauriformes no Titanosauria como *Agustinia ligabuei* Bonaparte 1999, diplodocoideos Rebbachisauridae como *Rayososaurus* y tortugas Chelidae.

La asociación de tetrápodos Limayense (Fm. Candeleros y Fm. Huincul, *sensu* Garrido, (2010), Cenomaniano–Turoniano temprano) se encuentra definida por la presencia

de Titanosauria de mediana talla como *Andesaurus*, titanosaurios gigantes como *Argentinosaurus*, diplodocoideos Rebbachisauridae, grandes terópodos Carcharodontosauridae, terópodos Abelisauridae de pequeño a mediano tamaño, ornitópodos Euiguanodontia de mediano tamaño, Mesoeucrocodylia Araripesuchidae y Neosuchia, grandes Sphenodontia eilenodontine, serpientes Madtsoiidae de mediano tamaño y tortugas Chelidae relacionadas.

La asociación de tetrápodos Neuquenense (Fm. Cerro Lisandro, Fm Portezuelo, Fm. Los Bastos, Fm Sierra Barrosa y Fm Plottier, *sensu* Garrido (2010), Turoniano tardío–Coniaciano) se encuentra definida, según Leanza *et al.* (2004), por la presencia de saurópodos titanosaurios de gran tamaño como *Antarctosaurus giganteus* Huene 1929, *Futalognkosaurus dukei* Calvo *et al.* 2007a, saurópodos titanosaurios con caudales medias ligeramente procélicas como *Mendozasaurus neguyelap* González Riga 2003, o anfipláticas (Salgado y Calvo, 1993) como *Traukutitan eocaudata* Juárez Valieri y Calvo 2011, terópodos Alvarezauridae como *Patagonykus puertai* Novas 1996, terópodos coelurosaurios basales como *Megaraptor namunhuaiquii* Novas 1998, además de tortugas pleurodiras Chelidae y Podocnemidoidea como *Portezueloemys patagonica* de la Fuente 2003.

La asociación de tetrápodos Coloradoense (Fm. Bajo de la Carpa y Fm. Anacleto, Santoniano–Campaniano temprano) se encuentra definida por la presencia de saurópodos titanosaurios Saltasaurinae como *Neuquensaurus australis* Lydekker 1893 y *Pellegrinisaurus powelli* Salgado 1996, Eutitanosauria no saltasaurinos como *Antarctosaurus wichmannianus* Huene 1929, terópodos Abelisauridae como *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas 1985 y *Aucasaurus garridoi* Coria *et al.* 2002, terópodos Alvarezauridae como *Alvarezsaurus calvoi* Bonaparte 1991, abelisauroideos como *Velocisaurus unicus* Bonaparte 1991, aves Enantiornithes como *Neuquenornis volans* Bonaparte 1991, ornitópodos basales euiguanodóntidos como *Gasparinisaura cincosaltensis* Coria y Salgado 1996, crocodyliformes Notosuchia como *Notosuchus terrestris* Woodward 1896, tortugas Chelidae relacionadas cercanamente a *Chelus* como *Lomalatachelys neuquina* Lapparent de Broin y de la Fuente 2001, tortugas Podocnemidoidea, y serpientes Dinilysidae como *Dinilysia patagonica* Woodward 1901.

La asociación de tetrápodos Alleniense (Fm. Allen, Fm Angostura Colorada, Fm. Loncoche, Fm. Los Alamitos y Fm. La Colonia (estas últimas no corresponden a la Cuenca Neuquina) (Campaniano tardío–Maastrichtiano temprano) se encuentra definida por titanosaurios saltasaurinos como *Rocasaurus muniozi* Salgado y Azpilicueta 2000,

Eutitanosauria no saltosaurinos como *Aeolosaurus* sp. (Powell 1986; Salgado y Coria 1993), terópodos abelisauridos carnosaurinos como *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985, aves ornithoraces, ornitisquios hadrosaurios y ankylosaurios como *Secernosaurus koeneri* Brett-Surman 1979 (= *Kritosaurus australis*, Bonaparte *et al.*, 1984) y Nodosauridae indet. (Salgado y Coria, 1996), crocodyliformes Mesoeucodylia y Neosuchia, serpientes Madtsoiidae como *Alamitophis argentinus* Albino 1986, esfenodontes no eilenodontine, lagartos teidos e iguánidos indeterminados, gran diversidad de tortugas Chelidae como *Palaeophrynopis patagonicus* Lapparent de Broin y de la Fuente 2001, y Meiolaniidae como cf. *Niolamia* sp. Broin 1987 y Broin y de la Fuente 1993 y mamíferos Triconodonta como *Austrotriconodon mckennai* Bonaparte 1986b y Dryolestoidea *Groebertherium stipanicicia* Bonaparte 1986b.

Posteriormente, y con el objeto de comprender mejor la evolución de los saurópodos durante el Cretácico, Salgado y Bonaparte (2007) propusieron dividir a este período en tres intervalos de tiempo: (1) Cretácico Pre–Turoniano, (2) Turoniano–Santoniano y (3) Campaniano–Maastrichtiano.

En el Cretácico Pre–Turoniano, el registro muestra la persistencia de los dicraeosáuridos con *Amargasaurus*, y recientemente, también de los diplodócidos con el registro de *Leinkupal laticauda* Gallina *et al.* 2014. Un componente importante del Cretácico Inferior y “medio” de Patagonia son los rebaquisáuridos: *Limaysaurus*, *Rayososaurus*, *Zapalasaurus*, *Cathartesaura*, y *Comahuesaurus*. Por otro lado, también contamos con la presencia de Macronaria como *Chubutisaurus*, además del titanosaurio basal *Andesaurus* y *Argentinosaurus*.

El intervalo Turoniano–Santoniano se caracteriza por la persistencia relictual de los titanosaurios basales como *Mendozasaurus neguyelap* y *Traukutitan eocaudata* (González Riga, 2003, 2005, González Riga *et al.*, 2018; Juárez Valieri y Calvo, 2011); la probable diversificación de los Eutitanosauria con un posible ejemplar referido a *Argyrosaurus* (PVL 4628; Powell, 2003); y la completa extinción de los diplodocoideos (Salgado y Bonaparte, 2007).

Finalmente, el intervalo Campaniano–Maastrichtiano se caracteriza por la desaparición de los titanosaurios basales, la diversificación de los Saltosaurinae y Saltosaurini, y la diversificación de los Aeolosaurini, considerado por Franco-Rosas *et al.* (2004) como grupo hermano de los Saltosaurini.



En este contexto, los ejemplares estudiados en la presente tesis, hallados en niveles de la Formación Sierra Barrosa (Coniaciano), en los sitios Loma de los Jotes y Cañadón Mistringa, se encuentran enmarcados en la asociación Neuquenense de Leanza *et al.* (2004) correspondiendo al intervalo Turoniano-Santoniano de Salgado y Bonaparte (2007). Como se señaló, tanto la asociación como el lapso temporal se caracterizan por la persistencia de formas basales de titanosaurios con caudales anfipláticas y probablemente por la aparición de los primeros Eutitanosauria. El conocimiento sobre la evolución de los saurópodos en este intervalo temporal es relativamente escaso y está lejos de estar resuelto; más aún, si nos referimos a la Fm. Sierra Barrosa, hasta la fecha habían sido publicados sólo dos trabajos sobre vertebrados fósiles, en ninguno de los cuales se describió un saurópodo (Coria y Currie, 2002, 2016; Calvo *et al.*, 2007d). Sin embargo, recientemente González Riga *et al.* (2018) reubican estratigráficamente al saurópodo titanosaurio *Mendozasaurus neguyelap* González Riga, 2003 en el techo de esta formación.

Es por ello que el presente estudio se propone como una contribución al conocimiento, sobre la diversidad taxonómica de los saurópodos de esa unidad, al menos en el área de Rincón de los Sauces, que permita comprender mejor la historia evolutiva del grupo durante el Cretácico. De este modo, el conocimiento de los saurópodos de la Fm. Sierra Barrosa podría poner a prueba las hipótesis sobre la evolución de los saurópodos en Patagonia.

## **OBJETIVOS**

### *Objetivo General*

El objetivo general del presente trabajo de tesis doctoral, se basa en el estudio (taxonómico, tafonómico, filogenético, paleohistológico, paleoecológico y evolutivo) de los dinosaurios saurópodos hallados en los sitios de Loma de los Jotes y Cañadón Mistringa, provenientes de niveles asignados a la Fm. Sierra Barrosa (Coniaciano, Subgrupo Río Neuquén, Grupo Neuquén), ubicados a pocos kilómetros al oeste de la localidad Rincón de los Sauces, provincia de Neuquén.

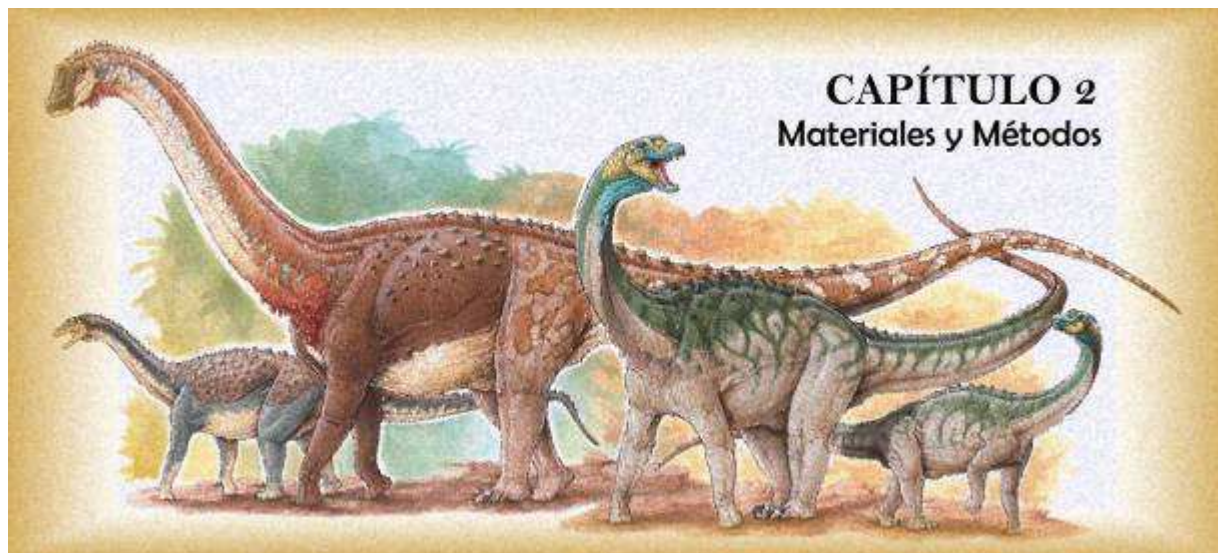
### *Objetivos Particulares*

- 1) Conocer la osteología de los ejemplares hallados en Loma de los Jotes y Cañadón Mistringa, identificarlos taxonómicamente y establecer sus relaciones filogenéticas.

- 2) Estudiar algunos aspectos de la paleobiología de los taxones registrados, como el estadio ontogenético, por medio de la observación y el análisis de cortes paleohistológicos.
- 3) Evaluar el registro de saurópodos en los alrededores de Rincón de los Sauces en el marco de los esquemas propuestos para las asociaciones de tetrápodos del Cretácico de la Cuenca Neuquina (Bonaparte 1991; Novas, 1997; Bonaparte 1998; Apesteguía, 2002; Leanza *et al.* 2004; Salgado y Bonaparte, 2007).
- 4) Evaluar el significado evolutivo y paleofaunístico de los restos hallados.

#### HIPÓTESIS DE TRABAJO

- **H1.** El sitio Loma de los Jotes representa un yacimiento monoespecífico de dinosaurios saurópodos titanosaurios.
- **H2.** El ejemplar hallado en Cañadón Mistringa (*Kaijutitan maui* Filippi *et al.*, 2019) corresponde a un forma basal de saurópodo titanosaurio, integrante de un linaje aún presente en el Cretácico Superior (Coniaciano).
- **H3.** El ejemplar hallado en Loma de los Jotes, identificado como Individuo A, se encuentra relacionado filogenéticamente con saurópodos de vértebras caudales medias –anteriores anfipláticas como *Malarguesarusus florenciae* González Riga *et al.*, 2009 y *Traukutitan eocaudata* Juárez Valieri y Calvo, 2011.
- **H4.** El lote de elementos indeterminados (MAU-Pv-CM 522/20) correspondientes al ejemplar *Kaijutitan maui* Filippi *et al.* (2019) corresponden a osteodermos.
- **H5.** El ejemplar hallado en Cañadón Mistringa (*Kaijutitan maui* Filippi *et al.*, 2019) de gran talla corporal, representa un ejemplar adulto que habría alcanzado su madurez somática.



## CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### Trabajos de campo

Los materiales correspondientes a los ejemplares de dinosaurios saurópodos provenientes de los sitios, Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes, fueron recuperados en varias campañas paleontológicas organizadas y dirigidas por el autor de esta Tesis.

El primero de los sitios, Loma de los Jotes, fue excavado durante una campaña paleontológica de 10 días de duración, durante la primavera del 2008 (Fig. 1), de la cual participó el Dr. Leonardo Salgado del Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, de la Universidad Nacional de Río Negro y el Conicet (Director de esta Tesis) y el Dr. José Ignacio Canudo de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Zaragoza, España. Esta campaña contó con el apoyo logístico y recursos de la Municipalidad de Rincón de los Sauces y la empresa YPF. Otra incursión, de un solo día, en la que se recuperaron algunos huesos más, fue llevada adelante durante el 2012 en la misma época del año.



**Figura 1.** Excavación del sitio Loma de los Jotes (2008).

Desde su hallazgo en el invierno del 2012, el sitio de Cañadón Mistringa, fue excavado sistemáticamente durante seis años (2012-2018) (Fig. 2), desarrollando cinco campañas de una semana de duración cada una, contando con el apoyo logístico y los recursos de la Municipalidad de Rincón de los Sauces.



**Figura 2.** Excavaciones del sitio Cañadón Mistringa (2012-2018).

Los materiales recuperados durante estas campañas fueron llevados e incorporados a la colección del Museo Municipal *Argentino Urquiza* bajo el acrónimo MAU-Pv (Museo *Argentino Urquiza*, Paleontología de vertebrados) y el acrónimo particular CM que hace referencia a la localidad de donde provienen (Cañadón Mistringa) (MAU-Pv-CM-522). La preparación mecánica de los materiales y la confección de estructuras de soporte estuvo a cargo por el Sr. Salvador Palomo y el Sr. Adrián Schenkel, además del autor de esta Tesis.

## MATERIALES

En esta tesis se describen los materiales de varios ejemplares de dinosaurios saurópodos provenientes de dos sitios, Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes. En el primer sitio, se halló un único individuo, *Kaijutitan maui* Filippi *et al.* (2019) (MAU-Pv-CM-522), mientras que del segundo, al menos se han identificado tres individuos, los que serán denominados de ahora en adelante como Individuo **A** (MAU-Pv-LJ-471), **B** (MAU-Pv-LJ-472) y **C** (MAU-Pv-LJ-611).

### Materiales del ejemplar tipo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522), del sitio Cañadón Mistringa.

#### Cráneo

✎ Neurocráneo incompleto (MAU-Pv-CM-522/1) integrado por: supraoccipital, exoccipitales, proceso paraoccipital izquierdo, complejo exoccipital-opistótico-proótico izquierdo, lateroesfenoides, orbitoesfenoides izquierdo y complejo basioccipital-basiesfenoides.

#### Esqueleto axial

- ✎ Vértebra cervical anterior (MAU-Pv-CM-522/2)
- ✎ Vértebra cervical posterior (MAU-Pv-CM-522/9)
- ✎ Vértebra caudal anterior (MAU-Pv-CM-522/35)

#### Cintura escapular y miembro anterior

- ✎ Placa esternal izquierda (MAU-Pv-CM-522/17)
- ✎ Coracoides izquierdo (MAU-Pv-CM-522/19)
- ✎ Escápula izquierda (MAU-Pv-CM-522/10)
- ✎ ?Húmero izquierdo (MAU-Pv-CM-522/21)
- ✎ Húmero derecho (MAU-Pv-CM-522/34)
- ✎ Ulna izquierdo (MAU-Pv-CM-522/12)
- ✎ Ulna derecha (MAU-Pv-CM-522/30)
- ✎ Radio derecho (MAU-Pv-CM-522/31)
- ✎ Metacarpiano II derecho (MAU-Pv-CM-522/32)
- ✎ Metacarpiano III derecho (MAU-Pv-CM-522/33)

### Cintura pélvica y miembro posterior

✎ Fragmento ilion izquierdo	(MAU-Pv-CM-522/25)
✎ Fémur derecho	(MAU-Pv-CM-522/29)
✎ Tibia derecha	(MAU-Pv-CM-522/28)
✎ Astrágalo izquierdo	(MAU-Pv-CM-522/13)
✎ Epífisis distal del metatarsiano II derecho	(MAU-Pv-CM-522/3)

### Elementos costales

✎ Fragmento proximal costilla ?cervical	(MAU-Pv-CM-522/5)
✎ Fragmentos costillas cervicales	(MAU-Pv-CM-522/6)
✎ Fragmentos de costillas ?cervicales	(MAU-Pv-CM-522/7)
✎ Fragmento costilla dorsal incompleta	(MAU-Pv-CM-522/8)
✎ 2° costilla dorsal izquierda	(MAU-Pv-CM-522/11)
✎ Fragmento costilla dorsal	(MAU-Pv-CM-522/18)
✎ Costilla dorsal incompleta	(MAU-Pv-CM-522/27)

### Elementos indeterminados

Los materiales mencionados a continuación no han sido descriptos ni documentados debido a la imposibilidad de realizar una identificación anatómica precisa.

✎ ?Epífisis hueso largo	(MAU-Pv-CM-522/4)
✎ Hueso plano	(MAU-Pv-CM-522/14)
✎ ?Falange ungueal	(MAU-Pv-CM-522/15)
✎ Hueso subcircular	(MAU-Pv-CM-522/16)
✎ ?Osteodermos	(MAU-Pv-CM-522/20)(Lote)
✎ Fragmento ?metacarpiano	(MAU-Pv-CM-522/22)
✎ Fragmento ?isquión	(MAU-Pv-CM-522/23)
✎ ?Epífisis hueso largo	(MAU-Pv-CM-522/24)
✎ Fragmento ?prezigapófisis	(MAU-Pv-CM-522/26)

**Materiales del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471), proveniente del sitio Loma de los Jotes**

**Posteráneo**

**Esqueleto axial**

☞Vértebra dorsal posterior	(MAU-Pv-LJ-471/1)
☞Fragmento de arco neural dorsal med-post	(MAU-Pv-LJ-471/2)
☞Vértebra caudal anterior	(MAU-Pv-LJ-471/3)
☞Vértebra caudal anterior	(MAU-Pv-LJ-471/4)
☞Vértebra caudal anterior	(MAU-Pv-LJ-471/5)
☞Vértebra caudal media	(MAU-Pv-LJ-471/6)
☞Vértebra caudal posterior	(MAU-Pv-LJ-471/7)

**Cintura escapular y miembro anterior**

☞Placa esternal izquierda	(MAU-Pv-LJ-471/8)
☞Coracoides derecho	(MAU-Pv-LJ-471/9)
☞Coracoides izquierdo	(MAU-Pv-LJ-471/10)
☞Escápula derecha	(MAU-Pv-LJ-471/12)
☞Húmero derecho	(MAU-Pv-LJ-471/11)
☞Ulna izquierda	(MAU-Pv-LJ-471/13)
☞Radio izquierdo	(MAU-Pv-LJ-471/14)
☞Metacarpiano I izquierdo	(MAU-Pv-LJ-471/15)
☞Metacarpiano II izquierdo	(MAU-Pv-LJ-471/16)
☞Metacarpiano IV izquierdo	(MAU-Pv-LJ-471/17)
☞Metacarpiano V izquierdo	(MAU-Pv-LJ-471/18)

**Cintura pélvica y miembro posterior**

☞Pubis derecho	(MAU-Pv-LJ-471/19)
☞Isquiión derecho	(MAU-Pv-LJ-471/20)
☞Fémur derecho	(MAU-Pv-LJ-471/21)
☞Tibia izquierda	(MAU-Pv-LJ-471/22)
☞Fíbula derecha	(MAU-Pv-LJ-471/23)
☞Astrágalo derecho	(MAU-Pv-LJ-471/24)



### **Elementos costales**

☞ 1° costilla dorsal ?derecha	(MAU-Pv-LJ-471/25)
☞ Fragmentos costillas dorsales.	(MAU-Pv-LJ-471/26)
☞ Costilla dorsal incompleta	(MAU-Pv-LJ-471/33)
☞ Costilla dorsal incompleta	(MAU-Pv-LJ-471/34)
☞ Fragmento rama de hemal anterior	(MAU-Pv-LJ-471/27)
☞ Fragmento rama de hemal anterior	(MAU-Pv-LJ-471/28)

### **Elementos indeterminados**

Los materiales mencionados a continuación no han sido descritos ni documentados debido a la imposibilidad de realizar una identificación anatómica precisa.

☞ ?Centro vertebral caudal anterior	(MAU-Pv-LJ-471/29)
☞ ?Astrágalo izquierdo	(MAU-Pv-LJ-471/30)
☞ ?Epífisis hueso largo	(MAU-Pv-LJ-471/31)
☞ ?Epífisis hueso plano	(MAU-Pv-LJ-471/32)

### **Materiales del Individuo B (MAU-Pv-LJ-472), proveniente del sitio Loma de los Jotes.**

#### **Postcráneo**

##### **Esqueleto axial**

☞ Vértebra caudal media	(MAU-Pv-LJ-472/1)
-------------------------	-------------------

##### **Cintura pélvica y miembro posterior**

☞ Fémur derecho	(MAU-Pv-LJ-472/2)
☞ Astrágalo derecho.	(MAU-Pv-LJ-472/3)

### **Materiales del Individuo C (MAU-Pv-LJ-611), proveniente del sitio Loma de los Jotes**

#### **Postcráneo**

##### **Esqueleto axial**

☞ Vértebra dorsal anterior	(MAU-Pv-LJ-611)
----------------------------	-----------------

### Listado de las especies de saurópodos utilizadas en las comparaciones

*Aeolosaurus rionegrinus* Powell, 2003 (Salgado y Coria, 1993); *Alamosaurus sanjuanensis* Gilmore, 1922; *Amargasaurus cazau* Salgado y Bonaparte, 1991; *Amygdalodon patagonicus* Cabrera, 1947; *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte, 1991 (Mannion y Calvo, 2011); *Antarctosaurus wichmannianus* Huene, 1929; *Antarctosaurus giganteus* Huene, 1929; *Apatosaurus* Marsh, 1877; *Apatosaurus ajax* (Upchurch *et al.*, 2004b); *Argentinosaurus huinculensis* Bonaparte y Coria, 1993; *Argyrosaurus superbus* Lydekker, 1893; *Bajadasaurus pronuspinax* Gallina *et al.*, 2019; *Barosaurus lentus* Marsh, 1890; *Barrosasaurus casamiquelai* Salgado y Coria, 2009; *Baurutitan britoi* Kellner *et al.*, 2005; *Bellusaurus sui* Dong, 1990 (Mo, 2013); *Bonatitan reigi* Martinelli y Foriasepi, 2004; *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía, 2004; *Brachiosaurus brancai* Janesch, 1914; *Brachytrachelopan mesai* Rauhut *et al.*, 2005; *Brasilotitan nemophagus* Machado *et al.*, 2013; *Camarasaurus grandis* Marsh, 1878 (McIntosh *et al.*, 1996); *Camarasaurus* sp. (Tschopp *et al.*, 2015); *Cathartesaura anaerobica* Gallina y Apesteguía, 2005; *Cedarosaurus weiskopfae* Tidwell *et al.*, 1999 (Poropat *et al.*, 2014); *Chubutisaurus insignis* del Corro, 1975; *Comahuesaurus windhausen* Carballido *et al.*, 2012; *Daxiatitan binglingi* You, Li, Zhou y Ji, 2008 ; *Diamantinasaurus matildae* Hocknull *et al.*, 2009 (Poropat *et al.*, 2015); *Diplodocus* Holland, 1906; *Dreadnoughtus schrani* Lacovara *et al.*, 2014; *Dzharatitanis kingi* Averivanov y Sues, 2021; *Elaltitan lilloi* Mannion y Otero, 2012; *Epachthosaurus sciutto* Powell, 1986; *Euhelopus* Romer, 1956; *Europatitan eastwoodi*, Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017; *Europasaurus holgeri* Sander *et al.*, 2006; *Erketu ellisoni* Ksepka y Norell, 2006; *Futalognkosaurus dukei* Calvo *et al.*, 2007(a,b); *Brachiosaurus altithorax* (Rigs, 1903); *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca, 2005; *Giraffatitan* (“=Brachiosaurus”) *brancai* Paul, 1988 (Janesch, 1935); *Gobititan shenzhouensis* You, Tang y Luo, 2003; *Gondwanatitan faustoi* Kellner y Azevedo, 1999; *Haplocanthosaurus priscus* Hatcher, 1903; *Huabeisaurus allocotus* Pan y Cheng 2000; *Isisaurus colberti* Jain and Bandyopadhyay, 1997; *Jainosaurus septentrionalis* Huene and Matley, 1933 (Wilson *et al.*, 2011); Chatterjee and Rudra, 1996; *Janenschia* Janensch, 1961; *Jobaria tiguidensis* Sereno *et al.*, 1999; *Katpensaurus goicocheai* Ibiricu *et al.*, 2013; *Laplatasaurus araukanicus* Huene, 1929 (Gallina y Otero, 2015); *Lavocatisaurus agrioensis* Canudo *et al.*, 2018; *Leinkupal laticauda* Gallina *et al.*, 2014; *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte *et al.*, 2006; *Limaysaurus tessonei* Salgado *et al.*, 2004; *Lirainosaurus astibiae* Sanz *et al.*, 1999; *Losillasaurus giganteus* Casanovas, Santafé

y Sanz, 2001; *Lusotitan atalaiensis* Antunes y Mateus, 2003 (Mannion *et al.*, 2013); *Mendozasaurus neguyelap* González Riga, 2003, 2005, González Riga *et al.*, 2018; *Malarguesaurus florenciae* González Riga *et al.*, 2009; *Malawisaurus dixeyi* Jacobs *et al.*, 1993 (Gomani, 2005); *Maxakalisaurus topai* Kellner, 2006; *Mongolosaurus haplodon* Gilmore, 1933 (Mannion, 2011); *Muyelensaurus pecheni* Calvo *et al.*, 2007c; *Narambuenatitan palomoi* Filippi *et al.*, 2011b; *Neuquensaurus australis* Lydekker, 1893 (Salgado *et al.*, 2005); *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski, 1971 (Wilson 2005); *Ninjatitan zapatai* Gallina *et al.*, 2021; *Notocolossus gonzalezparejasi* González Riga *et al.*, 2016; *Opisthocoelicaudia skarzynskii* Borsuk-Bialynicka, 1977; *Overosaurus paradasorum* Coria *et al.*, 2013; *Patagotitan mayorum* Carballido *et al.*, 2017; *Patagosaurus fariasi* Bonaparte, 1979; *Petrobrasaurus puestohernandezii* Filippi *et al.*, 2011a; *Pilmatueia faundezi* Coria *et al.*, 2018; *Pitekunsaurus macayai* Filippi y Garrido, 2008; *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin *et al.*, 1994 (Suteethorn *et al.*, 2009); *Puertasaurus reuili* Novas *et al.*, 2005; *Qiaowanlong kangxii* You y Li, 2009; *Quaesitosaurus orientalis* Kurzanov y Bannikov, 1983; *Quetecsaurus rusconii* González Riga y Ortíz David, 2014; *Rapetosaurus krausei* Curry Rogers, 2001 (Curry Rogers, 2004, 2009); *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1997 (Carballido *et al.*, 2010); *Rinconsaurus caudamirus* Calvo y González Riga, 2003; *Rocasaurus muniozi* Salgado y Azpilicueta, 2000; *Ruyangosaurus giganteus* Lü *et al.*, 2009 (Lü *et al.*, 2014); *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980 (Powell, 1992; Powell, 2003); *Sauroposeidon proteles* Wedel, 2000 (Rose, 2007; D’Emic, 2013); *Savannasaurus elliotorum* Poropat *et al.*, 2016; *Shunosaurus lii* Chatterjee y Zheng, 2002; *Suuwassea emilieae* Harris y Dodson, 2004; *Tapuiasaurus macedoi* Zaher *et al.*, 2011 (Wilson *et al.*, 2016); *Tastavinsaurus sanzi* Canudo *et al.*, 2008; *Tehuelchesaurus benitezii* Rich *et al.*, 1999; *Traukutitan eocaudata* Juárez Valieri y Calvo, 2011; *Trigonosaurus pricei* Campos *et al.*, 2005; *Turiasaurus riodevensis* Royo-Torres *et al.*, 2006 (Royo-Torres y Upchurch, 2012; *Uberabatitan riberoi* Salgado y Carvalho, 2008; *Vahiny depereti* Curry Rogers y Wilson, 2014; *Volkheimeria chubutensis* Bonaparte, 1979; *Vouivria damparisensis* Mannion *et al.*, 2017; *Wintonotitan wattsi* Hocknull *et al.*, 2009 (Poropat *et al.*, 2014); *Yongjinglong datangi* Li-Guo Li *et al.*, 2014; *Zapalasaurus bonapartei* Salgado, de Souza Carvalho y Garrido, 2006.

### Abreviaturas institucionales

Las abreviaturas que corresponden a las instituciones en las que están depositados los especímenes referidos en el texto son las siguientes:

<b>ANS</b>	Academia Natural de Ciencias, Filadelfia, Estados Unidos.
<b>CPP</b>	Centro de Pesquisas Paleontológicas Lewellyn Price, Peirópolis, Brasil.
<b>FWMSH</b>	Fort Worth Museum of Science and History, Fort Worth, Texas, Estados Unidos.
<b>IANIGLA</b>	Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Mendoza, Argentina.
<b>NMMNH P</b>	New Mexico Museum of Natural History and Science, Albuquerque, New Mexico, Estados Unidos.
<b>MACN</b>	Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.
<b>MAU</b>	Museo Municipal Argentino Urquiza, Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina.
<b>MCF</b>	Museo “Carmen Funes”, Plaza Huinca, Neuquén, Argentina.
<b>MCS</b>	Museo de Cinco Saltos, Río Negro, Argentina.
<b>MGPIFD-GR</b>	Museo de Geología y Paleontología del Instituto de Formación Docente Continua de General Roca, Río Negro, Argentina.
<b>MLP</b>	Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Buenos Aires, Argentina.
<b>MML</b>	Museo Municipal de Lamarque, Río Negro, Argentina.
<b>MPCA</b>	Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Río Negro, Argentina.
<b>MPM</b>	Museo de Paleontología de Marília, Marília, San Pablo, Brasil.
<b>MUCPv</b>	Museo de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.
<b>SMA</b>	Sauriermuseum Aathal, Aathal, Suiza.
<b>PMU</b>	Museo Palaeontológico de la Universidad de Uppsala, Suecia.
<b>UFRJ-MN</b>	Universidad Federal de Río de Janeiro Museo Nacional, Brasil.
<b>UNPSJB-PV</b>	Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, paleontología de vertebrados, Comodoro Rivadavia, Argentina.

**Listado de los materiales innominados utilizados en las comparaciones mencionados en el texto.**

**FWMSH 93B-10-39**

**MGPIFD-GR-118**

**MML-194**

**MUCP<sub>v</sub>-334**

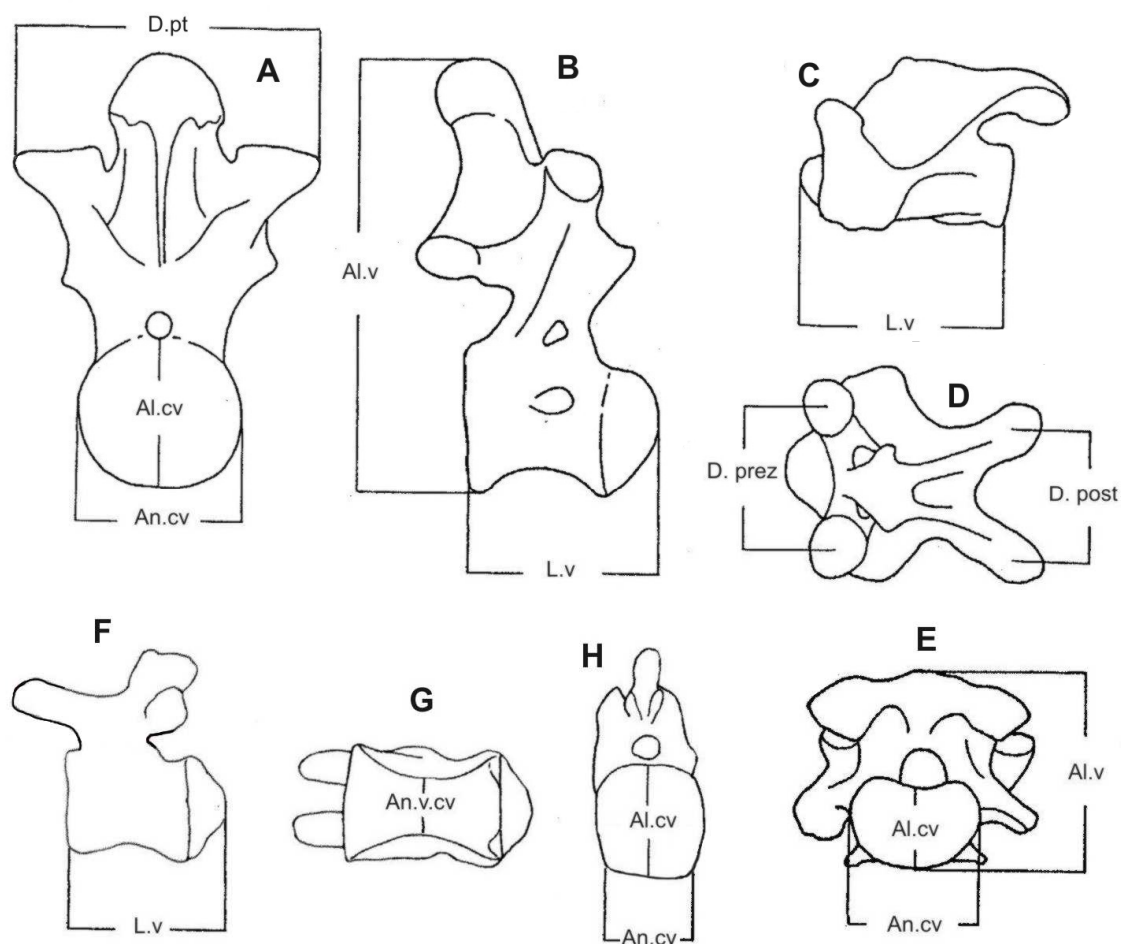
**MUCP<sub>v</sub>-1533**

**SMA 0002**

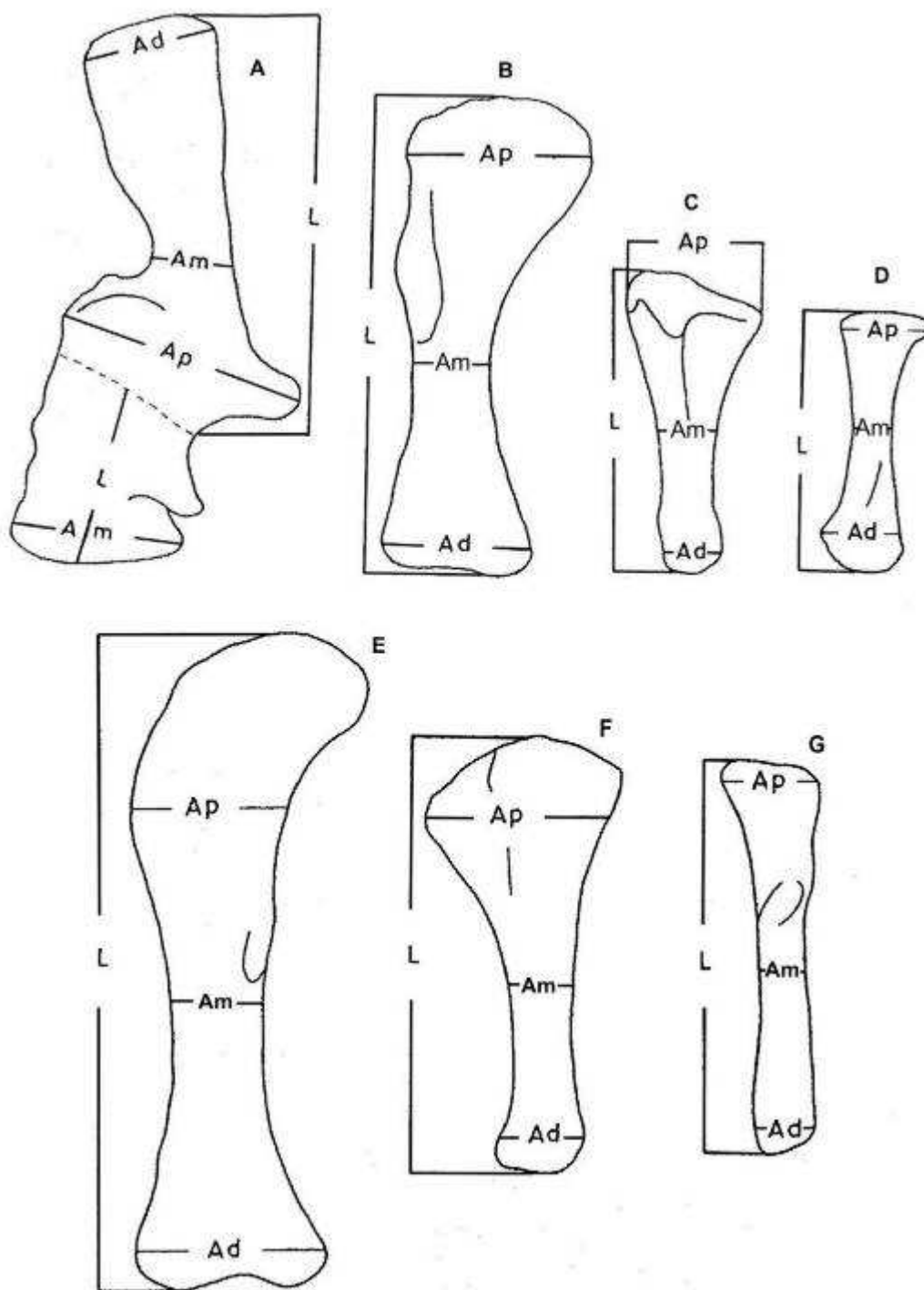
**UFRJ-MN 6913-V**

### MÉTODOS

A continuación, se muestra gráficamente (Fig. 3 y 4) cómo fue llevada adelante la toma de medidas a los elementos del esqueleto axial y apendicular de los diferentes ejemplares estudiados en la presente Tesis.



**Figura 3.** Principales medidas tomadas en vértebras (modificado de Powell, 2003). **Vértebra dorsal.** A, vista anterior; B, vista lateral. **Vértebra cervical.** C, vista lateral; D, vista dorsal; E, vista posterior. **Vértebra caudal.** F, vista lateral; G, vista ventral; H, vista posterior; I, vista lateral. **Abreviaturas:** Al.cv, altura centro vertebral; An.cv, ancho centro vertebral; An.v.cv; ancho ventral centro vertebral; D.pt, distancia entre procesos transversos; D.prez, distancia entre prezigapófisis; D.post, distancia entre postzigapófisis; L.v, longitud del centro vertebral.



**Figura 4.** Principales medidas tomadas en el miembro anterior y posterior (modificado de Powell, 2003). **Escápula-coracoides.** A, vista lateral. **Húmero.** B, vista anterior. **Ulna.** C, vista lateral. **Radio.** D, vista medial. **Fémur.** E, Vista posterior **Tibia.** F, vista lateral. **Fíbula.** G, vista medial. Para los elementos del metacarpo y metatarso, se tienen en cuenta las mismas medidas que las correspondientes a los huesos largos de ambos miembros. **Abreviaturas:** Ad, ancho distal; Ap, ancho proximal; Am, ancho medial; L, longitud.

### **Marco geológico**

La escasa potencia que presentan los afloramientos en los sitios donde fueron hallados los materiales objeto de estudio de esta Tesis, mayormente cubiertos por depósitos eólicos y/o aluviales modernos, impidió la confección de perfiles estratigráficos más o menos completos o informativos. Debido a esto, se optó por realizar en cada yacimiento un corte geológico de la zona (ver **Capítulo 3**), lo cual permite presentar en forma gráfica, a las distintas unidades litoestratigráficas presentes en la región.

Para la confección de los cortes geológicos, se empleó el contorno de relieve de cada transecta seleccionada, obtenido a partir de los perfiles de elevación elaborados por el programa informático *Google Earth*. El reconocimiento de las unidades litoestratigráficas presentes a lo largo de cada transecta fue realizado sobre la base de análisis de imágenes satelitales y trabajos de campo; en este último caso, a partir de observaciones detalladas en distintos puntos de control. Finalmente, el gráfico de cada transecta (corte geológico), fue elaborado con el programa informático *Corel Draw* (ver **Capítulo 3**).

### **Análisis tafonómico**

Para el estudio tafonómico (**Capítulo 4**) de los restos recuperados de los sitios Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes, se ha tenido en cuenta el análisis del grado de *meteorización* según las categorías propuestas por Behrensmeyer (1978): *abrasión*, según las categorías propuestas por Shipman (1981), e *integridad*, considerando si los restos se encontraban completos o incompletos (Alcalá, 1994). Se determinó *cantidad y tipos de fracturas* (Alcalá, 1994) tanto en los materiales completos como incompletos, considerando para esto último el ángulo formado entre la fractura, y el eje longitudinal en los huesos largos y el eje medial antero-posterior para el caso de vértebras y otros huesos. Siguiendo a Tomassini *et al.* (2010), se consideraron tres tipos de fracturas: longitudinales (ángulos entre 0° y 29°), oblicuas (ángulos entre 30° y 59°) y transversales (ángulos entre 60° y 90°). Los grados de *orientación y articulación* se evaluaron según las propuestas de Behrensmeyer (1991).

### **Grado de meteorización**

Según Behrensmeyer (1978), la meteorización es el proceso por el cual los componentes originales de los huesos se separan entre sí y son destruidos por agentes físicos y químicos que actúan sobre el hueso *in situ*, tanto en superficie como en la zona del suelo (se descartan, entre otros cambios, los geoquímicos producidos durante la fosildiagénesis). Este



proceso ocurre debido a la exposición directa de los huesos a la intemperie, previo al enterramiento (Polonio y López-Martínez, 2000).

<i>Categorías</i>	<i>Grado</i>
• Hueso intacto	1
• Pérdida de materia ósea superficial	2 (pérdida parcial)
• Pérdida de materia ósea profunda	3 (pérdida total al menos en algunas zonas del hueso dejando expuesto hueso esponjoso).

### **Grado de abrasión**

La abrasión, según Shipman (1981), corresponde a la pérdida de irregularidades superficiales y/o a la adquisición de una forma esférica. De acuerdo con Alcalá (1994) se utilizaron las siguientes categorías:

<i>Categorías</i>	<i>Grado</i>
• Hueso intacto	1
• Redondeado	2 (suavización de aristas y vértices)
• Pulido	3 (desgaste intenso que llega a modificar la morfología y puede afectar el hueso esponjoso)

### **Número de fracturas**

En relación al tipo de fracturas, esta variable permite caracterizar la cantidad de fracturas presentes en cada hueso. De acuerdo a Alcalá (1994) fueron utilizadas las siguientes categorías:

<i>Categorías</i>	<i>Grado</i>
• Hueso entero	0
• Hueso con una fractura	1
• Hueso con dos fracturas	2
• Hueso con más de dos fracturas	3

### Tipo de fracturas

Según Alcalá (1994), la consideración de esta variable permite caracterizar las fracturas de los huesos. Utiliza el término “roturas” para las variables y “elementos” para las categorías. En este trabajo de tesis, se considera más oportuno reemplazar estos términos por fracturas, en lugar de roturas, y huesos, en lugar de elementos.

La presencia de más de un tipo de fracturas en cada hueso, es considerada como fracturas combinadas. El ángulo de las fracturas fue tomado en relación a la longitud mayor de cada hueso. Cada tipo de fractura está caracterizado por intervalos expresados en ángulos (Tomassini *et al.*, 2010).

<i>Categorías</i>	<i>Grado</i>	<i>Ángulo</i>
• Hueso entero	1	-
• Hueso roto por manipulación durante la excavación	2	-
• Hueso con una o varias fracturas transversales	3	60° - 90°
• Hueso con una o varias fracturas oblicuas	4	30° - 59°
• Hueso con una o varias fracturas paralelas	5	0° - 29°

### Grado de orientación

Lamentablemente, durante los trabajos de extracción no se tomaron las orientaciones y buzamientos de cada uno de los huesos, aunque sí se realizó un mapeo tafonómico *in situ*. De esta manera, a partir de la distribución espacial de cada uno de los elementos extraídos, se pudo evaluar la intervención de distintos factores dispersantes, como las corrientes hidráulicas o el carroñeo (Behrensmeyer, 1991).

### Grado de articulación

De acuerdo con Behrensmeyer (1991) en un sitio pueden reconocerse cuatro grados de articulación de los huesos: articulado, desarticulado-asociado, desarticulado-disperso y aislado-disperso.

- *Articulado*: son aquellos huesos que retienen su posición anatómica exacta con relación a otros.

- *Desarticulado-asociado*: son aquellos huesos que se encuentran desarticulados, separados entre sí pero cercanamente asociados.
- *Asociado-disperso*: son aquellos huesos que se encuentran asociados pero dispersos en un área varias veces el tamaño del esqueleto articulado, pero pueden relacionarse con el mismo individuo usando características anatómicas.
- *Aislado-disperso*: son aquellos huesos ampliamente separados de otros pertenecientes al mismo esqueleto y generalmente son derivados de diferentes individuos y grupos taxónomicos.

### **Osteología**

Para el registro fotográfico de cada uno de los elementos descritos en la presente tesis (**Capítulo 5**) se utilizó una cámara digital **NIKON CoolPix L340** de 20.2 megapíxeles. El procesamiento de dichas imágenes y la confección de figuras fueron llevadas adelante utilizando **Corel PHOTO-PAINT 12** complementado con **Adobe PHOTOSHOP Ccs Extended**.

### **Láminas**

La descripción de los elementos axiales estuvo basada en el esquema de nomenclatura propuesto inicialmente por Wilson (1999), el cual ha recibido posteriormente los aportes realizados por Apesteguía (2005), Salgado y Powell (2010), Wilson (2012) y Carballido y Sander (2014). En esta tesis se ha empleado la actualización más reciente realizada por Carballido y Sander (2014) (Tabla 1).

### **Fosas**

Para la descripción de las cavidades neumáticas (fosas) presentes en los elementos axiales, se utilizó el esquema propuesto por Wilson (2011), el cual está sintetizado en la Tabla 2. En la misma, las fosas agrupadas por regiones están identificadas con un color, el mismo que será utilizado en las imágenes de línea de los elementos axiales ilustrados en las diferentes figuras (Tabla 2).

### **Sobre el uso de terminología anatómica.**

El tipo de articulación vertebral, presente en algunos de las vertebrae caudales descriptas en esta Tesis, las cuales poseen una cara articular anterior ligeramente cóncava y una cara posterior prácticamente plana, es una condición descripta por Tidwell et al. (2001)

como procélica-distoplática (*procoelous-distoplatyan*) o, según González Riga et al. (2008), procélica-opistoplática (*procoelous-opisthoplatyan*). En este trabajo, se considera más adecuada la terminología utilizada por Tidwell et al. (2001), ya que caracteriza con mayor claridad a las superficies articulares del centro vertebral.

### **Sobre el uso de las abreviaturas de huesos, estructuras óseas, lámina y fosas**

En las diferentes figuras de la Tesis, con el objeto de diferenciar visualmente las abreviaturas de huesos, láminas y fosas, se ha empleado la siguiente metodología:

*Huesos:* en el caso de diferentes elementos óseos que se encuentran articulados o fusionados entre sí, como en el caso de huesos craneanos, se ha empleado la primera letra de las abreviaturas en mayúsculas

Ej: **Pro**, proótico.

*Estructuras óseas:* para las diferentes estructuras óseas presentes en los huesos se ha empleado abreviaturas en minúscula.

Ej: **dp**, diapófisis.

**Tabla 1. Síntesis de la nomenclatura del sistema de láminas presentes en el esqueleto axial de los saurópodos, basado en el esquema utilizado por Carballido y Sander (2014).**

REGIÓN	LÁMINA	ABREVIATURA
Diapofiseal	Centrodiapofiseal anterior	aCDL
	Centrodiapofiseal posterior	pCDL
	Prezigadiapofiseal	PRDL
	Espinodiapofiseal anterior	aSPDL
	Espinodiapofiseal posterior	pSPDL
	Postzigodiapofiseal	PODL
	Paradiapofiseal	PPDL
Prezigapofiseal	Centroprezigapofiseal	CRPL
	Centroprezigapofiseal division medial	mdCRPL
	Espinoprezigapofiseal	SPRL
	Intraprezigapofiseal	TPRL
	Intraprezigapofiseal simple	sTPRL
	Epipofiseal-prezigapofiseal	EPRL

Postzigapofiseal	Centropostzigapofiseal división medial	mdCPOL
	Centropostzigapofiseal lateral	ICPOL
	Espinopostzigapofiseal	SPOL
	Espinopostzigapofiseal medial	medSPOL
	Espinopostzigapofiseal lateral	ISPOL
	Intrapostzigapofiseal	TPOL
	Intrapostzigapofiseal simple	sTPOL
Parapofiseal	Centroparapofiseal anterior	aCPL
	Centroparapofiseal posterior	pCPL
	Prezigoparapofiseal	PRPL
Espinal	Prespinal	PRSL
	Postespinal	POSL

**Tabla 2. Síntesis de la nomenclatura del sistema de fosas presente en el esqueleto axial de los saurópodos.**

<b>Region</b>	<b>Fosa</b>	<b>Abreviatura</b>
<b>Centrodiapofiseal</b>	Centrodiapofiseal	<i>cdf</i>
	Prezigapofiseal centrodiapofiseal	<i>prcdf</i>
	Postzigapofiseal centrodiapofiseal	<i>pocdf</i>
	Parapofiseal centrodiapofiseal	<i>pacdf</i>
	Prezigapofiseal paradiapofiseal	<i>prpadf</i>
	Espinodiapofiseal	<i>sdf</i>
	Prezigapofiseal spinodiapofiseal	<i>prsdif</i>
	Postzigapofiseal espinodiapofiseal	<i>posdif</i>
	Espinodiapofiseal 1	<i>sdf1</i>
	Espinodiapofiseal 2	<i>sdf2</i>
<b>Parapofiseal</b>	Centroparapofiseal	<i>cpaf</i>
<b>Prezigapofiseal</b>	Centroprezigapofiseal	<i>cprf</i>
	Parapofiseal centroprezigapofiseal	<i>pacprf</i>
	Espinoprezigapofiseal	<i>sprf</i>

<b>Postzigapofiseal</b>	Centropostzigapofiseal	<i>cpof</i>
	Espinopostzigapofiseal	<i>spof</i>

*Láminas*: para las diferentes láminas de los elementos del esqueleto axial, se ha empleado el uso de abreviaturas en mayúsculas en la mayoría de los casos y en casos particulares, donde existen variaciones de algunas de éstas láminas, una combinación de minúscula-mayúscula.

Ej: **PODL**, lámina postzigodiapofiseal.

Ej: **mdCPRL**, división medial de la lámina centroprezigapofiseal.

*Fosas*: para las diferentes fosas neumáticas presentes en los elementos del esqueleto axial, se ha empleado el uso de abreviaturas en minúscula cursiva.

Eje: *spof*, fosa espinopostzigapofiseal.

### **Análisis filogenético**

Con el objeto de establecer la posición filogenética de los ejemplares descritos en la presente tesis, los mismos fueron incluidos en la matriz de datos publicada por Gallina *et al.* (2021) compuesta por 95 taxones y 418 caracteres (de los cuales 121 son craneanos, 159 axiales y 138 apendiculares). Además, sobre la base de trabajos relativamente recientes, los cuales no fueron considerados en el armado de la matriz original, a consultas bibliográficas y a observaciones directas de varios de los taxones de saurópodos depositados en la colección del Museo Municipal *Argentino Urquiza* (Rincón de los Sauces, Neuquén), se recodificaron 60 caracteres en 11 taxones (Anexo, Tabla 1). Por otro lado, se incorporaron 12 nuevos taxones: *Traukutitan eocaudata* Juárez Valieri y Calvo (2011), *Pitekunsaurus macayai* Filippi y Garrido (2008), *Petrobrasaurus puestohernandezii* Filippi *et al.* (2011a), *Narambuenatitan palomoi* Filippi *et al.* (2011b), *Gondwanatitan faustoi* Kellner y Azevedo (1999), *Adamantinasaurus mezzalirai* Santucci y Bertini (2006), *Uberabatitan riberoi* Salgado y de Souza Carvalho (2008), *Jainosaurus septentrionalis* Wilson *et al.* (2011a), *Brasilotitan nemophagus* Machado *et al.* (2013), *Sarmientosaurus mussachioi* Martínez *et al.* (2016), *Kaijutitan maui* Filippi *et al.* (2019) y el Individuo A (MAU-Pv-LJ-471), estos cinco últimos, pertenecientes a la colección del Museo Municipal *Argentino Urquiza*.

Para el procesamiento y edición de la matriz de datos (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**) se utilizó el programa Mesquite versión 3.03 (Madison y Madison, 2009) y para el análisis cladístico el programa TNT 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016).

#### **Taxones recodificados en base a observación directa sobre los materiales**

*Muyelensaurus pecheni* (Calvo *et al.*, 2007c).

*Rinconsaurus caudamirus* (Calvo y González Riga, 2003).

*Overosaurus paradasorum* (Coria *et al.*, 2013).

#### **Taxones recodificados basados en bibliografía**

*Rapetosaurus krausei* (Curry Rogers, 2004, 2009).

*Nemegtosaurus mongoliensis* (Wilson 2005).

*Trigonosaurus pricei* (Campos *et al.*, 2005).

*Malawisaurus dixeyi* (Jacobs *et al.*, 1993; Gomani, 2005).

*Phuwiangosaurus sirindhornae* (Martin *et al.*, 1994; Suteethorn *et al.*, 2009).

*Ligabuesaurus leanzai* (Bonaparte *et al.*, 2006).

*Tapuiasaurus macedoi* (Wilson *et al.*, 2016).

#### **Taxones incorporados a la matriz**

*Traukutitan eocaudata* (Juárez Valieri y Calvo 2011).

*Pitekunsaurus macayai* (Filippi y Garrido, 2008).

*Petrobrasaurus puestohernandezii* (Filippi *et al.*, 2011a).

*Narambuenatitan palomoi* (Filippi *et al.*, 2011b).

***Kaijutitan maui* (Filippi *et al.*, 2019).**

**Individuo A (MAU-Pv-LJ-471)** (esta Tesis)

**Individuo B (MAU-Pv-LJ-472)** (esta Tesis)

*Brasilotitan nemophagus* (Machado *et al.*, 2013)

*Adamantinasaurus mezzalirai* (Santucci y Bertini, 2006)

*Gondwanatitan faustoi* (Kellner y Azevedo, 1999)

*Jainosaurus septentrionalis* (Wilson *et al.*, 2011a)

*Uberabatitan riberoi* (Salgado y Carvalho, 2008)

*Sarmientosaurus mussachioi* (Martínez *et al.*, 2016)

### Taxones incompletos de Loma de los Jotes

Con el fin de reconocer de manera más precisa la posición filogenética de los individuo B (MAU-Pv-LJ-472) y C (MAU-Pv-LI-611), ambos muy incompletos, se los incluyó en un análisis complementario, utilizando la misma matriz y los mismos procedimientos.

**Tabla 3. Listado de caracteres recodificados de algunos de los taxones de la matriz de Gallina *et al.*, 2021.**

Caracter	Taxon	Codificación	
		Análisis previo Gallina <i>et al.</i> , 2021	Análisis actual
2	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
3	<i>Rapetosaurus</i>	2	?
4	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
	<i>Rapetosaurus</i>	0	?
5	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
6	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
10		?	0
15	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
	<i>Nemegtosaurus</i>	?	0
29	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
37	<i>Muyelensaurus</i>	0	?
47	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
68	<i>Tapuiasaurus</i>	?	1
	<i>Malawisaurus</i>	?	1
69	<i>Malawisaurus</i>	?	1
70	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
	<i>Malawisaurus</i>	?	0
73	<i>Malawisaurus</i>	?	0
74		?	0
75	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
	<i>Rapetosaurus</i>	?	0
	<i>Malawisaurus</i>	?	0
	<i>Phuwiangosaurus</i>	?	0
76	<i>Tapuiasaurus</i>	?	1
	<i>Muyelensaurus</i>	?	1
	<i>Rapetosaurus</i>	?	1
	<i>Nemegtosaurus</i>	?	1
	<i>Malawisaurus</i>	?	1
77	<i>Tapuiasaurus</i>	?	1
	<i>Malawisaurus</i>	?	1
78	<i>Muyelensaurus</i>	?	1



	<i>Malawisaurus</i>	?	1
80	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
	<i>Phuwiangosaurus</i>	?	0
82	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
	<i>Malawisaurus</i>	2	0
	<i>Phuwiangosaurus</i>	?	0
83	<i>Muyelensaurus</i>	?	1
84	<i>Muyelensaurus</i>	?	1
	<i>Rapetosaurus</i>	?	1
122	<i>Muyelensaurus</i>	2	1
126	<i>Rinconsaurus</i>	2	3
127	<i>Trigonosaurus</i>	0	?
128		1	0
129		0	?
130	<i>Muyelensaurus</i>	0	?
	<i>Overosaurus</i>	?	1
131	<i>Overosaurus</i>	?	0
137	<i>Rapetosaurus</i>	1	?
146	<i>Overosaurus</i>	?	1
149	<i>Ligabuesaurus</i>	0	1
151	<i>Overosaurus</i>	1	0
160		?	1
167	<i>Puertasaurus</i>	0	?
183	<i>Overosaurus</i>	?	1
187		?	1
188		?	0
189		?	0
190		?	0
193		?	1
195		?	1
201		?	1
203		?	1
219		?	0
233	<i>Muyelensaurus</i>	?	1
273	<i>Overosaurus</i>	?	1
274	<i>Rinconsaurus</i>	?	1
275			1
278		?	0
279		?	1
280		?	0
283		?	0
284		?	0
285		?	1
286		?	1
287		?	1
288		?	1
290		?	1
291		?	1







- **Eutitanosauria:** clado definido por Salgado (2003) como todos los titanosaurios más estrechamente relacionados a *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1991, que a *Epachthosaurus sciuttoi* Powell, 1990.
- **Rinconsauria:** clado definido por Calvo, González Riga, y Porfiri (2007b), como el grupo integrado por *Muyelensaurus pecheni* Calvo, González Riga y Porfiri, 2007b, *Rinconsaurus caudamirus* Calvo y González Riga, 2003, su más reciente ancestro común y todos sus descendiente.
- **Lognkosauria:** clado definido por Calvo *et al.* (2007) como el grupo integrado por *Mendozasaurus neguyelap* González Riga, 2005, *Futalognkosaurus dukei* Calvo *et al.*, 2007, su más reciente ancestro común, y todos sus descendientes.
- **Colossosauria:** clado definido por González Riga *et al.* (2019), como el grupo más inclusivo que contiene a *Mendozasaurus neguyelap* González Riga, 2005, pero no a *Saltasaurus loricatus* y Powell, 1980 o *Epachthosaurus sciuttoi* Powell, 1990.
- **Lithostrotia:** clado definido por Upchurch *et al.* (2004) como el grupo que incluye a *Malawisaurus dixeyi* Jacobs *et al.*, 1993, *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980, su más reciente ancestro común y todos sus descendientes.
- **Saltosauridae:** (Serenó, 1998) clado definido por Wilson y Upchurch (2003) como el grupo que contiene a *Opisthocoelicaudia skarzynskii* Borsuk-Bialynicka, 1977 y *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell, 1980, su más reciente ancestro común y todos sus descendientes.
- **Saltosaurinae:** clado definido por Wilson y Upchurch (2003) como todos los saltasaúridos más estrechamente relacionados con *Saltasaurus loricatus* (Bonaparte y Powell 1980) que con *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (Borsuk-Bialynicka, 1977).

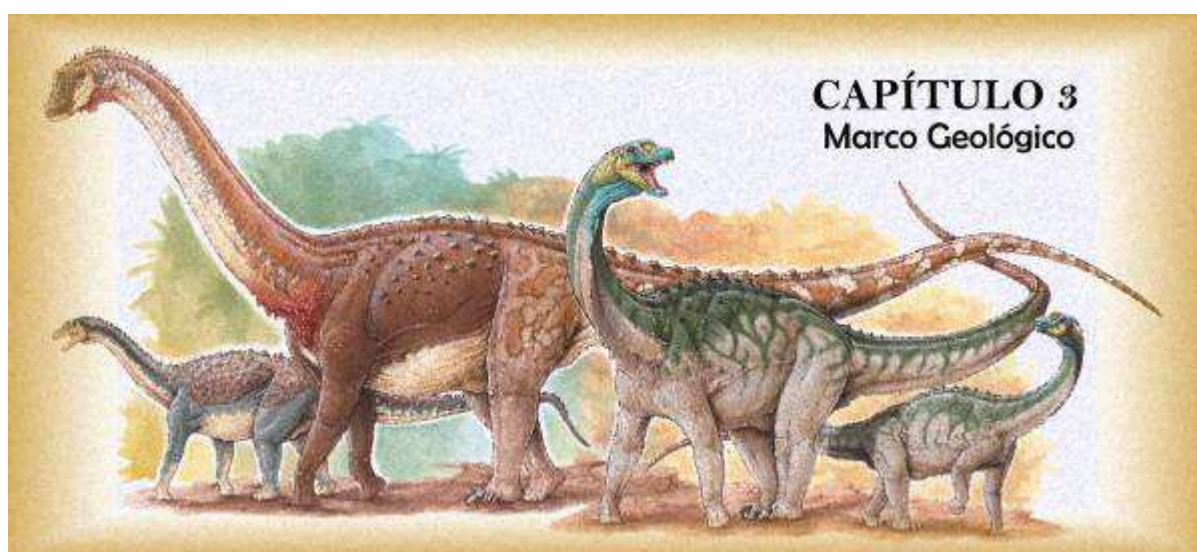
### **Análisis paleohistológico**

Para el análisis paleohistológico (ver **Capítulo 7, Análisis Paleohistológico**) se utilizó el procedimiento técnico propuesto por Chinsamy y Raath (1992), el cual incluye técnicas de fotografía, corte y montado del material en porta y cubreobjetos para su final análisis al microscopio biológico y mineralógico. Los cortes delgados descriptos y analizados en la presente tesis fueron realizados algunos en el taller de cortes delgados dirigido por el Geol. Ricardo Ponti, de la ciudad de Banfield, Buenos Aires, y el resto, con la colaboración del Dr.

Ignacio Cerda, en su propio taller, en la ciudad de Cinco Saltos, Río Negro. Los cortes fueron observados bajo luz normal y polarizada en un microscopio petrográfico **Bestscope B 5080**, con aumentos de X25, X40, X100 y X200, y bajo lupa binocular **Arcano ZTX 745**. Las imágenes se tomaron con una cámara digital **Kodak Pixpro FZ41** de 16 megapíxeles.

**Tabla 4. Listado de los cortes delgados.**

<b>N° Colección paleohistológica</b>	<b>Asignación taxonómica</b>	<b>Material</b>	<b>Tipo de corte</b>
MAU-Ph-LJ-013	Lithostrotia indet. Individuo A MAU-Pv-LJ-471	Costilla cervical	Transversal
MAU-Ph-LJ-016	Lithostrotia indet. Individuo A MAU-Pv-LJ-471	Costilla dorsal	Transversal
MAU-Ph-CM-017	<i>Kaijutitan maui</i>	Costilla dorsal	Transversal
MAU-Ph-CM-018	<i>Kaijutitan maui</i>	Frag. cortical ulna izquierda	Transversal
MAU-Ph-CM-019	<i>Kaijutitan maui</i>	Fragmento hueso indeterminado	Transversal
MAU-Ph-CM-020	<i>Kaijutitan maui</i>	Costilla cervical	Transversal
MAU-Ph-LJ-021	Lithostrotia indet. Individuo A MAU-Pv-LJ-471	Frag. superficie subcortical fémur derecho	Transversal
MAU-Ph-LJ-022	Titanosauriforme indet. Individuo B MAU-Pv-LJ-472	Frag. superficie subcortical fémur derecho	Transversal



## CAPÍTULO 3. MARCO GEOLÓGICO

### **El Subgrupo Río Neuquén (Grupo Neuquén) en los alrededores de Rincón de los Sauces**

El Grupo Neuquén (Fig. 5) está comprendido, desde su base hasta el techo, por los subgrupos Río Limay, Río Neuquén y Río Colorado (Cazau y Uliana, 1973; Ramos, 1981). El Subgrupo Río Neuquén fue establecido por Ramos (1981), y durante años estuvo compuesto por la arenosa Formación Portezuelo, que infrayace a la predominantemente arcillosa Formación Plottier. Garrido (2010) definió dos nuevas unidades para este subgrupo, las formaciones Los Bastos y Sierra Barrosa, las cuales se disponen entre las formaciones Portezuelo y Plottier, propiamente dichas. A su vez, incluyó la Formación Cerro Lisandro (ubicada originalmente en el subgrupo Río Limay) en el mencionado subgrupo. De acuerdo con estudios geológicos regionales y datos parciales del registro palinológico (Valatti, 2001, 2006), la edad estimada para esta sucesión (Subgrupo Río Neuquén) comprendería al intervalo Turoniano tardío–Coniaciano (Legarreta y Gulisano, 1989; Leanza y Hugo, 1995, 1997; Hugo y Leanza, 2001a).

De acuerdo con el esquema propuesto por Garrido (2010) el Subgrupo Río Neuquén comprende cinco unidades litoestratigráficas de rango formacional: las formaciones Cerro Lisandro, Portezuelo, Los Bastos, Sierra Barrosa y Plottier. Estos depósitos constituyen una sucesión sedimentaria de naturaleza netamente fluvial e íntimamente relacionada genéticamente. Estas unidades muestran entre sí un contacto de tipo transicional, evidenciando ciclos de mayor energía intercalados con ciclos de menor energía. Los ciclos de mayor energía dan lugar a las unidades de dominio psamítico (Fm. Portezuelo y Fm. Sierra Barrosa), mientras que las de menor energía dan lugar al dominio pelítico (Fm. Cerro Lisandro, Fm. Los Bastos y Fm. Plottier); estas últimas conforman sucesiones de menor potencia en relación a las primeras.

Para el área centro–meridional de la Cuenca Neuquina, Garrido (2010) establece el dominio de sistemas fluviales meandrosos desarrollados bajo un fuerte control climático, el cual habría incidido directamente en la capacidad de carga de la red fluvial. Cabe aclarar que el diseño fluvial puede variar a lo largo de la cuenca en función de la paleotopografía; sin embargo, la variación en la capacidad de carga es perceptible en diversos afloramientos distribuidos a lo largo de toda la Cuenca Neuquina. Esto último es lo que permite establecer las correlaciones a nivel regional.





**Figura 5.** Cuadro de las unidades litoestratigráficas del Grupo Neuquén (Modificado de Garrido, 2010).

La Formación Cerro Lisandro (Herrero Ducloux, 1938) presenta su perfil tipo en el cerro homónimo, ubicado a 5 kilómetros al noroeste de la localidad de Senillosa, Neuquén. Esta unidad está conformada mayoritariamente por depósitos clásticos finos, entre los que predominan monótonos y potentes bancos de fangolitas rojas, intercalados por delgados niveles de limolitas y areniscas finas poco consolidadas, de tonalidades amarillentas y gris-

verdosas. Cazau y Uliana (1973) señalan para esta formación condiciones de depositación aluvial de moderada a baja energía. Interpretaciones brindadas por Leanza y Hugo (2001) indican una vinculación con planicies fangosas distales de sistemas fluviales. En relación con las condiciones climáticas ocurridas durante su depositación, las mismas fueron inferidas como cálidas y de relativa humedad con marcados periodos estacionales secos (Garrido, 2000), hasta semiáridas permanentes (Sánchez *et al.*, 2008). Basándose en los datos de campo disponibles y sus relaciones estratigráficas, Garrido (2010) asigna a la Fm. Cerro Lisandro una edad tentativa Turoniano medio–tardío.

La Formación Portezuelo, definida por Keidel (en Wichmann, 1929), muestra extensos afloramientos, distribuidos de forma continua y lineal a lo largo de la sierra del Portezuelo, sierra Barrosa y cordón del Portezuelo Grande, conformando a su vez la parte superior de las rocas expuestas en cerro Bayo Mesa, Barda González y Cerros Colorados. En la margen norte del Lago Los Barreales, la Fm. Portezuelo se desarrolla en el denominado cordón del Cerro Colorado, mientras que en el norte de la provincia del Neuquén, aflora en el sector meridional del Bajo de Añelo y sudoccidental de la sierra de Auca Mahuida. Además, presenta importantes afloramientos ubicados en los sectores occidental y noroccidental de Meseta de Rentería (provincia de Río Negro), y en el área de Cañadón Amarillo (provincia de Mendoza) (Garrido, 2010). Esta unidad está compuesta por areniscas y limolitas amarillentas y rojizas de granulometría mediana correspondientes a un régimen fluvial, alternando con secuencias de arcillitas de tonos rojo claro (Leanza *et al.*, 2004). Para el área de sierra del Portezuelo y sierra Barrosa, Garrido (2000) establece un ambiente de depositación vinculado a sistemas fluviales de alta sinuosidad, de tipo meandroso y carga arenosa dominante, bajo condiciones climáticas cálidas y de relativa humedad. De acuerdo con Roll (1939) y Leanza y Hugo (1997), su espesor máximo en la localidad tipo es de aproximadamente 96 m, llegando a medir 130 m de potencia en el sector mas austral de la cuenca, con una edad relativa estimada sobre la base de relaciones estratigráficas, tentativamente en el Turoniano medio-Coniaciano temprano (Hugo y Leanza, 2001a; Leanza *et al.*, 2004).

La Formación Los Bastos (Garrido, 2010) está compuesta por una sucesión de fangolitas con intercalaciones menores de areniscas. Esta unidad presenta marcadas variaciones de espesor. En la localidad de Sierra Barrosa, Herrero Duclox (1938) indicó, para estratos equivalentes a los que denominaba “Portezuelo Medio”, espesores de 20 a 28 m, mientras que en el área de la localidad tipo, los afloramientos presentes en el yacimiento hidrocarburífero Los Bastos, ubicado entre sierra Barrosa y cerro Senillosa, se midieron

espesores de alrededor de 35 m (Garrido, 2010). Basándose en sus relaciones estratigráficas, se infiere para esta unidad una edad relativa situada entre el Coniaciano temprano y el Coniaciano medio (Garrido, 2010).

La Formación Sierra Barrosa, en tanto, se encuentra integrada por una sucesión de areniscas de color amarillento, de granulometría variable, con intercalaciones de delgados niveles fangolíticos, cuya localidad tipo se ubica sobre las estribaciones meridionales de sierra Barrosa y al este del cerro Challacó (Garrido, 2010). En el sector de la Sierra Barrosa, Herrero Ducloux (1938) para estratos equivalentes a los que denominaba “Portezuelo Superior”, indica un espesor del orden de los 70 m, mientras que en su localidad tipo, el espesor medio de la misma es de 62 m, disminuyendo hasta los 40 m en el área del cerro Challacó (Garrido, 2010). Basándose en sus relaciones estratigráficas, se infiere para esta unidad una edad relativa situada en el Coniaciano medio-tardío (Garrido, 2010).

La Formación Plottier fue definida por Herrero Ducloux (en Fossa Mancini *et al.*, 1938) y su localidad tipo se encuentra en el norte de la ciudad homónima. Está compuesta principalmente de arcillitas masivas de color rojo claro con intercalaciones de delgados bancos de limolitas de color rosado, y areniscas finas micáceas amarillentas a gris-verdosas. Los afloramientos de la Fm. Plottier se distribuyen ampliamente sobre las bardas que limitan al valle inferior del río Limay, continuando en las áreas de cerro Senillosa y sierra Barrosa. Otros afloramientos se observan sobre la costa norte del lago Barreales, entre sierra Blanca y Planicie Banderita, además de las bardas ubicadas entre las localidades de Añelo y Tratayén. Así mismo, se observa a lo largo de las estribaciones sudoccidentales de la sierra de Auca Mahuida, frente sudoriental de sierra de Huantraico y área occidental la localidad de Rincón de los Sauces. En la provincia de Río Negro, se desarrolla a largo de los frentes que limitan a la Meseta de Rentería (Garrido, 2010). El espesor máximo está cerca de los 25 m y su edad estimada es Coniaciano tardío (Hugo y Leanza, 2001a), pudiendo extenderse hasta el Santoniano temprano (Garrido, 2010).

#### **Contenido Paleontológico del Subgrupo Río Neuquén**

Leanza *et al.* (2004) establecieron y nombraron diferentes asociaciones de tetrápodos para el Cretácico de la Cuenca Neuquina. Entre ellas, la correspondiente al Turoniano tardío–Coniaciano es la asociación de tetrápodos “Neuquenense” (*The ‘Neuquenian Tetrapod’ assemblage*), la cual se halla caracterizada por la presencia de saurópodos titanosaurios de gran porte, como *Futalognkosaurus dukei* (Calvo *et al.*, 2007a), y diversos terópodos, incluyendo tetanuros basales como los megaraptoridae *Megaraptor namunhuaiquii* (Novas,

1998) y *Murusraptor barrosaensis* (Coria y Currie, 2016), y derivados, como los unenlaginos y alvarezsaurídeos (Novas, 1997), y formas de ornitópodos indeterminadas (Coria, 1999). Esta asociación está definida además por la ausencia de los saurópodos rebaquisaurídeos, aparentemente extinguidos en el Cenomaniano tardío–Turoniano temprano (Gasparini *et al.*, 2007).

La Formación Cerro Lisandro es la unidad de donde provienen el ornitópodo *Anabisetia saldiviai* (Coria y Calvo, 2002), y restos postcraneos de otros dinosaurios ornitópodos y terópodos (Coria *et al.*, 1996; 2006). Además, se registran dientes aislados de dinosaurios saurópodos (Salgado *et al.*, 2009), dientes, placas y restos esqueléticos de cocodrilos, y placas de tortugas (Garrido, 2000; Salgado *et al.*, 2009). Finalmente, ha sido mencionada la presencia de restos de peces dipnoos (*Ceratodus* sp.), escamas ganoideas y vértebras asignadas a lepisosteoideos (Coria *et al.*, 1996; Leanza *et al.*, 2004; Apesteguía *et al.*, 2007; Salgado *et al.*, 2009).

La Formación Portezuelo es la unidad del Subgrupo Río Neuquén que más restos de dinosaurios ha aportado. Entre estos, se encuentran los terópodos *Patagonykus puertai* (Novas, 1996); *Megaraptor namunhuaiquii* (Novas, 1998) y *Neuquenraptor argentinus* (Novas y Pol, 2005), mientras que entre los saurópodos se destacan *Malargüesaurus florenciae* (González Riga *et al.*, 2009) y *Futalognkosaurus dukei* (Calvo *et al.*, 2007a).

La Formación Los Bastos ha registrado hasta la fecha escasos restos de vertebrados fósiles. En el área de la Sierra Barrosa, Herrero Duclox (1938) reportó placas de tortugas, y recientemente Garrido (2010) reconoció restos óseos que corresponderían a dinosaurios saurópodos. En la región de Loma de la Lata se menciona el hallazgo de un pequeño dentario izquierdo de un mamífero driolestoideo (Coria *et al.*, 2001; Forasiepi *et al.*, 2012).

En la Formación Sierra Barrosa los restos de vertebrados son relativamente escasos. De niveles aflorantes en la localidad de Sierra Barrosa se ha colectado un dinosaurio terópodo Megaraptoridae, *Murusraptor barrosaensis* (Coria y Currie, 2016), además de placas de tortuga y dientes de cocodrilo. Del área del embalse Los Barreales proviene el ornitópodo *Macrogryphosaurus gondwanicus* (Calvo *et al.*, 2007c). De la localidad de Cerro Guillermo, en la vecina provincia de Mendoza, proviene *Mendozasaurus neguyelap* González Riga (2003), cuyos niveles de procedencia estratigráfica han sido reinterpretados ubicándolo a posteriori en esta unidad (González Riga *et al.*, 2016).

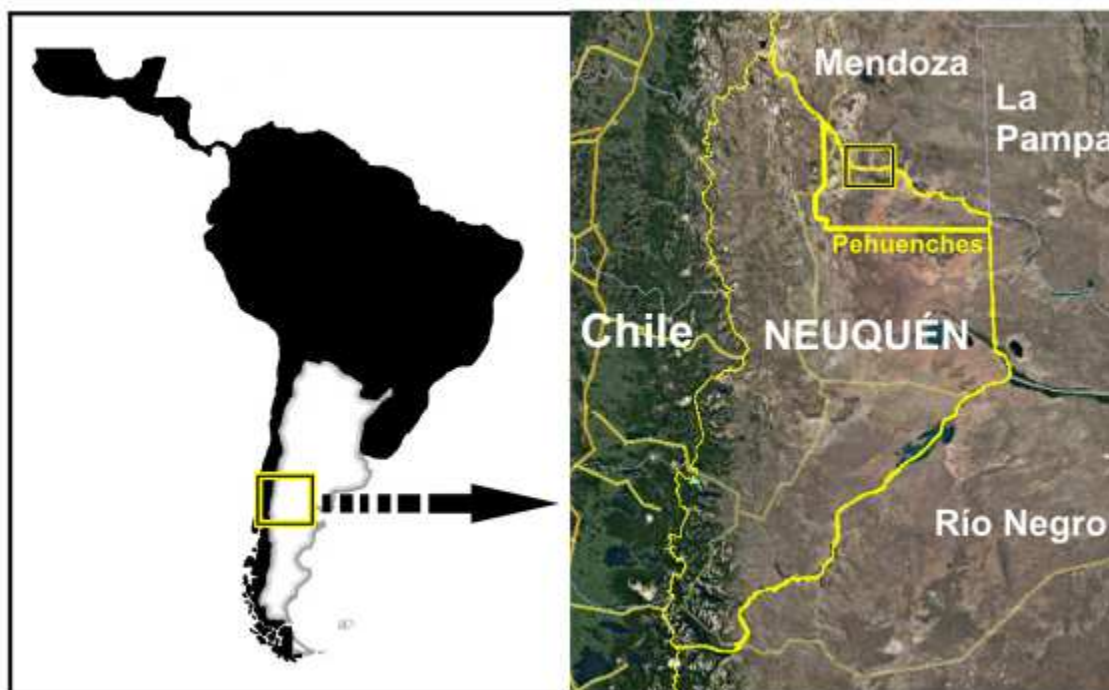
De la Formación Plottier sólo han sido colectados un saurópodo, asignado como cf. *Antarctosaurus giganteus* (Huene, 1929), de Aguada del Caño, en cercanías a la ciudad de

Neuquén (Bonaparte y Gasparini, 1980), y numerosos restos de dinosaurios saurópodos y placas de tortugas, en la localidad tipo de Sierra Barrosa, (Garrido, 2010; Bellardini *et al.*, 2018).

### **El Grupo Neuquén en el área de Rincón de los Sauces**

Los afloramientos del Grupo Neuquén alrededor de la ciudad de Rincón de los Sauces han demostrado ser especialmente prolíficos en restos de saurópodos titanosaurios en niveles de las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto. Hasta el momento no se han registrado vertebrados provenientes de las formaciones Portezuelo y Los Bastos, las cuales también afloran en el área.

El registro fósil de la Formación Plottier es relativamente abundante. Está compuesto por el quélido *Linderochelys rinconensis* (de la Fuente *et al.*, 2007), los saurópodos titanosaurios *Muyelensaurus pecheni* (Calvo *et al.*, 2007b), un enorme espécimen de titanosaurio indeterminado MAU-Pv-PH-438 (Calvo, 2002), y *Petrobrasaurus puestohernandezii* (Filippi *et al.*, 2011), el cual se encontró asociado a 18 coronas dentales aisladas de dinosaurios terópodos, reconocidos como pertenecientes a un cf. *Carcharodontosauridae* y a un Maniraptora indeterminado (Canudo *et al.*, 2009).



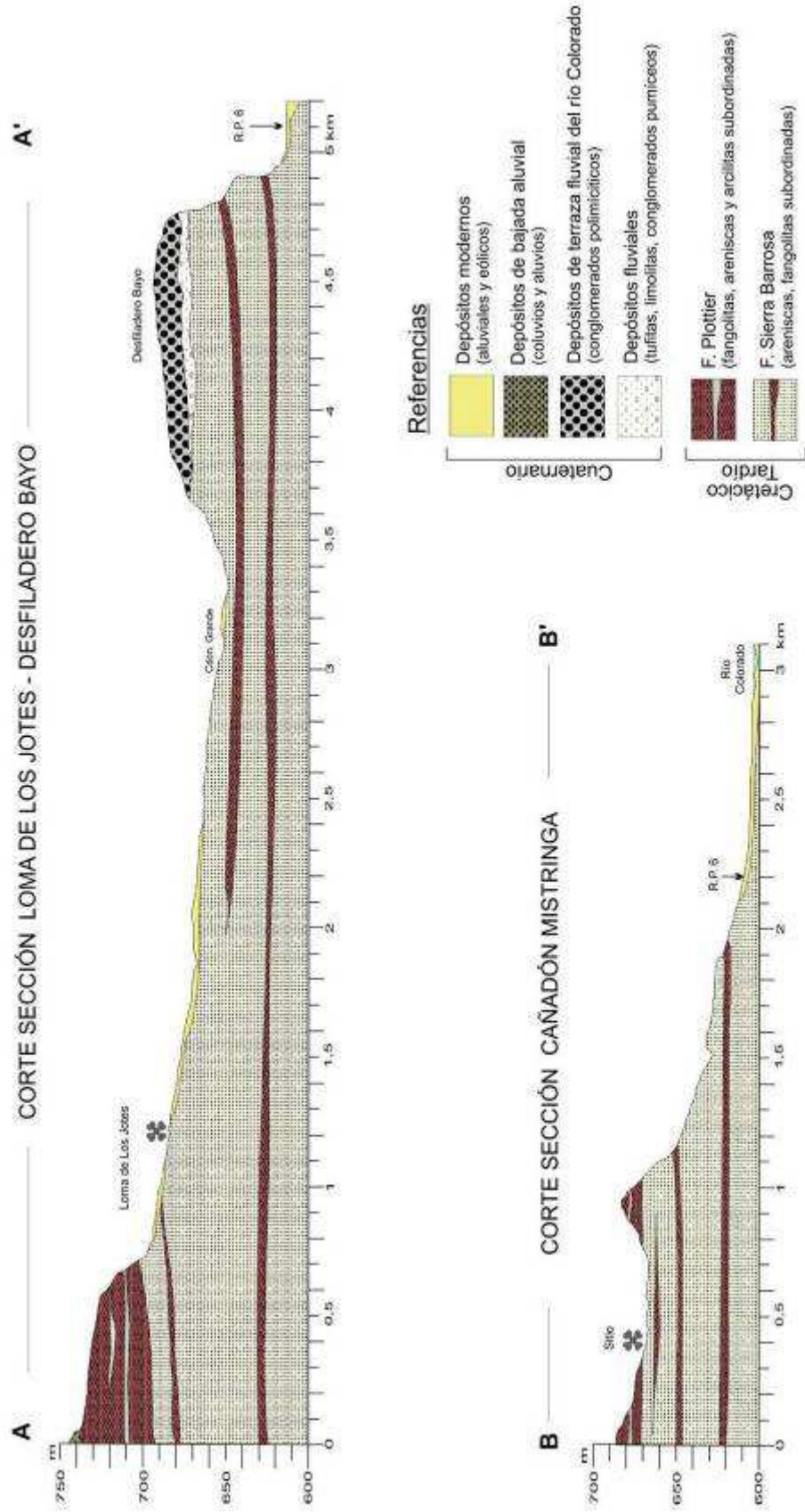
**Figura 6.** Imagen satelital donde se ubica el área de interés, Departamento Pehuenches, Neuquén.

En cuanto a la Formación Sierra Barrosa, el registro de vertebrados está representado, hasta ahora, por materiales provenientes de dos sitios (Fig. 6 y 7), Cañadón Mistringa, con elementos craneanos, axiales y apendiculares de un único ejemplar (MAU-Pv-CM-522) y Loma de los Jotes, del cual provienen restos pertenecientes a más de un ejemplar de dinosaurio saurópodo (MAU-Pv-LJ 471, 472 y 611) los cuales son el objeto principal de esta Tesis Doctoral.

Geología de los sitios de estudio



**Figura 7.** Imagen satelital donde se ubican los cortes en sección del sitio Loma de los Jotes (A-A') y Cañón Mistringa (B-B').



**Figura 8.** Cortes en sección de los sitios Loma de los Jotes y Cañadón Mistringa.



### Cañadón Mistringa

El sitio Cañadón Mistringa (37°23'31.4"S y 69°01'07.8"O) se ubica a unos 9 kilómetros al suroeste de la localidad de Rincón de los Sauces, dentro del Dpto. Pehuénches, Provincia de Neuquén (Fig. 6 y 7). Los huesos del ejemplar de *Kaijutitan* (MAU-Pv-CM-522) fueron hallados en una superficie de aproximadamente 20 m<sup>2</sup>, sobre el margen derecho del cañadón que lleva el mismo nombre, y a unos 5 m por debajo del contacto con la Formación Plottier (Fig. 8). El sitio fosilífero se ubica en un área de huayquerías en el que se desarrollan pequeñas carcavas con un drenaje efímero, las cuales vuelcan sus aguas al tramo medio del Cañadón Mistringa (Fig. 9).



**Figura 9.** A, Vista general del área donde se ubica el sitio de la excavación de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522) en relación al contacto entre la Fm. Plottier y la Fm. Sierra Barrosa; B-C, imágenes tomadas durante los trabajos de campo.

A lo largo del cañadón, es posible observar sobre sus paredes con buen detalle, los depósitos que conforman a la denominada Formación Sierra Barrosa. Estos se componen de

potentes niveles de areniscas finas a medianas conformando cuerpos de canales amalgamados de gran envergadura (Fig. 10).



---

**Figura 10.** Vista de los paleocanales principales en una de las paredes de Cañadón Mistringa.

---

Estos niveles de canales pueden alcanzar espesores de hasta 12 metros de potencia. Predominan en estos, estructuras sedimentarias primarias de carácter tractivas (Fig. 11), desarrolladas principalmente en bajo régimen de flujo. Sin embargo, las bases de los canales suelen ser marcadamente erosivas y muestran como característica principal de desarrollo, cuerpos de intraconglomerados con intraclastos pelíticos de hasta 25 cm de longitud en su eje mayor (Fig.12).

Estos atributos indicarían condiciones de moderada energía, con períodos excepcionales de alta a muy alta energía. Es de destacar que, a diferencia del sitio Loma de los Jotes, los paleocanales aquí desarrollados, tal como se describen anteriormente, son de gran envergadura, por lo que se infiere corresponden al sector de desarrollo de los canales principales.



---

**Figura 11.** Areniscas con estratificación entrecruzada planar.

---



---

**Figura 12.** Cuerpos de intraconglomerados con clastos pelíticos.

---

Hacia el tramo superior de la sucesión, se evidencia un paulatino dominio de facies finas correspondientes a planicies de inundación. Es en este último contexto donde se ubican los restos aquí estudiados. El nivel fosilífero se caracteriza por presentar una monótona sucesión de fangolitas macizas y rojizas, intercaladas con delgados horizontes (menores a 5 cm de potencia) de limolitas verdosas y cuerpos arenosos tabulares (menores a 12 cm de potencia) caracterizados por la presencia de estratificación ondulítica, estratificación horizontal y/o estratificación cruzada de bajo ángulo.

### **Loma de los Jotes**

El sitio Loma de los Jotes (37°22'16.2" S y 69°04'23.1" O) se ubica a unos 13 kilómetros al suroeste de la localidad de Rincón de los Sauces, dentro del Dpto. Pehuénches, provincia de Neuquén (Fig. 6 y 7). Los restos óseos de los ejemplares estudiados, se hallaron en una superficie de aproximadamente 30 m<sup>2</sup>, a un lado de una antigua picada petrolera (Fig. 13).

El sitio se ubica en un sector de bajo relieve que correspondería al sistema de bajada aluvial, desarrollado sobre el frente noroccidental de la Sierra del Auca Mahuída, que drena hacia el valle del río Colorado. El bajo relieve y el hecho que se presente semicubierto por depósitos modernos (eólicos) (Fig. 14), impiden realizar observaciones detalladas de la sucesión aflorante en este sector, aunque sí puede seguirse lateralmente y establecerse su identidad litoestratigráfica como correspondiente a la Fm. Sierra Barrosa, por correlación con afloramientos mayormente expuestos en el área de Desfiladero Bayo (ver corte de sección esquemático del área Fig. 7A).

Los depósitos sedimentarios están formados por areniscas cuarzíticas a cuarzo-líticas, finas a muy finas de colores blanquecinos y muy friables. Estas psamitas tienen un leve contenido de matriz pelítica que le imprimen una tonalidad de color verdosa clara. Presentan una buena madurez textural, con clastos redondeados y buena selección, lo que le otorga granulométricamente un aspecto muy uniforme. Tal como se mencionó, el sitio se encuentra muy cubierto por una fina capa de depósitos eólicos y aluviales modernos.

No existen hasta el momento, estudios litofaciales y/o paleoambientales para esta unidad en el área de estudio, sin embargo, las observaciones efectuadas en el campo permiten atribuir estos depósitos a un ambiente fluvial (hecho que caracteriza al Grupo Neuquén), donde en Loma de los Jotes se habrían desarrollado canales de pequeña envergadura y de

moderada a baja energía de carga arenosa dominante. Asimismo, sobre este sector, se observan depósitos fangosos intercalados, atribuibles a sedimentitas desarrolladas en una planicie de inundación.



**Figura 13.** A, Vista general del área donde se ubica el sitio de la excavación de los ejemplares recuperados de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-471, 472 y 611) en relación al contacto entre la Fm. Plottier y la Fm. Sierra Barrosa; B-C, imágenes tomadas durante los trabajos de campo (2008).

Las medidas de paleocorrientes tomadas sobre la base de estructuras sedimentarias de tipo tractivas presentes en las areniscas (Fig. 15), indican un marcado dominio de la dirección del flujo hacia el oeste ( $247^{\circ}$ - $305^{\circ}$ ). El límite con la Fm Plottier que la suprayace es de carácter transicional. Mediciones efectuadas en el campo, han permitido establecer que el sitio Loma de los Jotes, se ubica aproximadamente 12 m por debajo de la línea de contacto con la Fm Plottier. Resta agregar que la Fm Sierra Barrosa, no presenta en esta área una base visible.



---

**Figura 14.** Vista del área de Loma de los Jotes. En primer plano los depósitos eólicos modernos que cubren los afloramientos de la Fm. Sierra Barrosa, en el fondo, afloramientos correspondientes a la Fm. Plottier.

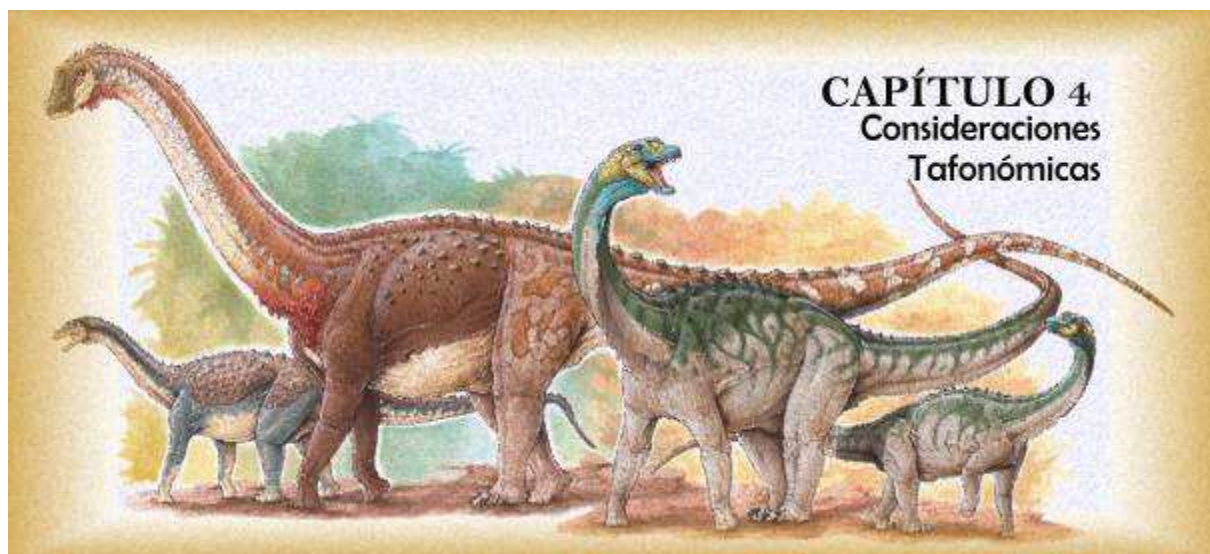
---



---

**Figura 15.** Areniscas con estratificación entrecruzada planar de mediano a bajo ángulo.

---



## CAPÍTULO 4. CONSIDERACIONES TAFONÓMICAS

### Introducción

La Tafonomía es la disciplina paleontológica que estudia los procesos de fosilización, es decir la transición de los organismos desde la biósfera a la litósfera (Efremov, 1940). Deriva de los vocablos griegos *taphos* (enterramiento) y *nomos* (ley). Se define como la ciencia de la preservación de los fósiles o de las leyes del enterramiento. Según Martin (1999) la tafonomía es la información contenida en el registro fósil y los procesos por los cuales los fósiles han sido incorporados a dicho registro. Dichos procesos son conocidos como procesos *bioestratinómicos* y procesos *fosildiagnéticos*. Mientras que los primeros incluyen a aquellos que van desde la muerte del organismo hasta su enterramiento, los segundos corresponden a los que actúan con posterioridad al enterramiento hasta su exhumación en superficie y/o descubrimiento (Holz y Simões, 2002).

El estudio tafonómico de un sitio paleontológico tiene como objeto explicar cómo ha sido producido y cuáles son las modificaciones que ha experimentado el registro fósil (Fernández López, 1989). El registro fósil de vertebrados ocurre en un amplio rango de contextos sedimentarios, cuyas acumulaciones deben ser descritas de acuerdo a su ambiente depositacional. Esto resulta independiente de los restos de vertebrados preservados, sugiriendo procesos tafonómicos y sedimentológicos que pueden actuar recíprocamente con estos. La inferencia de la historia tafonómica de una asociación de vertebrados resulta relevante, en primer lugar porque permite la identificación de agentes y/o responsables de esa acumulación, y en segundo lugar porque los atributos tafonómicos de éstos proveen información adicional concerniente a la paleobiología de las asociaciones y a la sedimentología del depósito (Behrensmeyer, 1991).

Los estudios tafonómicos son necesarios, además, para constatar las inferencias sedimentológicas, biocronológicas y paleobiológicas propuestas a partir de un fósil determinado (Alcalá, 1994). Según Fernández López (1986, 1987), sin evidencias tafonómicas cualquier referencia paleobiológica no es más que un hipótesis auxiliar inconstrastada. Es por ello que para que la paleontología alcance sus objetivos, se debe considerar a la paleobiología y a la tafonomía como dos subdisciplinas conceptuales interrelacionadas.

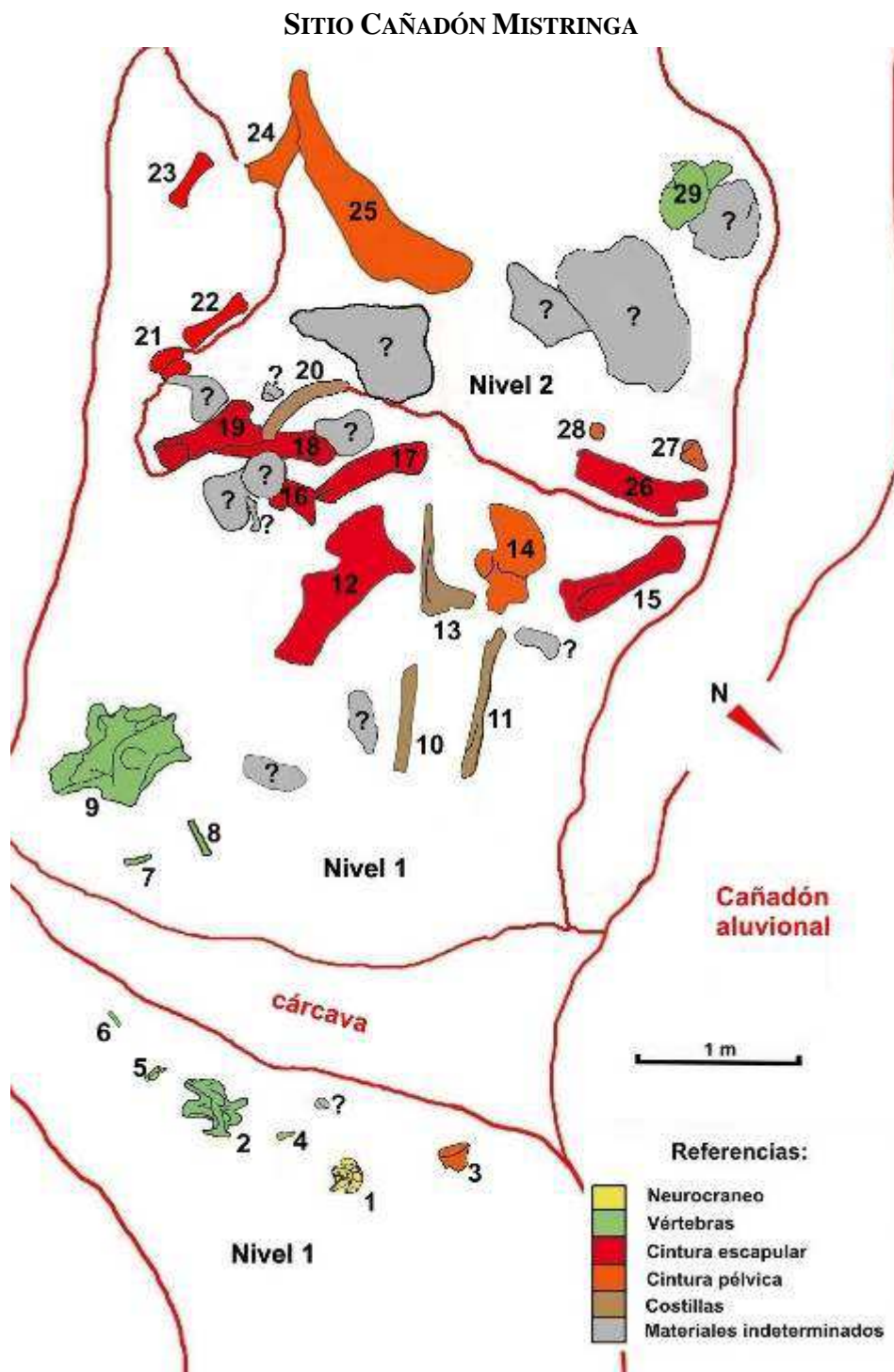


En este capítulo se dan a conocer los atributos bioestratinómicos de restos de dinosaurios de los sitios Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes que permiten inferir posibles escenarios para la formación de los mismos.

Para ello, durante la extracción de los ejemplares se llevó adelante el mapeo de sitio y la toma de datos con el objetivo de realizar el posterior análisis tafonómico, centrado principalmente en los aspectos bioestratinómicos de los mismos.

**Tabla 5. Atributos tafonómicos de los restos de saurópodos de los sitios estudiados.**

Atributos tafonómicos	Sitios paleontológicos	
	Cañadón Mistringa	Loma de los Jotes
<i>Número de huesos</i>	34	38
<i>Número de taxa</i>	1	2?
<i>Número de individuos</i>	1	3
<i>Ontogenia</i>	Adulto	Subadulto
<b>Integridad</b>		
<i>Completos</i>	26%	57%
<i>Incompletos</i>	74%	43%
<b>Grado de meteorización</b>		
<i>Hueso intacto</i> (Grado 1)	65%	-
<i>Pérdida de materia ósea superficial</i> (Grado 2)	20%	54%
<i>Pérdida de materia ósea profunda</i> (Grado 3)	15%	46%
<b>Grado de abrasión</b>		
<i>Hueso intacto</i> (Grado 1)	65%	-
<i>Hueso redondeado</i> (Grado 2)	29%	60%
<i>Hueso pulido</i> (Grado 3)	6%	40%
<b>Número de fracturas</b>		
<i>Hueso entero</i> (Grado 0)	-	3%
<i>Hueso con una fractura</i> (Grado 1)	3%	-
<i>Hueso con dos fracturas</i> (Grado 2)	-	-
<i>Hueso con más de dos fracturas</i> (Grado 3)	97%	97%
<b>Tipo de fracturas</b>		
<i>Hueso entero</i> (Grado 1)	-	1%
<i>Hueso roto por manipulación</i> (Grado 2)	-	1%
<i>Hueso con fracturas transversales</i> (Grado 3)	42%	38%
<i>Hueso con fracturas oblicuas</i> (Grado 4)	31%	39%
<i>Hueso con fracturas paralelas</i> (Grado 5)	27%	21%



**Figura 16.** Mapa tafonómico de la excavación de *Kaijuitan mauí*. Listado de los huesos recuperados: 1, neurocráneo; 2, vértebra cervical anterior; 3, metatarsiano II; 4, fragmento de prezigapófisis?; 5, fragmento de prezigapófisis dorsal?; 6-8, costilla cervicales; 9, vértebra cervical posterior; 10 y 11, costillas dorsales; 12, escápula izquierda; 13, costilla dorsal; 14, ilion derecho; 15, ulna derecha; 16, coracoides derecho; 17, placa esternal izquierda; 18, húmero izquierdo; 19, ulna izquierda; 20, costilla dorsal; 21, radio izquierdo; 22 y 23, metacarpianos izquierdos; 24, tibia derecha; 25, fémur derecho; 26, húmero derecho; 27, astrágalo derecho; 28, calcáneo?; 29, vértebra caudal anterior. (Nota: los materiales indeterminados no fueron enumerados en el mapa).

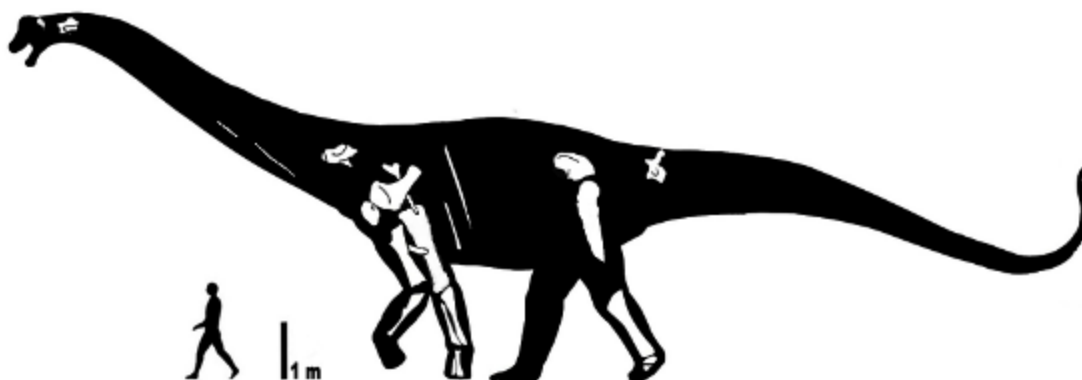
### Descripción bioestratinómica

En el sitio denominado Cañadón Mistringa (Fig. 16), se recuperó un total de 34 elementos correspondientes a un único espécimen de dinosaurio saurópodo, *Kaijutitan maui* (Filippi *et al.*, 2019) (Fig. 17) durante sucesivas excavaciones realizadas entre los años 2012 y 2018, en una superficie aproximada de unos 20 m<sup>2</sup>. Sobre la base de ausencia de elementos esqueléticos repetidos, se determina que los elementos recuperados corresponden a un único individuo de gran tamaño (~30 m de longitud). Los restos recuperados comprenden elementos del neurocráneo, dos vértebras cervicales y una vértebra caudal, huesos del esqueleto apendicular, fragmentos de costillas cervicales, costillas dorsales y varios elementos indeterminados. La mayoría de los restos corresponden al miembro anterior (20,6%), aunque superados por elementos que no pudieron ser identificados (23,5%) (Tabla 6). Cabe destacar, que no se han registrado evidencias de otros vertebrados fósiles en la excavación.

El nivel fosilífero está compuesto por una monótona sucesión de fangolitas macizas y rojizas, en las que alternan delgados horizontes, de limolitas verdosas y cuerpos arenosos tabulares, facies atribuible a una planicie de inundación (ver **Capítulo 3, Marco Geológico**).

**Tabla 6. Elementos esqueléticos preservados de *Kaijutitan maui*, donde se muestra el porcentaje de cada uno en relación al total de los elementos recuperados del sitio.**

Elementos esqueléticos	Nº de piezas	Relación porcentual
Cráneo	1	2,9%
Vértebras cervicales	2	5,8%
Vértebras caudales	1	2,9%
Costillas cervicales	3	8,8%
Costillas dorsales	4	11,7%
Cintura escapular	3	8,8%
Miembro anterior	7	20,6%
Cintura pélvica	1	2,9%
Miembro posterior	4	11,7%
Huesos indeterminados	8	23,5%



---

**Figura 17.** Reconstrucción de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522) donde se muestran los elementos recuperados. La silueta corresponde a una imagen modificada de González Riga *et al.*, 2016.

---

### **Ontogenia**

Para evaluar la presencia o ausencia de suturas que permitan inferir el estadio ontogenético del individuo, fueron revisados el neurocráneo (MAU-Pv-CM-522/1), la vértebra cervical anterior (MAU-Pv-CM-522/2) y la vértebra caudal anterior (MAU-Pv-CM-522/35) debido a su buen estado de preservación. El neurocráneo, a pesar de no encontrarse completo, presenta todos sus elementos completamente fusionados, por lo que no se observan suturas entre éstos. En el caso de las vértebras examinadas, tanto la vértebra cervical anterior como la vértebra caudal anterior, ninguna presenta evidencia de una sutura neurocentral, por lo que la fusión completa de los centros con sus arcos neurales (Brochu, 1996) permitiría inferir un estado adulto para este individuo. Información complementaria que permite apoyar esto ha sido aportada por el análisis paleohistológico (ver **Capítulo 7, Análisis Paleohistológico**), que permite determinar un estadio ontogenético HOS 13 (adulto).

### **Atributos tafonómicos**

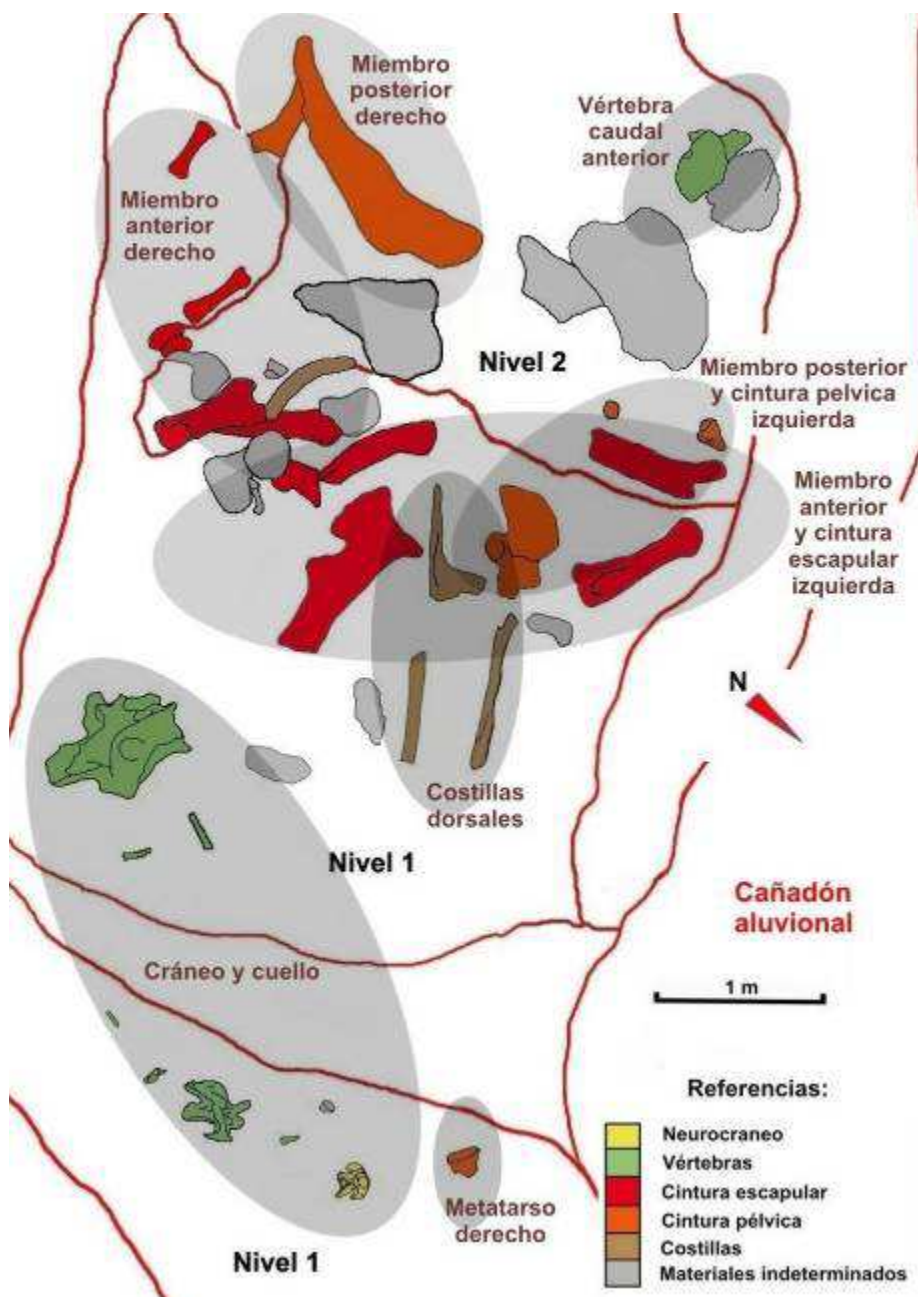
#### **Grado de articulación, orientación y dispersión**

Los huesos fueron hallados en dos niveles compuestos por fangolitas macizas y rojizas, alternadas por delgados horizontes (menores a 5 cm de potencia) de limolitas verdosas y cuerpos arenosos tabulares (enumerados como 1 y 2). El Nivel 1, del que provienen la mayoría de los huesos recuperados, se ubica aproximadamente a unos 30 cm por debajo del Nivel 2 (Fig. 16).

En ambos niveles fosilíferos se reconocen, de acuerdo con los grados de articulación propuestos por Behrensmeyer (1991): *elementos desarticulados-asociados* [neurocráneo

(MAU-Pv-CM-522/1) y vértebra cervical anterior (MAU-Pv-CM-522/2)], miembro anterior derecho [húmero (MAU-Pv-CM-522/34), ulna (MAU-Pv-CM-522/30), radio (MAU-Pv-CM-522/31), metacarpiano II (MAU-Pv-CM-522/32), metacarpiano III (MAU-Pv-CM-522/33)], miembro anterior izquierdo [placa esternal (MAU-Pv-CM-522/17), coracoides izquierdo (MAU-Pv-CM-522/19), escápula (MAU-Pv-CM-522/10) húmero? (MAU-Pv-CM-522/21), ulna izquierda (MAU-Pv-CM-522/12)], miembro posterior derecho [fémur (MAU-Pv-CM-522/29) y tibia (MAU-Pv-CM-522/28)] y costillas dorsales (MAU-Pv-CM-522/8, 11 y 18); *elementos asociados-dispersos* [vértebra caudal anterior (MAU-Pv-CM-522/35), epífisis distal del metatarsiano II derecho (MAU-Pv-CM-522/3), fragmento de ilion izquierdo (MAU-Pv-CM-522/25) y astrágalo izquierdo (MAU-Pv-CM-522/13)] (Fig. 16).

El mapeo de los huesos permitió evidenciar la ausencia de orientaciones preferenciales. Por otro lado, la evaluación del sitio del hallazgo determinó que no se registran paleocorrientes, pero en las inmediaciones del mismo los canales principales indican una orientación media de 310° noroeste. Todos los huesos recuperados se encontraron en posición horizontal o subhorizontal, con la excepción de: la placa esternal izquierda (MAU-Pv-CM-522/17) (N° 17 del mapa tafonómico), la cual se encontraba ubicada de canto, apoyada sobre su borde medial; el húmero (MAU-Pv-CM-522/34) (N° 18 del mapa tafonómico), inclinado aproximadamente 40°, y el radio (MAU-Pv-CM-522/31) (N° 21 del mapa tafonómico) en una posición prácticamente vertical, estos dos últimos huesos apoyados sobre sus extremos distales. La distribución espacial de los huesos en el sitio respeta la organización anatómica relativa del ejemplar (Fig. 18), con la acumulación de los restos de mayor volumen ubicada en el sector suroeste de la excavación.



**Figura 18.** Mapa tafonómico de la excavación de *Kaijutitan maui*, en el cual se muestra la distribución espacial de los huesos.

### ***Integridad***

De la totalidad de los huesos recuperados del sitio, más de la mitad (74%) se encuentran incompletos, mientras que sólo el 26% restante se encuentran completos: vértebra cervical anterior (MAU-Pv-CM-522/2), ulna izquierda (MAU-Pv-CM-522/12), metacarpiano II derecho (MAU-Pv-CM-522/32), metacarpiano III derecho (MAU-Pv-CM-522/33), tibia derecha (MAU-Pv-CM-522/28) y astrágalo izquierdo (MAU-Pv-CM-522/13). No existe una

distribución zonal y diferenciada en el sitio respecto de elementos completos e incompletos, sino que estos se encuentran mezclados como se observa en el mapa tafonómico del sitio (Fig. 16 y 18).

### ***Meteorización***

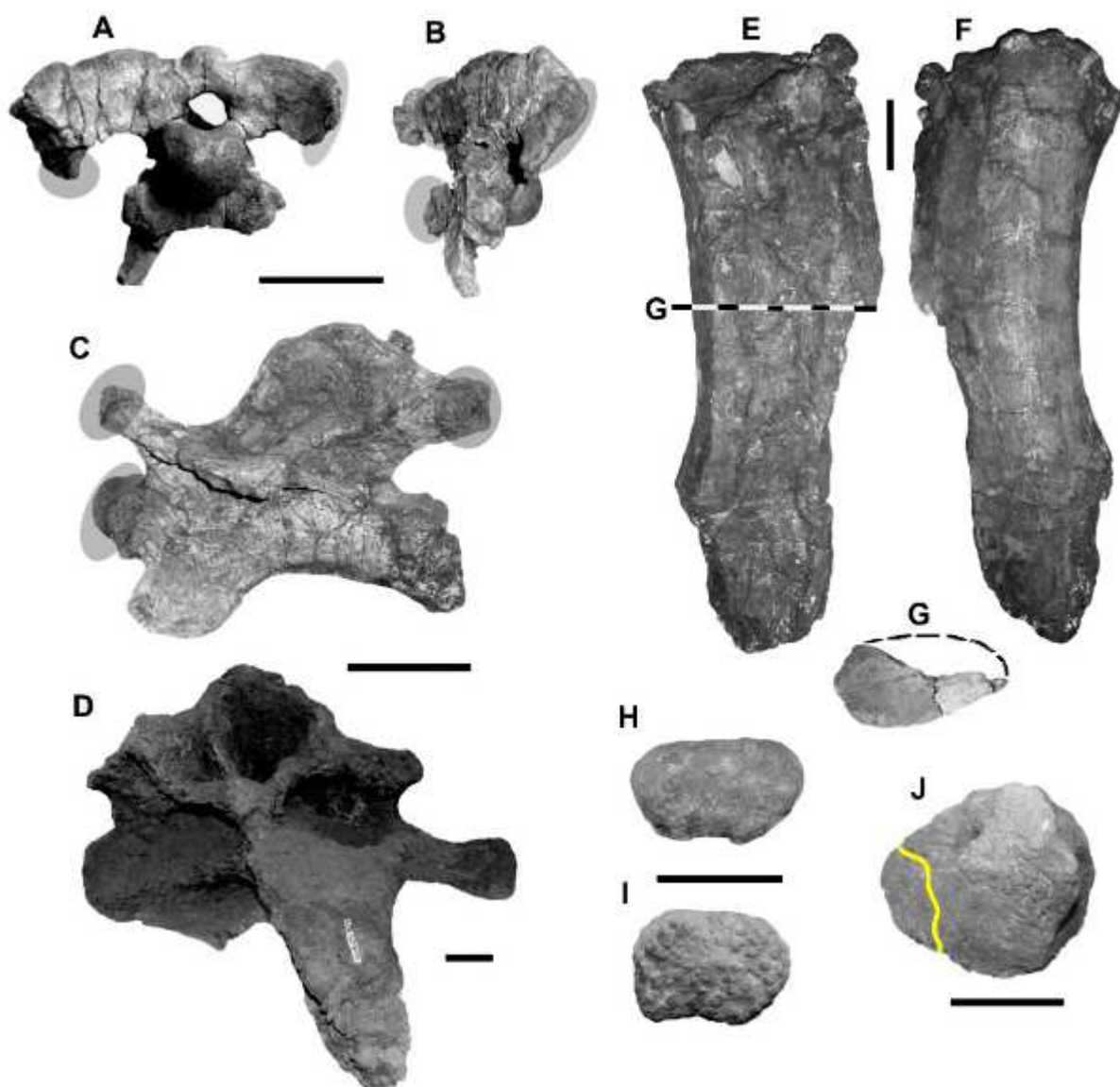
Con relación a los grados de meteorización propuestos por Behrensmeyer (1978) se reconocen dos grupos. La mayoría de los elementos ubicados en el Nivel 1 (exceptuando la vértebra cervical posterior MAU-Pv-CM-522/9, la escápula izquierda MAU-Pv-CM-522/10 y el fragmento de ilion izquierdo MAU-Pv-CM-522/25), son los que se encuentran en mejor estado de preservación, es decir, con un menor grado de meteorización: Grado 1 (hueso intacto) 65% y Grado 2 (pérdida ósea superficial) 20%, mientras que los ubicados en el nivel superior, el Nivel 2 (exceptuando la tibia derecha MAU-Pv-CM-522/28 y el astrágalo izquierdo MAU-Pv-CM-522/13), muestran un mayor grado de meteorización, Grado 3 (pérdida ósea profunda) 15%. En algunos de los elementos del Nivel 2, como es el caso del ?húmero izquierdo (MAU-Pv-CM-522/21) existen, además, evidencias claras de meteorización diferencial (Rogers, 1990) proceso que ocurre cuando la mitad de un hueso queda enterrada y la otra mitad expuesta a la intemperie (Fig. 19 E-G).

### ***Abrasión***

El 65% de los elementos recuperados se encuentran intactos (Grado 1). El 35% restante corresponde a huesos con evidencias de abrasión, de los cuales el 29% exhibe Grado 2 (redondeado) y en menor medida el 6% que muestra Grado 3 (pulido).

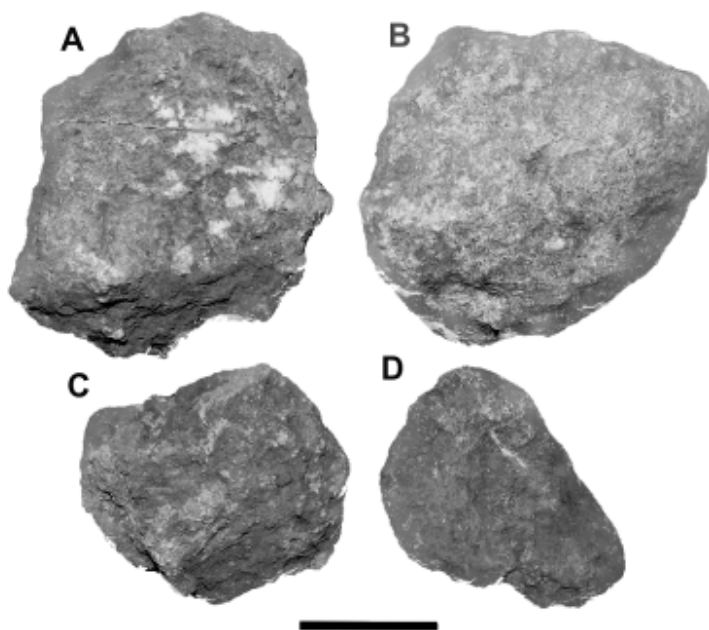
Entre los casos de Grado 2, podemos mencionar: el neurocráneo (MAU-Pv-CM-522/1) (Fig. 19A-B), el cual en el sector preservado del paraoccipital izquierdo presenta bordes redondeados y, donde los huesos están incompletos, fracturados y con bordes desgastados; la vértebra cervical anterior (MAU-Pv-CM-522/2) (Fig. 19C), la cual exhibe desgaste en el cóndilo y en los bordes de las prezigapófisis y postzigapófisis; los extremos articulares del metacarpiano II (MAU-Pv-CM-522/32) (Fig. 19H), cuyas superficies rugosas se encuentran desgastadas, a diferencia de las presentes en el metacarpiano III (MAU-Pv-CM-522/33) (Fig. 19I), las cuales, aunque ligeramente desgastadas, aún siguen siendo visibles; por último, el astrágalo (MAU-Pv-CM-522/13) (Fig. 19J) presenta una condición similar a la observada en el metacarpiano II. Entre los casos de Grado 3, podemos mencionar: la vértebra cervical posterior (MAU-Pv-CM-522/9) (Fig. 19D) que presenta toda su superficie extremadamente meteorizada; el ?húmero izquierdo (MAU-Pv-CM-522/21) (Fig. 19E-G),

incompleto, presenta la mitad posterior de la diáfisis, erosionada y desgastada incluso llegando hasta el tejido esponjoso; y finalmente fragmentos de huesos indeterminados con formas redondeadas (MAU-Pv-CM-522/20) (Fig. 20), que presentan evidencias de modificación en su microestructura ósea (ver **Capítulo 7, Análisis Paleohistológico**).



**Figura 19.** Elementos craneanos y postcraneanos de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522) con evidencias de abrasión. Cráneo en vista posterior (A) y lateral (B); vértebra cervical anterior (C) y posterior (D) en vista lateral; ?húmero izquierdo en vista anterior (E), posterior (F) y corte en sección transversal (G); metacarpianos II (H) y III (I) en vista distal; astrágalo en vista proximal (J); Los óvalos grises muestran los sectores donde se observan evidencias de abrasión, en amarillo se muestran las principales fracturas y la línea discontinua la posición donde se observa la fractura de corte transversal. Escala: 10 cm.





---

**Figura 20.** Elementos indeterminados (A-D) de *Kaijutitan* (MAU-Pv-CM-522). Escala: 5 cm.

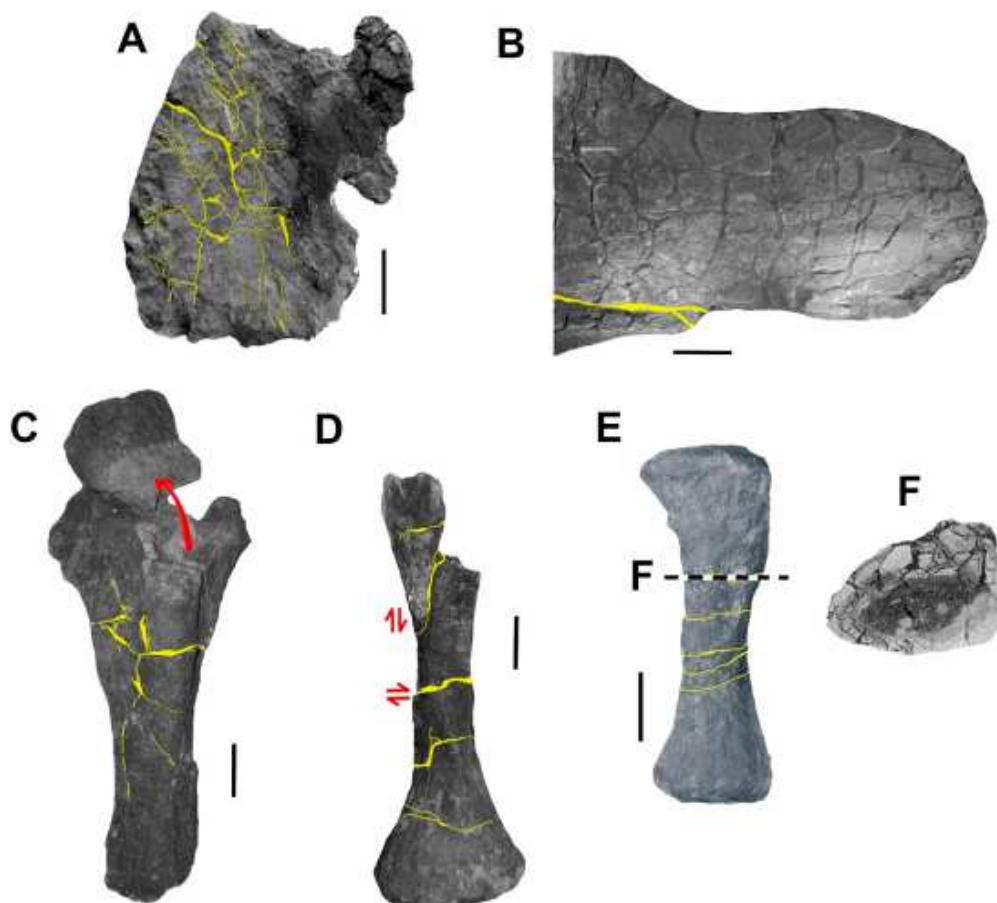
---

#### *Fracturas y tipos de fracturas*

De los elementos preservados, el menor porcentaje (3%) corresponde al Grado 1 caracterizado por la presencia de una fractura tal como se observa en el astrágalo (MAU-Pv-CM-522/13) (Fig. 19J); mientras que el (97%) restante presentan más de dos fracturas correspondiente al Grado 3. De los huesos que presentan fracturas, el 42% registra un predominio de fracturas transversales (Grado 3), sobre un 31% que exhibe fracturas oblicuas (Grado 4), siendo las de menor proporción el 27% las fracturas paralelas (Grado 5) (Fig. 21 y 22).

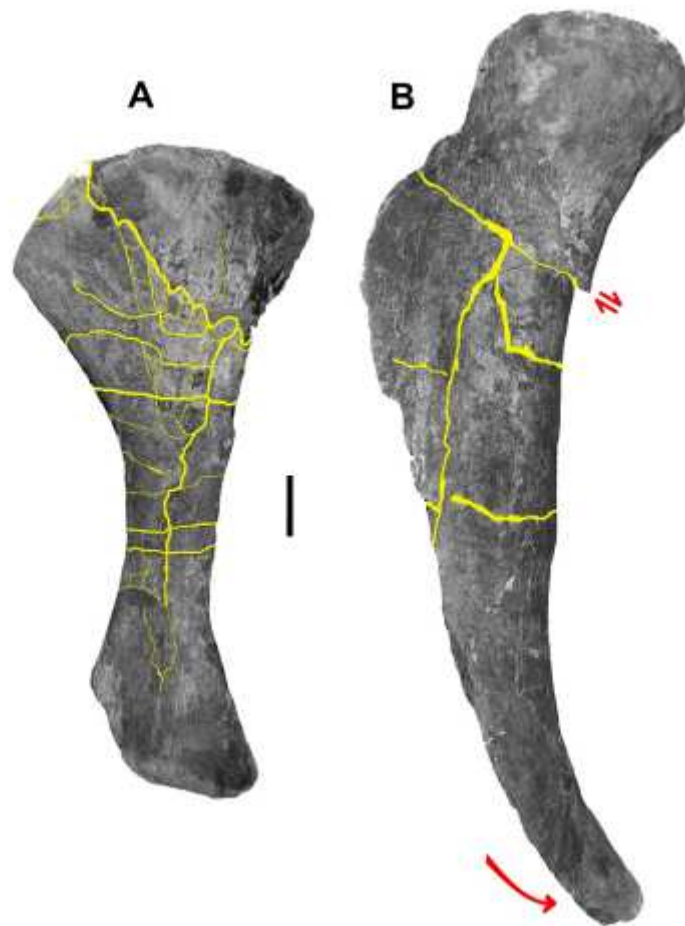
#### *Algunos casos particulares*

El coracoides (MAU-Pv-CM-522/19) y la escápula (MAU-Pv-CM-522/10) izquierdos (Fig. 21 A y B) presentan en su totalidad fracturas transversales y longitudinales generando un patrón en mosaico, muy visible particularmente en la escápula. La ulna derecha (MAU-Pv-CM-522/30) (Fig. 21C) presenta parte del extremo proximal desprendido y desplazado unos centímetros, además de varias fracturas transversales y longitudinales, algunas de las cuales se encuentran rellenas con sedimento. Estas fracturas generaron fracturas de tipo mosaico principalmente en la mitad de la diáfisis. El extremo distal de la ulna no se preservó. El radio



**Figura 21.** Elementos de la cintura escapular y miembro anterior de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522) con evidencias de fracturas y desplazamientos. (A), Coracoides izquierdo en vista lateral; (B), porción preservada de la hoja escapular izquierda en vista lateral; (C), ulna derecha en vista medial; (D), radio derecho en vista posterior; (E-F), metacarpiano II derecho, en vista anterior (E), y fractura en vista transversal (F). Las flechas rojas muestran la dirección de fracturas en cizalla y desplazamiento, en amarillo se muestran las principales fracturas y la línea discontinua la posición de la fractura transversal en el metacarpiano II. Escala: 10 cm.

(MAU-Pv-CM-522/31) (Fig. 21D) muestra fracturas en cizalla o desplazamiento, particularmente en la mitad de la diáfisis. El metacarpiano II derecho (MAU-Pv-CM-522/ 32) (Fig. 21E) exhibe sólo fracturas transversales, pero en una sección transversal (Fig. 21F) se pueden observar múltiples fracturas en diferentes ángulos y sentidos, las cuales se encuentran rellenas de sedimentos. La tibia (MAU-Pv-CM-522/28) (Fig. 22A) presenta fracturas longitudinales, una fractura oblicua que desplaza a la epífisis proximal y fracturas transversales. El fémur (MAU-Pv-CM-522/29) (Fig. 22B) presenta una fractura oblicua en cizalla en el sector proximal, la cual generó un desplazamiento en la cara interna de la epífisis. También presenta varias fracturas principalmente transversales, las cuales se encuentran rellenas de sedimento. El extremo distal de la diáfisis del fémur, presenta una curvatura en su cara interna, producto de la deformación.

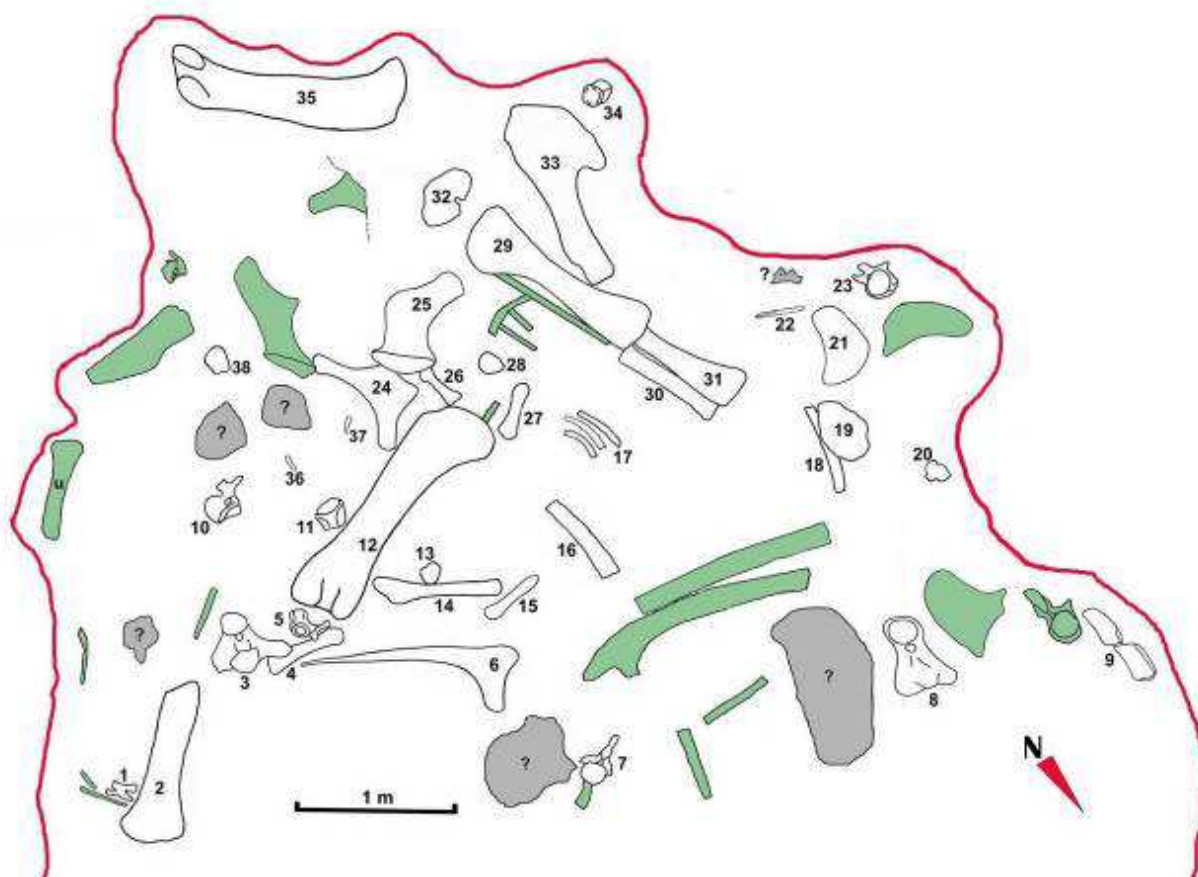


---

**Figura 22.** Elementos del miembro posterior de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522) con evidencias de fracturas y desplazamientos. (A), tibia derecha en vista medial; (B), fémur derecho en vista anterior. Las flechas rojas muestran la dirección de fracturas en cizalla y desplazamiento, y en amarillo se muestran las principales fracturas. Escala 10 cm.

---

SITIO LOMA DE LOS JOTES



**Figura 23.** Mapa tafonómico del sitio Loma de los Jotes. En color verde los materiales sin extraer y en gris los materiales indeterminados. Lista de los huesos recuperados: 1, vértebra caudal posterior; 2, tibia izquierda; 3, vértebra dorsal anterior; 4, metacarpiano II izquierdo; 5, vértebra caudal media; 6, costilla dorsal; 7, vértebra caudal anterior; 8, vértebra dorsal posterior; 9, epífisis de hueso largo indeterminado; 10 y 11, vértebra caudal anterior; 12, fémur derecho; 13, astrágalo derecho; 14, fíbula derecha; 15, metacarpiano I izquierdo; 16-18, fragmentos de costillas dorsales; 19, coracoides izquierdo; 20; astrágalo?; 21, placa esternal izquierda; 22, costilla cervical; 23, vértebra caudal anterior; 24, isquion derecho; 25, pubis derecho; 26, metacarpiano V izquierdo; 27, metacarpiano IV izquierdo; 28, astrágalo derecho; 29, húmero derecho; 30, radio izquierdo; 31, ulna izquierda; 32, coracoides derecho; 33, escápula derecha; 34, vértebra caudal media; 35, fémur derecho; 36-37, fragmentos proximales de hemales; 38, extremo hueso plano indeterminado.

**Descripción bioestratinómica**

En el sitio Loma de los Jotes (Fig. 23) se recuperó un total de 38 elementos del esqueleto axial de varios especímenes de dinosaurios saurópodos, en una superficie aproximada de 30 m<sup>2</sup>, durante una única excavación realizada en el año 2008 (ver **Capítulo 5, Descripciones**). Los materiales incluyen vértebras dorsales y caudales, huesos del esqueleto apendicular, fragmentos de costillas cervicales y costillas dorsales, además de elementos indeterminados. La mayoría de los elementos recuperados, corresponden a la región caudal y

al miembro anterior (18,4%), seguidos por los elementos del miembro posterior (15,8%) (Tabla 7).

El nivel fosilífero, esta compuesto por depósitos de areniscas cuarzíticas a cuarzolíticas, finas a muy finas de colores blanquecinos y muy friables, las cuales presentan un leve contenido de matriz pelítica que le imprimen una tonalidad de color verdosa clara. Esta facies correspondería con canales de pequeña envergadura y de moderada a baja energía de carga arenosa dominante (ver **Capítulo 3, Marco Geológico**).

**Tabla 7. Elementos esqueléticos preservados de los ejemplares del sitio *Loma de los Jotes*, donde se muestra el porcentaje de cada uno en relación al total de los elementos recuperados.**

Elementos esqueléticos	Nº de piezas	Relación porcentual
Vértebras dorsales	2	5,3%
Vértebras caudales	7	18,4%
Costillas dorsales	5	13,1%
Arcos hemales	2	5,3%
Cintura escapular	4	10,5%
Miembro anterior	7	18,4%
Cintura pélvica	2	5,3%
Miembro posterior	6	15,8%
Huesos indeterminados	3	7,9%

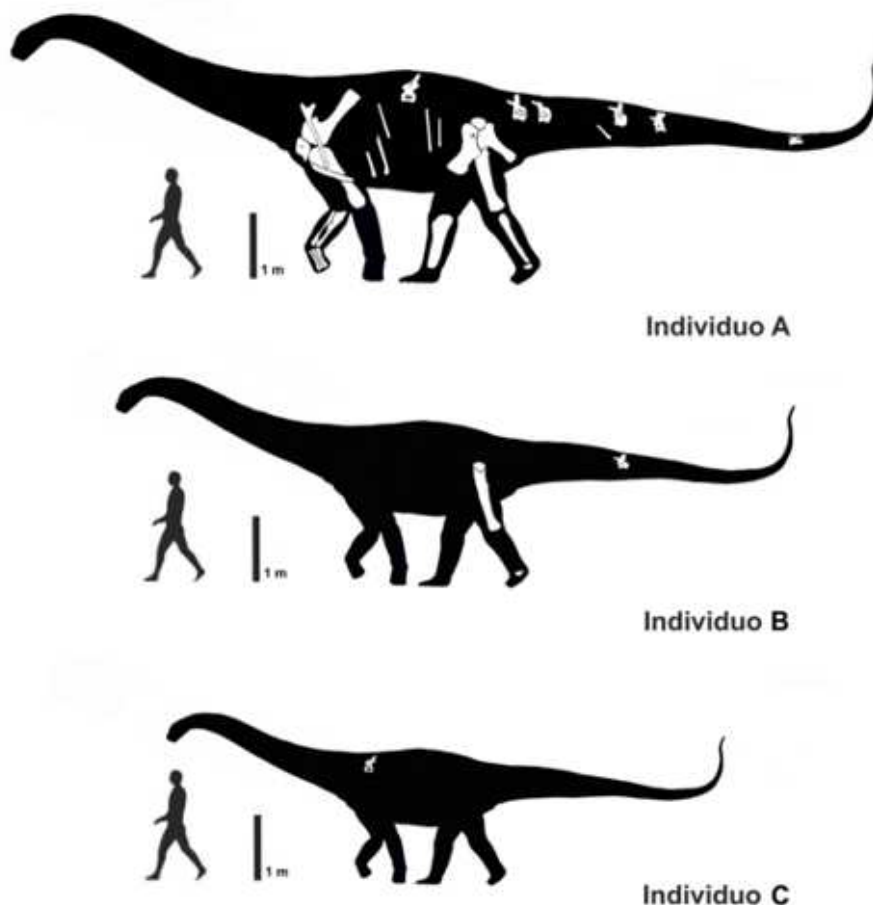
### Número de individuos

El análisis de los elementos recuperados del sitio, permitió reconocer, sobre la base de repetición de piezas esqueléticas, diferencias morfológicas y variación de tamaño relativo, la presencia de un número mínimo de tres individuos (Fig. 24 y 26), uno de mayor tamaño (~18-22 m de longitud total), denominado como Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) el cual está representado por la mayoría de los elementos recuperados, los que fueron hallados asociados anatómicamente, o con un bajo grado de dispersión; un individuo de mediano tamaño (~14-18 m de longitud total) denominado Individuo B (MAU-Pv-LJ-472/1) representado por un fémur derecho, una vértebra caudal media y un astrágalo derecho, reconocidos sobre la base de su tamaño relativo; y finalmente, un individuo de menor talla (~10-12 m de longitud total), denominado como Individuo C (MAU-Pv-LJ-611) representado por un único elemento, una vértebra dorsal anterior, cuyo tamaño se diferencia claramente de los otros individuos.

Las estimaciones de longitud de los individuos se basaron en comparaciones realizadas con materiales que forman parte de la variada colección de dinosaurios saurópodos

alojada en el repositorio oficial del Museo Municipal *Argentino Urquiza*, el cual incluye algunos ejemplares muy completos y articulados (ej. Calvo *et al.*, 1997; Coria *et al.*, 2013; Filippi *et al.*, 2016). De estos ejemplares, el más completo corresponde al saurópodo Titanosauria indeterminado MAU-Pv-AC-01 (Calvo *et al.*, 1997), representado por elementos óseos desde el cráneo hasta el extremo de la cola, preservando además sólo el miembro anterior derecho. Para estas estimaciones se ha considerado que la fórmula vertebral en los ejemplares sería la misma, al igual que las proporciones entre elementos del esqueleto axial y el esqueleto apendicular.

De estos individuos, el Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) es interpretado como un probable nuevo taxón, siendo el Individuo B (MAU-Pv-LJ-472) un taxon claramente diferente a éste.

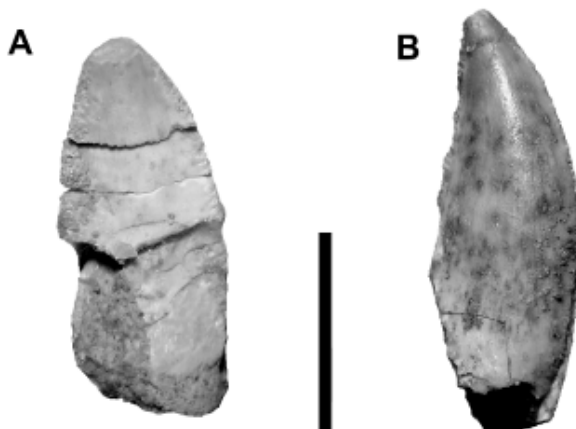


**Figura 24.** Silueta a escala de los diferentes individuos de *Loma de los Jotes* con los elementos recuperados asignados a cada uno. Las siluetas corresponden a una imagen modificada de González Riga *et al.*, 2016.

Es importante destacar que se identificaron dos coronas dentarias correspondientes a dinosaurios terópodos indeterminados provenientes del sector central de la excavación (MAU-Pv-LJ-594/1 y 2) (Fig. 25 A y B), los cuales no forman parte de este estudio.

### Repetición de elementos esqueléticos

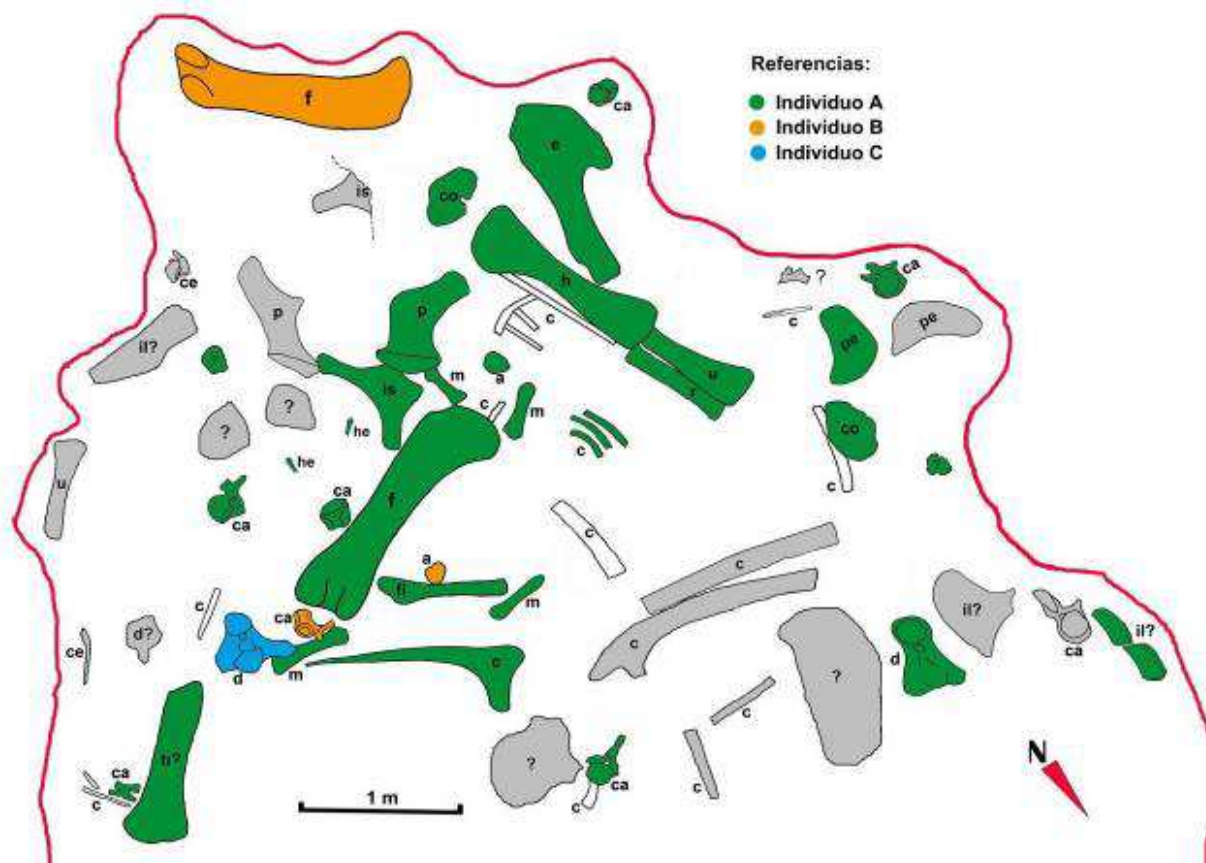
En el sitio paleontológico se recuperaron dos fémures derechos (MAU-Pv-LJ-471/21 y MAU-Pv-LJ-472/2), los que difieren tanto en tamaño como en morfología. Asimismo, también fueron recuperados dos astrágalos derechos (MAU-Pv-LJ-471/24 y MAU-Pv-LJ-472/3), los cuales también se diferencian en tamaño y morfología (ver tablas de medidas **Capítulo 5, Descripciones**). Las características observadas en cuanto a su morfología en algunos de los huesos preservados, permiten rechazar la hipótesis **H1** sobre la presencia de un yacimiento monoespecífico de dinosaurios saurópodos en este sitio.



---

**Figura 25.** Dientes de terópodos hallados en el sitio Loma de los Jotes. **A)**, diente MAU-Pv-LJ-594/1 en vista labial; **B)**, diente MAU-Pv-LJ-594/2 en vista lateral. Escala: 1 cm.

---



**Figura 26.** Mapa tafonómico del sitio *Loma de los Jotes*, en la que se muestran los elementos asignados a cada uno de los tres individuos, denominados como A, B y C.

### Individuo A (MAU-Pv-LJ-471)

#### *Elementos asignados por asociación y tamaño*

Este individuo está integrado por una vértebra dorsal posterior, un fragmento de arco neural dorsal medio-posterior, dos vértebras caudales anteriores, una vértebra caudal media-anterior, una vértebra caudal media, una vértebra caudal distal, una placa esternal derecha, coracoides derecho e izquierdo, una escápula derecha, un húmero derecho, ulna y radio izquierdos, cuatro metacarpianos izquierdos, un pubis derecho, un isquion derecho, un fémur derecho, tibia y fíbula derechas, un astrágalo derecho, la primera costilla dorsal derecha?, varias costillas dorsales incompletas y varios fragmentos proximales de arcos hemales. Entre los huesos que no pudieron ser identificados con precisión se encuentran un posible ?astrágalo izquierdo, y un hueso plano incompleto indeterminado.

Estos elementos fueron asignados al Individuo A, utilizando como criterio la cercana asociación espacial, y además, la relación de proporciones que éstos presentan entre sí y en comparación con los elementos asignados a los individuos restantes (Fig. 26).



### **Individuo B (MAU-Pv-LJ-472)**

#### ***Elementos asignados por tamaño y morfología***

Este individuo se encuentra integrado por una vértebra caudal media (Fig. 27D), un astrágalo derecho (Fig. 27F) y un fémur derecho (Fig. 27H). La vértebra caudal media fuertemente procélica (MAU-Pv-LJ-472/1) (Fig. 27D) se diferencia de las grandes caudales anfipláticas presentes en el Individuo A (Fig. 27C), existiendo además diferencias de tamaño. El astrágalo derecho (MAU-Pv-LJ-472/3) (Fig. 27F) es de menor tamaño que el del Individuo A (Fig. 27E) y se diferencia por presentar un proceso ascendente bajo y una superficie de articulación para la fibula prácticamente plana. Finalmente, el fémur asignado a este individuo (MAU-Pv-LJ-472/2) es de menor longitud que el asignado al Individuo A (Fig. 27G).

Adicionalmente, este fémur (Fig. 27H) presenta características anatómicas que lo diferencian notablemente del fémur del Individuo A; por ejemplo: presencia de la *línea intermuscularis cranialis* sobre la cara anterior, cóndilo tibial más desarrollado, cóndilos tibial y fibular orientados en forma oblicua respecto de la diáfisis del fémur a diferencia de la posición perpendicular observada en el fémur del Individuo A.

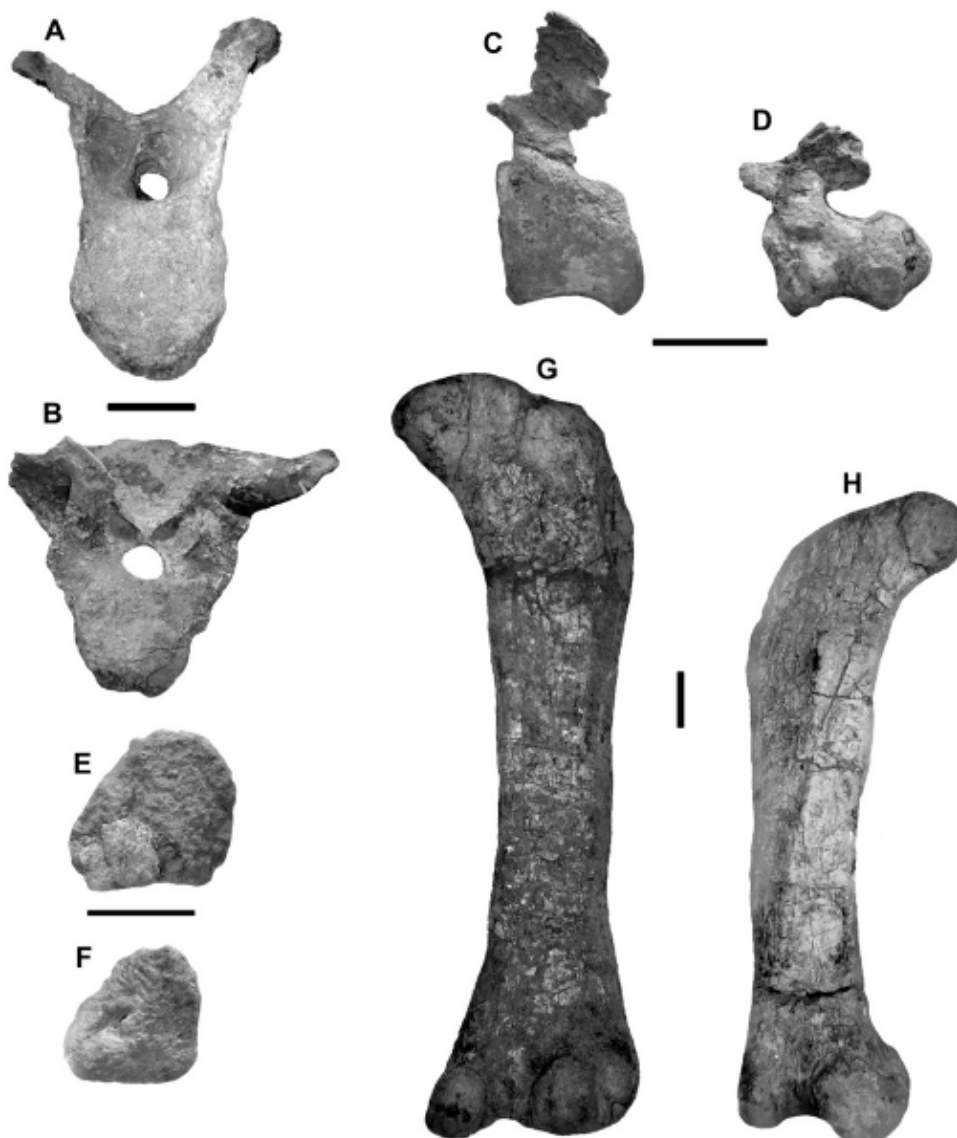
### **Individuo C (MAU-Pv-LJ-611)**

#### ***Elemento asignado por tamaño***

Este individuo está representado sólo por una vértebra dorsal anterior (Fig. 27B) que por su tamaño (ver **Tabla 17, Capítulo 5, Descripciones**) no se corresponde con los Individuos A y B. Esta vértebra dorsal anterior comparte con la vértebra dorsal posterior del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/1) (Fig. 27A) la presencia de fosas centroprezigapofisiales bien desarrolladas. La mala preservación de ambas vértebras impide poder llevar adelante una comparación más detallada. Por otro lado, la mala preservación de este único material imposibilita la toma de muestras para realizar cortes paleohistológicos, que permitirían inferir su edad relativa.

#### **Ontogenia**

Para inferir el estadio ontogenético de los individuos, se observaron las vértebras dorsales y caudales recuperadas, con el objeto de evaluar la presencia o ausencia de suturas neurocentrales (Brochu, 1996). En el caso de las vértebras dorsales, la mala preservación de la vértebra dorsal posterior del Individuo A y la vértebra dorsal anterior del Individuo C (Fig. 27 A y B), impide poder observar con claridad si las mismas presentan sutura neurocentral. No obstante, la articulación entre el arco y el centro vertebral sugieren que no se trata de



**Figura 27.** Elementos hallados en el sitio *Loma de los Jotes* utilizados para diferenciar los Individuos A, B y C. **A)**, vértebra dorsal posterior Individuo A en vista anterior; **B)**, vértebra dorsal anterior Individuo C en vista anterior; **C)**, vértebra caudal media Individuo A en vista lateral; **D)**, vértebra caudal media Individuo B en vista lateral; **E)**, astrágalo derecho Individuo A en vista proximal; **F)**, astrágalo derecho Individuo B en vista proximal; **G)**, fémur derecho Individuo A en vista posterior; **H)**, fémur derecho Individuo B en vista anterior. Escala: 10 cm.

**Nota:** las vistas utilizadas de ambos fémures, son las únicas disponibles debido a que los mismos se encuentran por su fragilidad dentro de los bochones.

ejemplares juveniles. En el caso de las vértebras caudales tanto en el Individuo A, como en el Individuo B, no se observan suturas, por lo que se infiere que ambos corresponderían a ejemplares juveniles. En el caso de las vértebras caudales tanto en el Individuo A, como en el Individuo B, no se observan suturas, por lo que se infiere que ambos corresponderían a

ejemplares adultos. En relación con esto, se han documentado diferentes patrones de cierre neurocentral, en sentido posterior-anterior en cocodrilos (Brochu, 1992, 1996), anterior-posterior en aves (Starck, 1993, 1998), y una gran variabilidad en arcosaurios extintos (Irmis, 2007). En el caso de los Neosauropoda y el titanosaurio *Bonitasaura*, el cierre neurocentral ocurriría en sentido posterior-anterior (Gallina, 2011). Entonces, si estaba presente un patrón similar en los Individuos A y B, la estimación del estado ontogenético estaría en duda debido a que estos carecen de elementos bien preservados del esqueleto axial presacro que permitieran evaluar con mayor profundidad la dirección en la que ocurría el cierre neurocentral. A pesar de esto, la evidencia de mayor peso, es aportada por el análisis paleohistológico (ver Capítulo 7), que permite determinar para estos individuos un estadio ontogenético HOS 9-10 (subadulto).

### **Atributos tafonómicos**

#### **Grado de articulación, orientación y dispersión**

De acuerdo con los grados de articulación propuestos por Behrensmeyer (1991), en el sitio se reconocen: *elementos desarticulados-asociados* (ej: elementos de la cintura escapular y miembro anterior, y elementos de la cintura pélvica y miembro posterior del *Individuo A*), *elementos asociados-dispersos* (ej: costillas dorsales del *Individuo A*; además de fémur, vértebra caudal media y astrágalo del *Individuo B*) y *elementos aislados* (ej: vértebra dorsal anterior del *Individuo C*).

El mapeo de los huesos permitió evidenciar cierta tendencia y orientación de los huesos, confirmando la ausencia de orientaciones preferenciales. Algunas de las paleocorrientes registradas en el área presentan una dirección promedio orientada hacia el oeste entre 247° a 305°. Si bien el único hueso que se orienta aproximadamente en esa dirección es el fémur derecho del *Individuo A*, dicha orientación no estaría regulada por acción fluvial. En este sentido, la granulometría de las arenas del canal donde se encontraron los restos, indicaría que el flujo era de bajo régimen y que la energía del medio no era lo suficientemente potente como para mover y reorientar los huesos, teniendo en cuenta, además, que algunos de ellos (Ej. escápula, fémur, tibia) son considerablemente grandes.

Todos los huesos recuperados se encontraron en posición horizontal o subhorizontal, la concentración de restos de mayor volumen se registró en el sector sur-sureste de la excavación (Fig. 23 y 26).

### ***Integridad***

De la totalidad de los huesos recuperados en el sitio, el 57% se encuentran completos, mientras que el 43% restante están incompletos [Individuo A: vértebra dorsal posterior (MAU-Pv-LJ-471/1), fragmento de arco neural dorsal (MAU-Pv-LJ-471/2), vértebras caudales anteriores (MAU-Pv-LJ-471/4 y 5), vértebra caudal media (MAU-Pv-LJ-471/6), coracoides derecho (MAU-Pv-LJ-471/9), metacarpiano I izquierdo (MAU-Pv-LJ-471/15), tibia izquierda (MAU-Pv-LJ-471/22), astrágalo derecho (MAU-Pv-LJ-471/24), costillas dorsales incompletas (MAU-Pv-LJ-471/26), arcos hemales (MAU-Pv-LJ-471/27 y 28); Individuo B: vértebra caudal media (MAU-Pv-LJ-472/1); Individuo C: vértebra dorsal anterior (MAU-Pv-LJ-611)]. No existe una distribución zonal y diferenciada en el sitio de elementos completos e incompletos, sino que estos se encuentran mezclados como se observa en el mapa tafonómico del sitio.

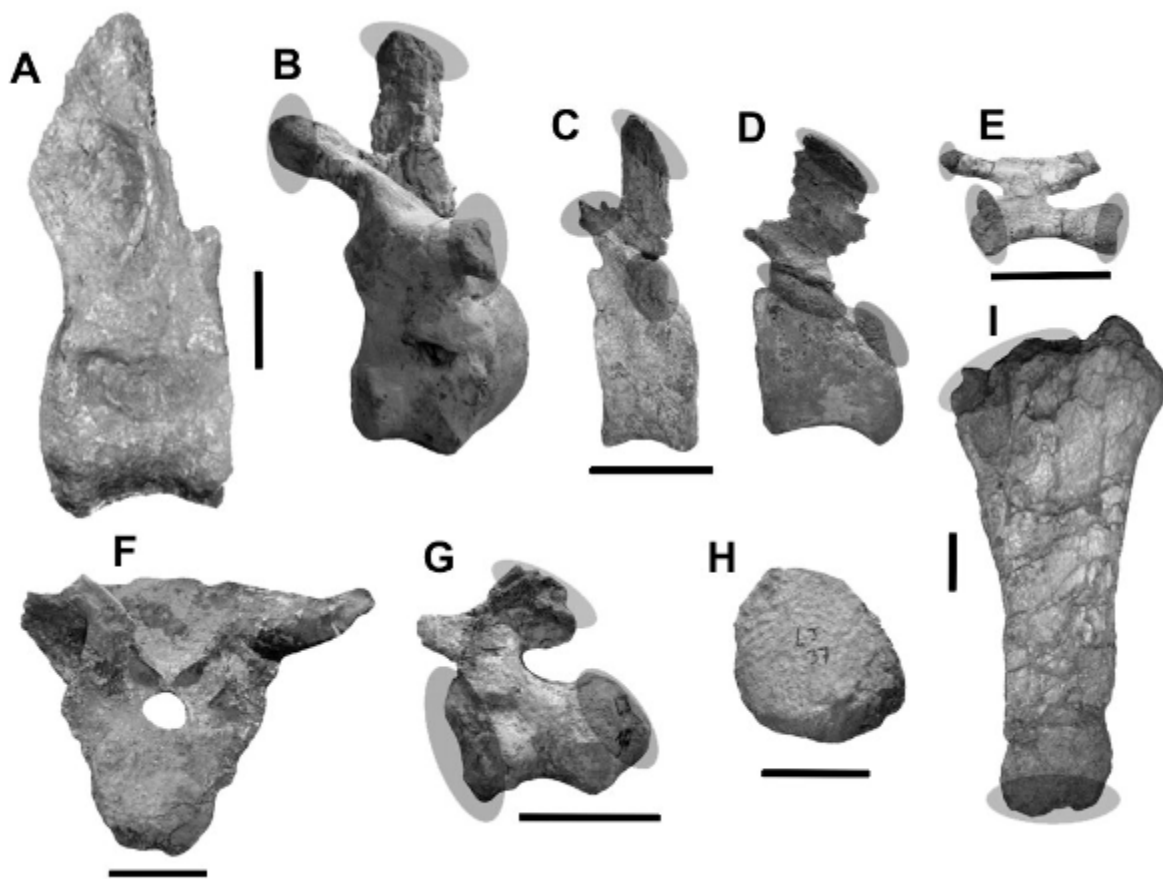
### ***Meteorización***

Con relación a los grados de meteorización propuestos por Behrensmeyer (1978) se establece que ninguno de los elementos recuperados de la excavación presenta la condición de hueso intacto (Grado 1). Se observa un predominio del Grado 2 (pérdida ósea superficial) 54%, sobre el Grado 3 (pérdida ósea profunda) 46%. En tanto, solo algunos huesos de los individuos presentan meteorización de Grado 2 [(Individuo A: vértebras caudales anteriores (MAU-Pv-LJ-471/3-5), coracoides derecho (MAU-Pv-LJ-471/9), escápula derecha (MAU-Pv-LJ-471/12), húmero derecho (MAU-Pv-LJ-471/11), metacarpiano IV y V (MAU-Pv-LJ-471/17 y 18), fémur derecho (MAU-Pv-LJ-471/21), Individuo B: vértebra caudal media (MAU-Pv-LJ-472/1), y fémur derecho (MAU-Pv-LJ-472/2)], la mayoría presenta una combinación de Grado 2 y 3 [(Individuo A: fragmento de arco dorsal medio-posterior (MAU-Pv-LJ-471/2), placa esternal izquierda (MAU-Pv-LJ-471/8), fíbula derecha (MAU-Pv-LJ-471/23), astrágalo derecho (MAU-Pv-LJ-471/24)], y sólo algunos Grado 3 [(Individuo A: vértebra dorsal posterior (MAU-Pv-LJ-471/1); centro caudal anterior (MAU-Pv-LJ-471/29), 1° costilla dorsal (MAU-Pv-LJ-471/25); tibia izquierda (MAU-Pv-LJ-471/22); Individuo C: vértebra dorsal anterior (MAU-Pv-LJ-611)].

### ***Abrasión***

La totalidad de los elementos recuperados del sitio presenta evidencias de abrasión, siendo en mayor medida los casos de Grado 2 (redondeado) 60%, y en menor medida los de Grado 3 (pulido) 40%. Los elementos que presentan abrasión de Grado 2, son las vértebras

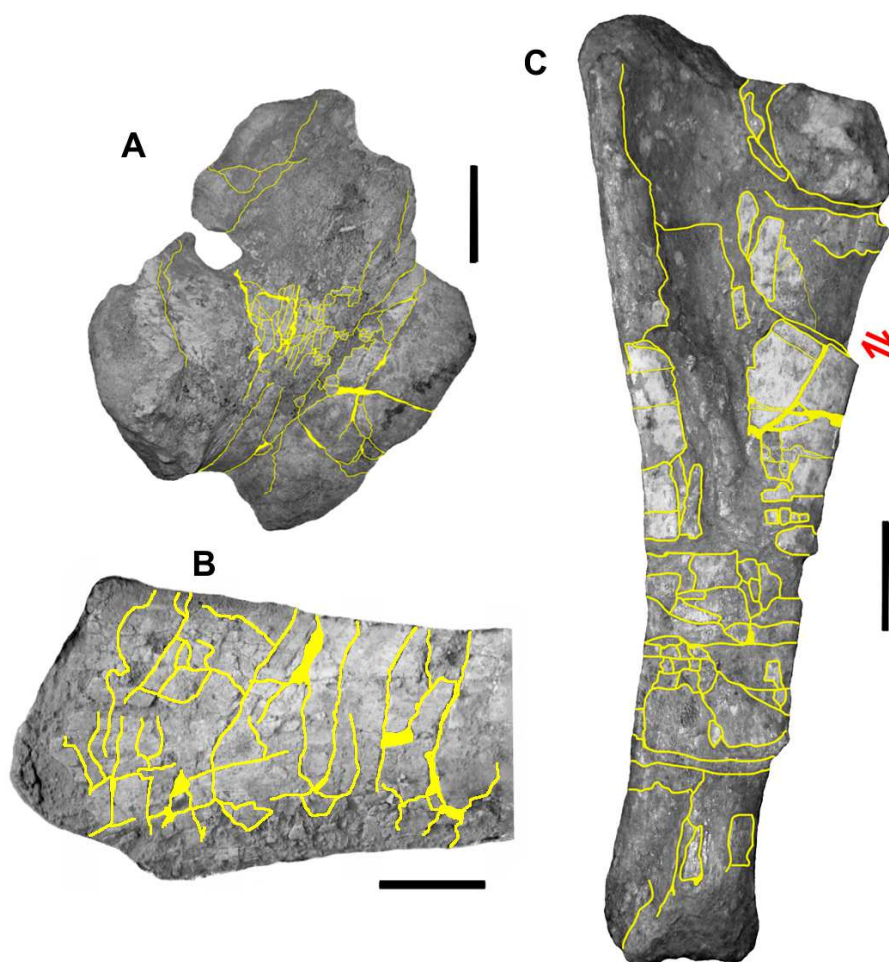
caudales y se puede observar principalmente sobre los bordes articulares de las prezigapófisis y las espinas neurales (Fig. 28B-D y G); en las superficies articulares del astrágalo del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/24) (Fig. 28H) y en los extremos articulares de la mayoría de los huesos largos. En el caso de abrasión Grado 3, se registra en la vértebra dorsal posterior del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/1) (Fig. 28A) y en la vértebra dorsal anterior del Individuo C (MAU-Pv-LJ-611) (Fig. 28F), los extremos de la prezigapófisis el centro vertebral de la caudal posterior del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/7) (Fig. 28E), en los extremos de algunos huesos apendiculares del Individuo A como la tibia izquierda (MAU-Pv-LJ-471/22) (Fig. 28I).



**Figura 28.** Elementos postcraneos de los Individuos A, B y C de *Loma de los Jotes* (MAU-Pv-LJ-471, 472 y 611) con evidencias de abrasión. (A) Vértebra dorsal posterior (Individuo A) en vista lateral; (B y C), vértebras caudales anteriores (Individuo A) en vista lateral; (D) vértebra caudal media (Individuo A) en vista lateral; (E), vértebra caudal posterior (Individuo A) en vista lateral; (F), vértebra dorsal anterior (Individuo C) en vista anterior; (G), vértebra caudal media (Individuo B) en vista lateral; (H), astrágalo (Individuo A) en vista distal; (I), tibia (Individuo A) en vista medial. Los óvalos grises muestran los sectores donde se observan evidencias de abrasión. Escala 10 cm.

### ***Fracturas y tipos de fracturas***

Sólo un porcentaje mínimo (3%) (astrágalo derecho del Individuo B) carece de fracturas (Grado 0), mientras que el resto (97%) registra un Grado 3, es decir, con más de dos fracturas. De los huesos que presentan fracturas, existe un predominio de las fracturas de Grado 4, oblicuas (39%), seguidas por fracturas de Grado 3, transversales (38%), y en menor medida las de Grado 5, paralelas (21%) (Fig. 29 y 30). Finalmente, se registra un porcentaje mínimo de fracturas de Grado 2, por manipulación (1%), daño indirecto ocasionado durante las tareas de recuperación (fémur derecho del Individuo A, MAU-Pv-LJ-471/21) (Fig. 30C).

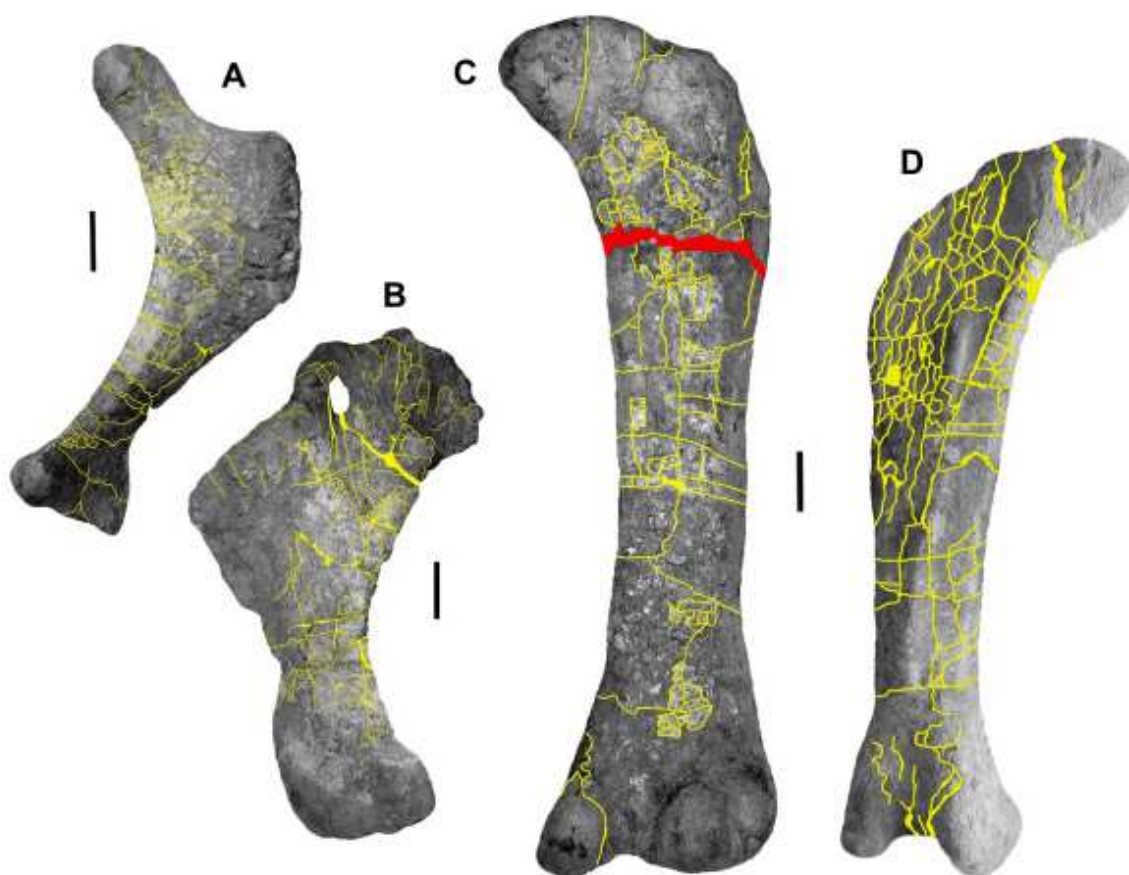


**Figura 29.** Elementos del miembro anterior del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) con evidencias de fracturas. (A), Coracoides izquierdo (Individuo A) en vista medial; (B), extremo distal de la escápula derecha (Individuo A) en vista lateral; (C), ulna izquierda (Individuo A) en vista medial. Las flechas rojas muestran la dirección de fracturas en cizalla y desplazamiento, y en amarillo se muestran las principales fracturas. Escala 10 cm.

## INTERPRETACIONES TAFONÓMICAS

Los diferentes atributos y procesos tafonómicos reconocidos en los materiales recuperados de los sitios, *Cañadón Mistringa* y *Loma de los Jotes*, han permitido reconstruir su historia bioestratinómica.

Aunque se predice que los animales grandes, como es el caso de *Kaijutitan*, tienen mayor potencial de preservación (Behrensmeyer *et al.*, 1979), del mismo modo, la probabilidad de hallar especímenes completos de animales enormes, como es el caso de los dinosaurios saurópodos, disminuye con el aumento de tamaño (Dodson, 1992).



**Figura 30.** Elementos del miembro posterior del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) y B (MAU-Pv-LJ-472) con evidencias de fracturas. **(A)**, Isquion derecho (Individuo A) en vista ventral; **(B)**, pubis derecho (Individuo A) en vista ventral; **(C)**, fémur derecho (Individuo A) en vista posterior; **(D)**, fémur derecho (Individuo B) en vista anterior. En rojo se muestran fracturas por manipulación y en amarillo se las principales fracturas. Escala 10 cm.

El ambiente depositacional donde fue hallado el ejemplar de *Kaijutitan maui* (ver **Capítulo 3, Marco geológico**), corresponde a una planicie de inundación, en la cual la ausencia de clasificación por forma y tamaño en los huesos, así como de orientaciones

preferenciales, indican escasos procesos de transporte hidráulico. Además, teniendo en cuenta que para mover huesos de grandes mamíferos actuales como hipopótamos, elefantes o rinocerontes (en el caso de los saurópodos, los huesos son aún de mayor tamaño) serían necesarias corrientes más fuertes como las que ocurren en inundaciones (Behrensmeyer, 1975), esto permite determinar que la orientación y dispersión registrada de los elementos recuperados de *Kaijutitan maui*, no habrían ocurrido debido a la acción fluvial. Por otro lado, el ejemplar preservó la mayoría de sus huesos desarticulados pero asociados, respetando mayormente su posición anatómica relativa. Esto podría sugerir que durante un lapso de tiempo previo a la posición que adoptaron los huesos antes del enterramiento final, la carcasa de este animal permaneció articulada. El estado de preservación de los huesos, sugiere que algunos de ellos (ej. neurocráneo, vértebra cervical anterior, metacarpianos, astrágalo) sufrieron menor exposición subaérea, y por lo tanto un sepultamiento rápido, en relación a la mayoría de los elementos, especialmente, los ubicados en el Nivel 2. Estos últimos, contrariamente experimentaron una fuerte meteorización debido a una exposición subaérea más prolongada, y a la acción de posibles carroñeros sobre la carcasa que actuaron como agentes dispersantes en el sitio (Buffetaut y Suteethorn, 1989; Erickson y Olson, 1996; Chure *et al.*, 1998).

En el caso del sitio donde fueron hallados los Individuos A, B y C de Loma de los Jotes (ver **Capítulo 3, Marco geológico**), el ambiente depositacional corresponde a depósitos de origen fluvial integrado por canales de pequeña envergadura (*crevasse channel*) y de moderada a baja energía de carga arenosa dominante. La ausencia de orientaciones preferenciales y la dispersión registrada de los huesos, estarían indicando procesos hidráulicos no intensos y de corto plazo (Previtera, 2019). Las evidencias que muestran que la mayoría de los elementos preservados del Individuo A, se encontraron desarticulados pero íntimamente asociados, permiten inferir que este ejemplar, como también el resto, es parauctótono, es decir, que el enterramiento final se produjo dentro del área de muerte de los especímenes, y que estos pudieron haber sido transportados una corta distancia hasta el sitio de enterramiento. Esto podría explicar para el Individuo A, la ausencia de algunos huesos por pérdida durante el trayecto. El registro de meteorización y abrasión presentes en todos los elementos, permiten inferir que los mismos habrían sido afectados por la acción fluvial y por la exposición subaérea previa a su enterramiento. La recuperación en el sitio de dos dientes aislados de dinosaurios terópodos, evidencian la ausencia, en el sitio, de clasificación por tamaños y formas de los elementos (Voorhies, 1969), sugiriendo la presencia de posibles carroñeros que

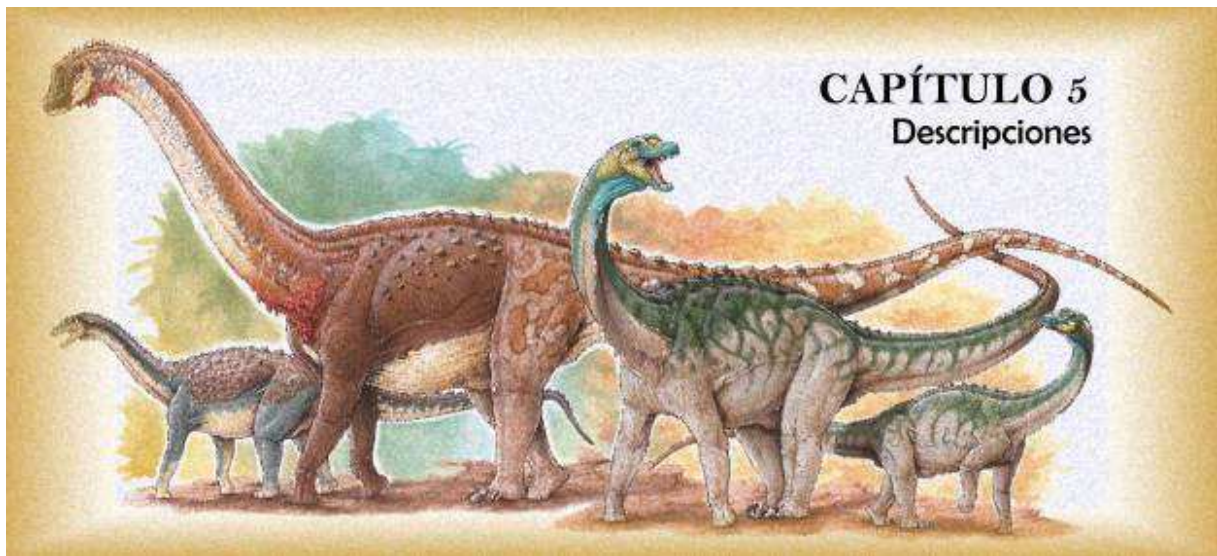


contribuyeron a la dispersión de los huesos en el sitio (Del Corro, 1966; Buffetaut y Suteethorn, 1989; Maxwell y Ostrom, 1995; Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001; Canudo *et al.*, 2009). No obstante, estos podrían haber sido transportados junto con los demás elementos esqueléticos como depósitos residuales por flujos de baja energía.

En base a la evidencia disponible se establecen dos escenarios tafonómicos posibles en los sitios estudiados. Para Cañadón Mistringa, se interpreta al ejemplar de *Kaijutitan* como autóctono, es decir, que éste habría muerto en el sitio donde fue hallado. Esto se basa en la ausencia de selección por forma y tamaño en los huesos, así como de orientaciones preferenciales (Voorhies, 1969; Behrensmeyer, 1991). La presencia de fracturas longitudinales paralelas a las fibras óseas relacionadas con la contracción del tejido óseo durante la etapa bioestratinómica (Haynes, 1980), permite indicar un período de exposición subaérea previa al enterramiento (Behrensmeyer, 1978; Lyman, 1994). Por otro lado, también presentan numerosas fracturas perpendiculares y oblicuas al eje mayor del hueso, algunas de superficie irregular, ocurridas durante la etapa fosildiagenética (Previtera, 2013). El intemperismo pudo haber contribuido a la desarticulación y dispersión de los huesos, en relación a un sepultamiento lento debido a su gran tamaño corporal y a la baja tasa de sedimentación en un ambiente como el de la planicie de inundación (Collinson, 1986; Miall, 1996). Además, la intensa fragmentación de algunos huesos, podría ser explicado por el efecto producido sobre la carcasa de un agente biológico, como posibles carroñeros o el pisoteo de animales, que contribuyeron a la desarticulación y dispersión de estos en un área relativamente reducida. Posteriormente, episodios de inundación de la planicie aluvial habrían sepultado los restos del ejemplar.

Para el sitio *Loma de los Jotes*, se interpreta a los distintos individuos (Individuos A, B y C) como paraautóctonos, es decir que los especímenes habrían muerto en cercanía de un sistema fluvial, para luego ser incorporados y transportados hasta ser depositados en un pequeño canal secundario donde fueron finalmente sepultados. La presencia de un porcentaje significativo de fracturas longitudinales en los huesos, permite sugerir un corto período de exposición subaérea previa al transporte, durante el cual el efecto de posibles carroñeros podrían haber generado un cierto grado de desarticulación y dispersión de los huesos. En el sitio se recuperaron dos coronas dentales correspondientes a dinosaurios terópodos indeterminados; sin embargo, la falta de marcas de mordeduras en los huesos impide confirmar la hipótesis de la presencia de carroñeros, sugiriendo que estos pudieron haber sido arrastrados con la corriente fluvial y mezclados con los restos de saurópodos. La ausencia de

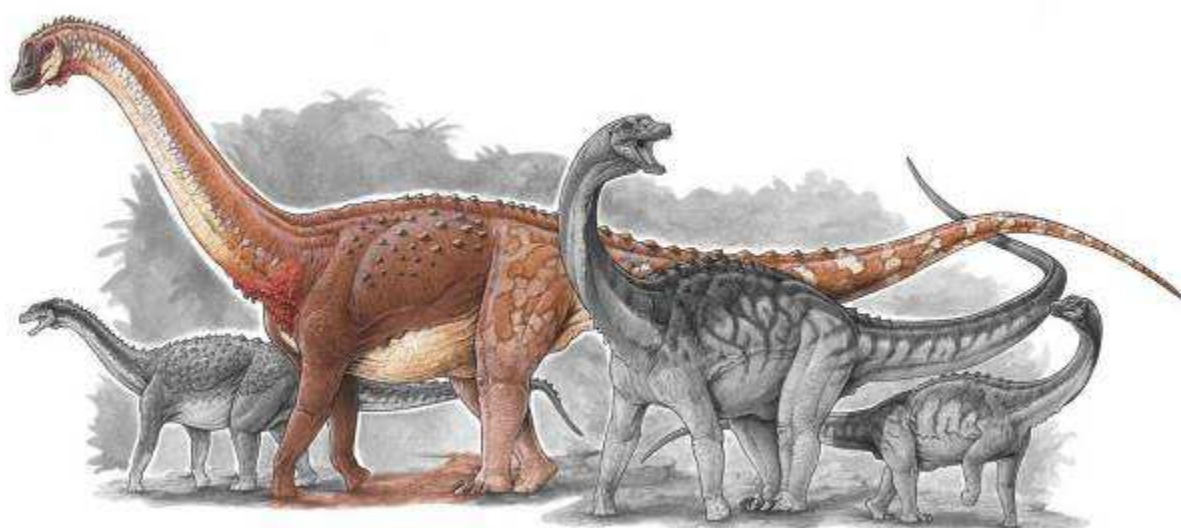
selección por forma y tamaño, así como de orientaciones preferenciales, indica procesos hidráulicos moderados y de corto plazo (Previtera, 2019). No obstante, estos procesos podrían haber transportado los huesos, generado abrasión y probablemente su sepultamiento definitivo.



## CAPÍTULO 5. DESCRIPCIONES

### EL INDIVIDUO DE CAÑADÓN MISTRINGA

*Kaijutitan maui* Filippi *et al.*, 2019  
MAU-Pv-CM-522



## Paleontología Sistemática

SAURISCHIA Seeley, 1888

SAUROPODA Marsh, 1878

TITANOSAURIFORMES Salgado *et al.*, 1997

TITANOSAURIA Bonaparte y Coria, 1993

*Kaijutitan maui* Filippi, Salgado y Garrido, 2019

**Holotipo. MAU-Pv-CM-522.** Ejemplar adulto de dinosaurio saurópodo Titanosauria, cuyo esqueleto parcialmente preservado está compuesto por: neurocráneo incompleto integrado por el supraoccipital, los exoccipitales, el proceso paraoccipital izquierdo, el complejo exoccipital-opistótico-proótico izquierdo, el lateroesfenoides izquierdo, el orbitoesfenoides izquierdo y el complejo basioccipital-basiesfenoides, una vértebra cervical anterior, una vértebra cervical posterior, una vértebra caudal anterior, la placa esternal izquierda, el coracoides izquierdo, la escápula izquierda, el húmero derecho y ?húmero izquierdo, la ulna derecha, el radio derecho, metacarpianos II y III derechos, fragmento de ilion izquierdo, el fémur derecho, la tibia derecha, el astrágalo izquierdo, fragmentos de costillas cervicales, la 2º costilla dorsal izquierda, fragmentos de costillas dorsales y huesos indeterminados.

**Diagnosis.** *Kaijutitan maui* se caracteriza por las siguientes autapomorfías (las señaladas con un asterisco corresponden a las recuperadas por el análisis filogenético): (1) ancho entre las tuberosidades basales casi cuatro veces el ancho del foramen magnum; (2) foramen de salida de la arteria carótida interna, localizado posteriormente sobre el proceso basipterigoides, casi a la mitad de la distancia entre estos procesos y las tuberosidades basales; (3) espina neural bífida en vértebras cervicales anteriores; (4) presencia en vértebras cervicales anteriores, de un tubérculo medial localizado posteriormente entre ambas metapófisis; (5) lámina espinopostzigapofiseal (SPOL) en vértebras cervicales anteriores, bifurcada en el sector espinal, generando una profunda cavidad neumática anteroposteriormente elongada; (6) presencia de una quilla posteroventral en las vértebras cervicales anteriores, generada por la convergencia de dos crestas que se originan en el borde posteroventral de las parapófisis; (7)\* vértebra cervical posterior con una lámina accesoria, que se proyecta desde la lámina postzigodiapofiseal (PODL) hasta la lámina espinoprezigapofiseal (SPRL) (Carácter 135-1); (8)\* ausencia de forámenes pneumáticos en el sector proximal de las costillas dorsales

(Carácter 212-0); **(9)\*** lámina prespinal en las vértebras caudales anteriores de forma triangular debido a una expansión dorsal (Carácter 248-1); **(10)\*** ausencia de un proceso ventromedial en el margen ventral de la escápula (Carácter 282-0); **(11)\*** cóndilo proximal de la tibia angosto con el eje mayor ubicado anteroposteriormente (Carácter 363-0); **(12)\*** cresta cnemial de la tibia proyectada anteriormente (Carácter 364-0); **(13)\*** astrágalo con forámenes en la base del proceso ascendente (Carácter 375-0).

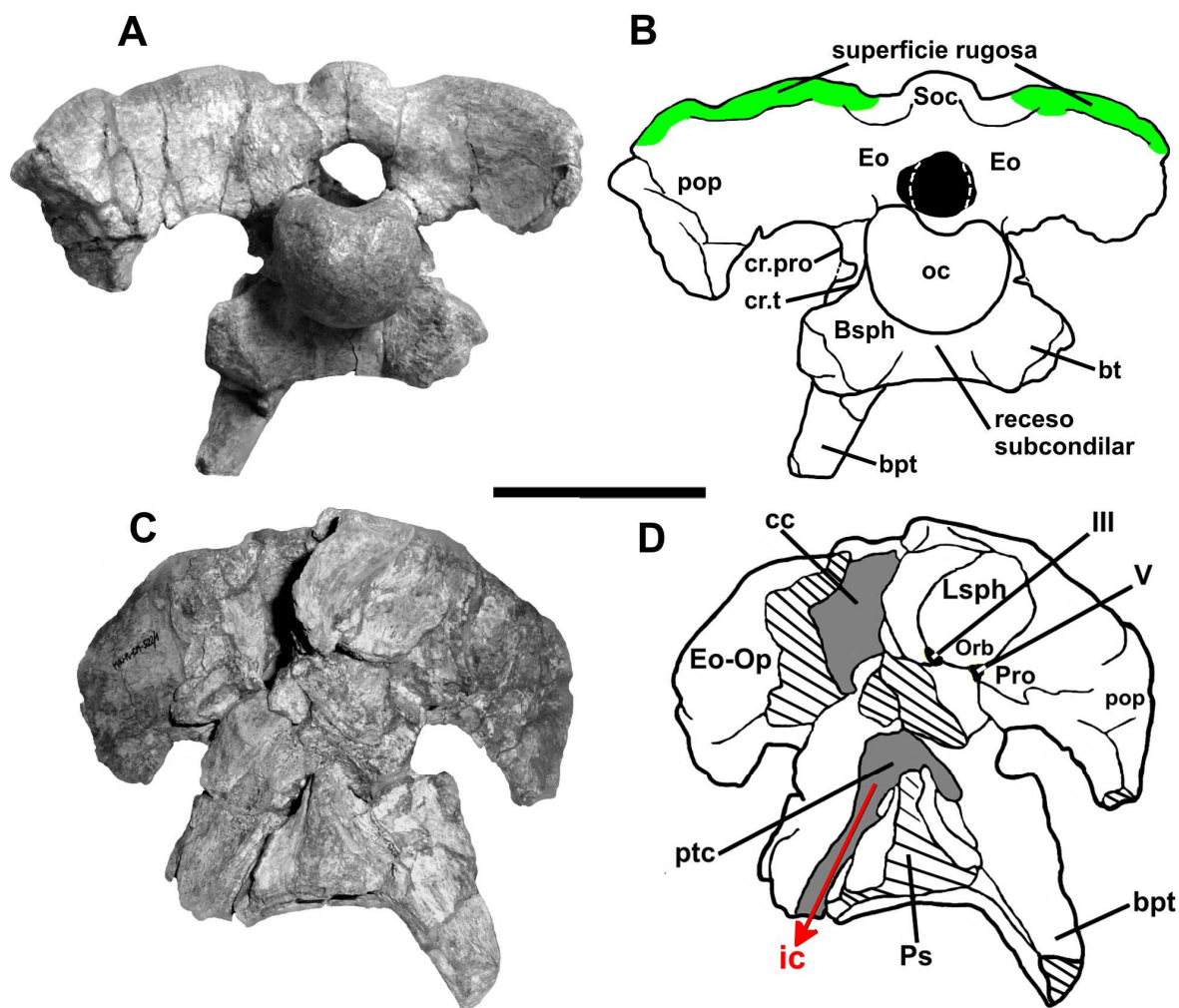
### Cráneo

**Neurocráneo.** *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/1) (Fig. 31 y 32). El material, hallado en superficie y en mal estado de preservación producto de la meteorización, se encontraba fragmentado y con algunas piezas desarticuladas. Dicha fragmentación ha generado que parte de los elementos que cubren gran parte de la caja craneana se hayan perdido, dificultando la identificación de algunas estructuras y forámenes de los nervios craneanos. Por otro lado, la imposibilidad de reconocer con claridad suturas entre los diferentes elementos óseos que lo componen, estaría sugiriendo un estadio ontogenético adulto para el ejemplar.

**Supraoccipital.** El supraoccipital se encuentra totalmente fusionado con los exoccipitales formando, como en otros saurópodos, el margen caudodorsal del cráneo y el margen dorsal del foramen magnum. A pesar de que el foramen magnum posee los bordes laterales desgastados, se infiere un contorno subcircular, similar al del saurópodo basal *Shunosaurus lii* (Chatterjee y Zheng 2002), al macronario *Europasaurus holgeri* (Marpman *et al.*, 2014; Fig. 13A) y al titanosauriforme *Giraffatitan* (= "*Brachiosaurus*") *brancai* Paul, 1988 (Janensch, 1935, Fig. 2). Esto difiere de saurópodos titanosaurios como *Antarctosaurus wichmannianus* (Huene, 1929; Lámina 26, Fig. 1), *Saltasaurus Supraoccipital*. El supraoccipital se encuentra totalmente fusionado con los exoccipitales formando, como en otros saurópodos, el margen caudodorsal del cráneo y el margen dorsal del foramen magnum. A pesar de que el foramen magnum posee los bordes laterales desgastados, se infiere un contorno subcircular, similar al del saurópodo basal *Shunosaurus lii* (Chatterjee y Zheng 2002), al macronario *Europasaurus* (Marpman *et al.*, 2014; Fig. 13A) y al titanosauriforme *Giraffatitan* (= "*Brachiosaurus*") *brancai* Paul, 1988 (Janensch, 1935, Fig. 2). Esto difiere de saurópodos titanosaurios como *Antarctosaurus wichmannianus* (Huene, 1929; Lámina 26, Fig. 1), *Saltasaurus loricatus* (Bonaparte y Powell, 1980; Powell, 1992; Fig. 1), *Bonattitan reigi* (Martinelli y Foriasepi, 2004; Fig. 7B), *Muyelensaurus pecheni* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 4), *Pitekunsaurus macayai* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 3), *Narambuenatitan palomoi* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 3C), *Rapetosaurus krausei* (Curry Rogers y Forster 2004; Fig. 2A), *Malawisaurus dixeyi* (Jacobs *et*

*al.*, 1993; Gomani, 2005; Fig. 6A), *Nemegtosaurus mongoliensis* (Nowiński 1971; Wilson 2005; Fig. 9), *Jainosaurus septentrionalis* (Huene y Matley, 1933; Chatterjee y Rudra, 1996; Fig. 11; Wilson *et al.*, 2009; Fig. 3A), *Vahiny depereti* (Curry Rogers y Wilson, 2014; Fig. 2D) donde el diámetro dorsoventral es notablemente mayor que el diámetro transversal. Como en *Narambuenatitan*, la altura del supraoccipital en el ejemplar MAU-Pv-CM-522/1 es ligeramente mayor al diámetro dorsoventral del foramen magnum. En *Saltasaurus* la altura del supraoccipital resulta el doble de la altura del foramen magnum, similar a lo que se observa en *Jainosaurus* (Wilson *et al.*, 2009). Por otro lado, esta condición se diferencia de la que presenta el espécimen MML-194 (García *et al.*, 2008; Fig. 1A), *Pitekunsaurus*, *Muyelensaurus*, *Bonatitan*, *Malawisaurus*, *Nemegtosaurus*, y *Rapetosaurus*, donde la altura del supraoccipital es subigual o menor que la altura dorsoventral del foramen magnum. La protuberancia del supraoccipital, delimitada por profundas depresiones laterales, es relativamente más baja y ancha que en saurópodos titanosaurios como *Bonatitan*, *Narambuenatitan*, *Sarmientosaurus musacchoi* (Martínez *et al.*, 2016; Fig. 4C, D) y *Tapuiasaurus macedoi* (Zaher *et al.*, 2011; Wilson *et al.*, 2016; Fig. 9), superando ligeramente el borde dorsal de los exoccipitales. En *Jainosaurus* (Wilson *et al.*, 2009), la protuberancia occipital es relativamente más angosta y notoriamente prominente similar a la presente en *Phuwiangosaurus* (Sueethorn *et al.*, 2009; Fig. 9A y C) el ejemplar MML-194 (García *et al.*, 2008). El supraoccipital carece de un surco medial presente en saurópodos titanosaurios tales como *Quaesitosaurus orientalis* (Kurzanov y Bannikov, 1983; Fig. 2), *Saltasaurus*, *Rapetosaurus*, *Bonatitan*, *Muyelensaurus* y el espécimen MML-194 (García *et al.*, 2008).

*Complejo Exoccipital–opistótico–proótico.* El proótico se encuentra completamente fusionado al exoccipital-opistótico. A ambos lados del foramen magnum, sobre el borde dorsolateral se observan unas ligeras prominencias similares a las presentes en el dicraeosáurido *Amargasaurus cazauí* (Salgado y Calvo, 1992), y otros titanosaurios como *Quaesitosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Saltasaurus*, el espécimen MUCPv-334 (Calvo y Kellner, 2006) y MML-194 (García *et al.*, 2008). Estas estructuras fueron interpretadas como un área de inserción muscular relacionadas probablemente con el cuello (Calvo y Kellner, 2006), mientras que otros autores las interpretaron como superficies articulares para el proalas (Berman y Jain, 1982; Salgado y Calvo, 1992; Wilson *et al.*, 2005). A pesar de que las suturas entre los elementos no son observables, se infiere que, como ocurre en otros saurópodos, el exoccipital forma el borde lateral del foramen magnum y el borde lateral y dorsal del cóndilo occipital.



**Figura 31.** Neurocráneo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/1). (A-B) en vista posterior y (C-D), anterior. Escala grafica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** **bpt**, basipterigoides; **Bsph**, basiesfenoides; **bt**, tuberosidad basal; **cc**, cavidad craneana; **cr.pro**, crista prootica; **cr. t**, crista tuberalis; **Eo**, exoccipital; **Eo-Op**, exoccipital-opistótico; **ic**, carótida interna; **Lsph**, laterosfenoides; **oc**, cóndilo occipital; **Orb**, orbitosfenoides; **pop**, proceso paraoccipital; **Pro**, proótico; **Ps**, presfenoides; **ptc**, cavidad glándula pituitaria; **Soc**, supraoccipital.

El cóndilo presenta una superficie rugosa y es notablemente de mayor diámetro que el foramen magnum, condición presente en el Eusauropoda *Turiasaurus riodevensis* (Royo-Torres y Upchurch, 2012; Fig. 3C y 5A) saurópodos basales como *Shunosaurus lii* (Chatterjee y Zheng 2002; Fig. 5B,) y los titanosaurios *Nemegtosaurus* y *Quaesitosaurus*. Contrariamente, un cóndilo occipital con un diámetro proporcional al del foramen magnum puede observarse en titanosaurios como *Bonatitan*, en el ejemplar UFRJ-MN 6913-V calco del espécimen MUCPv-334 (Calvo y Kellner, 2006; Fig. 1A), en el ejemplar MGPIFD-GR-118 (Paulina Carabajal y Salgado, 2007; Fig. 2D) y, con un diámetro ligeramente menor, en *Antarctosaurus*. El cuello del cóndilo occipital es relativamente corto como en *Camarasaurus*



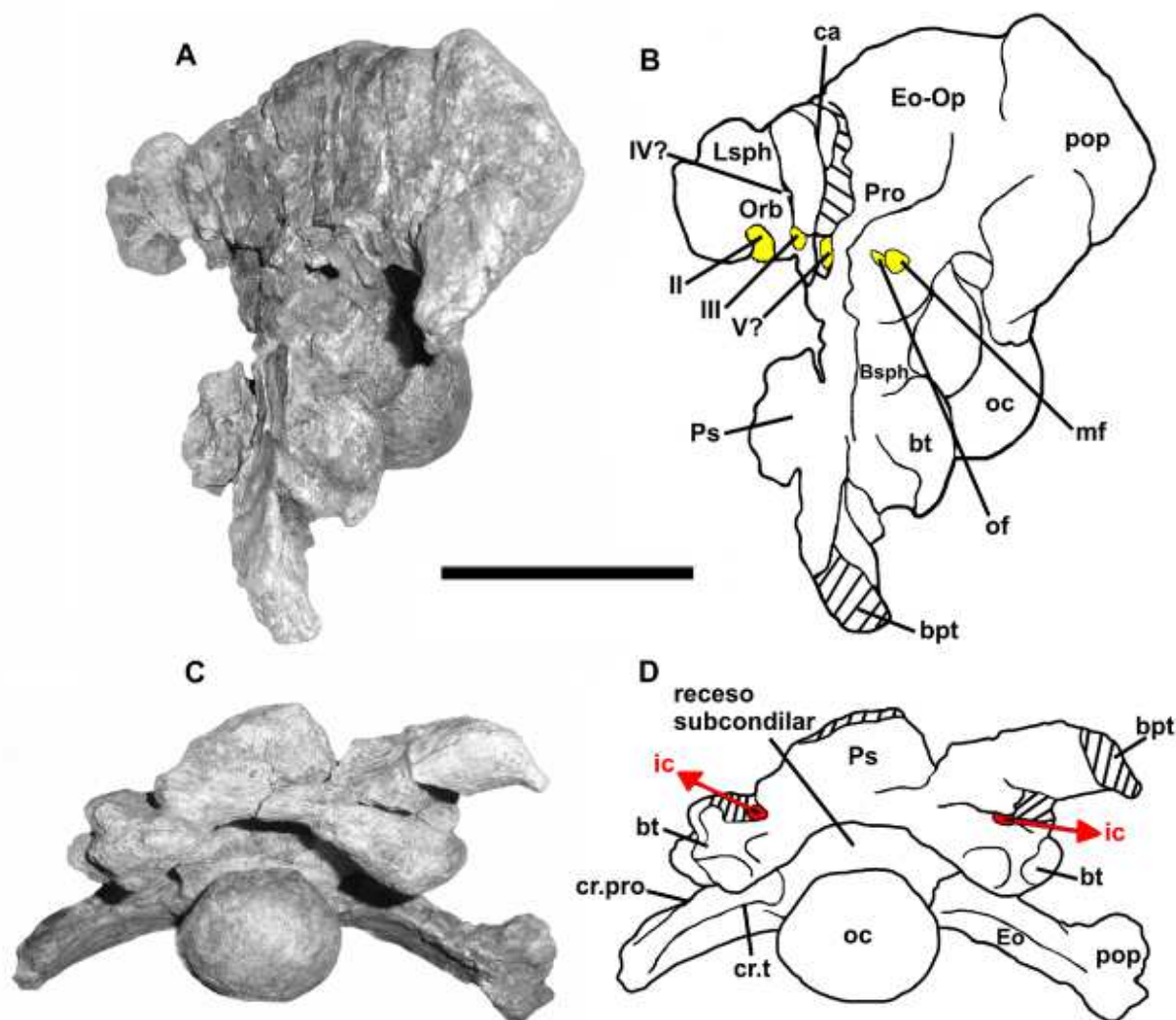
*grandis* (McIntosh *et al.*, 1996; Fig. 10E) y la mayoría de los titanosaurios, diferenciándose del largo cuello presente en *Giraffatitan* (= "*Brachiosaurus*") *brancai* Paul, 1988 (Janensch, 1935, Fig. 2). Sobre el borde laterodorsal de los exoccipitales y el proceso paraoccipital preservado, se observa una superficie notablemente rugosa, que podría corresponder, como ocurre en el espécimen MML-194 (García *et al.*, 2008) a la articulación con el parietal y el escamoso, los cuales no se han preservado en *Kaijutitan maui*. Sólo se ha preservado el proceso paraoccipital izquierdo, que si bien está incompleto distalmente, es robusto, ancho y se curva lateroventralmente. A pesar de no estar completo, la morfología conservada permite inferir la presencia del proceso no articular ventral que caracteriza a la mayoría de los titanosaurios. Este proceso se infiere que no superaría el nivel del borde ventral del cóndilo occipital. Dorsorostralmente, en el contacto del proceso paraoccipital con el exoccipital-opistótico, se observa una escotadura muy bien definida, dorsoventralmente corta, que delimita a ambos elementos. La presencia de algunas grietas en el cuello del cóndilo occipital, producto de la meteorización, no permiten distinguir el foramen de salida del nervio XII, el cual, como en otros saurópodos, se ubicaría sobre el borde interno de cada exoccipital a ambos lados de dicho cuello. Rostralmente a la posición donde debería estar el foramen de salida del nervio XII, sobre el borde ventral del proceso paraoccipital, se desarrolla una aguda cresta, la rama ventral del opistótico, que lo separa del foramen metótico, el cual es de gran tamaño y de contorno elíptico, y que corresponde a la salida de los nervios craneanos IX, X, XI, y la vena yugular (Chatterjee y Zheng, 2002, 2005). Por delante del foramen metótico, como en el macronario *Europasaurus* (Marpman *et al.*, 2014; Fig. 13B) y en saurópodos titanosaurios (Powell, 2003; Martinelli y Forasiepi, 2004; Paulina Carabajal y Salgado, 2007; García *et al.*, 2008), se encuentra la fenestra oval, también de contorno elíptico y de la mitad del tamaño del foramen metótico. Por el contrario, en *Saltasaurus* la fenestra oval abre sobre el mismo canal del foramen metótico (Powell, 2003). Tanto el foramen metótico como la fenestra oval se encuentran en la depresión del oído medio, que es delimitada rostralmente por la cresta proótica, la cual se proyecta ventralmente sobre el borde rostrolateral del proceso basipterigoides, y caudalmente por la rama ventral del opistótico. En vista posterior, la cresta proótica, aunque no se encuentra completa, se infiere que resultaría muy pronunciada lateralmente como se observa en el ejemplar UFRJ-MN 6913-V (calco del ejemplar MUCPv-334 Calvo y Kellner, 2006; Fig. 3B), el ejemplar MML-194 (García *et al.*, 2008; Fig. 1B, D) y en *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 3.3). El foramen de salida del nervio VII no es observable. La mala preservación del sector entre el proótico y el orbitoesfenoides, hace

difícil la ubicación del foramen del nervio V. Sin embargo, entre el orbitosfenoides-laterosfenoides y el proótico, a lo largo de una grieta en el material, se observa un orificio delimitado rostralmente por la cresta antótica y caudalmente por la cresta proótica, el cual correspondería al foramen de salida del nervio V. Todas las ramas del nervio V (oftálmica, maxilar y mandibular) saldrían por esta única abertura. El foramen de salida del nervio V está limitado rostralmente por la cresta antótica, que lo separa del foramen de salida del nervio III.

*Complejo orbitosfenoides – laterosfenoides.* Se ha preservado el complejo orbito-laterosfenoides izquierdo, el cual articula caudalmente con el complejo exoccipital-opistótico-proótico. Ventralmente, el complejo orbito-laterosfenoides se encuentra incompleto. El complejo presfenoides-parasfenoides que conforma el proceso cultriforme se ha preservado parcialmente, permitiendo observar anteriormente la fosa pituitaria. La cresta antótica presenta una morfología anteroposterior comprimida y orientada posteriormente. Pese a que no se ha preservado la porción ventral del complejo orbito-laterosfenoides, es posible identificar los forámenes de salida de los nervios II y III. El proceso o ala lateral del laterosfenoides no se ha preservado. Este proceso contribuye a la formación de la pared que limita la cavidad orbitaria (rostral) de la fenestra supratemporal (caudal) (García et al., 2008). El foramen del nervio III se ubica rostralmente con respecto a la cresta antótica, siendo de forma elíptica como en *Bonatitan* (Martinelli y Forasiepi, 2004; Fig. 7C), diferenciándose de la forma subcircular presente en el ejemplar MML-194 (García et al., 2008). Rostralmente al foramen de salida del nervio III, se ubica el foramen del nervio II, que a pesar de que la pared ventral del hueso no está preservada, habría sido de gran tamaño y de forma subcircular. El foramen del nervio IV no es observable, aunque podría estar incluido en una grieta ubicada sobre el foramen del nervio III. En *Bonatitan*, al igual que en el ejemplar MML-194 (García et al., 2008), este foramen se ubica entre la sutura del orbitosfenoides y el laterosfenoides, en el fondo de una fosa rostrocaudalmente extendida siendo el más pequeño de todos los forámenes preservados (Martinelli y Forasiepi, 2004).

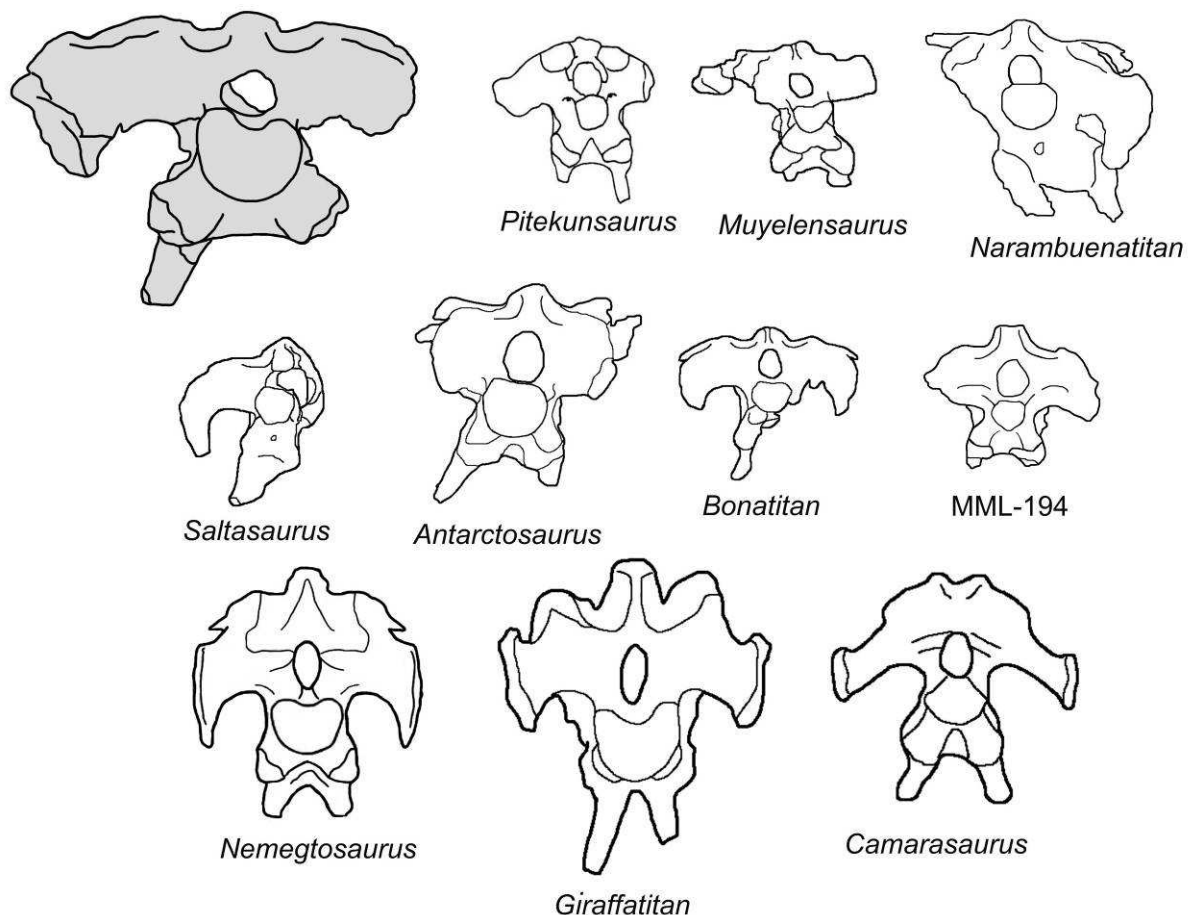
*Complejo basioccipital-basiesfenoides.* Este complejo forma el piso de la caja craneana, y está integrado por el cóndilo occipital, las tuberosidades basales y la porción proximal del proceso basipterigoides izquierdo. El proceso cultriforme no se ha preservado. El cóndilo occipital es subcircular y posee una notoria escotadura en su cara dorsal, al nivel del borde ventral del foramen magnum, que le confiere un aspecto arriñonado. El cóndilo occipital presenta lateralmente sobre el cuello, una fosa (Tschopp et al., 2015; Character 80) que no se extiende hacia las tuberosidades basales, como en los eusaurópoda *Losillasaurus* (Casanovas,

*et al.*, 2001) y *Turiasaurus* (Royo-Torres y Upchurch, 2012). Si se orienta el supraoccipital en forma vertical, considerada la orientación normal (Salgado y Calvo, 1997) y ubicando el foramen magnum en un mismo plano, el cóndilo occipital se inclina caudoventralmente como ocurre en la mayoría de los saurópodos, con la excepción de dicraeosáuridos y diplodócidos (Upchurch *et al.*, 2004; Paulina Carabajal *et al.*, 2014). Como en el ejemplar MML-194 (García *et al.*, 2008) el ángulo entre el cóndilo occipital y dicho plano es de aproximadamente 140°. En esta orientación, basado en la preservación de la porción proximal del elemento izquierdo, los procesos basiptergoideos, se proyectan ventralmente, a diferencia del ejemplar MML-194 (García *et al.*, 2008) donde se encuentran proyectados rostroventralmente. La porción proximal del proceso basiptergoideo izquierdo presenta una forma subcircular en sección transversal. Las tuberosidades basales en *Kaijutitan maui* son grandes tanto dorsoventral como medialmente y se encuentran claramente diferenciadas de los procesos basiptergoideos. Las tuberosidades basales de *Kaijutitan* no se encuentran bordeadas lateralmente por un borde elevado y engrosado, como en *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2004), *Pitekunsaurus*, *Narambuenatitan*, *Saltasaurus* y MML-194, presente en *Antarctosaurus*, *Mongolosaurus* (Mannion, 2010), *Malawisaurus* y *Muyelensaurus*. La superficie posterior de las tuberosidades basales es ligeramente cóncava, como en *Giraffatitan*, *Phuwiangosaurus* (Suteethorn *et al.*, 2009), *Malawisaurus* (Gomani, 2005), *Tapuiasaurus* (Wilson *et al.*, 2016), *Pitekunsaurus* y *Narambuenatitan*, y diferentes de *Camarasaurus* y los diplodocoideos, donde esta superficie es convexa. El ancho anteroposterior de las tuberosidades basales es aproximadamente la mitad de la altura dorsoventral, como en *Brachiosaurus*, *Rapetosaurus* y *Lirainosaurus* (Díez Díaz *et al.*, 2011), diferente de *Narambuenatitan*, *Pitekunsaurus*, *Muyelensaurus*, *Nemegtosaurus* y *Saltasaurus*, que presentan tuberosidades en forma de hoja (*sheet-like*), cuyo ancho anteroposterior es casi el 20% de su altura dorsoventral. El ancho transversal de las tuberosidades basales de *Kaijutitan* representan aproximadamente la mitad del diámetro del cóndilo occipital; son muy prominentes y se proyectan lateroventralmente, como en *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 3.1), aunque en este último son más pequeñas, y se diferencian de las tuberosidades de *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011; Fig. 3C) y *Saltasaurus* (Powell, 2003; Plate 19, A), las cuales están muy poco desarrolladas. La superficie ventral de las tuberosidades es rugosa como en el ejemplar MML-194 (García *et al.*, 2008), lo cual correspondería a las inserciones musculares, probablemente de músculos subvertebrales Plate 19, A), las cuales están muy poco desarrolladas. La superficie ventral de las tuberosidades es



**Figura 32.** Neurocráneo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/1). (A-B), en vista lateral y (C-D) ventral. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** bpt, basiptéridos; Bsph, basiesfenoides; bt, tuberosidad basal; ca, crista antótica; cc, cavidad craneana; cr.pro, crista proótica; cr. t, crista tuberalis; Eo, exoccipital; Eo-Op, exoccipital-opistótico; ic, carótida interna; Lsph, laterosfenoides; mf, foramen metótico; oc, cóndilo occipital; of, fenestra oval; Orb, orbitosfenoides; pop, proceso paraoccipital; Pro, proótico; Ps, presfenoides; ptc, cavidad glándula pituitaria; Soc, supraoccipital; II-V, nervios craneanos.

rugosa como en el ejemplar MML-194 (García *et al.*, 2008), lo cual correspondería a las inserciones musculares, probablemente de músculos subvertebrales (Salgado y Calvo, 1992). La distancia entre las tuberosidades basales es casi cuatro veces la anchura del foramen magnum, el doble que en saurópodos macronarios como *Camarasaurus*, titanosauriformes como *Giraffatitan* y titanosaurios como *Pitekunsaurus*, *Muyelensaurus*, *Narambuenatitan*, *Bonatitan*, *Antarctosaurus*, el ejemplar indet. MML-194, *Saltasaurus*, y *Nemegtosaurus* (Fig. 33). Esta condición lo diferencia claramente de los saurópodos diplodocoideos, como *Diplodocus* (Holland, 1906; Fig. 4) y *Suuwassea emiliae* (Harris y Dodson, 2004; Fig. 1C3),

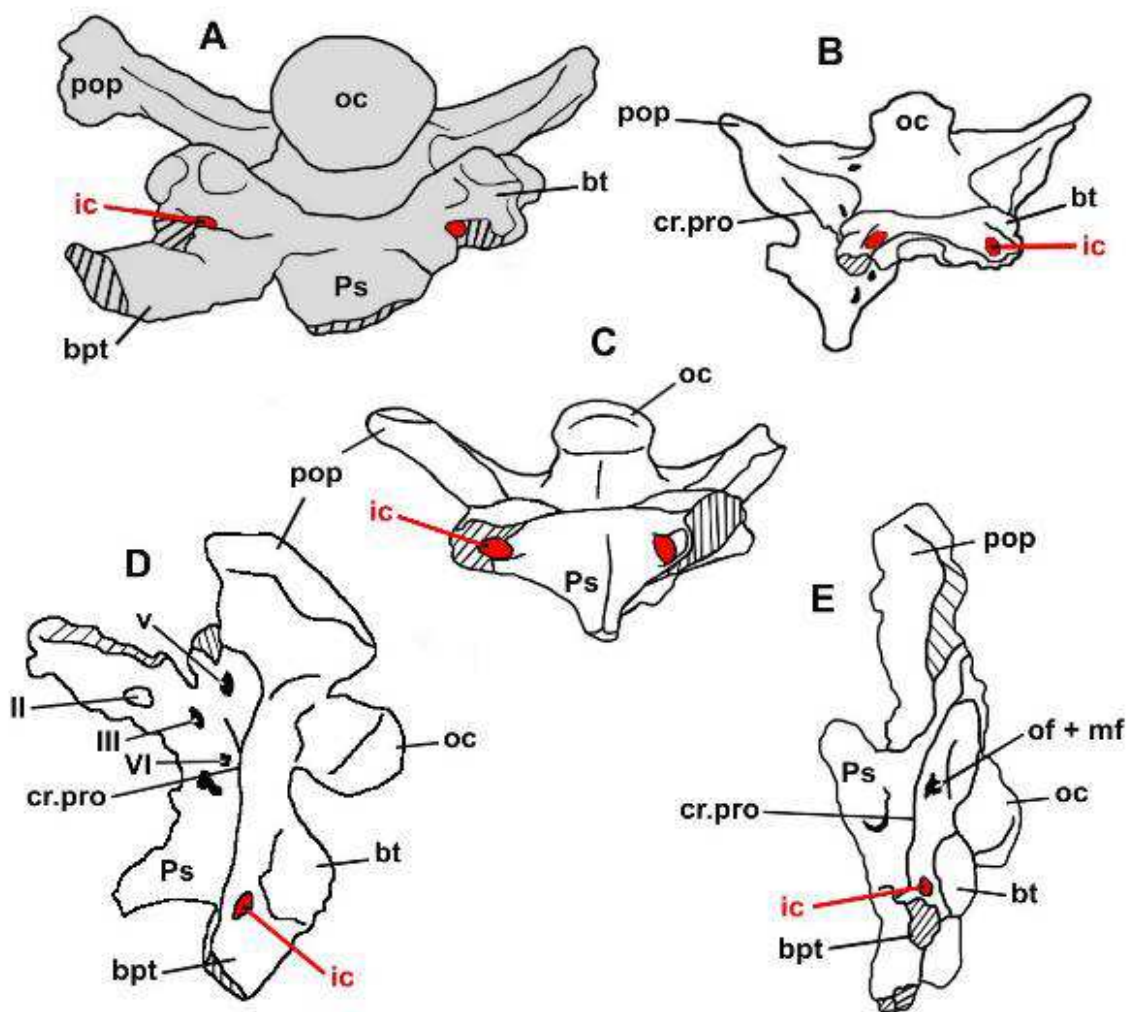


**Figura 33.** Neurocráneo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/1) (en gris) en vista posterior, comparando con el neurocráneo de otros saurópodos. Las imágenes se encuentran a escala, con la excepción de *Nemegtosaurus*, *Giraffatitan* y *Camarasaurus*, cuyas escalas son aproximadas. Las siluetas fueron dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descritos.

donde las tuberosidades se encuentran muy próximas entre sí; o incluso como en *Amargasaurus cazaui* (Salgado y Bonaparte, 1991; Fig. 1; Salgado y Calvo, 1992; Fig. 1B), donde éstas llegan a fusionarse. Sin embargo, la proyección ventral de las tuberosidades es menos pronunciada que en la mayoría de los titanosaurios (e.g.: *Muyelensaurus*, *Pitekunsaurus*, *Antarctosaurus*, *Rapetosaurus*, *Sarmientosaurus*, *Tapuiasaurus*). En *Kaijutitan*, la proporción de altura dorsoventral del cóndilo occipital / cóndilo occipital combinado con la altura dorsoventral de las tuberosidades basales (Mannion *et al.*, 2013, Carácter 7) es de 0,6 como en *Nigersaurus* y *Apatosaurus*, mientras que en *Europasaurus*, *Mongolosaurus*, *Giraffatitan* y *Phuwiangosaurus* es mayor de 0,6. Este valor para *Kaijutitan* podría interpretarse como un estado intermedio o incluso considerarse como una condición primitiva. Entre las tuberosidades basales y debajo del cóndilo occipital se observa una amplia y profunda depresión, la depresión basiesfenoidal, similar a la presente en *Nambuenatitan*

(Filippi *et al.*, 2011; Fig. 3C), una estructura que en terópodos es descrita como receso subcondilar (Witmer, 1997). La depresión basiesfenoidal en el ejemplar en estudio no presenta una escotadura ventral bien desarrollada en la línea media como se observa en *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 3.1) o incipiente como en el ejemplar MUCPv-334 (Calvo y Kellner, 2006; Fig. 1). Las tuberosidades basales carecen de los forámenes presentes en *Lirainosaurus* (Díez Díaz *et al.*, 2011; Fig. 3 y 4). Aunque sólo se ha preservado la porción proximal del proceso basipterigoideo izquierdo, se observa que éste es robusto, de contorno subcircular y divergente como en la mayoría de los titanosaurios, a excepción de *Pitekunsaurus*, en el cual se proyecta en forma recta. Rostralmente, los procesos basipterigoideos presentan una superficie prácticamente plana con una ligera concavidad lateromedial. Entre ambos procesos basipterigoideos, rostroventralmente se observa una depresión en forma de arco, delimitada posteroventralmente por una cresta que une ambas tuberosidades al nivel de la base de dichos procesos, y lateromedialmente por dos crestas que divergen longitudinalmente hacia el borde rostrolateral de los procesos basipterigoideos. Dichas crestas se desarrollan desde la base del paraesfenoides, el cual se encuentra incompleto debido a que no se ha preservado el proceso cultriforme. Esta depresión entre los procesos basipterigoideos, delimita ventralmente al techo de la fosa pituitaria. Ventromedialmente, entre cada tuberosidad basal y su correspondiente proceso basipterigoideo, como en el ejemplar MML-194 (García *et al.*, 2008; Fig. 1D, E), abre un foramen de tamaño considerable, correspondiente a la entrada de la arteria carótida interna (Chatterjee y Zheng, 2002; Powell, 2003; Curry-Rogers y Forster, 2004). El orificio de entrada de la carótida interna, se ubica posteriormente sobre los procesos basipterigoideos, casi a mitad de camino entre estos y las tuberosidades basales, diferenciándose de la mayoría de los saurópodos titanosaurios, donde se ubica medialmente a dichos procesos. En *Jainosaurus*, *Lirainosaurus astibiae* (Díez Díaz *et al.*, 2011; Fig. 2 y 4), *Muyelensaurus*, *Vahiny* (Curry Rogers y Wilson, 2014; Fig. 3C, D) y *Phuwiangosaurus* (Suttethorn *et al.*, 2009; Fig.9D) dicho foramen se ubica lateralmente a los procesos basipterigoideos, condición primitiva común entre los saurópodos no-titanosaurios (Paulina Carabajal, 2012; Curry Rogers y Wilson, 2014) como *Amargasaurus* (Paulina Carabajal *et al.*, 2014; Fig.1B). La posición del foramen de las carótidas internas, en *Kaijutitan maui*, se encontraría en un posición intermedia entre la condición basal (ubicación lateral) presente en algunos saurópodos, como los mencionados anteriormente, y la condición derivada (ubicación medial) presente en saurópodos como *Bonatitan*, *Nemegtosaurus*, *Pitekunsaurus* y el ejemplar MML-

194 (García *et al.*, 2008) (Fig. 34). Debido a que el complejo presfenoides-paraesfenoides está erosionado e incompleto, es posible observar la fosa pituitaria parcialmente expuesta anteriormente, la cual es ovalada transversalmente y dorsoventralmente comprimida. La cavidad pituitaria se ubica como en el ejemplar MML-194 (García *et al.*, 2008; Fig. 1C) anteriormente a los forámenes de las carótidas internas, las cuales penetran la cavidad posteroventralmente.



**Figura 34.** Neurocráneo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/1) (en gris) en vista ventral (A), comparando la posición de las carótidas internas (en rojo) con el neurocráneo de otros saurópodos titanosauriformes, (B), el ejemplar MML-194 (García *et al.*, 2008), (C), *Pitekunsaurus*, en vista ventral, y (D), *Vahiny*, (E), *Muyelensaurus* en vista lateral. Las imágenes no se encuentran a escala. **Abreviaturas anatómicas:** bpt, basipterigoides; bt, tuberosidad basal; cr.pro, crista proótica; ic, carótida interna; mf, forámen metótico; oc, cóndilo occipital; of, fenestra oval; pop, proceso paraoccipital; Ps, presfenoides; II-V, nervios craneanos. Las siluetas fuerdon dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descriptos.

**Tabla 8. Medidas comparativas (en cm) del neurocráneo de *Kaijutitan maui* MAU-Pv-CM-522/12 con otros saurópodos.**

Taxon	Distancia entre			Cóndilo occipital		Foramen magnum		so
	eo-eo	ppo-ppo	tb-tb	Alto	Ancho	Alto	Ancho	Alto
<i>Giraffatitan</i> HMN S66	21,50	29,30	7,20	6,70	6,90	–	–	–
<b><i>Kaijutitan</i> MAU-Pv-CM-522</b>	20,50	27,00**	13,28	5,54	6,38	3,58	3,59*	4,69
<i>Brachiosaurus</i> sp. USNM 5730	–	29,30	–	6,50	–	–	–	–
<i>Antactosaurus</i> MACN 6904	11,82	–	7,45	4,00	4,06	3,61	2,57	3,66
<i>Sarmientosaurus</i> MDT-PV 2	–	–	–	–	–	3,30	2,40	3,40
<i>Narambuenatitan</i> MAU-Pv-N-425	10,75	13,61*	7,79	2,98	3,15	2,50	2,12	3,27
<i>Pitekunsaurus</i> MAU-Pv-AG-446	9,54*	12,71*	5,94	2,11	2,39	2,71	2,21	2,33

**Referencias:** eo, exoccipital; ppo, proceso paraoccipital; so, supraoccipital; tb, tuberosidades basales. (\*), material incompleto; (\*\*), medida estimada; (-), no disponible (elemento no preservado).

## Postcráneo

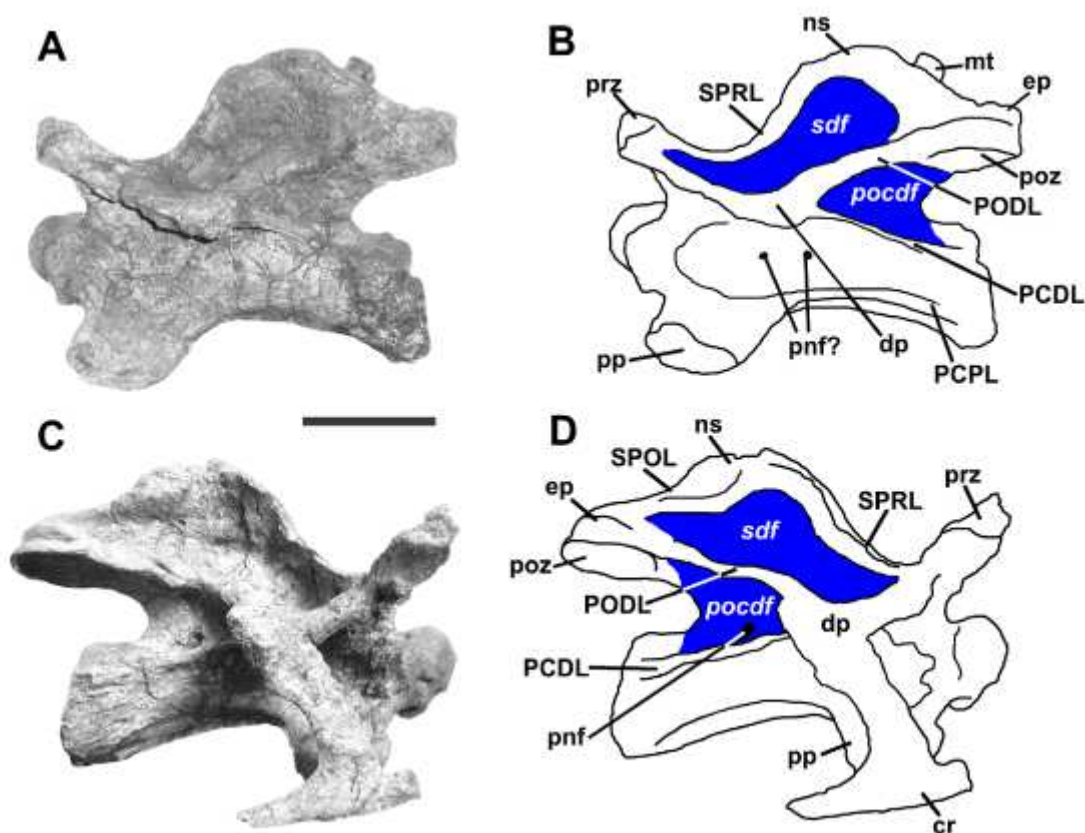
### Esqueleto axial

*Vértebra cervical anterior* (MAU-Pv-CM-522/2) (Fig. 35-37). Debido a su morfología, y tamaño relativo, y comparada con otra vértebra cervical recuperada referida a una cervical posterior, se infiere que esta cervical correspondería al sector anterior del cuello, probablemente a la tercera vértebra cervical (C3) de *Kaijutitan maui*. La misma se encuentra completa y en buen estado de preservación. El centro vertebral es opistocélico, alargado, y muy comprimido lateralmente, especialmente en la región media. Esta compresión lateral es interpretada como una condición natural. La superficie ventral del centro vertebral presenta una marcada concavidad entre las parapófisis que carece de la cresta medial observada en *Mongolosaurus* (Mannion, 2010; Fig. 8B). En *Kaijutitan maui*, dicha concavidad se encuentra sólo en el sector anterior del centro vertebral, el cual se hace marcadamente convexo posteriormente. En el probable dicraeosáurido *Suuwassea* (Harris, 2006; Fig. 5F) y el titanosaurio *Pitekunsaurus*, dicha concavidad se extiende prácticamente a lo largo de toda la longitud ventral del centro vertebral. La C3 de *Euhelopus zdansky* (Wilson y Upchurch, 2009) presenta una superficie ventral cóncava entre las parapófisis como en *Kaijutitan maui*, pero ésta se hace plana posteriormente. En la cara ventral se desarrollan dos crestas originadas desde el borde posterior de las parapófisis que convergen medialmente para dar origen a una quilla medial, la cual se extiende hasta el borde posterior del centro vertebral. Lateralmente el



centro vertebral carece de pleurocelos, como en las cervicales de *Patagotitan mayorum* (Carballido *et al.*, 2017) *Muyelensaurus* y *Overosaurus*, presentando en su lugar una depresión anteroposteriormente cóncava que ocupa casi toda su longitud, con pneumatoporos muy pequeños ubicados en el sector más profundo de dicha depresión, que la diferencia de los presentes en las cervicales de *Sauroposeidon* (Wedel *et al.*, 2000; Fig. 1), *Europatitan easwoodi* (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017; Fig. 5) *Phuwiangosaurus* (Suteethorn *et al.*, 2009; Fig.12) y *Saltasaurus* (Zurriaguz y Powell, 2015; Fig. 5) que presenta pleurocelos con bordes bien definidos. Por otro lado *Euhelopus* (Wilson y Upchurch, 2009; Fig. 8) presenta un pleurocelo pequeño en la vértebra C3 pero profundamente excavado dividido por una cresta que se encuentra más desarrollada hacia las cervicales posteriores. A pesar de que el cóndilo anterior se encuentra ligeramente deformado, es de forma oval, con el diámetro mayor ubicado transversalmente, y presenta un surco o escotadura medial. El cóndilo posterior carece de una muesca dorsal, y presenta, en vista posterior, un aspecto cuadrangular con el borde dorsal cóncavo y el ventral ligeramente plano. El borde ventral del cóndilo posterior se encuentra más proyectado posteriormente que el borde dorsal como en *Euhelopus* (Wilson y Upchurch, 2009; Fig. 8), a la inversa de lo que se observa en *Mongolosaurus* (Mannion, 2010; Fig. 8A y 9B). La superficie lateral del centro vertebral es anteroposteriormente cóncava, carece de pleurocelo verdadero pero posee, principalmente en el lado izquierdo, dos orificios neumáticos pequeños. A ambos lados del canal neural, observables en vista anterior, se encuentran las fosas centroprezygapofiseales (*cprf*). Estas son subtriangulares y están delimitadas por la división medial de la lámina centroprezygapofiseal (mdCPRL), la lámina intraprezygapofiseal (TPRL) y una robusta lámina centroprezygapofiseal (CPRL). A ambos lados del canal neural, observables en vista posterior, se encuentran las fosas postzygapofisarias triangulares (*cpof*), pequeñas y triangulares, delimitadas medialmente por la división medial de la lámina centropostzygapofiseal (mdCPOL), lateralmente por la lámina centropostzygapofiseal lateral (ICPOL) y lateralmente por la lámina centropostzygapofiseal lateral (ICPOL) y dorsomedialmente por la lámina intrapostzygapofiseal (TPOL). En *Erketu*, las *cprf* y *cpof* son más grandes, presentando una TPOL bien desarrollada (Ksepka y Norrell, 2006), la cual está ausente en el C3 cervical de *Kaijutitan*. *Phuwiangosaurus* (Suteethorn, 2009), presenta una *cprf* bien desarrollada, mientras que las cervicales anteriores de *Saltasaurus* presentan sólo la *cpof* (obs. personal). Las diapófisis se ubican al nivel del techo del canal neural. Se encuentran ligeramente proyectadas ventralmente y, en vista dorsal, tienen un contorno triangular, con el vértice

proyectado posteriormente y expandido dorsoventralmente. Las parapófisis son dorsoventralmente planas, no excavadas dorsalmente, y se proyectan ventralmente en un ángulo mayor que las diapófisis. Esta marcada proyección ventral de las parapófisis genera que la costilla cervical se encuentre “colgando” por debajo del nivel de la cara ventral del cuerpo vertebral como ocurre en *Overosaurus paradasorum* (Coria *et al.*, 2013; Fig. 2) aunque con menor desarrollo que en los euhelopódidos (D’Emic, 2012). Las diapófisis se encuentran conectadas a la prezigapófisis por una robusta lámina espinoprezigodiapofiseal (SPRL), a la postzigapófisis por una robusta lámina postzigodiapofiseal (PODL), y al arco neural por una delgada lámina centrodiapofiseal posterior (PCDL). En vista posterior, las láminas

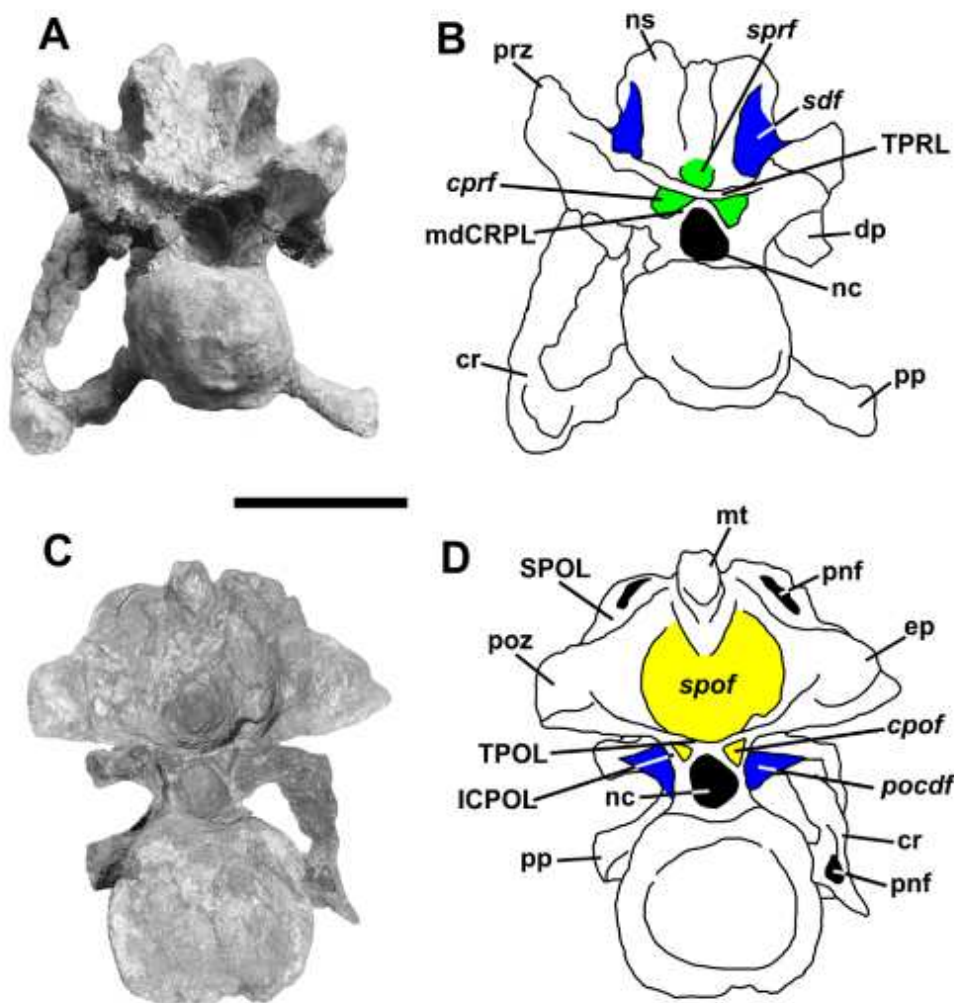


**Figura 35.** Vértebra cervical anterior de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/2). (A, B) en vista lateral izquierda y (C, D) lateral derecha. Escala grafica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** cr, costilla cervical; dp, diapófisis; ep, epipófisis; mt, metapófisis; ns, espina neural; poz, postzigapófisis; PCDL, lámina centrodiapofiseal posterior; *podcf*, fosa postero-centrodiapofiseal; prz, prezigapófisis; pnf, foramen neumático; PODL, lámina postzigodiapofiseal; PCPL, lámina centroparapofiseal posterior; pp, parapófisis; sdf, fosa espinodiapofiseal; SPRL, lámina espinoprezigapofiseal; SPOL, lámina espinopostzigapofiseal.

postzigodiapofiseal (PODL) y centrodiapofiseal posterior (PCDL) delimitan una fosa postzigapofiseal centrodiapofiseal (*podcf*) poco profunda, en la cual se observa un foramen

subcircular posiblemente de naturaleza neumática. Las prezigapófisis son gráciles en comparación con las robustas postzigapófisis. Las prezigapófisis se proyectan anterodorsalmente, y no superan el borde anterior del centro vertebral, como ocurre en las cervicales anteriores de otros saurópodos como *Futalognkosaurus* (Calvo *et al.*, 2007c; Fig. 7), *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 5.1-2), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 7C) y *Saltasaurus* (Powell, 1992; 2003; Fig. 5A y 6A). Debido al estado de preservación de las prezigapófisis, no se puede asegurar la presencia de pre-epipófisis. Las prezigapófisis se encuentran unidas al centro vertebral por la lámina centroprezigapofiseal (CPRL), a la diapófisis por la lámina prezigodiapofiseal (PRDL), y a cada metapófisis por una lámina espinoprezigapofiseal (SPRL) que se proyecta desde el borde lateral de las carillas articulares y se inclina lateralmente. La lámina prezigodiapofiseal (PRDL) se encuentra bien desarrollada como en la vértebra C4? de *Bonitasaura salgadoi* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 3A-D) y en las cervicales anteriores de *Futalongkosaurus* (Calvo *et al.*, 2007c; Fig. 7). Ambas prezigapófisis se encuentran conectadas por una lámina interprezigapofiseal (TPRL) que delimita anteriormente el techo del canal neural. Debido a que los bordes distales de las prezigapófisis se encuentran incompletos y que la superficie de las carillas articulares no se define con claridad, no es posible describir su morfología. Anteriormente, entre las láminas espinoprezigapofiseales (SPRL) y la lámina intraprezigapofiseal (TPRL), se observa una pequeña fosa espinoprezigapofiseal (*sprf*) de contorno ovalado. La espina neural es relativamente baja y bífida, conformada por dos estructuras (metapófisis) anteroposteriormente elongadas y posterolateralmente expandidas. La espina neural, se ubica desde la mitad hacia atrás del centro vertebral. La superficie lateral de la espina neural es ligeramente cóncava anteroposteriormente. Esta concavidad forma parte de la fosa espinodiapofisial. Entre otros titanosauriformes que presentan espinas cervicales bífidas (Fig. 38) se encuentran *Erketu*, con sólo una muesca en la C3, pasando a una depresión moderada en la C4 (Ksepka y Norell, 2006; Fig.5), *Phuwiangosaurus* con una espina bífida a partir de la vértebra C7 (Suteethorn *et al.*, 2009; Fig.12), *Euhelopus* con una espina bífida a partir de la vértebra C12, siendo en esta posición poco desarrollada, y *Huabeisaurus allocotus* (Pang y Cheng, 2000) con espina bífida sólo en las cervicales posteriores (D’Emic *et al.*, 2013; Fig. 6). La vértebra C3 de *Mongolosaurus* (Mannion, 2010; Fig. 7) presenta una espina distalmente bífida, generada (sensu Gilmore, 1933) por procesos espinosos bífidos formados por crestas longitudinales paralelas. La superficie presente entre ambas metapófisis es transversalmente cóncava y se extiende anteroposteriormente desde la lámina

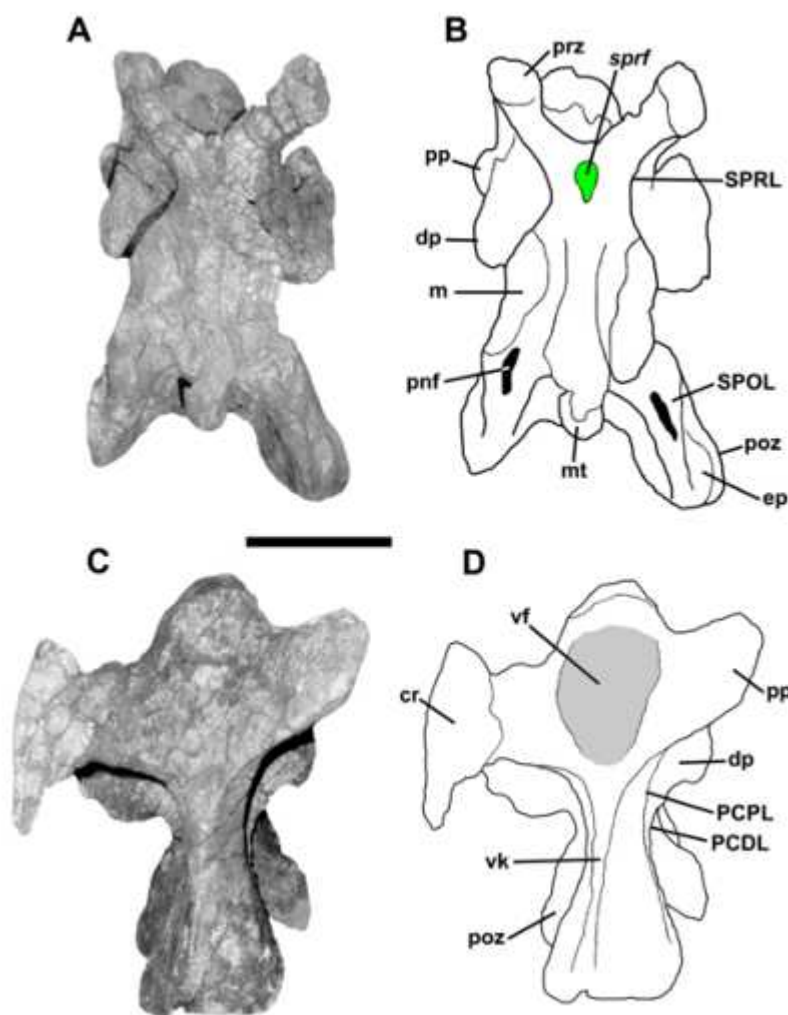
intraprezigapofiseal (TPRL) hasta una estructura ósea prominente ubicada posteromedialmente a dichas metapófisis. Dicha estructura ósea, denominada aquí como tubérculo medial (Fig. 35A y B, 36C y D, 37A y B), se proyecta superando el borde posterior de las metapófisis, por lo que puede ser observada en vista lateral. Este tubérculo medial es de sección cilíndrica, con una superficie dorsal transversalmente cóncava, que se continúa con la superficie cóncava entre las metapófisis. Su extremo distal es subesférico, asemejándolo a un cóndilo occipital. El extremo distal de este tubérculo medial, es subesférico, asemejándose a un cóndilo occipital. Este tubérculo, no registrado en las vértebras cervicales de ningún otro saurópodo, es interpretado como una estructura para el anclaje de ligamentos elásticos intervertebrales (Schwarz *et al.*, 2007), *Lig. elasticum interlaminare/Lig. interspinale* (Tsuihiji, 2004), probablemente entre las espinas neurales. Las postzigapófisis son robustas, presentan carillas articulares subcirculares amplias, ligeramente inclinadas lateralmente, que poseen aproximadamente el doble del tamaño que las prezigapófisis. Se encuentran conectadas a la espina por robustas láminas espinopostzigapofiseales (SPOL), a la diapófisis por láminas postzigodiapofiseales (PODL), y entre ambas por una delgada lámina intrapostzigapofiseal (TPOL). La lámina espinopostzigapofiseal (SPOL) se bifurca proximalmente en el sector espinal, generando entre ellas cavidades neumáticas profundas y anteroposteriormente elongadas. Estructuras similares son observadas en las cervicales anteriores y medias del titanosaurio *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 5. 3 y 4), aunque en este último dichas estructuras son pares o se encuentran divididas por un septo y presentan un desarrollo menor. Las láminas postzigodiapofiseales (PODL) están integradas por una lámina simple, diferente a los segmentos diapofiseal y zigapofiseal en los que dicha lámina se encuentra dividida en *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 3C) y *Uberabatitan riberoi* (Salgado and Carvalho, 2008; Fig. 4C y 5A). Sobre las postzigapófisis como en *Erketu ellisoni* (Ksepka y Norrell, 2006; Fig. 4), la vértebra C3 presenta epipófisis, las cuales no presentan un gran desarrollo como ocurre en *Euhelopus zdanskyi* (Wilson y Upchurch, 2009; Fig. 8), *Mongolosaurus* (Mannion, 2010; Fig. 8) y *Phuwiangosaurus* (Suteethorn, 2009; Fig. 12).



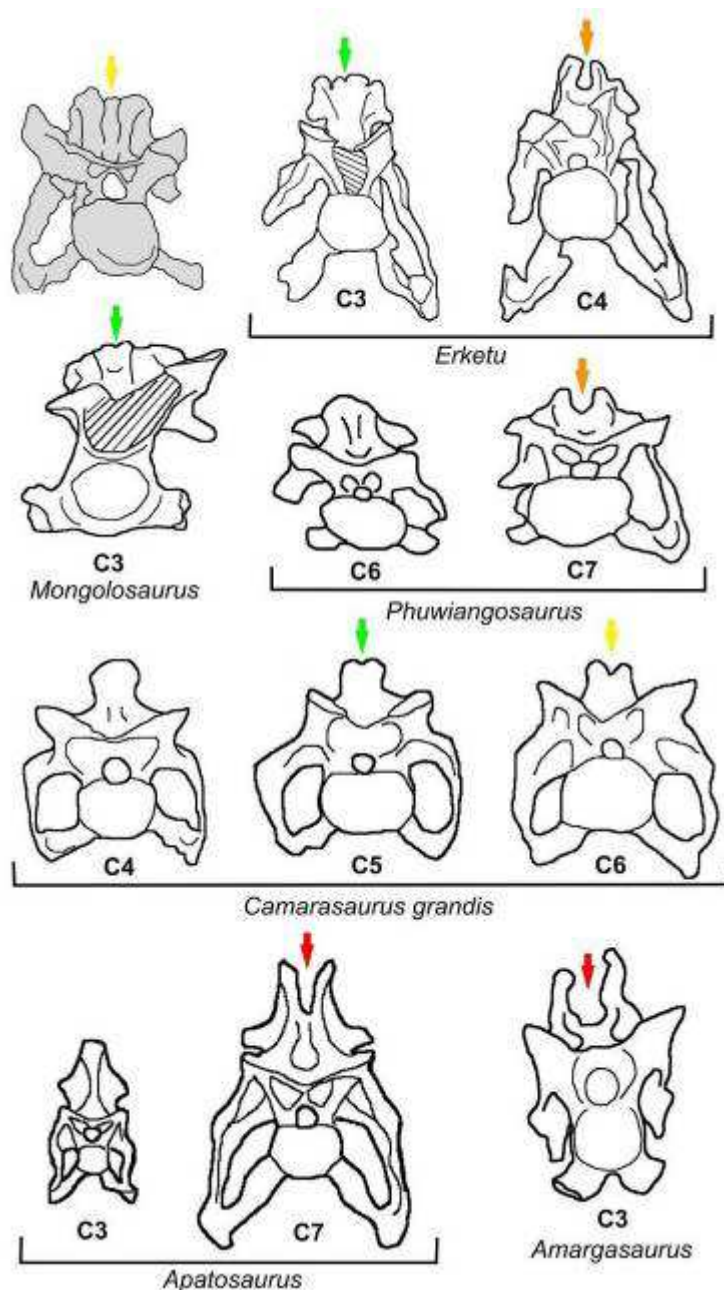
**Figura 36.** Vértebra cervical anterior de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/2). (A, B), en vista anterior y (C, D) posterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** cr, costilla cervical; *cpof*, fosa centropostzigapofiseal; *cprf*, fosa centroprezigapofiseal; dp, diapófisis; ep, epipófisis; ICPOL, lámina centropostzigapofiseal lateral; mdCPRL, división medial de la lámina centroprezigapofiseal; mt, tubérculo medial; nc, canal neural; ns, espina neural; poz, postzigapófisis; PCDL, lámina centrodiapofiseal posterior; *pocdf*, fosa posteroCentrodiapofiseal; prz, prezigapófisis; pnf, foramen neumático; PODL, lámina postzigodiapofiseal; PCPL, lámina centroparapofiseal posterior; pp, parapófisis; *sdf*, fosa espinodiapofiseal; *spof*, fosa espinopostzigapofiseal; *sprf*, fosa espinoprezigapofiseal; SPRL, lámina espinoprezigapofiseal; SPOL, lámina espinopostzigapofiseal, TPOL, lámina intrapostzigapofiseal; TPRL, lámina intraprezigapofiseal.

La vértebra cervical carece de una lámina epifisial-prezigapofisial (EPRL). Posteriormente entre las postzigapófisis, sobre el techo del canal neural, se observa una fosa espinopostzigapofiseal (*spof*) profunda y transversalmente amplia, que alcanza la mitad del centro vertebral. Se ha preservado el sector articular de la costilla cervical derecha fusionada a la parapófisis y diapófisis, mientras que la izquierda, la cual preserva además la porción proximal del proceso posterior, se encontraba desarticulada pero asociada a la misma. Posteromedialmente entre el capítulo y el tubérculo ambas costillas cervicales presentan un

forámen neumático. El forámen correspondiente a la costilla derecha se encuentra dividido por un septo. El proceso anterior de ambas costillas cervicales es corto y curvado medialmente. Al menos en la porción preservada, el proceso posterior de la costilla izquierda es recto, laminar y presenta una cresta en su borde lateroventral que le confiere, en sección transversal, con forma de “T”.



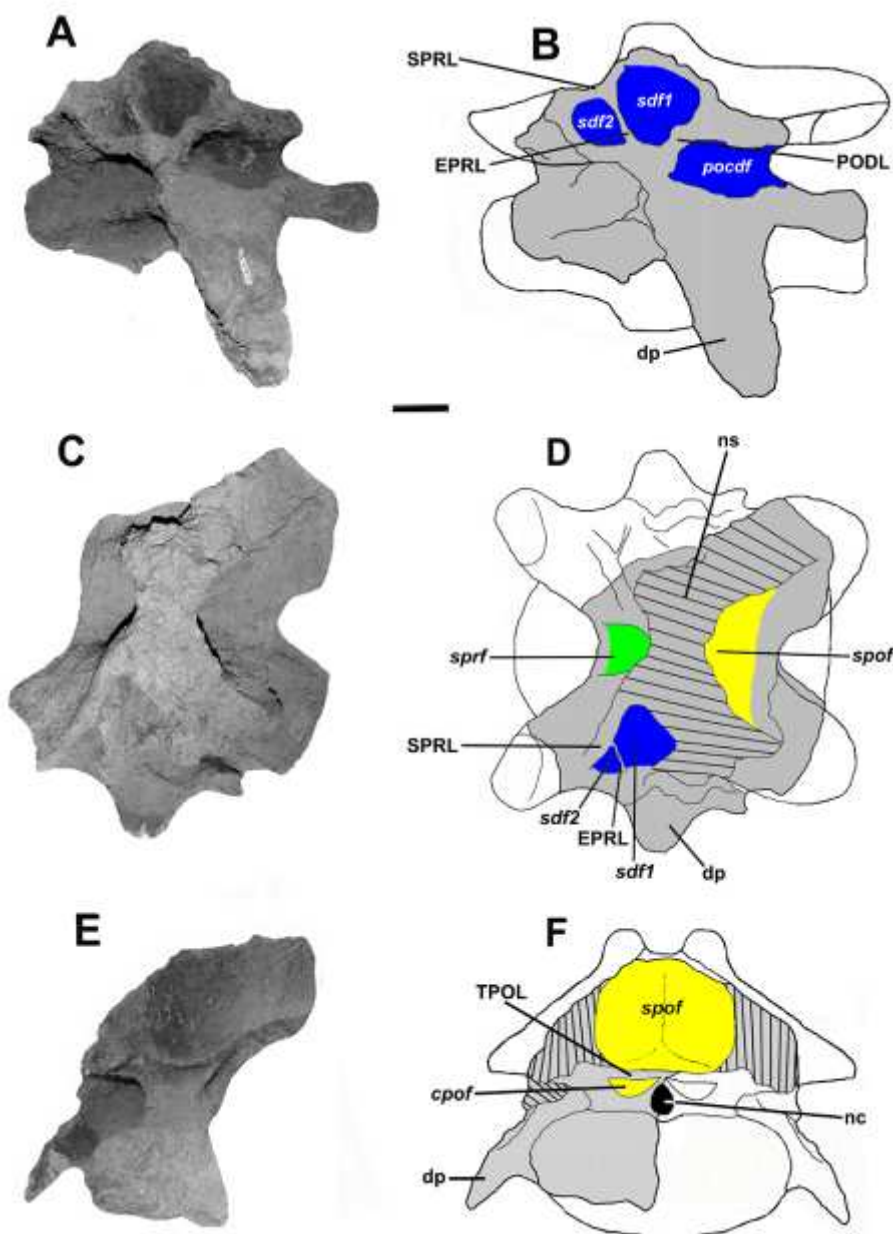
**Figura 37.** Vértebra cervical anterior de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/2). (A, B), en vista dorsal y (C, D) ventral. Escala grafica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** cr, costilla cervical; dp, diapófisis; ep, epipófisis; m, metapófisis; mt, tubérculo medial; nc, canal neural; ns, espina neural; poz, postzigapófisis; PCDL, lámina centrodiapofiseal posterior; prz, prezigapófisis; pnf, foramen neumático; PCPL, lámina centroparapofiseal posterior; pp, parapófisis; sprf, fosa espinoprezigapofiseal; SPRL, lámina espinoprezigapofiseal; SPOL, lámina espinopostzigapofiseal, vf, fosa ventral; vk, quilla ventral.



**Figura 38.** Vértebra cervical anterior de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/2) (en gris) en vista anterior, comparada con las vértebras cervicales de otros saurópodos con espinas bífidas. Las flechas indican el grado de desarrollo de las espinas bífidas: verde (muesca), amarillo (leve), naranja (moderado), y rojo (fuerte). Las imágenes no se encuentran a escala. Las siluetas fuerdon dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descritos.

*Vértebra cervical posterior.* Otro de los elementos cervicales recuperados, corresponde a una vértebra cervical posterior (MAU-Pv-CM-522/9) (Fig. 39), muy incompleta y mal preservada. De acuerdo a comparaciones con ejemplares de sauropodos actualmente bajo estudio, pertenecientes a la colección del Museo Municipal *Argentino Urquiza*, es asignada tentativamente como la vértebra C12? La vértebra cervical posterior de *Kaijutitan maui* solo

conserva parte del arco neural, parte de la diapófisis izquierda y la región posterodorsal del centro vertebral. La inclinación dorsoventral de la diapófisis sugiere que, como en la cervical anterior, la parapófisis se proyectaba ventralmente, generando que la costilla cervical se ubique por debajo del nivel del centro vertebral. La vértebra presenta fosas



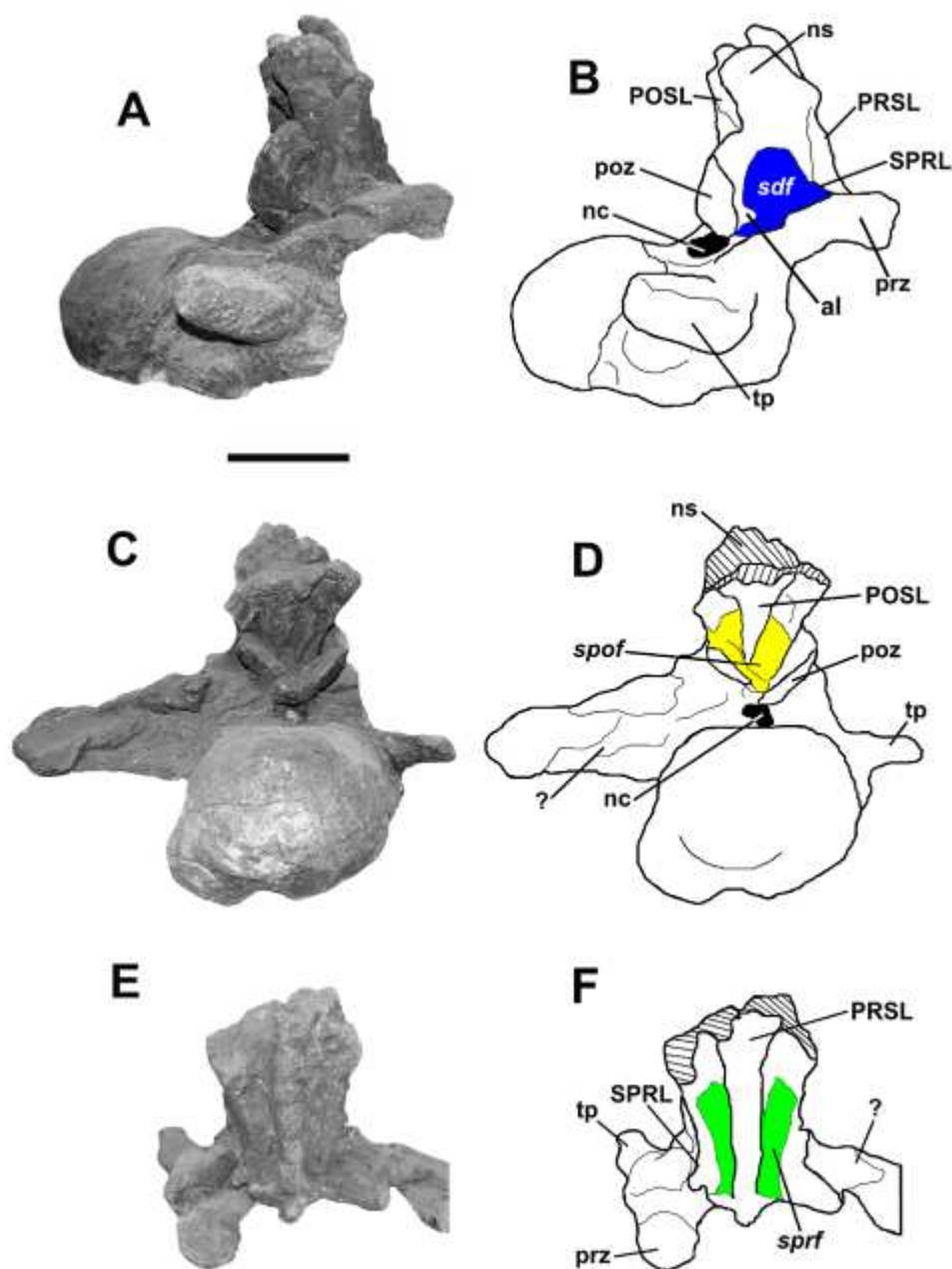
**Figura 39.** Vértebra cervical posterior de *Kaijuitan maui* (MAU-Pv-CM-522/9). (A-B), vista lateral izquierda, (C-D), dorsal y (E-F), posterior. (B, D y F), reconstrucción hipotética. En gris el material preservado. Escala grafica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** *cpof*, fosa centropostzigapofiseal; *dp*, diapófisis; *EPRL*, lámina epipofiseal-prezigapofiseal; *nc*, canal neural; *ns*, espina neural; *PODL*, lámina postzigodiapofiseal; *sdf*, fosa spinodiapofiseal; *spof*, fosa espinopostzigapofiseal; *sprf*, fosa espinoprezigapofiseal; *SPRL*, lámina espinoprezigapofiseal; *TPOL*, lámina intrapostzigapofiseal.



espinoprezigapofiseal (*sprf*) y espinopostzigapofiseal (*spof*) bien desarrolladas, siendo esta última la más profunda. A pesar de que la espina neural no se ha preservado, la estructura de la base sugiere que ésta sería transversalmente ancha y anteroposteriormente comprimida. Al igual que la cervical anterior, ésta podría haber sido bífida con dos metapófisis como en *Phuwiangosaurus* (Suteethorn, 2009). Posteriormente a la lámina espinoprezigapofiseal (SPRL), se observa una corta lámina que contacta a ésta y que se proyecta posterodorsalmente, denominada aquí como lámina epipofiseal-prezigapofiseal (EPRL) basado en Wilson *et al.* (2011b). La EPRL, divide a dos profundas y subtriangulares fosas supradiapofiseales, *sdf1* y *sdf2* (Fig. 38A-D) Al igual que en la cervical anterior, posteriormente, sobre el margen izquierdo del canal neural, se observa una *cpof* de gran tamaño, la cual presenta un contorno subtriangular. Dicha fosa se encuentra delimitada por la división medial de la mdCPOL, la ICPOL y la TPOL. Las *cprf* y *cpof* están presentes en las cervicales posteriores de *Europasaurus* (Carballido y Sander, 2014; Fig. 13 A y C) y *Overosaurus* (Coria *et al.*, 2013; Fig. 2C-E). Por otro lado, las vértebras cervicales posteriores de *Saltasaurus*, *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2014; Fig.4 B) y *Trigonosaurus pricei* (Campos *et al.*, 2005; Fig. 4, 8 y 12) presentan solo las *cpof*.

*Vértebra caudal anterior.* La vértebra caudal anterior de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/35) (Fig. 40) es procélica, con un centro vertebral ligeramente más ancho que alto y con un cóndilo prominente. Las caras laterales son ligeramente cóncavas en sentido anteroposterior, careciendo de pleurocelos y/o cualquier otra excavación. En vista posterior (Fig. 40, C y D) se observa una prominencia en el borde ventral izquierdo, que corresponde a la faceta articular de los arcos hemales. El proceso transversal derecho se encuentra bien desarrollado y proyectado lateroposteriormente. El tubérculo en su margen dorsal presente en *Baurutitan* (Kellner *et al.*, 2005) no se observa en *Kaijutitan*. El proceso transversal izquierdo se encuentra fusionado a un hueso indeterminado que impide observar su morfología. El arco neural se encuentra ubicado en la mitad anterior del centro vertebral, casi sobre el borde anterior. Las prezigapófisis poseen carillas articulares subcirculares, son cortas, robustas y se encuentran proyectadas anterodorsalmente en un ángulo aproximado de 45° respecto de la horizontal. Las prezigapófisis carecen de las superficies articulares expandidas que caracterizan a algunos aeolosaurinos, y su curvatura en vista lateral se interpreta como un artefacto de preservación. Las prezigapófisis se conectan a la espina por cortas láminas espinoprezigapofiseales, que se unen a la base de la espina neural. La espina neural se encuentra incompleta distalmente, es comprimida anteroposteriormente como en *Patagotitan*

(Carballido *et al.*, 2017; Fig.2 I y L) y *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 7C), y se ensancha hacia su extremo distal como en *Futalognkosaurus* (Calvo *et al.*, 2007c; Fig.16 y 17). Se inclina posteriormente en un ángulo aproximadamente de entre 95°-100° respecto de la horizontal, similar a lo que ocurre en *Giraffatitan* (Janensch, 1950; Fig. 3), *Phuwiangosaurus*



**Figura 40.** Vértebra caudal anterior de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/35). (A-B), vista lateral derecha, (C-D), posterior y (E-F), anterior. Escala grafica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** al, lámina accesoria, nc, canal neural; ns, espina neural; **PODL**, lámina postzigodiapofiseal; **POSL**, lámina postespinal; **poz**, postzigapófisis; **PRSL**, lámina prespinal; **prz**, prezigapófisis; **sdf**, fosa espinodiapofiseal; **spof**, fosa espinopostzigapofiseal; **sprf**, fosa espinoprezigapofiseal; **SPRL**, lámina espinoprezigapofiseal; **tp**, proceso transverso.

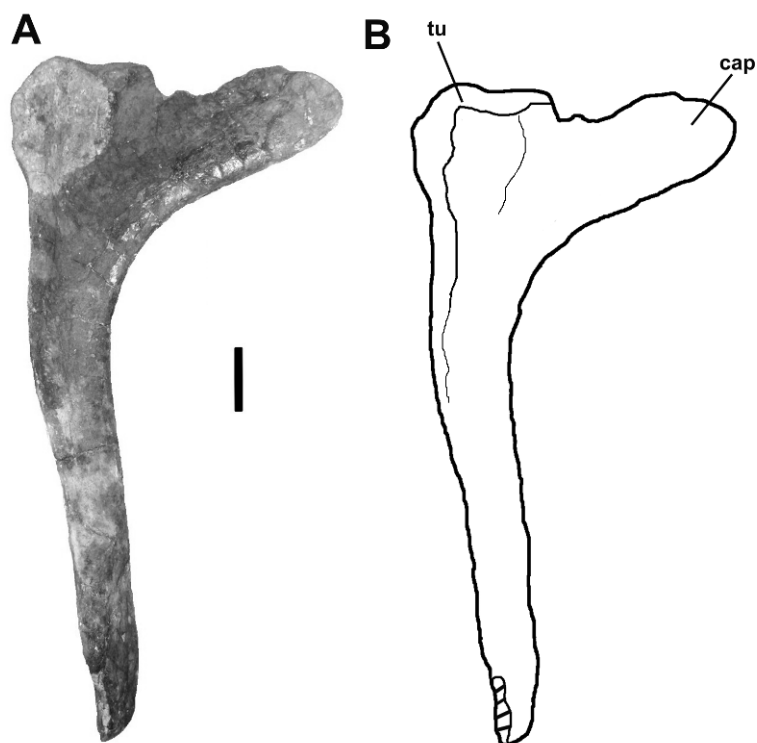
(Suteethorn *et al.*, 2009; Fig. 16C), *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 5A, B y E), *Malawisaurus* (Gomani, 2003; Fig. 14), *Baurutitan* (Kellner *et al.*, 2005 ;Fig. 16), *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig. 5C y E), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 27C y D), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig.7C), *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 9) y *Saltasaurus* (Powell, 1992; Fig.21B). En *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 8A-D), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 6A) y *Neuquensaurus* (Salgado *et al.*, 2005; Fig. 6B y C) las caudales más anteriores poseen espinas neurales con un ángulo de inclinación posterior muy marcado de aproximadamente 140°-145° respecto de la horizontal. Contrariamente, *Trigonosaurus* presenta caudales anteriores (Campos *et al.*, 2005; Fig. 25) con la espina neural inclinada hacia adelante en un ángulo aproximado de 80°-85° respecto de la horizontal. La espina, presenta una robusta lámina prespinal y postspinal bien desarrolladas como en *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 4E y 5A), *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017; Fig.2 H y J) y *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 7A y B), que se proyectan hasta el extremo distal. La lámina postspinal se ensancha distalmente. La vértebra caudal anterior de *Kaijutitan* presenta una SPRL corta similar a la observada en *Mendozasaurus* y *Patagotitan*. Las postzigapófisis son de contorno subtriangular y se encuentran unidas a la espina por cortas SPOL. Ambas postzigapófisis se unen ventralmente formando un ángulo cercano a los 45°, delimitando una profunda fosa postspinal. La vértebra carece del complejo hipófeno-hipantro presente en las caudales anteriores de *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig.7B). Lateralmente, la espina neural presenta una depresión, la cual corresponde a la *sdf*, delimitada anteriormente por la SPRL y posteriormente por la SPOL. Delimitando ventralmente dicha fosa, se observan evidencias de la presencia de una delgada lámina accesoria que une a la postzigapófisis con la prezigapófisis.

### **Elementos costales**

*Costillas cervicales.* De las costillas cervicales no asociados a los elementos vertebrales de *Kaijutitan maui*, se han recuperado algunos tramos incompletos (MAU-Pv-CM-522/5 y 6). Uno de ellos (MAU-Pv-CM-522/5) es un fragmento laminar, lateralmente comprimido y con una ligera curvatura ventral, el cual es interpretado como parte de la región proximal de una costilla cervical. Otros de los tramos (MAU-Pv-CM-522/6) son rectos y presentan una sección subcircular, los cuales corresponderían al sector distal de una costilla cervical.

*Costillas dorsales.* Entre las costillas dorsales recuperadas de *Kaijutitan maui*, se ha preservado una costilla dorsal izquierda (MAU-Pv-CM-522/11) (Fig. 41) probablemente la 2ª costilla dorsal, asignación basada en comparaciones con el titanosaurio *Overosaurus* (Coria *et*

al., 2013; Fig. 7), el cual preserva los cuatro primeros pares de costillas dorsales articuladas. La costilla preserva los dos tercios proximales, careciendo del extremo distal. Como en la 2ª costilla dorsal de *Overosaurus*, el capítulo es el doble de largo que el tubérculo y relativamente más grácil.



**Figura 41.** Costilla dorsal anterior izquierda de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/11). (A-B), vista posterior. Escala grafica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** cap, capítulo; tu, tubérculo.

La porción articular, formada por el capítulo y el tubérculo, presenta una cara anterior convexa y una cara posterior cóncava presente en los rebbquisáuridos, *Camarasaurus* y *Europatitan* (Torcida Fernández-Baldor, 2017; Fig. 9), carácter interpretado como sinapomorfía de Neosaurópoda (sensu Wilson y Sereno, 1998). En su sector proximal, sobre la cara posterior, no se observan forámenes neumáticos, como en los titanosauriformes. El vástago de la costilla es prácticamente recto con una sección transversal subtriangular en el sector proximal.

Se ha recuperado otra costilla dorsal (MAU-Pv-CM-522/27) la cual se encuentra incompleta proximalmente. Otras porciones de vástagos de costillas dorsales de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/8 y 18) fueron recuperadas, las cuales son comprimidas y ligeramente curvadas lateromedialmente.

**Tabla 9. Medidas (en cm) de elementos del esqueleto axial y costal de *Kaijutitan maui*.**

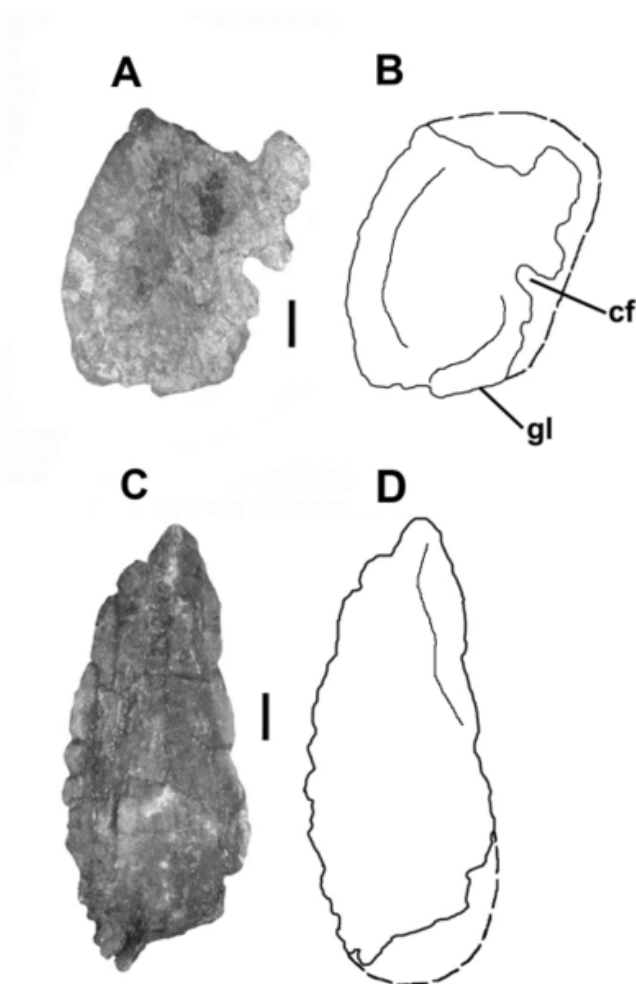
Elemento	Dimensión	Medida
Cervical anterior (MAU-Pv-CM-522/2)	Altura de la vértebra	21,5
	Longitud del centro vertebral	33
	Altura del centro vertebral	9,5
	Ancho del centro vertebral	12
	Índice de elongación (EI)	1,3
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	12,5
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	16*
Cervical posterior (MAU-Pv-CM-522/9)	Altura de la vértebra	-
	Longitud del centro vertebral	70*
	Altura del centro vertebral	-
	Ancho del centro vertebral	25*
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	-
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	-
Caudal anterior (MAU-Pv-CM-522/35)	Altura de la vértebra	50*
	Longitud del centro vertebral	28,5
	Altura del centro vertebral	17
	Ancho del centro vertebral	24
2º Costilla dorsal (MAU-Pv-CM-522/11)	Longitud proximodistal	180*
	Distancia entre el tubérculo y capítulo	50
Costilla dorsal (MAU-Pv-CM-522/27)	Longitud proximodistal	127
	Distancia entre el tubérculo y capítulo	-

**Referencias:** (°), medida considerada desde la mitad de la superficie articular; (\*), medidas estimadas; (-), no disponible (elemento no preservado).

### Cintura escapular y miembro anterior

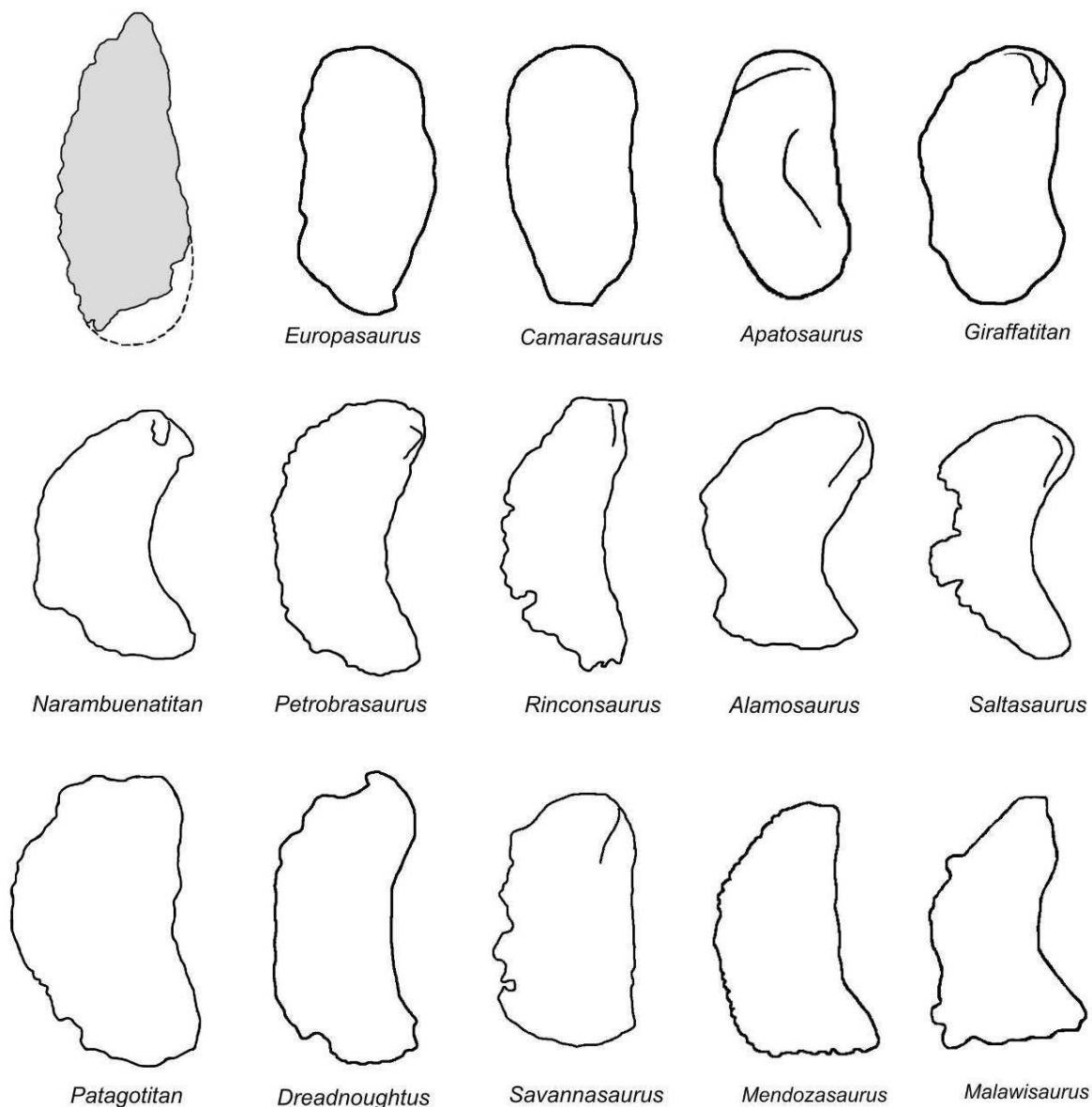
*Placa esternal.* La placa esternal izquierda de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/17) (Fig. 42A-B) se encuentra incompleta en su extremo distal. A pesar de esto, se infiere que presenta una forma ovalada similar a la presente en macronarios como *Camarasaurus*, titanosauriformes como *Giraffatitan* y en el titanosaurio *Savannasaurus* (Poropat *et al.*, 2016; Fig. 4j) (Fig. 43). Esta morfología difiere de la típica forma semilunar presente en los titanosaurios como *Malawisaurus* (Gomani, 2005; Fig. 19), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009, Fig. 34), *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Plate 7, Fig. 2), *Aelosaurus* sp. (Salgado *et al.*, 1997a; Fig. 3A), *Rinconsaurus* (Calvo y González Riga,

2003; Plate 3D), *Muyelensaurus*, *Narambuenatitan*, *Petrobrasaurus* (Filippi et al., 2011a; Fig. 6B, C), el Individuo A de *Loma de los Jotes* (MAU-Pv-LJ-471/8), *Mendozasaurus* y *Saltasaurus* (Powell, 1992; Fig. 30). El borde medial es claramente convexo mientras que el borde lateral es prácticamente recto o sutilmente cóncavo. El borde medial presenta una serie de prominentes rugosidades irregulares delimitadas por hendiduras (“*indentation*”, González Riga, 2003), probablemente para la articulación con la placa del lado opuesto. El extremo proximal es notablemente grueso y robusto, y es distalmente más laminar hacia la mitad de la placa. Ventralmente, cerca del margen anterior, la placa esternal presenta una prominencia, producto de una fractura y desplazamiento de un sector de hueso, que no correspondería a la cresta ventral presente en algunos titanosaurios (e.g.: *Saltasaurus*, *Epachthosaurus*, *Lirainosaurus*, (Sanz et al., 1999). La proporción de la longitud de la placa esternal / húmero



**Figura 42.** *Kaijutitan maui*. Placa esternal izquierda (MAU-Pv-CM-522/17). (A-B), vista anteroventral. Coracoides izquierdo (MAU-Pv-CM-522/19). (C-D), vista lateral. Escala grafica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** cf, forámen coracoideo; gl, cavidad glenoidea.

en *Kaijutitan* es aproximadamente 0.63 (Carácter 154, estado 0; Upchurch, 1998) como en *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*, *Petrobrasaurus* (0.53) y *Nambuenatitan* (0.65). En los titanosaurios derivados como *Alamosaurus*, *Opisthocoelicaudia* y *Mendozasaurus*, la relación longitud de la placa esternal / longitud del húmero es de 0.75 o más (Carácter 154, estado 1; Upchurch, 1998).



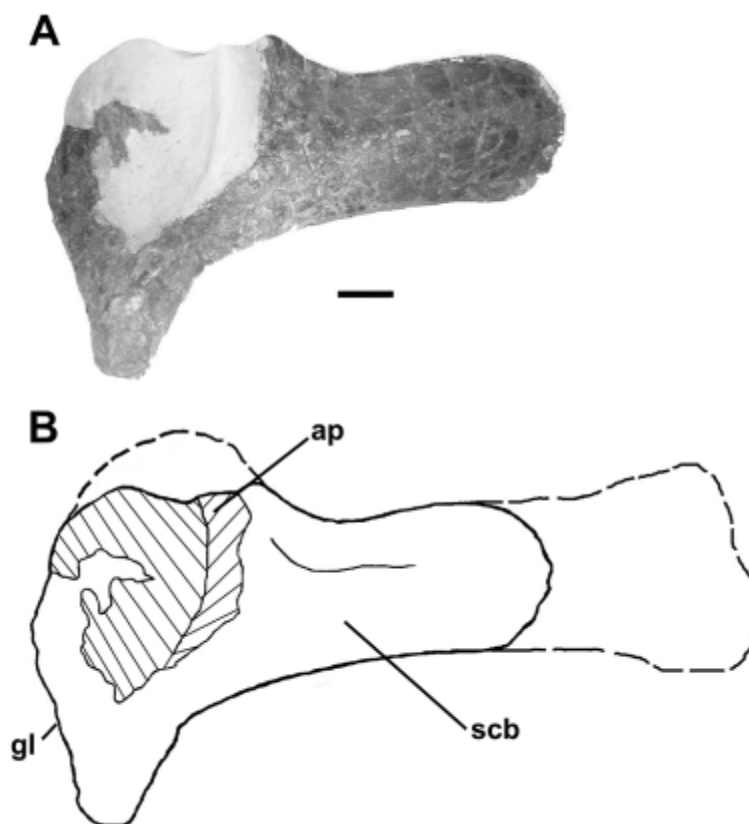
**Figura 43.** Placa esternal de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/2) (en gris) en vista anteroventral, comparada con placas esternales de otros saurópodos. Las imágenes no se encuentran a escala. Las siluetas fuerdon dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descritos.

*Coracoides*. El coracoides izquierdo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/19) (Fig. 42C-D) se encuentra incompleto en el sector de articulación con la escápula y en el sector dorsal. Es más ancho dorsoventralmente que anteroposteriormente como en el titanosauriforme *Sauroposeidon proteles* Wedel *et al.*, 2000 (D’Emic, 2013) (FWMSH 93B-10-39, “*Paluxysaurus jonesi*” Rose, 2007; Fig. 21). Presenta un borde anteroventral redondeado como en *Sauroposeidon*, *Euhelopus*, *Giraffatitan*, *Brachiosaurus* (Riggs, 1903; Fig. 3), *Ruyangosaurus*, *Dreadnoughtus* (Lavocara *et al.*, 2014; Fig. 2B), *Malawisaurus* (Gomani, 2005, Fig. 19C), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 33B) y *Tapuiasaurus* (Zaher *et al.*, 2011; Fig. 5A), presente también en la mayoría de los saurópodos no somfospóndilos (Wilson, 2002), diferenciándose del borde cuadrangular registrado en *Cedarosaurus* (Tidwell *et al.*, 1999; Fig. 6), *Rinconsaurus*, *Quetecsaurus* (González Riga y Ortíz, 2014; Fig. 10), el Individuo A de *Loma de los Jotes* (MAU-Pv-LJ-471/9 y 10) y los saltosaurinos. El borde anteroventral, al igual que en *Camarasaurus*, *Europasaurus*, *Euhelopus*, *Malawisaurus*, *Rapetosaurus* y los saurópodos no-Neosauropoda (e.g.: *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Haplocanthosaurus*) carece de un labio y una fosa infraglenoide, presente en el macronario *Tehuelchesaurus benitezii* (Rich *et al.*, 1999), los titanosaurios *Rinconsaurus*, *Quetecsaurus* y *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017; Fig. 2P) y los Saltosauridae. La mala preservación de su borde articular con la escápula, impide observar si el foramen coracoideo se encontraba abierto o cerrado.

*Escápula*. La escápula derecha *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/10) (Fig. 44) carece de una parte del borde anterior, la cavidad glenoidea, la fosa supraglenoidea, el proceso acromial y el extremo distal de la hoja escapular. La reconstrucción realizada del sector anterior permite sugerir que el proceso supraglenoide habría sido amplio y cóncavo anteroposteriormente como en la mayoría de los saurópodos. La mala preservación impide observar si la cavidad glenoidea se desvía medialmente y si hay evidencias de crestas o procesos sobre la hoja escapular, como ocurre en muchos titanosaurios. La hoja escapular presenta, al menos en el sector proximal, los bordes anterodorsal y posteroventral ligeramente cóncavos, como en *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 8), *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 12) y *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017; Fig. 2P). La sección transversal de la hoja escapular presenta una forma de “D” (*obs. de campo*) como ocurre en *Europatitan*, *Ligabuesaurus leanzai* (Bonaparte *et al.*, 2006), *Chubutisaurus insignis* (del Corro, 1975), *Antarctosaurus* y el Individuo A de *Loma de los Jotes* (MAU-Pv-LJ-471/12).



Este carácter es considerado como una sinapomorfía de *Jobaria tiguidensis* (Serenó *et al.*, 1999) + Neosauropoda, con una reversión convergente en *Europasaurus*, *Euhelopus* y el grupo formado por *Isisaurus* + Saltosaurinae (Carballido *et al.*, 2011). La escápula de

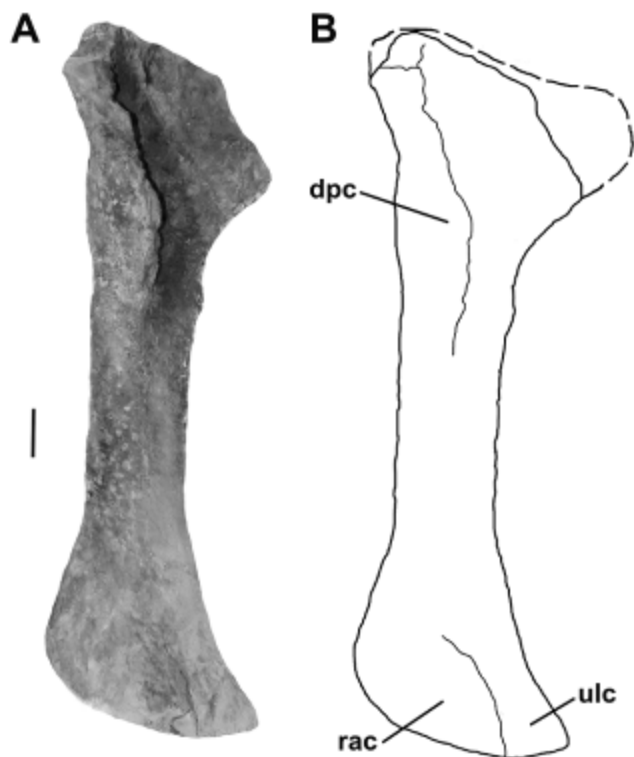


**Figura 44.** Escápula izquierda *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/10). (A-B), vista lateral. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** **ap**, proceso acromial; **gl**, cavidad glenoidea; **scb**, hoja escapular.

*Kaijutitan*, carece del proceso ventromedial presente en *Europatitan* (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017; Fig. 13A), *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011a; Fig. 9), *Wintonotitan* (Hocknull *et al.*, 2009; Fig. 16), *Ligabuesaurus* (Bonaparte *et al.*, 2006; Fig. 6), *Angolatitan adamastor* (Mateus *et al.*, 2011; Fig.3A) *Vouivria damparisensis* (Mannion *et al.*, 2017; Fig. 16), *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017; Fig. 2P).

**Húmero.** El húmero derecho de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/34) (Fig. 45) se encuentra incompleto proximalmente, por lo que la cabeza humeral y el margen dorsal resultan desconocidos. La diáfisis es comprimida anteroposteriormente en sección transversal. A pesar de que el extremo proximal no se encuentra completo, se infiere que resulta diferente de *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka; 1977; Pl. 9.3), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 9A), *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 3) y *Saltasaurus* (Powell, 2003; Fig. 48.1) los cuales presentan húmeros robustos con extremos fuertemente expandidos. La cresta

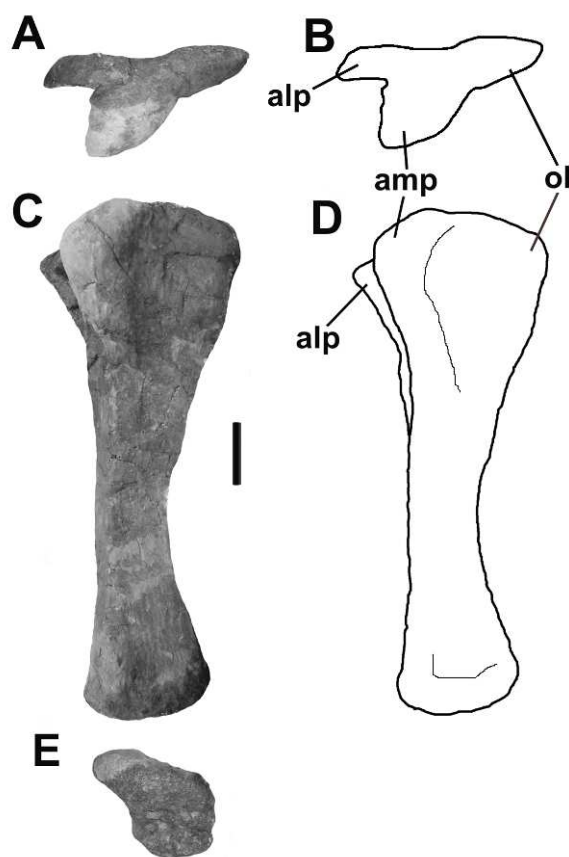
deltopectoral se extiende casi hasta la mitad de la longitud de la diáfisis, manteniendo el mismo ancho mediolateral a lo largo de toda su extensión, a diferencia de *Isisaurus colberti* (Jain y Bandyopadhyay, 1997; Fig. 20), donde la cresta es muy corta y se localiza en el tercio proximal del húmero. La cresta deltopectoral está fuertemente inclinada anteromedialmente como en *Opisthocoelicaudia*, *Gondwanatitan* (Kellner y Azevedo, 1999; Fig. 20), *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 5I; González Riga *et al.*, 2018; Fig. 14B), *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 3B) y *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig. 6A), diferenciándose de la ligera inclinación medial observada en *Malawisaurus* y *Chubutisaurus*. En algunos saurópodos como *Ligabuesaurus* (Bonaparte *et al.*, 2006; Fig. 6A), *Alamosaurus*, *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 10B), *Rinconsaurus*, *Muyenlensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 12B), *Malawisaurus*, *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 35A) y *Saltasaurus*, la cresta deltopectoral se proyecta anteriormente. En la superficie anterior del tercio proximal, se observa una ligera tuberosidad, que, en este caso, se interpreta como área de inserción del *M. coracobrachialis*, como en *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017; Fig. 2Q), *Ruyangosaurus*, *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 10A) y *Neuquensaurus* (Otero, 2010). En el margen lateral de la superficie posterior, aproximadamente al mismo nivel que la porción más prominente de la cresta deltopectoral, se observa una fuerte protuberancia, interpretada como el área de inserción de *M. scapulothoracalis anterior*, como en *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Fig. 7C y D), *Notocolossus* (González Riga *et al.*, 2016; Fig. 4A), *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017; Fig. 2R), *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 3B), *Wintonotitan* (Poropat *et al.*, 2014; Fig. 8C), *Mendozasaurus* (González Riga *et al.*, 2018) y *Narambuenatitan*. El extremo distal del húmero presenta una ligera torción medial respecto del extremo proximal. Distalmente, el cóndilo radial se encuentra más desarrollado que el cóndilo ulnar como en *Petrobrasaurus* y *Neuquensaurus*. En *Rapetosaurus*, el cóndilo ulnar es ligeramente más grande que el cóndilo radial (Curry Rogers, 2009). Los cóndilos están separados por un surco poco profundo como en *Chubutisaurus*, diferenciándose de la fosa bien desarrollada presente en los saltosaurinos (Otero, 2010).



**Figura 45.** Húmero derecho de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/34). (A-B), vista anterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** **dpc**, cresta deltopectoral; **rac**, cóndilo radial; **ulc**, cóndilo ulnar.

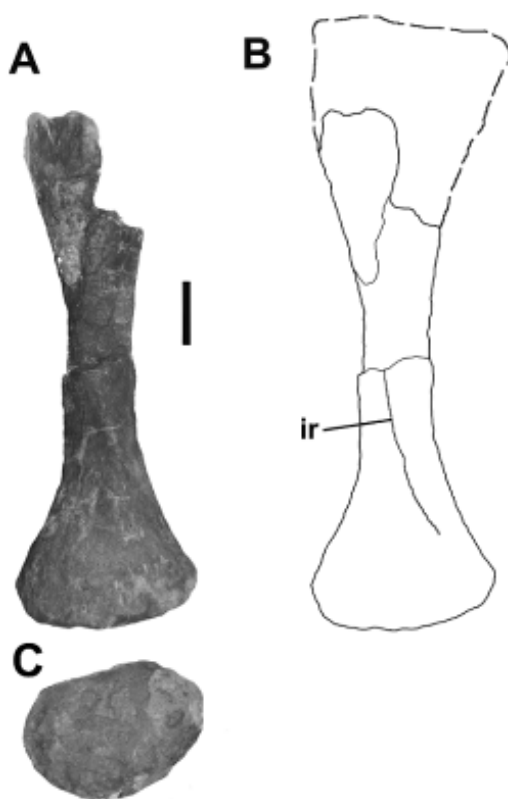
*Ulna.* De las ulnas de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/12 y 30), la izquierda (MAU-Pv-CM-522/12) (Fig. 46) es la que se encuentra completa y bien preservada. Es un hueso grácil, con un índice de robustez de 0,24, similar al presente en *Rapetosaurus* (0,23), que se diferencia de *Neuquensaurus* (0,29) y *Yongjinglong datangi* (Li-Guo Li *et al.*, 2014; Fig. 13 y 14) (0,33). Saurópodos como *Argyrosaurus* o el Individuo A de *Loma de los Jotes* (MAU-Pv-LJ-471/13), presentan una ulna más grácil, con un índice de robustez de 0,19. En vista proximal la ulna es trirradiada, configuración determinada por el proceso olécranon, el proceso anteromedial y el proceso anterolateral. El proceso olécranon no es prominente, y se ubica aproximadamente al mismo nivel de los procesos anteromedial y anterolateral, como en *Camarasaurus*, *Europasaurus*, *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12D-F), *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 4A), *Dreadnoughtus schrani* (Lacovara *et al.*, 2014) y *Patagotitan*. El proceso anteromedial presenta una longitud similar que el proceso anterolateral (Fig. 45A y B), como en *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 11F), *Malawisaurus* y *Argyrosaurus superbus* Lydekker (1893), diferenciándose de *Rapetosaurus*, *Elaltitan lilloi* (Mannion y Otero, 2012; Fig. 7E), *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011; Fig.

10A1), *Pitekunsaurus*, *Muyelensaurus*, *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 4 A5) y el Individuo A de *Loma de los Jotes* (MAU-Pv-LJ-471/13), donde el proceso anteromedial es más largo que el proceso anterolateral. El proceso anteromedial es cóncavo en vista medial y lateral, condición que está presente en varios titanosauriformes (Poropat *et al.*, 2014). El proceso anterolateral se encuentra orientado en un ángulo casi paralelo al proceso anteromedial, aunque esta posición puede deberse a deformación por compresión. La superficie radial de la ulna es cóncava. El extremo distal es de contorno oval como en *Narambuenatitan* (Filippi, *et al.* 2011b; Fig. 10 A3) y el Individuo A de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-471/13), con una depresión en la cara anteromedial, donde apoyaría el extremo distal del radio, diferente al contorno subcircular presente en *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig.37E), *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 4A-f), *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 11H), *Elaltitan* (Mannion y Otero, 2012; Fig.7F), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12H) y *Pitekunsaurus*.



**Figura 46.** *Kaijutitan maui*, ulna izquierda (MAU-Pv-CM-522/12). (A-B), vista proximal, (C-D), medial y (E), distal. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** alp, proceso anterolateral; amp, proceso anteromedial; ol, olécranon.

*Radio*. El radio derecho de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/31) (Fig. 47) se encuentra incompleto en su tercio proximal. Presenta un extremo distal robusto y ensanchado en relación a la angosta y grácil diáfisis la cual es de contorno subelíptico. La cara articular distal posee un contorno oval, con el eje mayor ubicado mediolateralmente como en *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2014; Fig. 12B), *Mendozasaurus* (González Riga *et al.*, 2018; Fig. 16D) *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12C) y *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 5 A7) diferente al contorno subtriangular poco expandido presente en *Argyrosaurus* (Mannion y Otero, 2012; Fig. 2E). El extremo distal es aproximadamente dos veces el ancho mínimo de la diáfisis como en *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011). El extremo lateral distal está biselado como en *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 4B), *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 12) y *Bonitasaura salgadoi* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12 A y B). Este biselado se encontraría también presente en varios eusaurópodos basales (Mannion *et al.*, 2013, Mateus *et al.*, 2014) y varios somfospóndilos (Wilson, 2002; Mannion *et al.*, 2013). En el tercio distal de la diáfisis, en la cara posterior, se observa una corta cresta, que correspondería a la cresta interósea presente en otros titanosaurios, como *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 36), *Mendozasaurus*



**Figura 47.** *Kaijutitan maui*, radio derecho (MAU-Pv-CM-522/31). (A-B), vista posterior, y (C), distal. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** ir, cresta interósea.

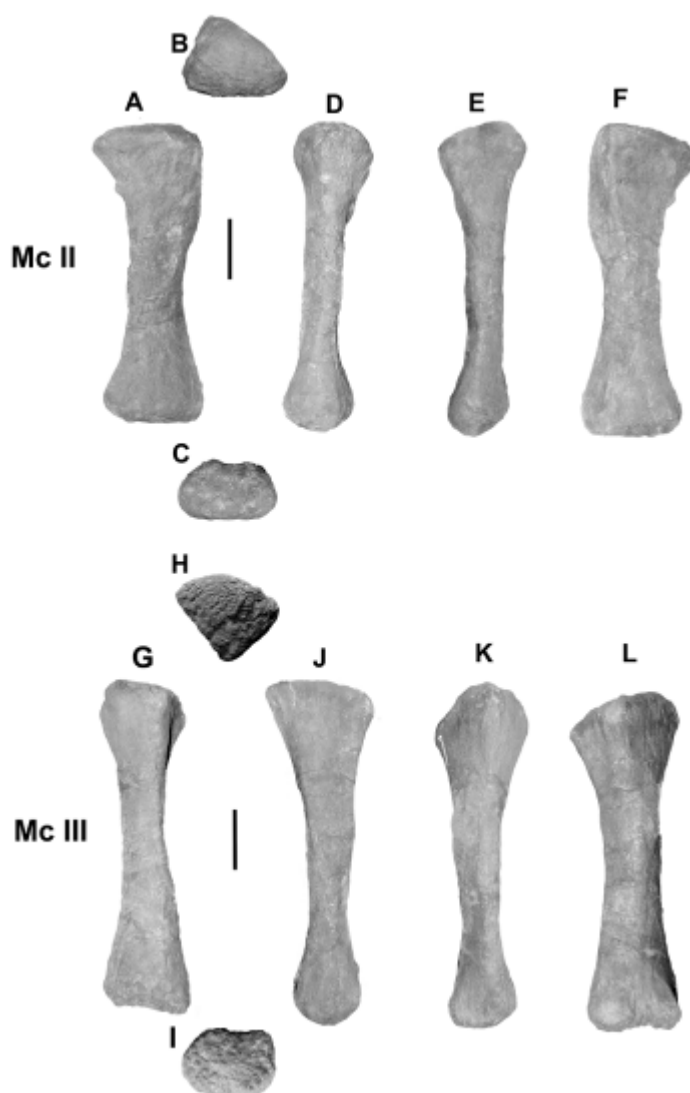
(González Riga *et al.*, 2018; Fig. 16 C), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12 B) y *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 5).

### Metacarpo

Del metacarpo derecho de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/32 y 33) (Fig. 48), se han recuperado solo los metacarpianos II y III, completos y en muy buen estado de preservación. El metacarpiano III es más largo que el metacarpiano II, como ocurre en *Sauroposeidon* (“*Paluxysaurus jonesi*” Rose, 2007), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 38), *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011), *Wintonotitan* (Poropat *et al.*, 2014) y muchos otros saurópodos (Upchurch, 1998). Por el contrario en *Camarasaurus* sp. SMA 0002 (Tschopp *et al.*, 2015), *Alamosaurus* (Gilmor, 1946), *Argyrosaurus* (Mannion y Otero, 2012; Fig. 3) y *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a, Fig. 6D) el metacarpiano II es el más largo. En *Mendozasaurus* (González Riga *et al.*, 2018) el metacarpiano más largo es el IV, seguidos por el metacarpiano II y el metacarpiano III de igual longitud. Distalmente, los extremos de los metacarpianos no evidencian la presencia de superficies articulares para las falanges, como ocurre en *Camarasaurus* (Tschopp *et al.*, 2015) y *Giraffatitan* (“*Brachiosaurus*”, Janensch, 1914). *Angolatitan* (sensu Mateus *et al.*, 2011) presentaría sutiles cóndilos distales en los metacarpianos preservados.

*Metacarpiano II* (Fig. 48A-F). Presenta una diáfisis recta con los extremos proporcionalmente ensanchados como en *Dimantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig.13MyJ) y *Rinconsaurus* (Calvo y González Riga, 2003), mientras que el metacarpiano II de *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12), *Neuquensaurus* y *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig. 6D) presenta un ligero ensanchamiento sólo en el extremo proximal. El extremo proximal y distal presenta superficies rugosas, mientras la superficie proximal es ligeramente convexa, la distal, es plana. En sección transversal, el extremo proximal presenta un contorno subtriangular, mientras que el extremo distal, presenta un contorno subrectangular como en *Petrobrasaurus*, *Wintonotitan* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 15 B), *Mendozasaurus* (González Riga *et al.*, 2018; Fig.18G) y *Malwisaurus* (Gomani, 2005; Fig. 22H), que se diferencia del extremo distal cuadrangular observado en *Bonitasaura*. La cara posteromedial para la articulación con el metacarpiano I es proximalmente cóncava como en *Bonitasaura* y *Rinconsaurus*, al igual que la cara posterolateral para la articulación con el metacarpiano III. La cara anterior es prácticamente plana. Sobre el tercio proximal de la cara posteromedial, se observa un tubérculo probablemente para la inserción de ligamentos para la musculatura flexora de la mano (*Mm. flexores digitorum profundi*, sensu Otero, 2018).

*Metacarpiano III* (Fig. 48G-L). Al igual que el metacarpiano II, presenta una diáfisis recta con los extremos proporcionalmente ensanchados como en *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig.13M y J), *Mendozasaurus* (González Riga *et al.*, 2018; Fig.18P) y *Chubutisaurus* mientras la superficie proximal es ligeramente convexa, la distal, es relativamente plana. Tanto el extremo proximal como el distal presentan superficies rugosas. El extremo proximal en sección transversal, presenta un contorno subtriangular como en *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 5B-a) y *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12M) mientras que el distal es de contorno subcuadrangular como en *Chubutisaurus*, *Epachthosaurus* (Martínez *et*



**Figura 48.** *Kaijutitan maui*, metacarpianos derechos II y III (MAU-Pv-CM-522/32 y 33). Metacarpiano II, en (A), vista anterior, (B), proximal, (C), distal, (D), lateral, (E), medial, (F) y posterior. Metacarpiano III, en (G), vista anterior, (H), proximal, (I), distal, (J), lateral, (K), medial, (L) y posterior. Escala gráfica: 10 cm.

al., 2004, Fig.10) y *Argyrosaurus* (Mannion y Otero, 2012; Fig. 3D), diferenciándose del contorno subrectangular presente en *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig.13P), *Wintonotitan* (Poropat *et al.*, 2014; Fig.16B) *Aeolosaurus* sp. MPCA- 27100 (Salgado *et al.*, 1997; Fig.4A) y *Mendozasaurus* (González Riga *et al.*, 2018; Fig. 18M). La cara posteromedial para la articulación con el metacarpiano II es ligeramente cóncava como en *Rinconosaurus*, mientras que la cara posterolateral para la articulación con el metacarpiano IV es ligeramente convexa como en *Bonitasaura*. Sobre el tercio proximal de la cara posteromedial, como ocurre en el metacarpiano II, se observa un turbéculo probablemente para la inserción de ligamentos para la musculatura flexora de la mano (*Mm. flexores digitorum profundi*, sensu Otero, 2018).

**Tabla 10. Medidas (en cm) de elementos de la cintura pectoral y miembro anterior de *Kaijutitan maui*.**

Elemento	Dimensión	Medida
Escápula (MAU-Pv-CM-522/10)	Longitud proximodistal	140*
	Máxima altura dorsoventral proximal	76*
	Mínima altura dorsoventral medial	32,5
	Máxima altura dorsoventral distal	-
Coracoides (MAU-Pv-CM-522/19)	Altura dorsoventral	60*
	Longitud anteroposterior	45*
Placa esternal (MAU-Pv-CM-522/17)	Longitud proximodistal	95*
	Máximo ancho mediolateral medial	35
Húmero (MAU-Pv-CM-522/34)	Longitud proximodistal	150*
	Ancho máximo mediolateral proximal	-
	Ancho mediolateral medial	20
	Ancho mediolateral distal	46
	IR	-
Ulna (MAU-Pv-CM-522/12)	Longitud proximodistal	98
	Ancho máximo mediolateral proximal	36
	Ancho mediolateral medial	11
	Ancho mediolateral distal	25
	IR	0,24
Radio (MAU-Pv-CM-522/31)	Longitud proximodistal	-
	Ancho máximo mediolateral proximal	-
	Ancho mediolateral medial	12,5

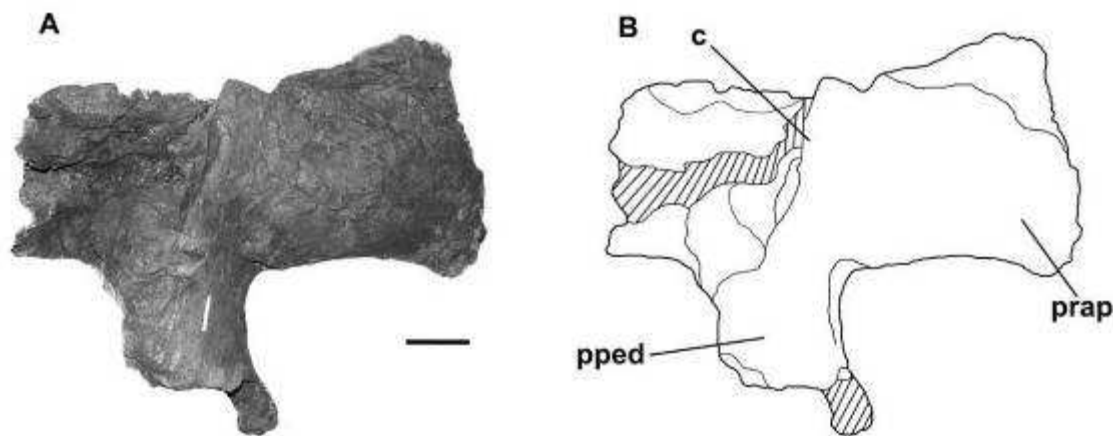


	Ancho mediolateral distal	27
	IR	-
Metacarpiano II (MAU-Pv-CM-522/32)	Longitud proximodistal	49
	Ancho máximo mediolateral proximal	18
	Ancho mediolateral medial	9,5
	Ancho mediolateral distal	17
Metacarpiano III (MAU-Pv-CM-522/33)	Longitud proximodistal	52
	Ancho máximo mediolateral proximal	18
	Ancho mediolateral medial	8,5
	Ancho mediolateral distal	15

**Referencias:** (\*), medidas estimadas; (-), no disponible (elemento no preservado). **IR**, índice de robustez.

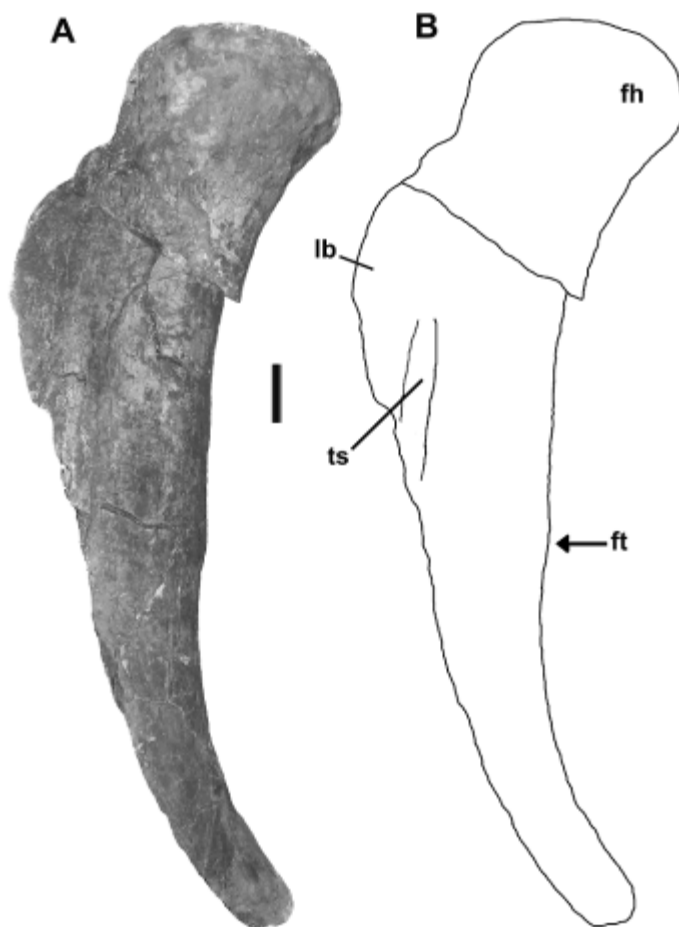
### Cintura pélvica y miembro posterior

*Ilium*. Se ha recuperado un fragmento interpretado como probable parte del ilion izquierdo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/25) (Fig. 49), el cual ha preservado solamente parte del proceso preacetabular, el sector proximal del pedúnculo púbico, y una parte de hoja ilíaca sobre el sector dorsal al acetábulo. A pesar de que la mala preservación del material impide una descripción detallada, se pueden observar algunas estructuras que permiten realizar algunas inferencias. El proceso preacetabular se encontraba proyectado lateralmente como ocurre en otros titanosauriformes tales como *Ruyangosaurus* (Lu *et al.*, 2014; Fig. 3-14A), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig.11A), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 39), *Trigonosaurus* (Campos *et al.*, 2005; Fig. 21), *Rinconsaurus* (Calvo y González Riga, 2003; Fig. 3B) y *Overosaurus* (Coria *et al.*, 2013; Fig. 5A). El pedúnculo púbico es relativamente largo. La cara anterior es convexa, y la superficie posterior, la cual forma parte del acetábulo, es cóncava. Sobre el borde dorsal del pedúnculo púbico se observa una cresta prominente que corresponde al contacto con la faceta articular de la segunda costilla sacra, como en *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 39A), *Muyelensaurus* (MAU-Pv-LL-432) y *Rinconsaurus* (MAU-Pv-CRS-275/2).



**Figura 49.** Ilión izquierdo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/25). (A-B), vista medial. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** c, cresta; pped, pedicelo púbico; prap, proceso preacetabular.

*Fémur.* El fémur izquierdo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/29) (Fig. 50) se encuentra incompleto en el sector lateral de la diáfisis y en el sector distal. La diáfisis es anteroposteriormente comprimida, por lo que su sección transversal se infiere es elíptica. La cabeza femoral proyectada dorsomedialmente, es prominente y robusta. Proximalmente, sobre la superficie posterolateral, el fémur presenta una cresta, correspondiente a la repisa trocántérica, presente en saurópodos como *Neuquensaurus* (Otero, 2010, Fig. 1A<sub>3</sub> y A<sub>4</sub>), *Mendozasaurus*, *Petrobrasaurus*, *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 43C) y *Pitekunsaurus*. La protuberancia lateral es muy notoria, y está presente en el borde lateral de la diáfisis, debajo de la posición donde se encontraría el trocánter mayor, como en otros Titanosauriformes (Salgado *et al.*, 1997b; Wilson y Sereno, 1998). El 4to trocánter se ubica sobre el margen posteromedial de la diáfisis. A pesar de que el fémur no está completo, se infiere que el 4to trocánter se ubicaría cerca de la mitad de la diáfisis como en el fémur del Individuo B MAU-Pv-LJ-472/2 (descrito en la página 185), *Giraffatitan*, *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011; Fig. 14A y B), *Ligabuesaurus*, *Ruyangosaurus* (Lu *et al.*, 2014; Fig. 3-19B), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 12A), *Rinconsaurus* (Calvo y González Riga, 2003; Fig. 3C) y *Mendozasaurus*. Por el contrario, en el Individuo A MAU-Pv-LJ-471/21 (descrito en la presente tesis), *Brachiosaurus*, *Phuwiangosaurus* (Martin *et al.*, 1999; Fig. 18-2), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 43B y C), *Bonitasaura*, *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017; Fig. 2S), *Petrobrasaurus*, *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 11A), *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 10A<sub>3</sub> y A<sub>4</sub>) y *Saltasaurus*, el 4to trocánter se encuentra

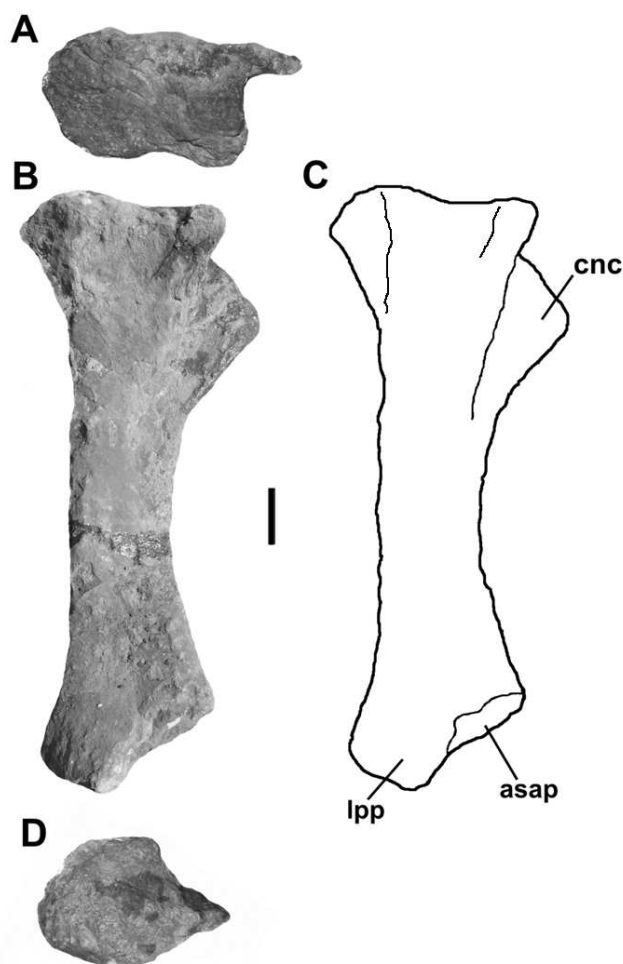


**Figura 50.** Fémur derecho de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/29). (A-B), vista anterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** fh, cabeza femoral; ft, cuarto trocanter; lb, comba lateral; ts, repisa trocantérica.

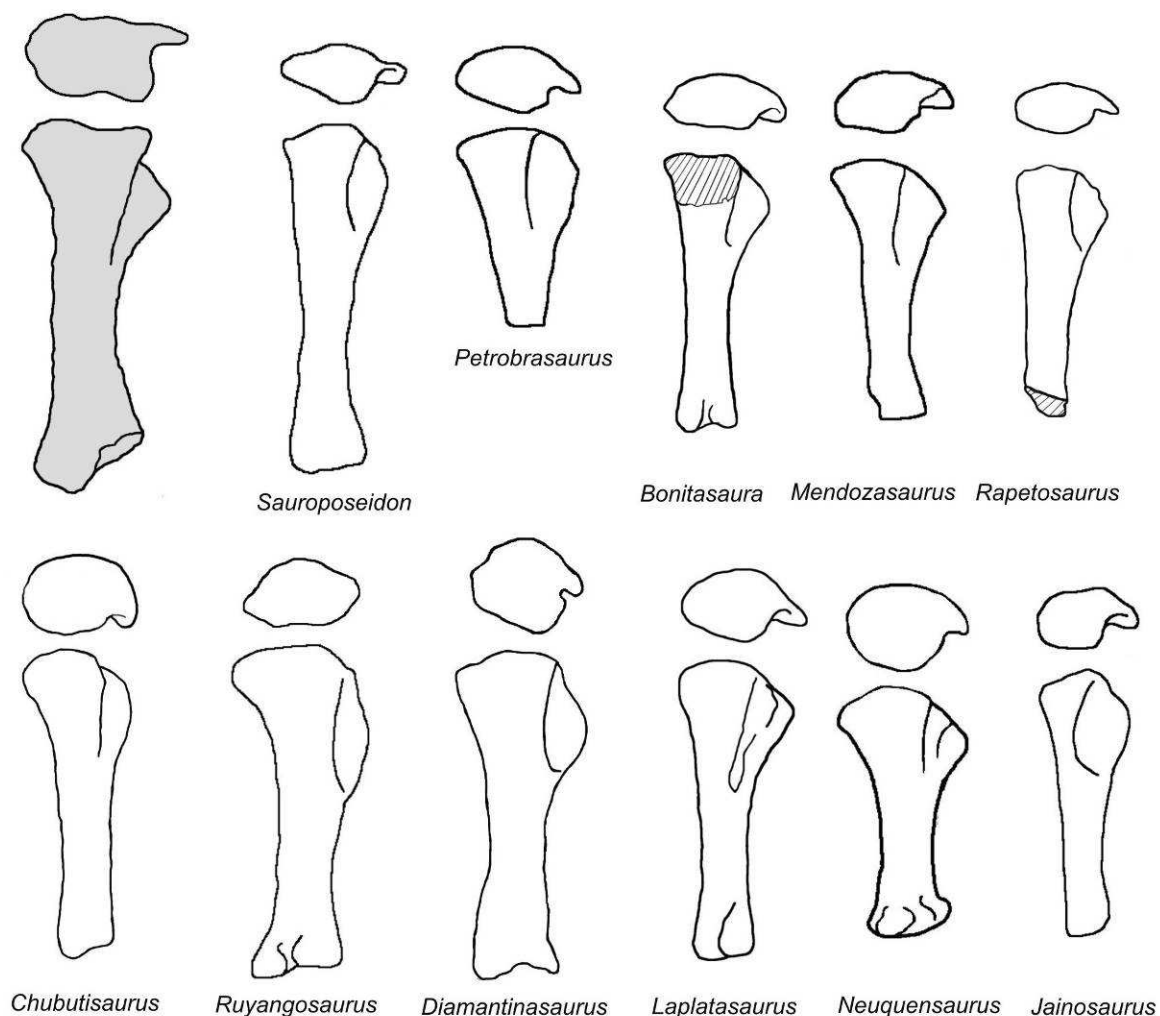
posicionado en el tercio proximal de la diáfisis. No se observan evidencias sobre la cara anterior de la diáfisis de una cresta medial (línea intermuscularis cranialis) como en *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*, *Bonatitan* y Individuo B de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-472/2).

**Tibia.** La tibia derecha de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/28) (Fig. 51) se encuentra casi completa, faltándole sólo parte del extremo distal. Presenta ambos extremos bien desarrollados, con el extremo proximal ensanchado como en otros saurópodos. Es un hueso relativamente robusto (IR: 0,28) como en *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011), *Ophisthocoelicaudia*, *Neuquensaurus* (Otero, 2010) y *Saltasaurus*, diferenciándose de la tibia grácil de otros saurópodos como *Jainosaurus* (Wilson *et al.*, 2011a), *Laplatasaurus* (Gallina y Otero, 2015). El extremo proximal es lateromedialmente comprimido, con la superficie articular de contorno subrectangular que se diferencia del contorno ovalado presente en

*Ruyangosaurus* (Lu *et al.*, 2014; Fig. 3.21B), *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig. 6G), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 44E), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 15E) y *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 6A), y del contorno subcircular presentan en otros saurópodos como *Tastavinsaurus* (Canudo *et al.*, 2008; Fig. 14E), *Gobititan* (You *et al.*, 2003; Fig. 2), *Ligabuesaurus*, *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011a; Fig. 15C), *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig.20B), *Jainosaurus* (Wilson *et al.*, 2011a; Fig. 7E), *Laplatasaurus* (Gallina y Otero, 2015; Fig. 2.5), *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008; Fig. 19B) y *Neuquensaurus* (Otero, 2010; *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 15D) y *Neuquensaurus*, diferenciándose de la Fig. 11. A6) (Fig. 52). La cresta cnemial es de aspecto triangular como en *Laplatasaurus*, *Bonitasaura*



**Figura 51.** Tibia derecha de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/28). (A), vista proximal, (B-C), medial, y (D), distal. Escala grafica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** asap, superficie articular para el proceso ascedente del astrágalo; cnc, cresta cnemial; lpp, proceso lateroposterior.

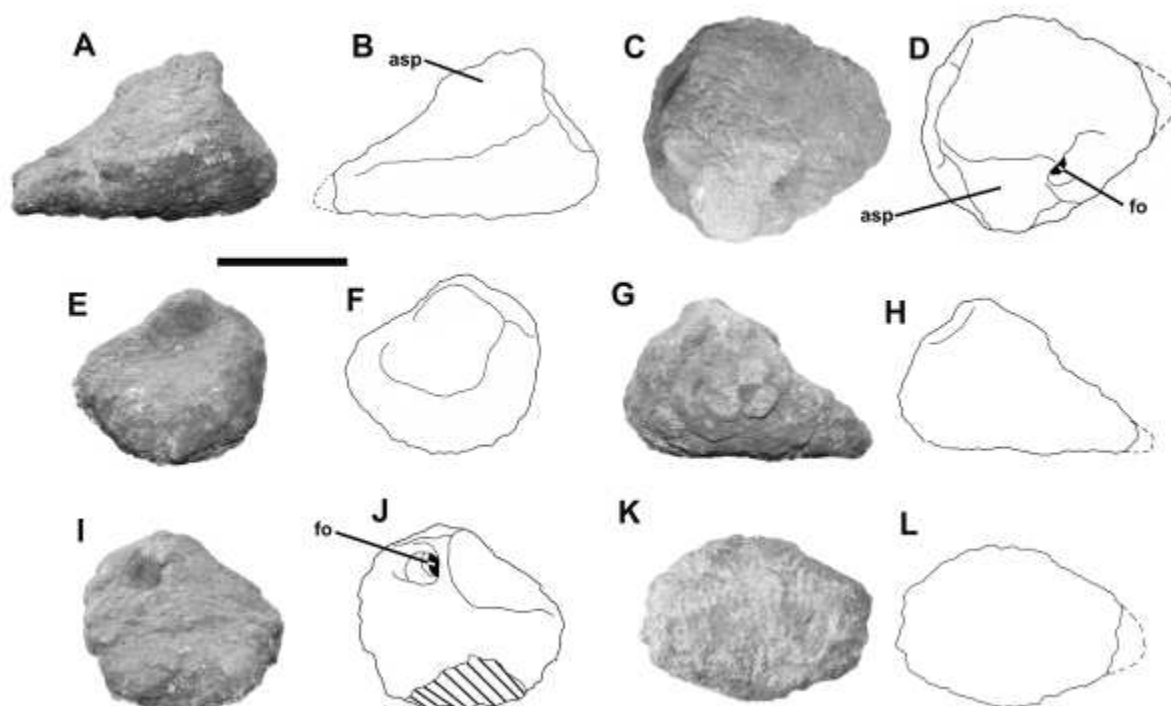


**Figura 52.** Tibia derecha de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/2) (en gris) en vista medial, comparada con tibias de otros saurópodos titanosauriformes. Las imágenes no se encuentran a escala. Las siluetas fueron dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descritos.

(Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 15D) y *Neuquensaurus*, diferenciándose de la cresta cnemial de contorno curvado presente en *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011a; Fig. 15A), *Lirainosaurus* (Díez Díaz *et al.*, 2013; Fig. 5. 6 y7), *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 20C y E), *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig. 6H-I) y *Bonatitan* (Salgado *et al.*, 2014; Fig. AyB). La cresta cnemial se proyecta anteriormente como en *Turiasaurus* (Royo-Torres *et al.*, 2006) y *Patagosaurus fariasi* (Bonaparte, 1979) a diferencia de la cresta proyectada anterolateralmente observada en todos los Eusauropoda (Wilson y Sereno, 1998). Posterolateralmente a la cresta cnemial, la tibia carece de la protuberancia presente en *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008; Fig. 19B) y *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977: pl. 14). Lateralmente sobre la cresta cnemial, se halla una depresión

cóncava que corresponde a la superficie de articulación para el extremo proximal de la fíbula. El extremo distal es similar al de *Chubutisaurus*, con el ancho del proceso posteroventral reducido y la superficie articular para el proceso ascendente de el astrágalo bien desarrollado, formando una forma escalonada (*step-like*) (Carballido *et al.*, 2011a).

*Astrágalo*. El astrágalo izquierdo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/13) (Fig. 53), se encuentra en buen estado de preservación, pero con los extremos medial y distal del proceso ascendente incompletos. Presenta la morfología de cuña presente en otros Neosauropoda (Upchurch, 1995, 1998). Es mediolateralmente más ancho que proximodistalmente, como en *Janeschia robusta* (Bonaparte *et al.*, 2000; Fig. 6 y 7), *Camarasaurus grandis* (Wilson y Sereno, 1998; Fig. 33), *Giraffatitan* y *Lusotitan atalaiensis* (Mannion *et al.*, 2013; Fig. 19), careciendo de la forma piramidal presente en la mayoría de los titanosaurios (Wilson, 2002). En vista proximal, el astrágalo presenta un contorno subtriangular adelgazándose medialmente, similar a lo observado en el Individuo A de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-471/24). Los bordes anterior y lateral son redondeados, diferenciándose de los bordes rectos observados en el Individuo B de *Loma de los Jotes* (MAU-Pv-LJ-472/3), *Bonitasaura* y *Diamantinasaurus*. Sobre la superficie de las distintas caras, en especial en la distal, se observan las rugosidades correspondientes a la cobertura cartilaginosa. El proceso ascendente, aunque distalmente incompleto, es relativamente prominente, aunque no con el desarrollo presente en *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008) y *Savannasaurus elliotorum* Poropat *et al.* (2016). Debido a que el proceso ascendente se encuentra incompleto distalmente, no es posible saber si se proyectaba hasta el borde posterior. En vista medial, sobre la base del proceso ascendente, el astrágalo presenta una amplia fosa indivisa de contorno subcircular, en la cual se distingue un único foramen, como en *Giraffatitan*, *Bonitasaura*, *Neuquensaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Epachthosaurus* y *Notocolossus*, condición diferente a la fosa dividida presente en macronarios basales y diplodocoideos (Gallina y Apesteguía, 2015). En el Individuo B de *Loma de los Jotes*, al igual que en *Diamantinasaurus*, se observa un par de forámenes. La cara lateral del proceso ascendente, presenta una superficie ligeramente cóncava para la articulación con el extremo distal de la fíbula, la cual carece de un estante ventral lateralmente dirigido como se observa en la mayoría de los saurópodos (e.g.: *Notocolossus*, *Uberabatitan*, *Diamantinasaurus*) y ausente en varios titanosauriformes como *Euhelopus*, *Giraffatitan* y *Gobititan* (Mannion, 2013). En el ejemplar MUCPV-1533 (González Riga *et al.*, 2008) y el Individuo A de *Loma de los Jotes* (MAU-Pv-LJ-471/24), esta concavidad está presente pero es menos marcada. El astrágalo del Individuo B de

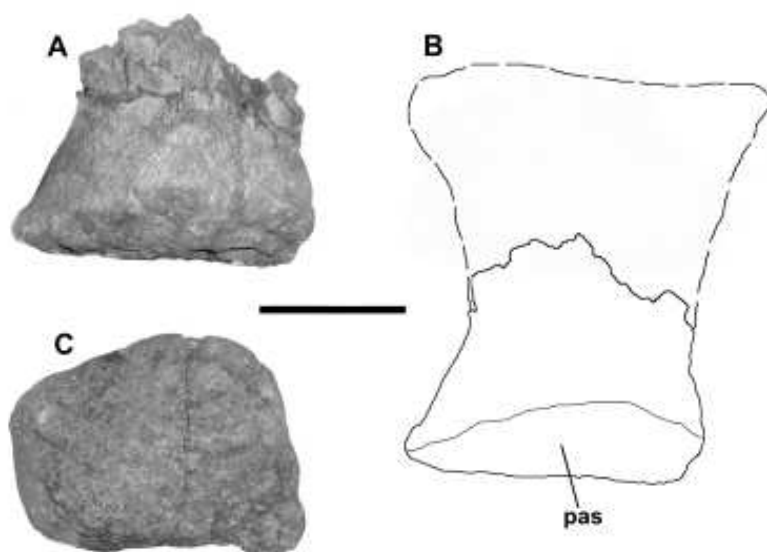


**Figura 53.** Astrágalo izquierdo de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/13). (A-B) vista anterior; (C-D) proximal; (E-F) lateral; (G-H) posterior; (I-J) medial; y (K-L) ventral. Escala grafica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** fo, foramen, asp, proceso ascendente.

*Loma de los Jotes*, por el contrario, carece incluso de dicha concavidad en cara lateral, por lo que la fíbula articularía lateralmente como ocurre en los saltosaurinos. La superficie de articulación para la tibia se inclina medialmente en un ángulo de aproximadamente 45° como en *Aeolosaurus* sp. (Salgado *et al.*, 1997a), diferenciándose del ángulo aproximado de 70° observado en *Uberabatitan* y *Savannasaurus*. Mientras que en los saltosaurinos el astrágalo es transversalmente reducido, cubriendo sólo una parte de la superficie del extremo distal de la tibia (e.g.: *Opisthocoelicaudia* 54% y *Neuquensaurus* 56%, Salgado y Carvalho, 2008) el astrágalo aquí descrito cubriría una superficie mayor, probablemente cercana al 80%, siendo similar a lo observado en *Gobititan shenzhouensis* (You *et al.*, 2003; Fig. 2) y *Erketu* (Ksepka y Norell, 2006; Fig. 10). En *Euhelopus* (Wilson y Upchurch, 2009; Fig. 25) el astrágalo cubre por completo el extremo distal de la tibia. Ventralmente, el astrágalo presenta una convexa superficie rugosa, como en *Giraffatitan*, *Euhelopus*, *Erketu*, *Gobititan*, *Opisthocoelicaudia* y *Bonitasaura*, para la articulación probablemente con los metatarsianos II y III.

*Metatarso.* Se ha preservado solo la porción distal de un metatarsal de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/3) (Fig. 54), que correspondería al metatarsiano II derecho. A pesar de que se encuentra incompleto, se observa que la porción preservada de la diáfisis resulta dorsoventralmente comprimida como en el ejemplar NMMNH P-4996 (D’Emic *et al.*, 2011).

La superficie articular distal presenta, como en la mayoría de los saurópodos (e.g.: *Ligabuesaurus*, el ejemplar de Titanosaurio de La Invernada (MUCPv-1533), *Notocolossus*), rugosidades que corresponderían a la cobertura cartilaginosa. La superficie articular distal es de aspecto cuadrangular en vista distal y presenta una proyección en su esquina ventromedial, la cual es visible distalmente, como se observa en el metatarsiano II y III del ejemplar NMMNH P-4996 (D’Emic *et al.*, 2011). Como en otros saurópodos (e.g.: *Rapetosaurus*, el ejemplar de Titanosaurio de La Invernada (MUCPv-1533), *Notocolossus*), la superficie articular distal presenta una región dorsal convexa y una plantar cóncava.



---

**Figura 54.** Metatarsiano II derecho de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/3). (A-B) vista anterior; (C), distal. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** pas, superficie articular para la falange.

---



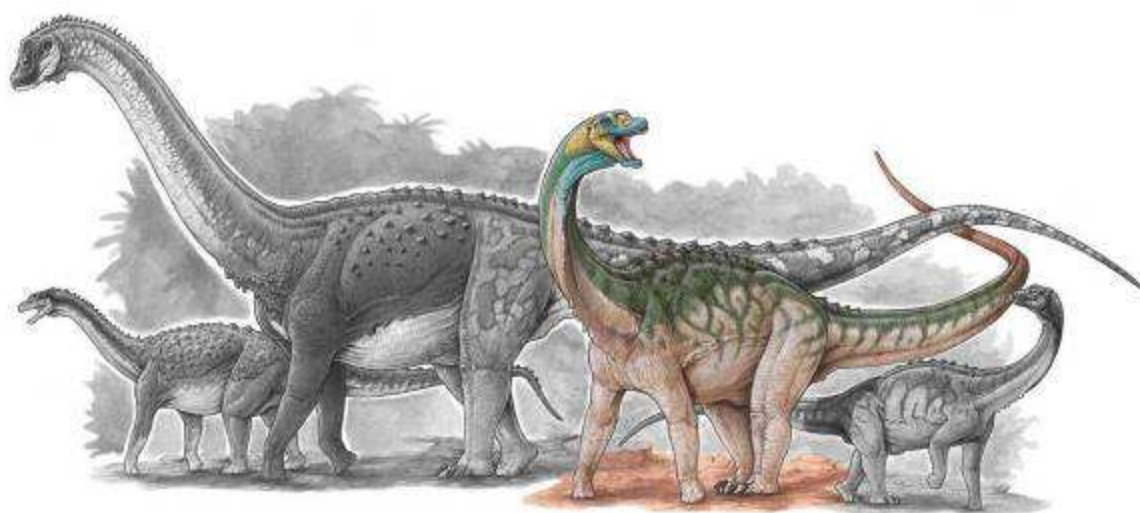
**Tabla 11. Medidas (en cm) de elementos de la cintura pélvica y miembro posterior de *Kaijuitan maui*.**

Elemento	Dimensión	Medida
Fémur (MAU-Pv-CM-522/29)	Longitud proximodistal	200*
	Ancho máximo mediolateral proximal	37
	Ancho mediolateral medial	28
	Ancho mediolateral distal	-
	IR	-
Tibia (MAU-Pv-CM-522/28)	Longitud proximodistal	103
	Ancho máximo mediolateral proximal	42
	Ancho mediolateral medial	18
	Ancho mediolateral distal	28
	IR	0,28
Astrágalo (MAU-Pv-CM-522/13)	Ancho mediolateral	27*
	Longitud anteroposterior	19
	Altura	16
Metatarsiano II (MAU-Pv-CM-522/3)	Longitud proximodistal	-
	Ancho máximo mediolateral proximal	-
	Ancho mediolateral medial	-
	Ancho mediolateral distal	17

**Referencias:** (\*), medidas estimadas; (-), no disponible (elemento no preservado). **IR**, índice de robustez.

**LOS INDIVIDUOS DEL SITIO *LOMA DE LOS JOTES***

**Individuo A  
MAU-Pv-LJ-471**



## Paleontología Sistemática

SAURISCHIA Seeley, 1888

SAUROPODA Marsh, 1878

TITANOSAURIFORMES Salgado *et al.*, 1997

SOMPHOSPONDYLI Wilson y Sereno, 1998

TITANOSAURIA Bonaparte y Coria, 1993

LITHOSTROTIA Upchurch *et al.*, 2004

### Individuo A

**Materiales.** MAU-Pv-LJ-471. Ejemplar incompleto de dinosaurio saurópodo titanosaurio subadulto, compuesto por: una vértebra dorsal posterior, un fragmento de arco dorsal medio-posterior, un centro vertebral caudal anterior?, tres vértebras caudales, una vértebra caudal media, una vértebra caudal posterior, la placa esternal izquierda, ambos coracoides, la escápula derecha, el húmero derecho, la ulna izquierda, el radio izquierdo, los metacarpianos I, II, IV y V izquierdos, el pubis derecho, el isquion derecho, el fémur derecho, la tibia izquierda, la fíbula derecha, el astrágalo derecho, la 1° costilla dorsal derecha?, fragmentos de costillas dorsales, fragmentos de arcos hemales y huesos indeterminados.

**Caracteres diagnósticos:** Sauropoda Lithostrotia caracterizado por las siguientes autapomorfías: **1)**, vértebras dorsales posteriores con profundas fosas centroprezigapofiseales; **2)**, arco dorsal con fosas neumáticas a ambos lados de las láminas postespinales, y entre la postzigapófisis y la lámina espinodiapofiseal.

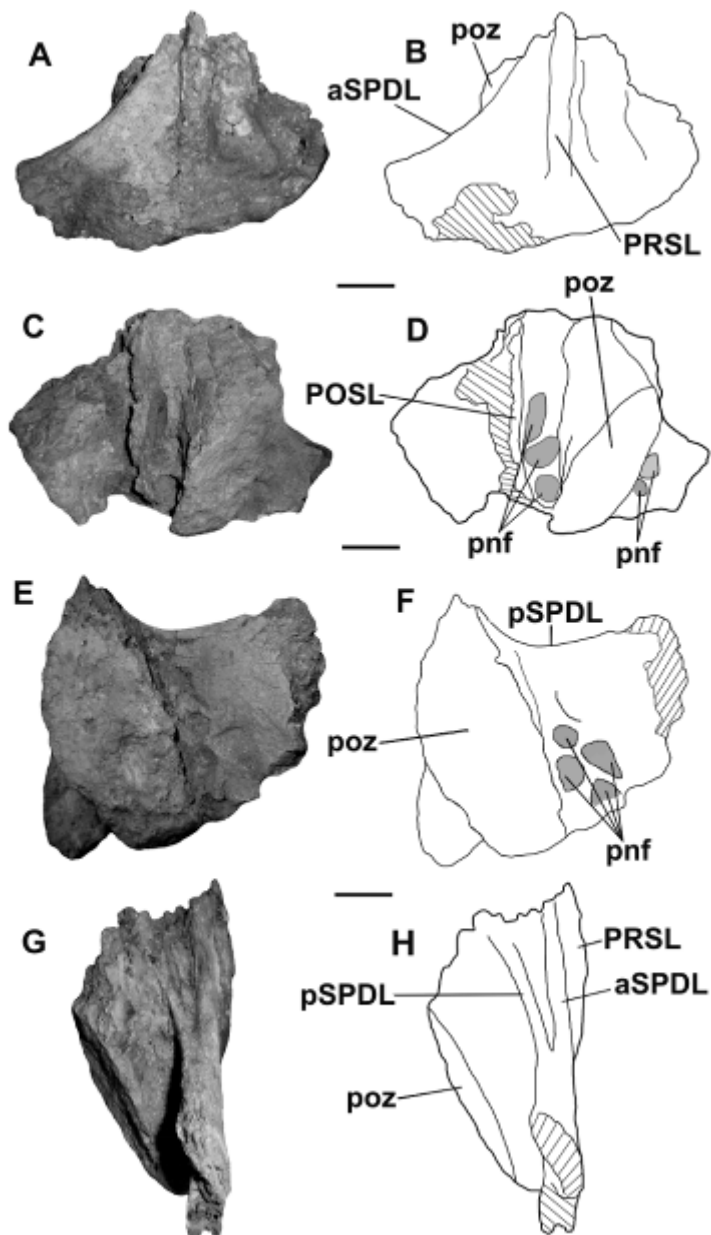
**Comentarios.** El ejemplar de Loma de los Jotes identificado como Individuo A (MAU-Pv-LJ-471), presenta estrecha afinidad con *Traukutitan eocaudata* (Juárez Valieri y Calvo, 2011) pero exhibe diferencias significativas que permiten determinar que correspondería a un taxón diferente. Las caudales anteriores del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/3 y 4), presentan centros vertebrales procélicos tan anchos como altos y provistos de un cóndilo prominente central, mientras que las caudales anteriores de *Traukutitan*, a pesar de ser también procélicas, poseen centros vertebrales más altos que anchos con cóndilos desplazados dorsalmente. Por otro lado, estas caudales anteriores del Individuo A carecen de una lámina accesoria debajo del pleurocelo observada en *Traukutitan*, que incluso también está presente en *Futalognkosaurus*

(Juárez Valieri y Calvo, 2001). La vértebra caudal media del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/6) posee un centro vertebral anfiplático, similar al de las vértebras caudales medias de *Malawisaurus* (Gomani, 2003; Fig. 15) y *Traukutitan*, pero con ambas caras articulares ligeramente cóncavas. Esta condición es diferente en *Traukutitan* donde las caudales medias presentan una cara articular posterior ligeramente convexa dorsalmente, mientras que la anterior es plana. La cara articular posterior presenta en *Traukutitan*, a demás, un borde ligeramente extendido dorsalmente, ausente en el Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/6). De los elementos apendiculares comparables, el fémur del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/21) exhibe tanto el cóndilo tibial como el cóndilo fibular un desarrollo similar, diferenciándose de *Traukutitan*, en el que el cóndilo tibial posee un mayor desarrollo con respecto al cóndilo fibular.

### **Esqueleto axial**

*Fragmento de arco neural dorsal medio-posterior* (MAU-Pv-LJ-471/2) (Fig. 55). Se recuperó un fragmento del arco neural de una vértebra dorsal, probablemente la vértebra D5? o D6?, compuesto por la base de la espina neural, ambas postzigapófisis y la porción proximal del proceso transversal derecho. La ubicación relativa de este material en la secuencia axial está dada por la presencia de las láminas espinodiapofiseal anterior (aSPDL) y espinodiapofiseal posterior (pSPDL) (*sensu* Salgado y Powell, 2010) bien desarrolladas, las cuales divergen hacia la espina y que, en vista dorsal, delimitan una fosa sobre el borde dorsal en el contacto del proceso transversal con la espina neural. Estas láminas están presentes en otros saurópodos como *Barrosasaurus* (Salgado y Coria, 2009; Fig. 4B y 5D), *Epachthosaurus* y *Overosaurus* (Coria *et al.*, 2013; Fig. 3B y 4B). En vista anterior, se observa la presencia de una lámina prespinal muy bien desarrollada al menos en el tercio proximal de la espina neural, aunque se infiere que podría haber estado desarrollada hasta la base del arco neural como en *Barrosasaurus* (Salgado y Coria, 2009; Fig. 4A y 5A), *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 4A), *Rinconsaurus*, *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b, Fig 7), *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 7A), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 6A) y *Neuquensaurus* (Salgado *et al.*, 2005; Fig. 3B y D). La porción preservada del proceso transversal derecho sugiere que estos han sido gráciles y laminares. La lámina espinodiapofiseal anterior (aSPDL) resulta más extendida y robusta que la espinodiapofiseal posterior (pSPDL). En vista posterior, se observa una lámina postspinal (POSL) muy bien desarrollada, como en *Mendozasaurus* y *Bonitasaura*, la cual se extiende hasta la base de

ambas postzigapófisis y lo diferencia de *Overosaurus*, el cual carece de lámina postespinal en toda la secuencia dorsal; carácter considerado por Coria *et al.* (2013) como autapomórfico

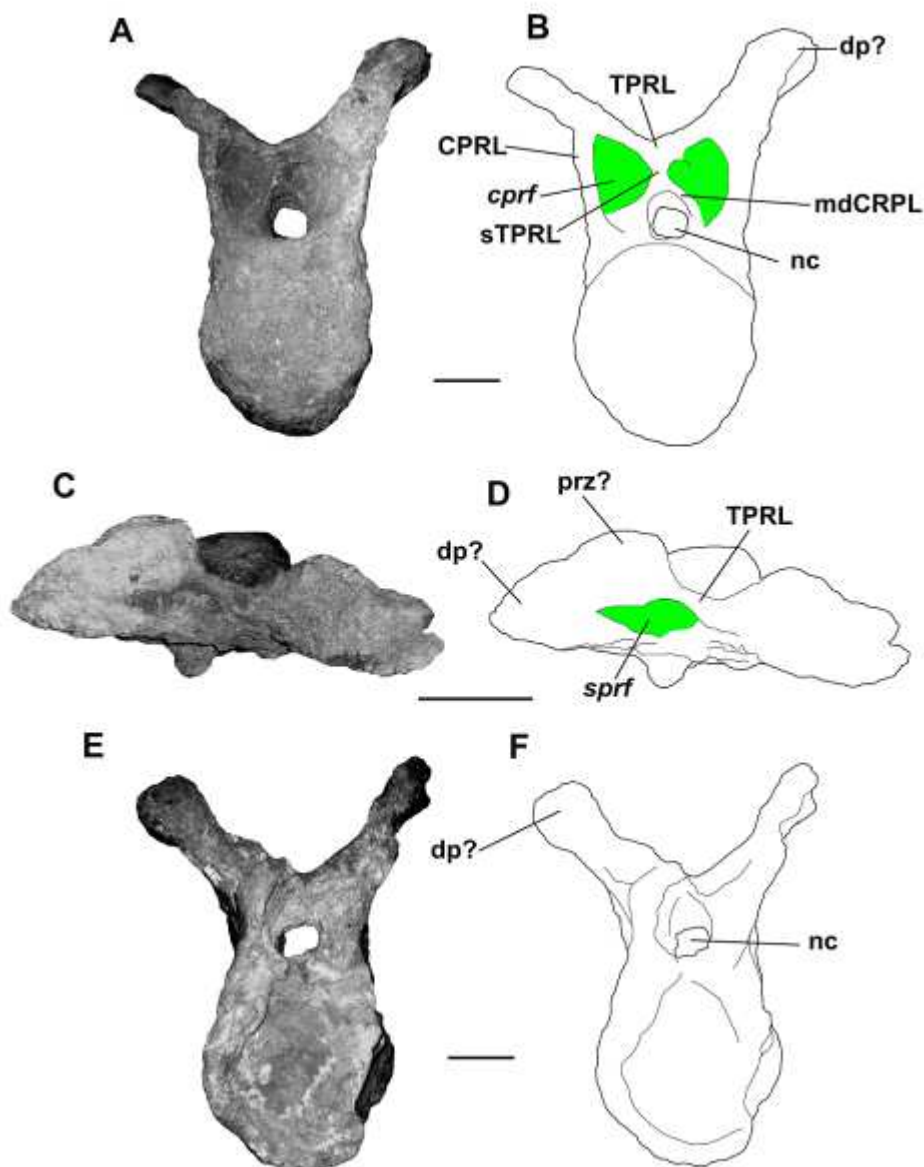


**Figura 55.** Vértebra dorsal posterior Individuo A (MAU-PV-LJ-471/2). (A, B), en vista anterior, (C, D), posterior, (E, F), lateroposterior, y (G, H), lateral. Escala gráfica: 5 cm. **Abreviaturas anatómicas:** aSPDL, lámina espinodiapofiseal anterior; pnf, fosas pneumáticas; PRSL, lámina prespinal; POSL, lámina postespinal; poz, postzigapófisis; pSPDL, lámina espinodiapofiseal posterior.

para dicha especie. Si bien la preservación del material no es buena, a ambos lados de la lámina postzigapofiseal se observan varias fosas pneumáticas y una corta lámina perpendicular que une a ésta con la postzigapófisis. En *Barrosasaurus*, la espina presenta láminas accesorias transversales a la lámina prespinal (PRSL) en la dorsal posterior MCF-

PVPH-447/2 (Salgado y Coria, 2009; Fig. 4A), y transversales y/o oblicuas a la lámina postespinal (POSL) en la dorsal posterior MCF-PVPH-447/1 (Salgado y Coria, 2009; Fig. 4C). Las postzigapófisis son grandes y robustas con relación al sector preservado del proceso transversal. Presentan una amplia superficie articular plana, de contorno ovalado cuyo diámetro mayor se orienta dorsoventralmente. La morfología de la postzigapófisis muestra claramente la ausencia del complejo hipófeno-hipantro, presente en saurópodos como *Europatitan*, *Epachthosaurus* y *Andesaurus*. Sobre la cara posterior de la porción proximal del proceso transversal preservado, en el sector cercano a la postzigapófisis, se observan varias fosas pneumáticas. Estructuras similares, aunque de mayor desarrollo, se observan en *Narambuenatitan*, las cuales fueron consideradas por Filippi *et al.* (2011b) como caracteres autapomórficos para dicha especie. El arco neural preservado carece de una lámina postzigodiapofiseal (PODL). La presencia y el desarrollo de esta lámina es muy variable entre los saurópodos. En *Overosaurus* (Coria *et al.*, 2013; Fig. 3A y 4A), *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*, dicha lámina se encuentra presente en las dorsales medias-posteriores, mientras que en *Epachthosaurus* y *Trigonosaurus* sólo en las más posteriores (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 4A; Campos *et al.*, 2005; Fig. 19).

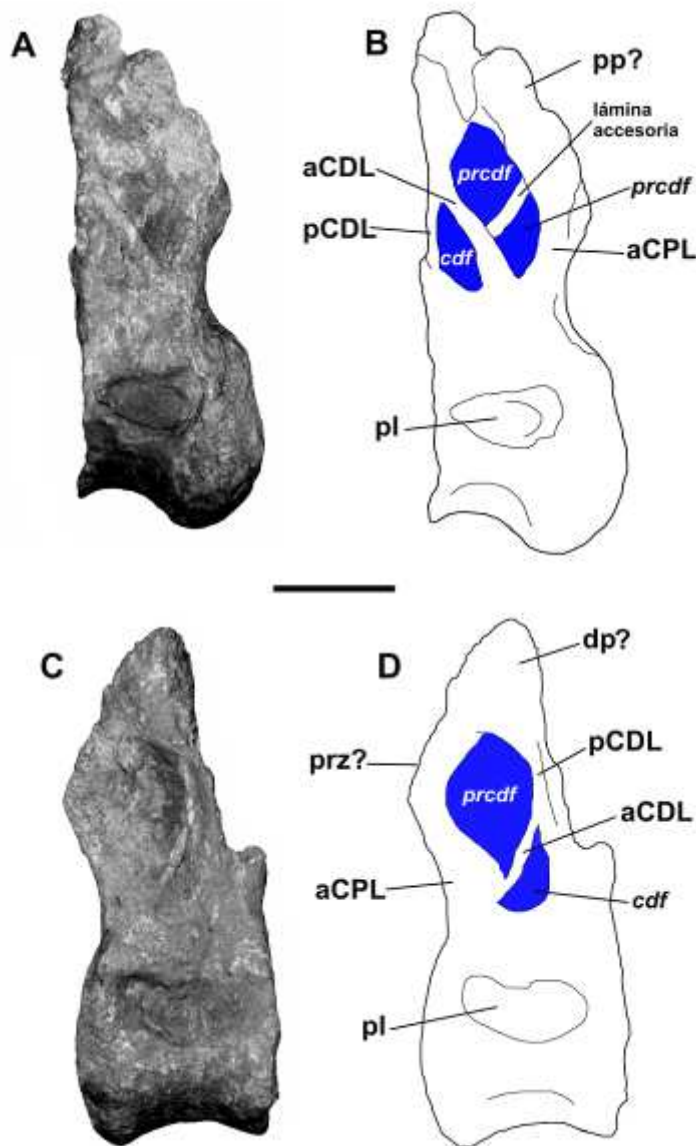
*Vértebra dorsal posterior* (MAU-PV-LJ-471/1) (Fig. 56 y 57). La vértebra dorsal posterior, asignada probablemente como la vértebra D7?, en base a comparaciones con el titanosario *Overosaurus*, el cual preserva una secuencia dorsal completa, se encuentra incompleta y muy meteorizada. El centro vertebral es ligeramente más alto que ancho; opistocélico, a pesar de que el cóndilo no es muy prominente y se encuentra erosionado. La cara articular anterior es más baja que la posterior como en las dorsales de *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011; Fig. 3A). Las caras laterales y ventral son anteroposteriormente cóncavas, con profundos pleurocelos de contorno elíptico, que cubren prácticamente toda la longitud del centro vertebral, similares a los presentes en *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a, Fig. 4C y F) y *Epachthosaurus* sp. (UNPSJB-PV 1006, Casal *et al.*, 2010; Fig. 4). El canal neural es de contorno circular y ancho, aproximadamente la mitad del alto del arco neural. En vista anterior, a ambos lados del canal neural, se desarrollan dos profundas fosas centroprezigapofiseales (*cprf*), como en *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 7) y *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 6A y D), las cuales se hallan delimitadas lateralmente por la lámina centroprezigapofiseal (CPRL), dorsomedialmente por la lámina



**Figura 56.** Vértebra dorsal posterior Individuo A (MAU-PV-LJ-471/1). (A, B), en vista anterior, (C, D), dorsal y (E, F), posterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** *cprf*, fosa centroprezigapofiseal; **CPRL**, lámina centroprezigapofiseal **dp?**, diapófisis; **mdCRPL**, división medial de la lámina centroprezigapofiseal; **nc**, canal neural; **prz?**, prezigapófisis; *sprf*, fosa espinoprezigapofiseal; **sTPRL**, lámina Intrapostzigapofiseal simple; **TPRL**, lámina intraprezigapofiseal.

intraprezigapofiseal (TPRL), la cual se une medialmente con su par para formar un tabique o lámina intraprezigapofiseal simple (sTPRL), y ventromedialmente por la división medial de la lámina centroprezigapofiseal (mdPRL). De las prezigapófisis sólo se ha preservado parcialmente la izquierda, pero el grado de erosión no permite observar claramente su morfología. En vista lateral, las láminas centroparapofiseal anterior (aCPL) y la lámina centrodiapofiseal posterior accesoria (aPCDL), delimitan una profunda fosa parapofiseal centrodiapofiseal (*pacdf*). Por otro lado, la lámina centrodiapofiseal posterior accesoria

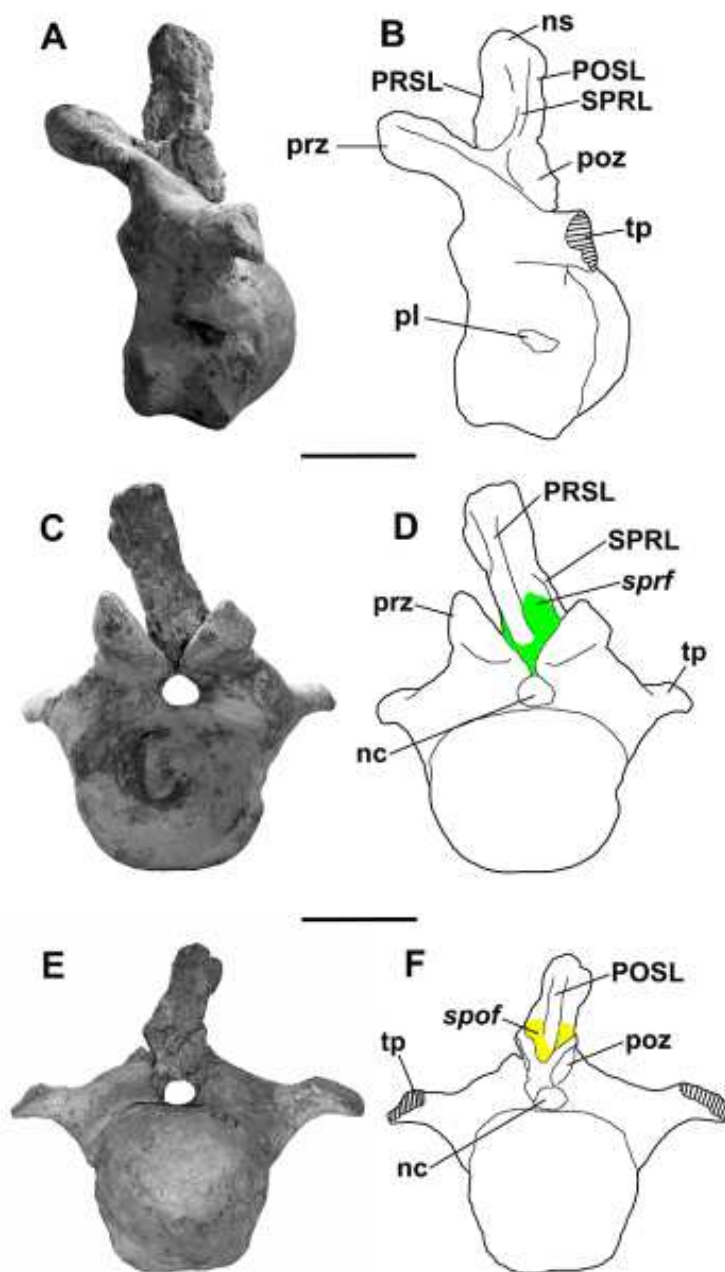
(aPCDL) se une con la lámina centrodiapofiseal posterior (PCDL) delimitando una fosa centrodiapofiseal (*cdf*) de contorno subtriangular. Las diapófisis están incompletas y se proyectan laterodorsalmente en un ángulo de aproximadamente 45° respecto de la horizontal. La espina neural no se ha preservado, al igual que la mayoría de las estructuras del arco neural.



**Figura 57.** Vértebra dorsal posterior Individuo A (MAU-PV-LJ-471/1). (A, B), en vista lateral derecha y (C, D), lateral izquierda. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** aCDL, lámina centrodiapofiseal anterior; *cdf*, fosa centrodiapofiseal; aCPL; lámina centroparapofiseal anterior; dp, diapófisis; pCDL, lámina centrodiapofiseal posterior; pp, parapófisis; *prcdf*, fosa prezigapofiseal centrodiapofiseal; prz, prezigapófisis.

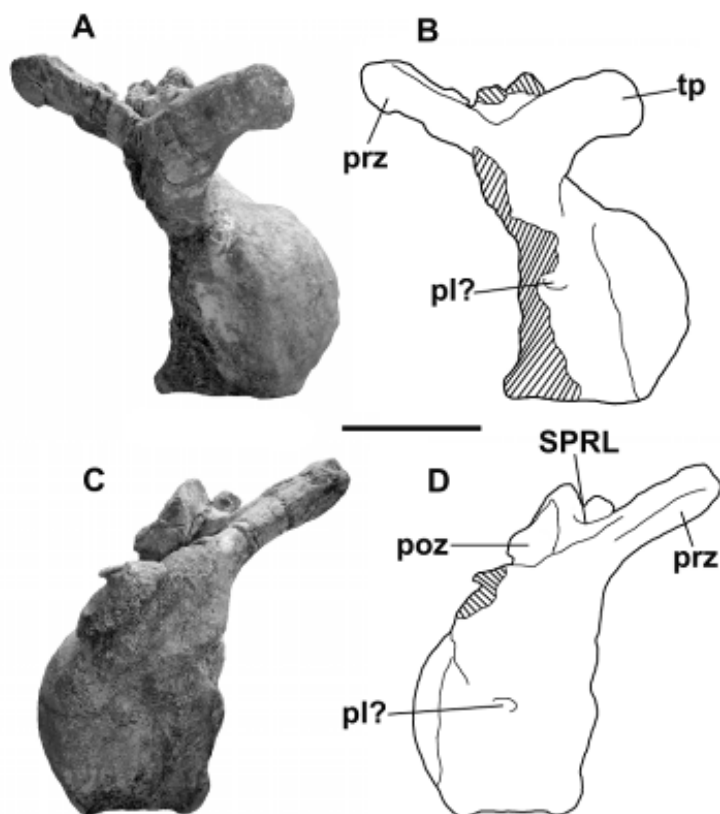


*Vértebras caudales anteriores* (MAU-Pv-LJ-471/3 y 4) (Fig. 58-60). Se recuperaron dos vértebras caudales anteriores procélicas, con centros vertebrales tan anchos como altos y provistos de un cóndilo prominente central, que se diferencia de las caudales anteriores de *Traukutitan* (Salgado y Calvo, 1993; Juárez Valieri y Calvo, 2011), las cuales presentan centros vertebrales más altos que anchos con cóndilos desplazados dorsalmente. La cara ventral y las caras laterales son ligeramente cóncavas en sentido anteroposterior. Los procesos transversos se hallan bien desarrollados y proyectados lateroposteriormente. De las dos vértebras caudales, la que correspondería a una posición más anterior en la secuencia (MAU-Pv-LJ-471/3), posee un profundo pleurocelo debajo de los procesos transversos, similar a lo observado en la primera vértebra caudal de *Traukutitan eocaudata* (MUCPv 204, Juárez Valieri y Calvo, 2011; Fig. 2C) y, aunque con menor desarrollo, al presente en las vértebras caudales anteriores de *Andesaurus* (Mannion y Calvo, 2011; Fig. 4A y B), *Chubutisaurus* y *Alamosaurus*. En titanosaurios como *Patagotitan* y *Ninjatitan* (Gallina *et al.*, 2021) dicha cavidad neumática ocupa gran parte de la pared lateral del centro vertebral (Fig. 61). A pesar de este pleurocelo, un alto grado de neumatización tanto en las caudales anterior como en las medias, ha sido claramente documentado en los saltosaurinos (Zurriaguz y Cerda, 2017). Las caudales anteriores del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/3 y 4) carecen de una lámina accesoria debajo del pleurocelo presente en *Traukutitan* y *Futalognkosaurus* (Juárez Valieri y Calvo, 2001). El arco neural se encuentra ubicado en la mitad anterior del centro vertebral como en otros titanosaurios, casi sobre el borde anterior. Las prezigapófisis poseen carillas articulares subcirculares; las mismas son relativamente gráciles y se encuentran proyectadas anterodorsalmente en un ángulo aproximado de 45°. Las prezigapófisis se conectan a la espina por las láminas espinoprezigapofiseales (SPRL), las cuales encierran una profunda fosa espinoprezigapofiseal (*sprf*). La espina neural es de sección cuadrangular y presenta una lámina prespinal (PRSL) y postespinal (POSL) bien desarrolladas, que se ensanchan hacia el extremo distal de la espina. A pesar de que la espina neural se encuentra inclinada hacia la derecha, producto de cierto grado de deformación, permite inferir se ubicaría vertical respecto del eje axial, es decir, formando un ángulo de aproximadamente 90°. La inclinación de la espina neural, con relación a dicho eje, en las vértebras caudales anteriores, es muy variable entre los saurópodos titanosauriformes. En *Giraffatitan* (Janensch, 1950; Fig. 3), *Phuwiangosaurus* (Suteethorn *et al.*, 2009; Fig. 16C), *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 5A, B y E), *Malawisaurus* (Gomani, 2003; Fig. 14), *Baurutitan* (Kellner *et al.*, 2005;



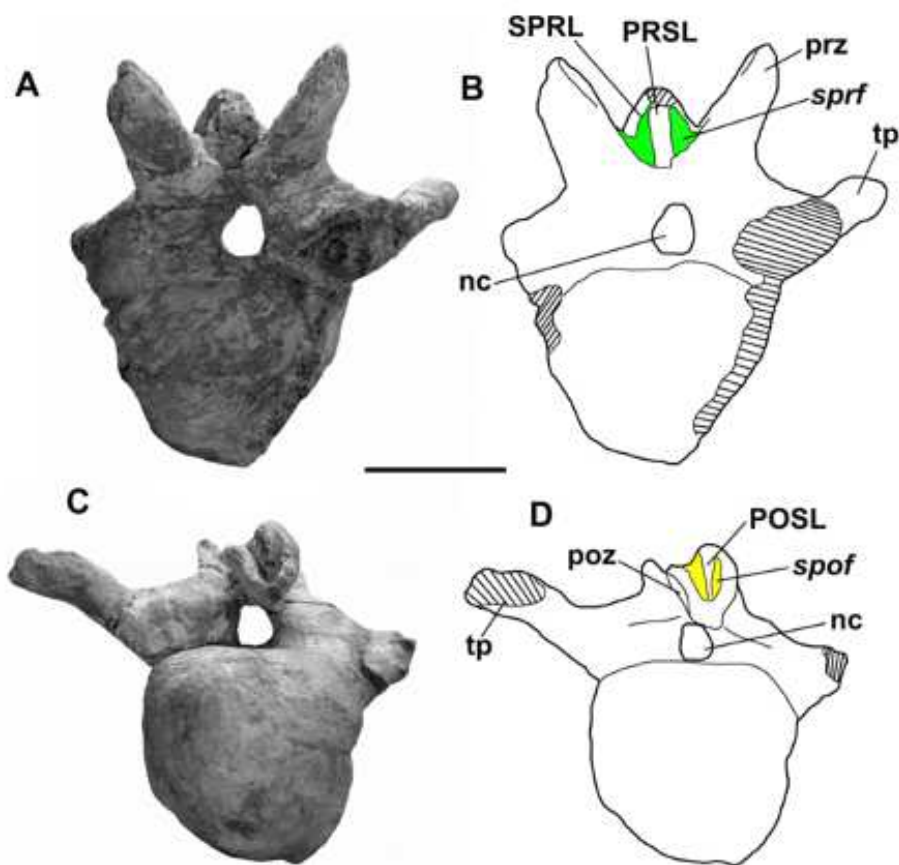
**Figura 58.** Vértebra caudal anterior Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/3). (A-B), en vista lateral izquierda, (C-D), anterior, (E-F), posterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** nc, canal neural; ns, espina neural; pl, pleurocelo; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; POSL, lámina postespinal; PRSL, lámina prespinal; sprf, fosa espinoprezigapofiseal; SPRL, lámina espinoprezigapofiseal; tp, proceso transversal.

Fig. 16), *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig. 5C y E), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 27C y D), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 7C), *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 9) y *Saltasaurus* (Powell, 1992; Fig. 21B) las caudales más anteriores la espina se encuentra ligeramente inclinada posteriormente con un ángulo de 95° aproximadamente respecto de la horizontal. En *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b;



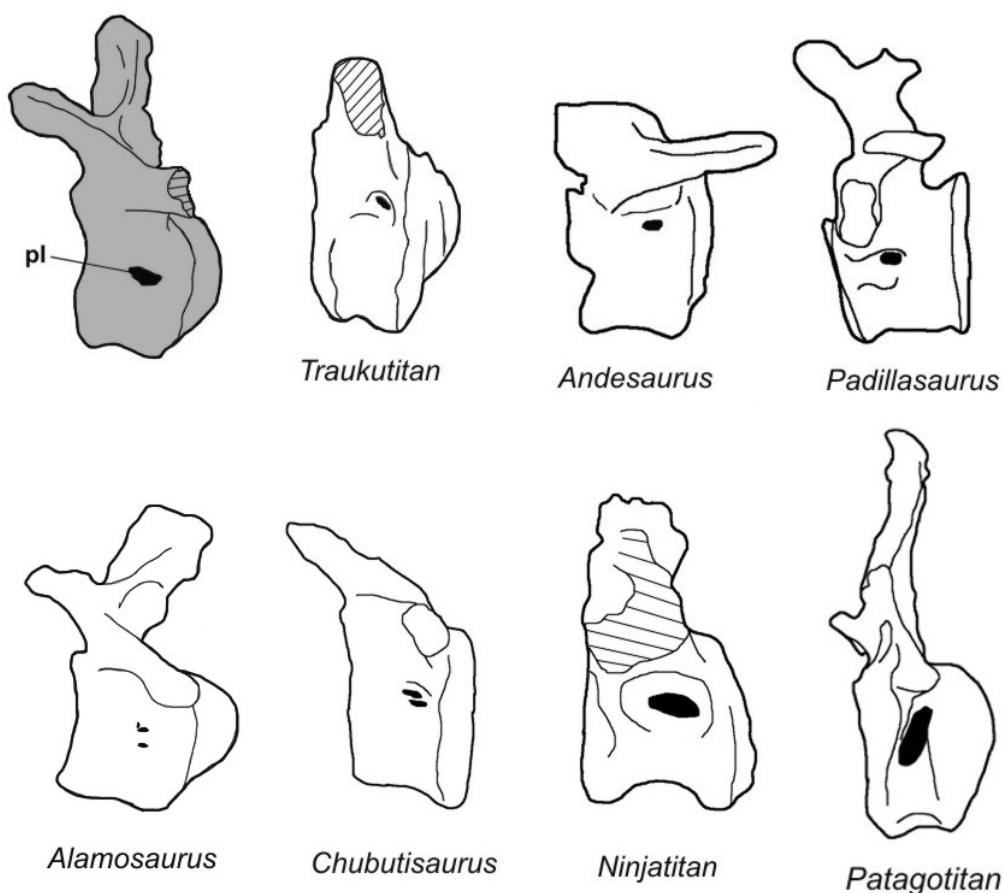
**Figura 59.** Vértebra caudal anterior Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/4). (A-B), en vista lateral izquierda, (C-D), vista lateral derecha. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** **pl**, pleurocelo; **poz**, postzigapófisis; **prz**, prezigapófisis; **SPRL**, lámina espinoprezigapofiseal; **tp**, proceso transversal.

Fig. 8A-D), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 6A) y *Neuquensaurus* (Salgado *et al.*, 2005; Fig. 6B y C), las caudales más anteriores poseen espinas neurales con un ángulo de inclinación posterior muy marcado de aproximadamente 145° respecto de la horizontal. Contrariamente, en las caudales más anteriores de *Trigonosaurus* (Campos *et al.*, 2005; Fig. 25) la espina neural se encuentra inclinada hacia adelante en un ángulo de 85° respecto de la horizontal. Las postzigapófisis son de contorno subcircular y se encuentran unidas a la espina por las láminas espinopostzigapofiseales (SPOL). Ambas postzigapófisis se unen ventralmente con un ángulo aproximado de 45° delimitando una profunda fosa postespinal. Lateralmente, la espina neural presenta una depresión delimitada por las láminas espinoprezigapofiseal (SPRL) y espinopostzigapofiseal (SPOL). Entre las vértebras caudales anteriores, se incluye además, un centro vertebral muy incompleto y meteorizado (MAU-Pv-LJ-471/29), el cual presenta un cóndilo anterior marcadamente cóncavo, que indica su condición procélica.



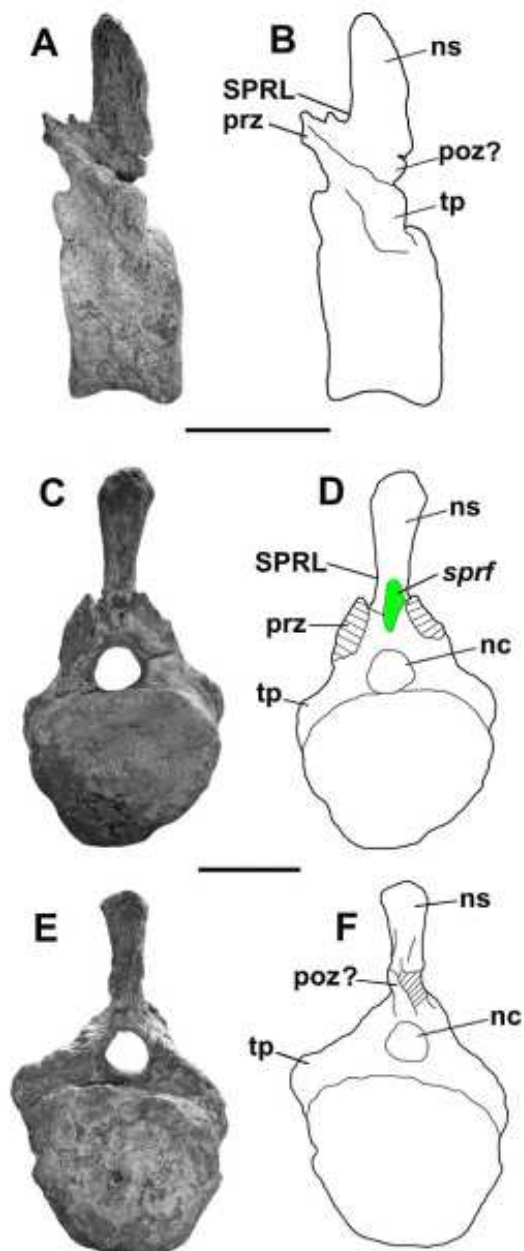
**Figura 60.** Vértebra caudal anterior Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/4). (A-B), en vista anterior, (C-D), en vista posterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** nc, canal neural; ns, espina neural; pl, pleurocelo; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; POSL, lámina postespinal; PRSL, lámina prespinal; spof, fosa espinopostzigapofiseal; sprf, fosa espinoprezigapofiseal; SPRL, lámina espinoprezigapofiseal; tp, proceso transversal.

*Vértebra caudal anterior/media* (MAU-Pv-LJ-471/5) (Fig. 62). Esta vértebra caudal presenta características transicionales entre las caudales anteriores y medias, y se ubicaría en una posición más distal dentro del tercio anterior de la cola. Presenta un centro vertebral con una cara articular anterior ligeramente cóncava y una cara posterior prácticamente plana, condición descrita por Tidwell *et al.* (2001) como procélica-distoplática (*procoelous-distoplatyan*). Una condición similar se observa en las vértebras caudales anteriores de los titanosauriformes *Cedarosaurus weiskopfae* (Tidwell *et al.*, 1999; Fig. 3A), *Phuwiangosaurus* (Suteethorn *et al.*, 2009; Fig. 16), *Malargüesaurus* (González Riga *et al.*, 2009; Fig. 5), *Wintonotitan* (Poropat *et al.*, 2014; Fig. 3) y en el titanosaurio *Malawisaurus* (Gomani, 2003; Fig. 14) (Fig. 63). Se diferencia de la condición opistocélica presente en las caudales anteriores de *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Białynicka, 1977; Fig. 5) y la fuerte procelia de la mayoría de los saurópodos (Upchurch 1995, 1998; Upchurch *et al.*, 2004a). Como en las



**Figura 61.** Vértebra caudal anterior del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/3) (en gris) en vista lateral, comparada con las vértebras caudales anteriores de otros saurópodos con presencia de cavidades neumáticas (pleurocelos). Las imágenes de *Alamosaurus* y *Ninjatitan* fueron invertidas. Las imágenes no se encuentran a escala. Las siluetas fuerdon dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descritos.

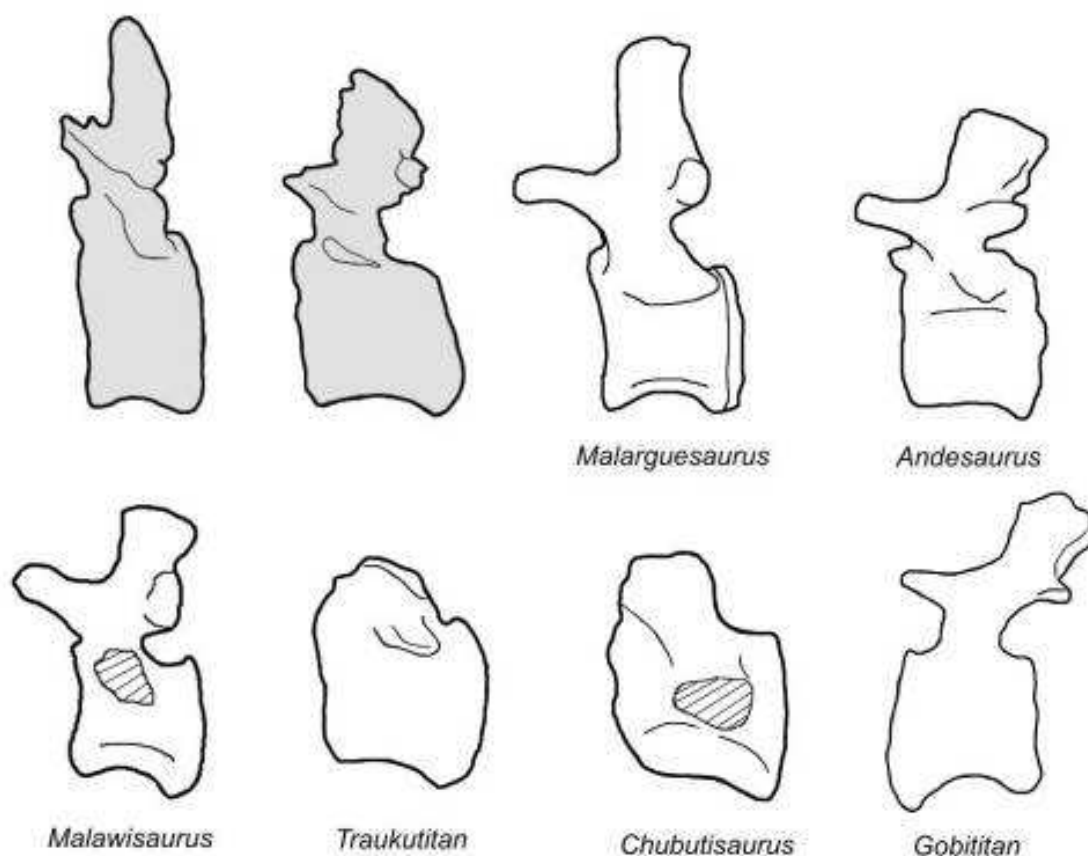
vértebras caudales más anteriores, la cara articular anterior es más alta que la cara posterior, pero se diferencia por presentar un centro vertebral comprimido anteroposteriormente. Tanto las caras laterales como la cara ventral del centro vertebral son anteroposteriormente cóncavas. El arco neural es grácil con relación al centro vertebral, y se encuentra ubicado en la mitad anterior de éste, muy cerca del borde anterior, como ocurre en las caudales anteriores. El canal neural es muy grande, de aproximadamente tres veces el alto de la espina neural y de contorno circular. Los procesos transversos están incompletos y no tan desarrollados y prominentes como en las caudales más anteriores. Son relativamente comprimidos anteroposteriormente y se ubican en una posición casi vertical similar a lo observado en la caudal anterior de *Phuwiangosaurus* (Suteethorn *et al.*, 2009; Fig. 16F),



**Figura 62.** Vértebra caudal anterior Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/5). (A-B), en vista lateral izquierda, (C-D), anterior, (E-F), posterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** **nc**, canal neural; **ns**, espina neural; **poz**, postzigapófisis; **prz**, prezigapófisis; **sprf**, fosa espinoprezigapofiseal; **SPRL**, lámina espinoprezigapofiseal; **tp**, proceso transversal.

diferenciándose a su vez de los presentes en la vértebra caudal de *Malarguesaurus* (González Riga *et al.*, 2008; Fig. 5B) que presenta procesos transversos más desarrollados anteroposteriormente. Aunque las prezigapófisis no se han preservado, la porción basal de estas permite inferir que se proyectaban anterodorsalmente con un ángulo de 45°, como ocurre en las vértebras caudales anteriores. Las prezigapófisis de *Malarguesaurus* (González Riga, *et*

al., 2008; Fig. 5B) se proyectan con un ángulo muy bajo, casi paralelas al plano axial. Las prezigapófisis están unidas a la espina por una lámina espinoprezigapofiseal (SPRL), que aunque menos notoria que en las caudales más anteriores, se desarrolla anterolateralmente hasta el extremo distal de la espina. Ambas láminas espinoprezigapofiseales (SPRL) delimitan entre sí una pequeña pero profunda fosa espinoprezigapofiseal (*sprf*). La espina neural es relativamente alta, vertical, formando un ángulo recto respecto de la horizontal como ocurre en *Malarguesaurus*, de aspecto cuadrangular en vista lateral y lateralmente comprimida, con



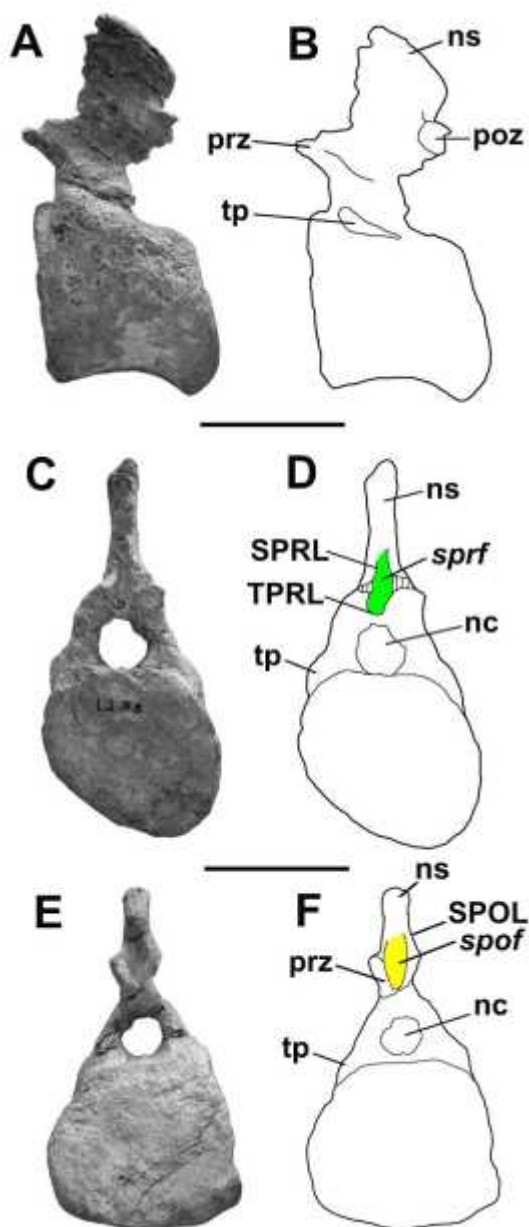
**Figura 63.** Vértebras caudales anterior-media del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/5 y 6) (en gris) en vista lateral, comparada con las vértebras caudales anteriores-medias procélica-distoplática de otros saurópodos. Las imágenes no se encuentran a escala. Las imágenes no se encuentran a escala. Las siluetas fuerdon dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descritos.

sus caras laterales ligeramente cóncavas anteroposteriormente. Distalmente, la espina neural se encuentra expandida lateralmente. No se observan láminas pre y postespinales. La postzigapófisis no se ha preservado.

*Vértebra caudal media* (MAU-Pv-LJ-471/6) (Fig. 64). La vértebra caudal media presenta un centro vertebral anfiplático, similar al presente en la vértebras caudales medias de

*Malawisaurus* (Gomani, 2003; Fig. 15) y *Traukutitan*, pero con ambas caras articulares ligeramente cóncavas. Esta condición se diferencia de la presente en *Traukutitan* donde las caudales medias presentan una cara articular posterior ligeramente convexa dorsalmente, mientras que la anterior es plana (Salgado y Calvo, 1993). El centro vertebral es de aspecto cuadrangular en vista lateral, con sus caras laterales y su cara ventral anteroposteriormente cóncavas, siendo esta última casi plana y notablemente ancha transversalmente. Al igual que en las caudales anteriores, la cara articular anterior resulta más alta que la posterior. La cara articular posterior carece de un borde ligeramente extendido dorsalmente presente en *Traukutitan* (Juárez Valieri y Calvo, 2011). En la cara ventral del centro vertebral, sobre el borde posterior, se observan las superficies de articulación para el arco hemal. Los procesos transversos, en esta parte de la secuencia caudal, están representados por abultamientos laterales sobre la base del arco neural. El arco neural es grácil con relación al centro vertebral y se encuentra ubicado como en las caudales más anteriores, en la mitad anterior de éste como en la mayoría de los titanosauriformes (Salgado *et al.*, 1997b). El canal neural es muy grande, aproximadamente dos veces la altura de la espina neural, y de contorno circular. Dicha cresta debió alojarse en el surco longitudinal anterior de la médula espinal. Las prezigapófisis no se han preservado, pero la base de éstas permite inferir que se proyectaban anterodorsalmente, aunque en un ángulo de 40° aproximadamente, el cual es menos pronunciado que en las caudales más anteriores. Las prezigapófisis se encuentran unidas a la espina neural por láminas espinoprezigapofiseales (SPRL) las que delimitan, junto con una corta lámina intraprezigapofiseal (TPRL), una pequeña pero profunda fosa espinoprezigapofiseal (*sprf*). La espina neural es relativamente baja, con relación a las caudales más anteriores. Es anteroposteriormente ancha y lateralmente comprimida, como en *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 7F), *Malawisaurus* (Gomani, 2003; Fig. 16), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 8A), *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 5F), *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 10) y *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 9A), por lo que presenta un aspecto laminar. Su borde anterior es recto y vertical, mientras que el borde dorsal es redondeado y curvado posteroventralmente. El borde posterior es recto e inclinado anteroventralmente. La espina neural carece de láminas pre (PRSL) y postespinales (POSL), las cuales están presentes en las vértebras caudales medias de saurópodos titanosaurios como *Baurutitan* (Kellner *et al.*, 2005; Fig. 22A), *Saltasaurus* y *Neuquensaurus* (Powell, 2003; Fig 58 1b). Las postzigapófisis no están completamente

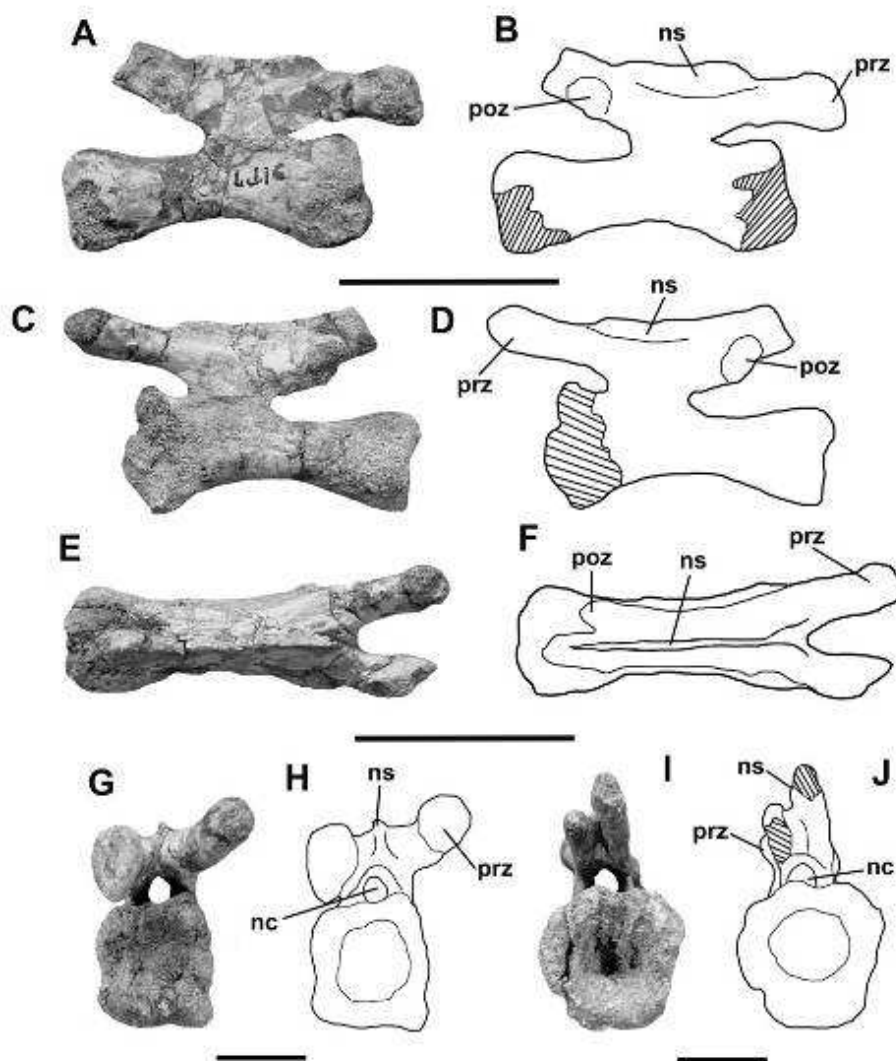




**Figura 64.** Vértebra caudal media Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/6). (A-B), en vista lateral izquierda, (C-D), anterior, (E-F), posterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** nc, canal neural; ns, espina neural; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; *sprf*, fosa espinoprezigapofiseal; **SPRL**, lámina espinoprezigapofiseal; *spof*, fosa espinopostzigapofiseal; **SPOL**, lámina espinopostzigapofiseal; tp, proceso transverso; **TPRL**, lámina intraprezigapofiseal.

preservadas. Se encuentran ubicadas lateralmente sobre el borde posterior de la espina neural, unidas a ésta por una corta lámina espinopostzigapofiseal (SPOL). En vista posterior, las postzigapófisis se unen ventralmente en forma de “V” delimitando entre ambas una fosa espinopostzigapofiseal (*spof*) relativamente profunda.

*Vértebra caudal posterior* (MAU-Pv-LJ-471/7) (Fig. 65). La vértebra caudal posterior presenta un centro vertebral anficélico, alargado, con la cara ventral y las caras laterales cóncavas en sentido anteroposterior, como en la vértebra caudal posterior anficélica de *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 7. 2), *Rinconsaurus* (Calvo y González Riga, 2003; Fig. 3A) y *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011a; Fig. 7). Al igual que en las vértebras caudales anteriores, la cara articular anterior es más alta que la posterior. El arco neural es relativamente bajo y se ubica en la mitad anterior del centro vertebral. El canal neural es de contorno circular y de pequeño tamaño, aproximadamente la mitad del alto del centro vertebral. Las prezigapófisis son de sección transversal subcircular, y se proyectan anterodorsalmente en un ángulo muy agudo, casi paralelamente al eje longitudinal del centro vertebral. La espina neural es muy baja y se proyecta posteriormente, curvándose dorsodistalmente. En vista dorsal, la vértebra presenta una cresta longitudinal, que comienza anteriormente entre las prezigapófisis, y se proyecta distalmente sobre la espina neural como en *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 7I y L) y *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 7. 1 y 2). En algunas de las vértebras caudales de *Malawisaurus* (Gomani, 2003; Fig. 16F-I) dicha cresta está más desarrollada. Una parte preservada de la postzigapófisis izquierda permite inferir que las mismas serían estructuras adosadas posterolateralmente a la espina neural.



**Figura 65.** Vértebra caudal posterior Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/7). (A-B), en vista lateral derecha, (C-D), lateral izquierda, (E-F), dorsal, (G, H), anterior y (I, J), posterior. Escala gráfica: (A-F), 10 cm y (G-J), 5 cm. **Abreviaturas anatómicas:** nc, canal neural; ns, espina neural; poz, postzigapófisis; PRSL, lámina prespinal; prz, prezigapófisis.

### Elementos costales y hemales

*Costillas dorsales.* Entre las costillas dorsales asignadas al Individuo A, se cuenta con una costilla dorsal derecha (MAU-Pv-LJ-471/25) (Fig. 66) probablemente la 1° costilla dorsal, asignación basada en comparaciones con *Overosaurus* (Coria *et al.*, 2013; Fig. 7), el cual preserva los cuatro primeros pares de costillas dorsales articuladas. La costilla se encuentra mal preservada, pero prácticamente completa, careciendo probablemente del extremo distal. Como en las primeras costillas dorsales de *Overosaurus* y la costilla dorsal anterior de *Kaijutitan* (MAU-Pv-CM-522/11) el capítulo es el doble de largo que el tubérculo. La mala preservación impide observar la presencia o ausencia de forámenes pneumáticos en el sector proximal. Al igual que en la costilla dorsal de *Overosaurus* y *Kaijutitan*, el vástago es

prácticamente recto con una sección transversal subtriangular en el sector proximal. Otro fragmento de costilla dorsal (MAU-Pv-LJ-471/33) corresponde a una porción proximal que carece del capítulo y el vástago de la costilla, presentando una sección transversal subtriangular.



---

**Figura 66.** Costillas dorsales Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/25 y 33). (A), 1° costilla dorsal derecha en vista posterior (MAU-Pv-LJ-471/25) y (B), fragmento proximal costilla dorsal anterior en vista posterior (MAU-Pv-LJ-471/33). Escala gráfica: 10 cm.

---

*Arcos hemales anteriores.* De los arcos hemales se han preservado las ramas derechas de dos arcos hemales anteriores (Fig. 67), de los cuales el MAU-Pv-LJ-471/27 se encuentra mejor preservado. A pesar de estar incompletos, ambos carecen, como otros Macronarios (Upchurch, 1995; Wilson y Sereno, 1998), del puente óseo que cierra dorsalmente el canal hemal, el cual está presente en los Diplodocoidea. El material MAU-Pv-LJ-471/27 presenta el extremo proximal más expandido, con una superficie articular ligeramente inclinada medialmente. Por otro lado el material MAU-Pv-LJ-471/28 posee un extremo menos expandido, con una superficie articular con un ángulo de inclinación ligeramente mayor. Ambos hemales presentan caras articulares simples, como en *Rapetosaurus*, *Malawisaurus*, *Bonitasaura*, *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus* a diferencia de *Mendozasaurus* y *Aeolosaurus* que presentan caras articulares dobles. Con excepción del extremo proximal, ambas ramas son fuertemente comprimidas lateralmente. La rama MAU-Pv-LJ-471/27, se encuentra

distalmente torcionada medialmente respecto del eje longitudinal. A pesar de que esta rama se encuentra mejor preservada, dicha torsión podría ser el resultado de deformación.



**Figura 67.** Arcos hemales anteriores Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/27 y 28). Rama derecha hemal MAU-Pv-LJ-471/27 (A), en vista lateral, (B), medial y (C) distal. Rama derecha hemal MAU-Pv-LJ-471/28 (D), en vista lateral, (E), medial y (F) distal. Escala gráfica: 10 cm.

**Tabla 12. Medidas (en cm) de elementos del esqueleto axial del Individuo A de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-471).**

Elemento	Dimensión	Medida
Vértebra dorsal posterior (MAU-Pv-LJ-471/1)	Altura vertebral	-
	Longitud del centro vertebral	21,5*
	Altura del centro vertebral	22*
	Ancho del centro vertebral	21
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	-
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	-
Fragmento arco dorsal medio - posterior (MAU-Pv-LJ-471/2)	Altura vertebral	-
	Longitud del centro vertebral	-
	Altura del centro vertebral	-
	Ancho del centro vertebral	-
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	-
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	15*
Vértebra caudal anterior (MAU-Pv-LJ-471/3)	Altura vertebral	38
	Longitud del centro vertebral	17
	Altura del centro vertebral	17

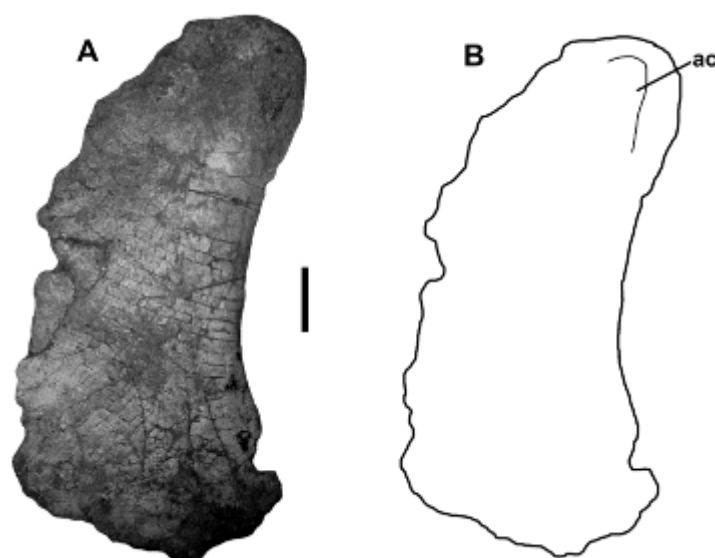
	Ancho del centro vertebral	19,5
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	6*
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	5,5*
Vértebra caudal anterior (MAU-Pv-LJ-471/4)	Altura vertebral	-
	Longitud del centro vertebral	15*
	Altura del centro vertebral	16*
	Ancho del centro vertebral	15*
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	7*
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	5,5*
Vértebra caudal anterior- media (MAU-Pv-LJ-471/5)	Altura vertebral	36,5
	Longitud del centro vertebral	10*
	Altura del centro vertebral	15
	Ancho del centro vertebral	18
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	-
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	-
Vértebra caudal media (MAU-Pv-LJ-471/6)	Altura vertebral	27,5
	Longitud del centro vertebral	11
	Altura del centro vertebral	13
	Ancho del centro vertebral	13,5
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	-
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	3*
Vértebra caudal posterior (MAU-Pv-LJ-471/7)	Altura vertebral	7,5
	Longitud del centro vertebral	12*
	Altura del centro vertebral	3*
	Ancho del centro vertebral	4*
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	4*
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	-
1º? Costilla dorsal (MAU-Pv-LJ-471/25)	Longitud proximodistal	118*
	Distancia entre el tubérculo y capítulo	38

**Referencias:** (°), medida considerada desde la mitad de la superficie articular; (\*), medidas estimadas; (-), no disponible (elemento no preservado).

### Cintura escapular y miembro anterior

*Placa esternal* (MAU-Pv-LJ-471/8) (Fig. 68). Se cuenta con una placa esternal izquierda casi completa, con los bordes medial y distal ligeramente dañados. La placa exhibe una forma semilunar típica de los saurópodos titanosaurios (Salgado *et al.*, 1997b), con el borde medial

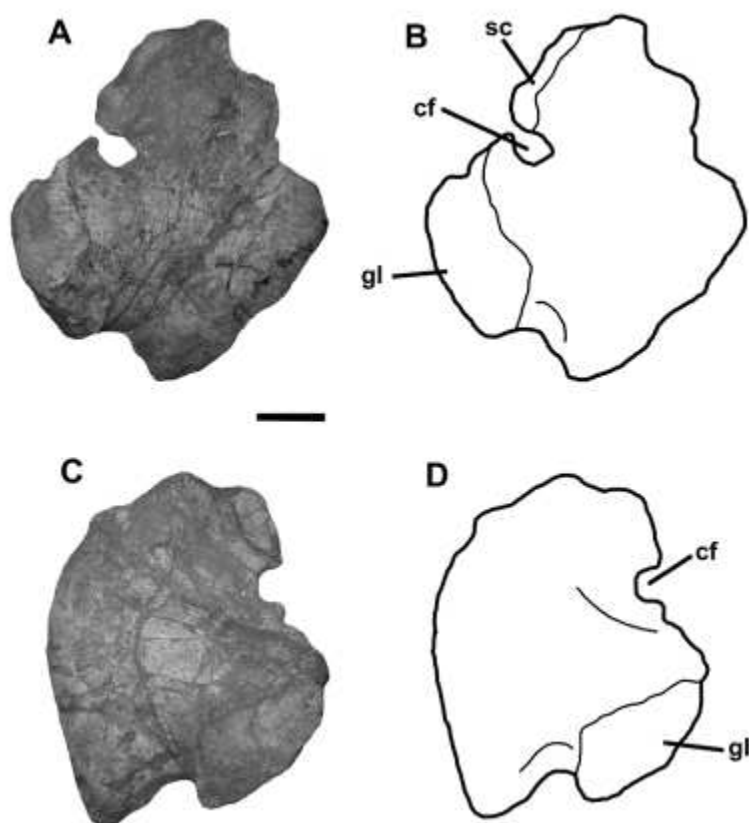
convexo y el borde lateral cóncavo. Como en la mayoría de los saurópodos, la placa esternal es proximalmente prominente y robusta, mientras que se hace muy laminar distalmente. En el extremo proximal, la placa esternal exhibe una cresta anteroventral prominente como en *Lirainosaurus* (Sanz *et al.*, 1999; Fig. 5) y *Narambuenatitan* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 10D), la cual resulta menos desarrollada que la observada en *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 2D y E). El extremo distal que está algo incompleto, presentaría un borde prácticamente recto, presentando una morfología similar a la presente en *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 5H), *Malawisaurus* (Jacobs *et al.*, 1993; Gomani, 2005; Fig. 19A y B) y *Alamosaurus* (Gilmore, 1946; Fig. 9).



**Figura 68.** Placa esternal izquierda Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/8). (A-B), en vista ventral. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** ac, cresta anteroventral.

*Coracoides* (MAU-Pv-LJ-471/9 y 10) (Fig. 69). Se recuperaron ambos coracoides, los cuales presentan una forma cuadrangular como en *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 33), *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka; 1977; Fig. 7 y 8), *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 2A y C), *Saltasaurus* (Powell, 2003; Fig. 54. 1) y *Rinconsaurus*. La superficie lateral es ligeramente convexa, mientras que la superficie medial es ligeramente cóncava. El margen anteroventral se encuentra mejor preservado en el coracoides izquierdo (MAU-Pv-LJ-471/10) y presenta una morfología intermedia entre un margen de aspecto rectangular presente en titanosaurios como *Alamosaurus* (Gilmore, 1946), *Neuquensaurus*, *Saltasaurus* y *Rinconsaurus* (obs. personal), y otra con el margen redondeado presente en titanosauriformes como *Daxiatitan* (You *et al.*, 2008; Fig. 2A) y *Huabeisaurus* (D'Emic *et al.*, 2013; Fig. 18), y algunos titanosaurios como *Malawisaurus*, *Rapetosaurus* y *Tapuiasaurus* (Zaher *et al.*, 2011;

Fig. 5A). El foramen coracoideo es de contorno elíptico y atraviesa el hueso en forma oblicua como en *Rapetosaurus* y *Malawisaurus*. A pesar de que los bordes de hueso que rodean al foramen coracoideo están rotos, se infiere que éste se cerraba posteriormente sobre el borde escapular, como ocurre en *Alamosaurus*, *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 8), *Huabeisaurus* y *Rinconsaurus* (obs. personal), diferenciándose del foramen abierto presente en *Lirainosaurus* (Díez Díaz *et al.*, 2013) y en el ejemplar juvenil de *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009, Fig. 33). La expansión proximal para la cavidad glenoidea se encuentra fuertemente expandida como en *Huabeisaurus*. Como en *Alamosaurus*, *Rapetosaurus*, *Malawisaurus* y *Tapuiasaurus*, carece de un labio infraglenoide (*infraglenoid lip*), el cual está presente en *Opisthocoelicaudia*, *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*. La cavidad glenoidea es más pequeña que la superficie de articulación con la escápula, como en *Rapetosaurus*.

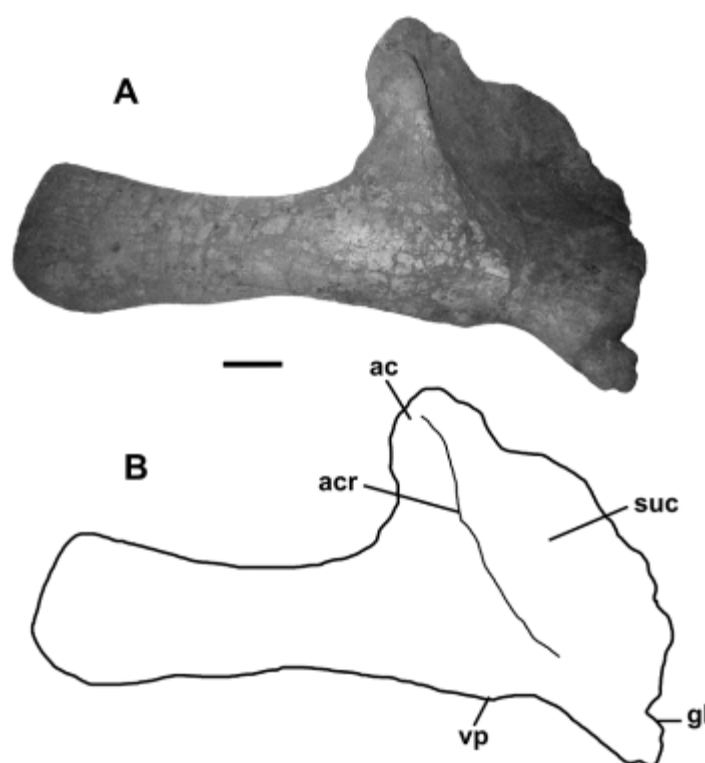


**Figura 69.** Coracoides derecho e izquierdo Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/9 y 10). (A-B), coracoides derecho y (C, D), coracoides izquierdo en vista lateral. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** cf, foramen coracoideo; gl, cavidad glenoidea; sc, superficie articular para la escápula.

*Escápula* (MAU-Pv-LJ-471/12) (Fig. 70). La escápula derecha se encuentra completa pero no coosificada con el coracoides, como en algunos saurópodos tales como *Daxiatitan* (You *et al.*, 2008; Fig. 2A), *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Fig. 7 y 8),

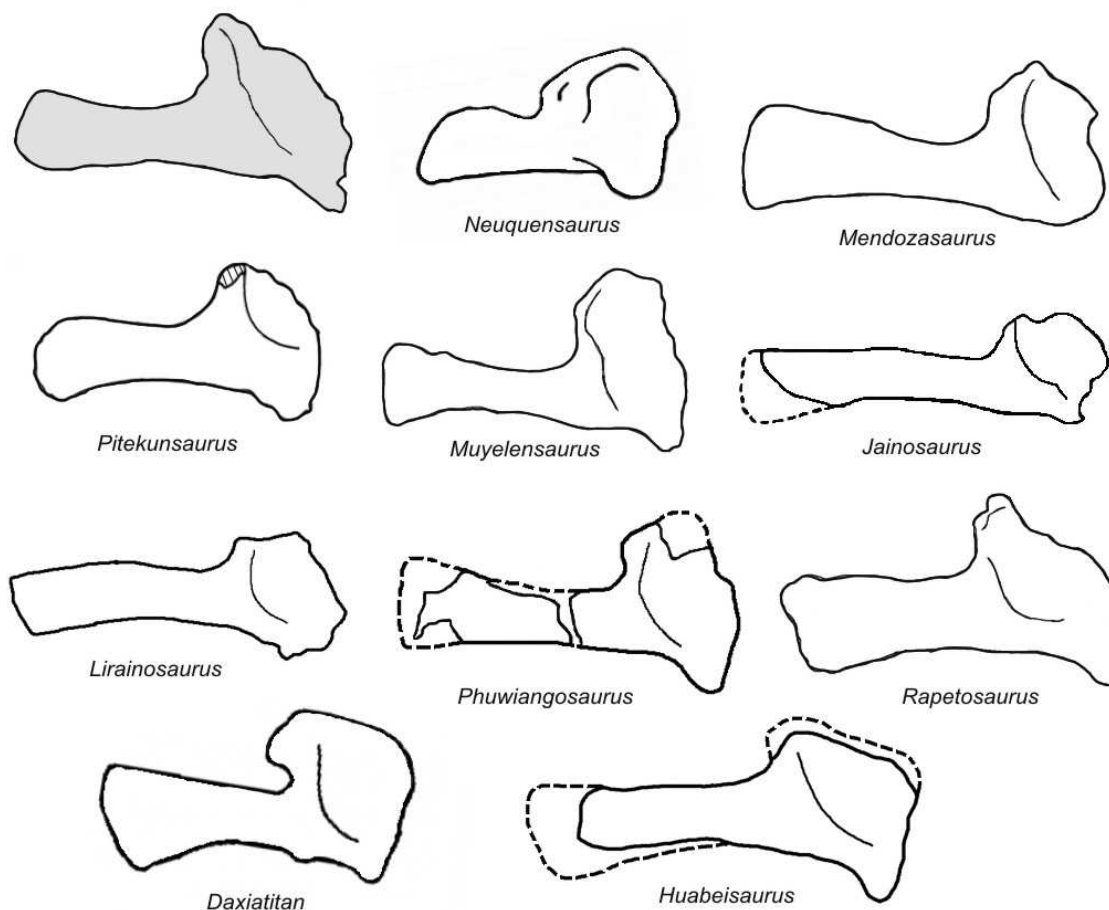


*Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 2A y C) y *Rinconsaurus* (MAU-Pv-CRS-43). La hoja escapular presenta un margen anterodorsal cóncavo y un margen posteroventral ligeramente cóncavo, como en *Rinconsaurus*. No obstante, la hoja escapular evidencia entre los saurópodos, una gran diversidad morfológica: (1), hoja escapular con un margen anterodorsal cóncavo en la sección proximal y prácticamente recto en la sección distal, sumado a un margen ventral recto, presente en *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 2A) y *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 5G), aunque en este último el margen ventral es ligeramente cóncavo; (2), hoja escapular con un margen anterodorsal cóncavo en la sección proximal, pero con un margen distal recto más extenso, combinado con un margen posteroventral cóncavo como en *Jainosaurus* (Wilson *et al.*, 2009; Fig. 2D); (3), hoja escapular con ambos márgenes ligeramente cóncavos como en *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 8.3) y *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 12A); (4), hoja escapular con el margen cóncavo y el posteroventral recto como en *Lirainosaurus* (Sanz *et al.*, 1999; Fig. 4C) y *Phuwiangosaurus* (Marin *et al.*, 1994; Fig. 1.5); (5) hoja escapular margen anterodorsal



**Figura 70.** Escápula derecho Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/12). (A-B), en vista lateral. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** ac, acromión; acr, cresta acromial; gl, cavidad glenoidea; suc, fosa supracoracoidea; vp, proceso ventromedial.

ligeramente cóncavo y el posteroventral cóncavo como en *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 32); (6), hoja escapular donde el margen anterodorsal es recto y el posteroventral cóncavo como en *Daxiatitan* y *Huabeisaurus* (D’Emic *et al.*, 2013; Fig. 17) (Fig. 71). Si bien el extremo distal de la hoja escapular se encuentra algo erosionado, se infiere un ligero ensanchamiento similar al observado en *Pitekunsaurus* y *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011a; Fig. 9) diferenciándose del gran desarrollo observado en *Camarasaurus* (Ostrom y McIntosh, 1966; Fig. 46), *Brachiosaurus* (Janensch, 1914; Fig. 5), *Neuquensaurus* o del desarrollo moderado observado en *Saltasaurus*, *Mendozasaurus*, *Rinconsaurus* (MAU-Pv-CRS-43) y *Muyelensaurus*. Sobre el borde posteroventral cerca de la cavidad glenoidea hay un proceso ventromedial poco desarrollado similar al presente en *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011a; Fig. 9A) y *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 3A). Un proceso bien

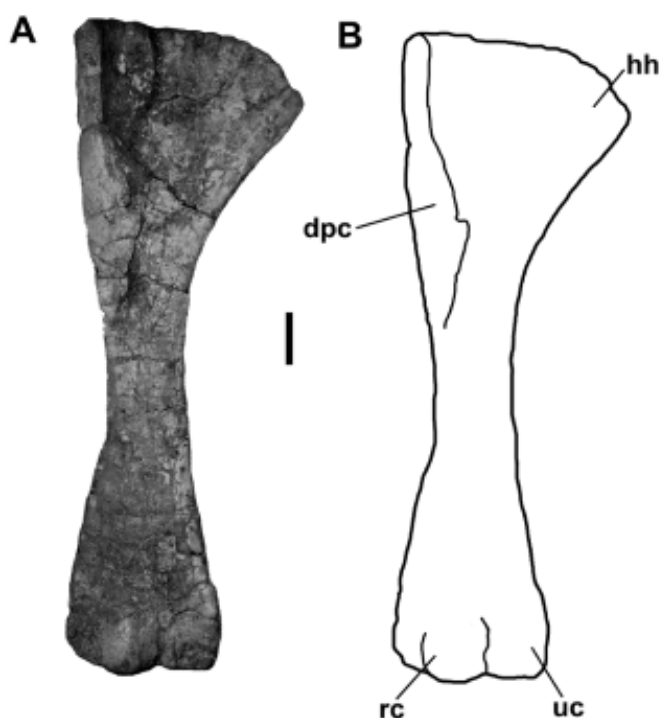


**Figura 71.** Escápula derecha del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/12) (en gris) en vista lateral, comparada con escápulas de otros saurópodos. La imagen de *Phuwiangosaurus* fue invertida. Las imágenes no se encuentran a escala. Las siluetas fueron dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descritos.

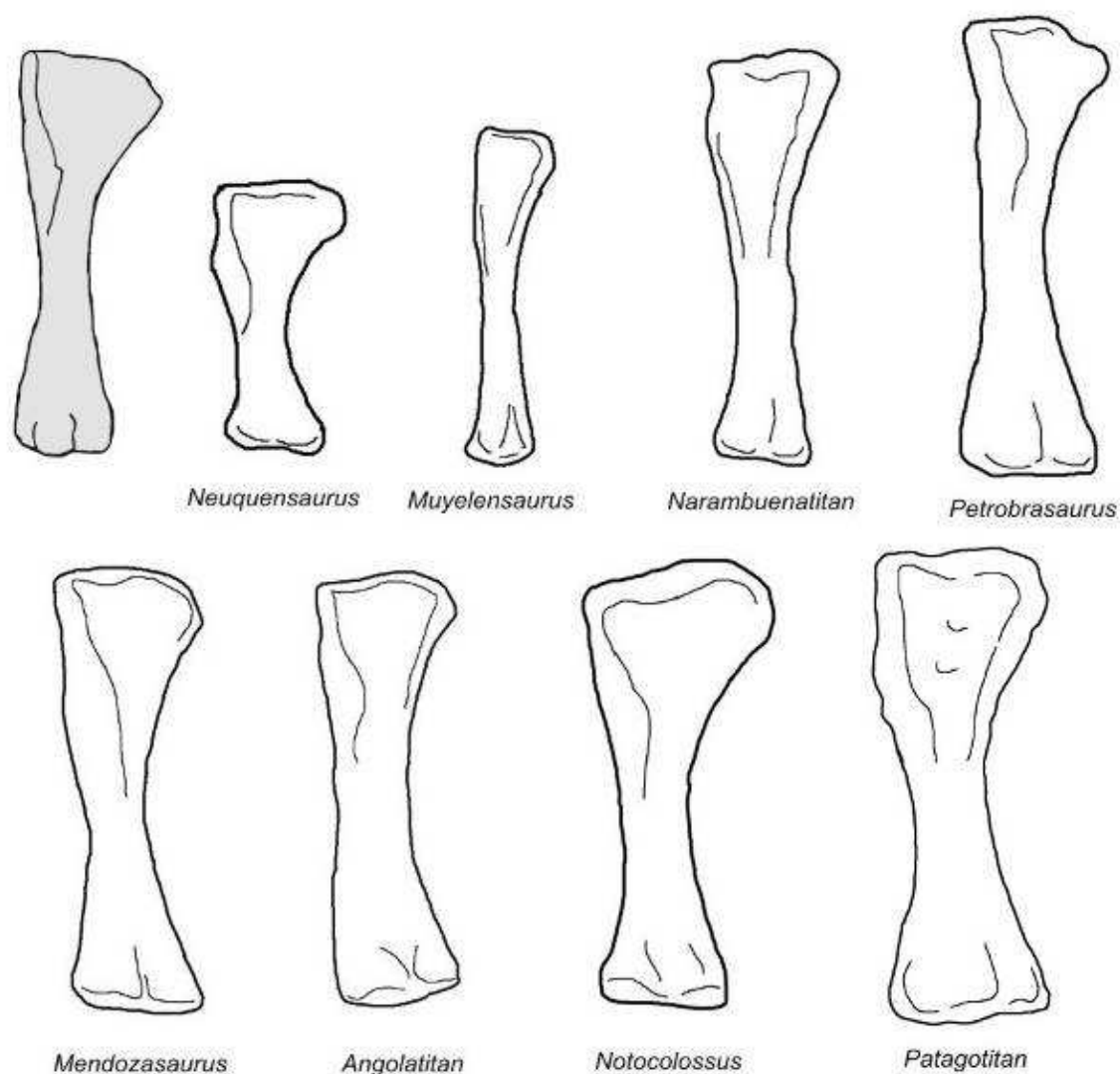
desarrollado esta presente en *Daxiatitan* (You *et al.*, 2008; Fig. 2A), *Ligabuesaurus* y *Wintonotitan* (Poropat *et al.*, 2014; Fig. 7). El proceso supraglenoideo es muy desarrollado como en *Daxiatitan*, *Ligabuesaurus* (Bonaparte *et al.*, 2006; Fig. B) y *Dreadnoughtus* (Lacovara *et al.*, 2014; Fig. 2B), generando que la hoja escapular resulte relativamente grácil. Esta condición difiere de la presente en *Saltasaurus*, *Neuquensaurus* y *Rapetosaurus* donde la hoja escapular resulta proporcionalmente más ancha y robusta con relación al proceso supraglenoideo. El acromion se ubica en forma oblicua respecto del eje anteroposterior de la escápula como en *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 3A) y *Huabeisaurus* (D'Emic *et al.*, 2013; Fig. 17B), separando una amplia depresión acromial ventral de una reducida depresión acromial dorsal. La cavidad glenoidea, a pesar de estar algo erosionada, se encontraría inclinada medialmente, como en *Ligabuesaurus*, *Euhelopus* y otros Titanosauria como *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, *Muyensaurus* y *Rinconosaurus*, lo que constituye un carácter derivado presente en los Somphospondyli (Wilson y Sereno, 1998).

*Húmero* (MAU-Pv-LJ-471/11) (Fig. 72). El húmero derecho (MAU-Pv-LJ-471/11) se encuentra completo, con los extremos transversalmente expandidos, siendo el extremo proximal el más desarrollado. Es un hueso relativamente grácil, con un índice de robustez como en *Narambuenatitan* y *Petrobrasaurus* de 0,23, con relación a la notable robustez del húmero de *Neuquensaurus* (IR: 0,30-0,33, Otero, 2010) y *Opisthocoelicaudia* (IR: 0,37, Wilson y Upchurch, 2003). El húmero de *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 12B) es aún más grácil (IR: 0,17). La cabeza humeral se proyecta medialmente como en otros saurópodos. Carece de una cabeza humeral subsférica, prominente y bien desarrollada como en *Brachiosaurus altithorax* (Rigs, 1903; Fig. 1), *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 3B-e) y *Ligabuesaurus* (Bonaparte *et al.*, 2006; Fig. 6A). Se diferencia de *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Pl. 9.3), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 9A), *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 3) y *Saltasaurus* (Powell, 2003; Fig. 48.1) los cuales presentan húmeros robustos con extremos fuertemente expandidos. El margen dorsal es ligeramente sigmoide como en *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011; Fig. 10A), *Malawisaurus* (Gomani, 2003, Fig. 20) y *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 10B). Se diferencia del margen dorsal marcadamente sigmoide presente en *Opisthocoelicaudia*, *Quetecsaurus* (González Riga y Ortíz, 2014; Fig. 12), *Neuquensaurus*, *Saltasaurus*, *Patagotitan* y *Notocolossus* (González Riga *et al.*, 2016; Fig. 4A), o el relativamente recto observado en *Epachthosaurus*, *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig.6A), *Lirainosaurus* (Díez Díaz *et al.*, 2013; Fig. 3-1y2), *Rapetosaurus* y *Mendozasaurus* (Fig. 73)

diferenciándose del margen convexo presente en *Titanosaurus colberti* (Jain y Bandyopadhyay, 1997; Fig. 20) y *Ligabuesaurus*. La cresta deltopectoral se extiende casi hasta la mitad de la diáfisis, a diferencia de *Titanosaurus colberti* (Jain y Bandyopadhyay, 1997; Fig. 20) donde la cresta es muy corta y se localiza en el tercio proximal del húmero. La cresta deltopectoral está ligeramente inclinada anteromedialmente como en *Malawisaurus* y *Chubutisaurus*, condición que resulta intermedia entre la proyección anterior presente en algunos saurópodos como *Ligabuesaurus* (Bonaparte *et al.*, 2006; Fig. 6A), *Alamosaurus*, *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 10-B1), *Rinconsaurus*, *Malawisaurus*, *Rapetosaurus*, y *Saltasaurus*; y la fuerte inclinación medial presente en *Opisthocoelicaudia*, *Gondwanatitan* (Kellner y Azevedo, 1999; Fig. 20), *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig.5I), *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 3B) y *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig. 6A). En vista anterior, delimitada por la cresta deltopectoral y el borde lateromedial, se observa una fosa poco profunda diferente a la profunda fosa presente en *Narambuenatitan* y *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 12B). El extremo distal del húmero presenta una ligera torción medial. Distalmente, el cóndilo radial se encuentra más desarrollado que el cóndilo ulnar.



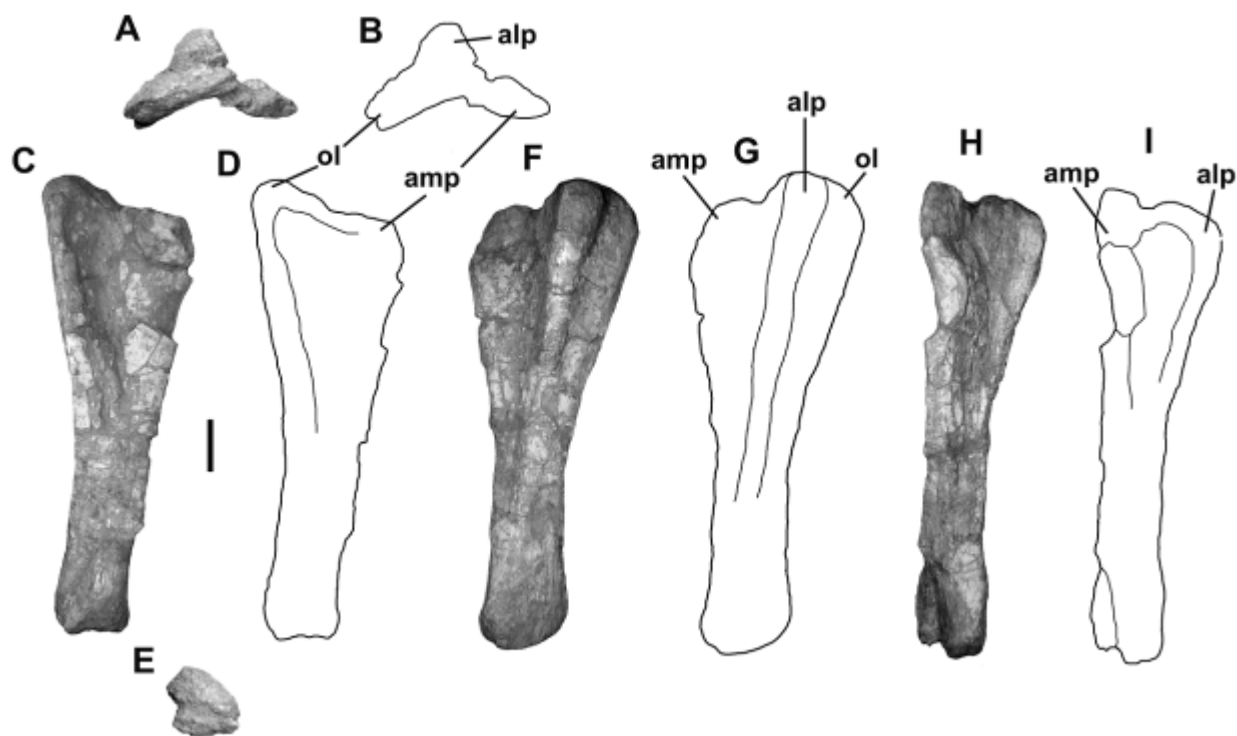
**Figura 72.** Húmero derecho Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/11). (A-B), en vista anterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** dpc, cresta deltopectoral; hh, cabeza humeral; rc, cóndilo radial; uc, cóndilo ulnar.



**Figura 73.** Húmero derecho del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/11) (en gris) en vista anterior, comparado con húmeros de otros saurópodos. Las imágenes no se encuentran a escala. Las siluetas fueron dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descriptos.

*Ulna* (MAU-Pv-LJ-471/13) (Fig. 74). La ulna izquierda se encuentra completa. Es un hueso grácil, con un índice de robustez de 0,19, el mismo que *Argyrosaurus* (Mannion y Otero, 2012; Tabla 1), y diferente a la ulna de *Rapetosaurus* que presenta un índice de robustez mayor de 0,23 (Curry Rogers, 2009; Tabla 3). Un mayor robustez puede observarse en la ulna de los Saltasauridae como *Neuquensaurus* (0,23 – 0,33, Otero, 2010) y el titanosaurio derivado *Yongjinglong datangi*. La ulna izquierda (MAU-Pv-LJ-471/13) se encuentra completa. Es un hueso grácil, con un índice de robustez de 0,19, el mismo que *Argyrosaurus* (Mannion y Otero, 2012; Tabla 1), y diferente a la ulna de *Rapetosaurus* que presenta un índice de robustez mayor de 0,23 (Curry Rogers, 2009; Tabla 3). Una mayor robustez puede

observarse en la ulna de los Saltosauridae como *Neuquensaurus* (0,23 – 0,33, Otero, 2010) y el titanosaurio derivado *Yongjinglong datangi* (0,33, Li-Guo Li *et al.*, 2004). En vista proximal la ulna es trirradiada como en la mayoría de los saurópodos. El olécranon es prominente y supera el nivel del proceso anteromedial y el proceso anterolateral, como en *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 11E y G), *Wintonotitan* (Poropat *et al.*, 2014; Fig. 10), *Malawisaurus*, *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 37A), *Muyelensaurus*, *Rinconsaurus*, *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 4B y C) y *Saltasaurus* (Powell, 2003; Fig. 41). Se diferencia del proceso poco desarrollado presente en *Camarasaurus*, *Europasaurus*, *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12D-F), *Angolatitan* (Mateus *et al.*, 2011; Fig. 4A), *Dreadnoughtus schrani* (Lacovara *et al.*, 2014), *Patagotitan* y *Kaijutitan*. En vista proximal, el proceso anteromedial es más largo que el proceso anterolateral como en *Rapetosaurus*, *Elaltitan* (Mannion y Otero, 2012; Fig. 7E y G), *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 10A1), *Pitekunsaurus*, *Bonatitan* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12G), *Muyelensaurus* y *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 4A5 y B5), a diferencia de *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 11F), *Malawisaurus*, *Argyrosaurus* (Mannion y Otero, 2012; Fig. 2G) y *Kaijutitan* donde los procesos presentan una longitud similar. El proceso anteromedial es cóncavo en vista medial y lateral, condición que está presente en varios titanosauriformes (Poropat *et al.*, 2014). El proceso anterolateral es prácticamente plano como en *Diamantinasaurus*. La superficie radial de la ulna es cóncava y presenta una cresta longitudinal oblicua poco definida. La sección media de la diáfisis es subtriangular, mientras que distalmente adquiere una forma de “D”. El extremo distal es de contorno subcircular, con una superficie ligeramente convexa, que presenta rugosidades como se observa en otros saurópodos.



**Figura 74.** Ulna izquierda Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/13). (A-B), vista proximal, (C-D), medial, (E), distal, (F-G), posterior y (H-I), anterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** alp, proceso anterolateral; amp, proceso anteromedial; ol, olécranon.

*Radio* (MAU-Pv-LJ-471/14) (Fig. 75). El radio izquierdo se encuentra completo. Es relativamente grácil, con un índice de robustez de 0,20, ligeramente superior al de *Huabeisaurus* con 0,17, y *Rapetosaurus* con 0,19, aunque menos robusto que en *Wintonotian* y *Yongjinglong datangi*, con 0,25 (Li-Guo Li *et al.*, 2014). Una mayor robustez es alcanzada por los Saltosauridae *Neuquensaurus* (IR: 0,28; Otero, 2010) y *Opisthocoelicaudia* (IR: 0,33; Borsuk-Bialynicka, 1977; Tabla 9). Presenta una curvatura anteroposterior en la diáfisis, por lo que el borde anterior es convexo y el posterior cóncavo. El extremo proximal está más expandido que el distal como en otros saurópodos. Con excepción del extremo distal, parte de la diáfisis y el extremo proximal del radio se encuentran muy comprimidos lateromedialmente, probablemente producto de deformación y aplastamiento. El extremo proximal es ligeramente convexo lateralmente y cóncavo medialmente, aunque la deformación mencionada probablemente habría modificado la morfología original. A pesar de esto, puede observarse que el radio presenta una torción medial de la diáfisis como ocurre en *Huabeisaurus* (D’Emic *et al.*, 2013; Fig. 12), *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 12), *Malawisaurus* y *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 36 B y D), mientras que



**Figura 75.** Radio izquierdo Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/14). (A), en vista anterior, (B), proximal, (C), distal, (D), lateral, (E), medial y (F), posterior. Escala gráfica: 10 cm.

en *Wintonotitan* (Poropat *et al.*, 2014; Fig. 11) ambos extremos se encuentran orientados en el mismo plano. En vista posterior, se observa una cresta bien desarrollada que se ubica en forma oblicua, la cresta interósea (*interosseous ridge*) descrita por Curry Rogers (2009) para *Rapetosaurus* y presente en otros saurópodos (e.g.: *Wintonotitan*, *Diamantinasaurus*, *Aelosaurus*, *Ophithocoelicaudia*, *Neuquensaurus*, *Saltasaurus*). Dicha cresta se desarrolla a lo largo de gran parte de la diáfisis cerca del margen lateral sobre la cara posterior del radio, característica presente según Poropat *et al.* (2014) en varios titanosaurios derivados, como *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Fig. 8C) y *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 12E), en el macronario basal *Aragosaurus* (Royo-Torres *et al.*, 2014), en los sonfospóndilos basales como *Wintonotitan* (Poropat *et al.*, 2014; Fig. 10B), *Sauroposeidon* (FWMSH 93B-10-7, “*Paluxysaurus jonesi*” Rose, 2007) y en el probable braquiosáurido *Cedarosaurus* (Tidwell *et al.*, 1999; Fig. 8). Entre la cresta interósea y una cresta lateral se observan algunas estrías rugosas ubicadas paralelas a éstas, como ocurre en *Diamantinasaurus*, las cuales, de acuerdo a Poropat *et al.* (2015), corresponderían probablemente a un sitio de anclaje muscular. El extremo distal es plano medialmente o ligeramente convexo en vista anterior, mientras que la mitad lateral es fuertemente biselada con respecto a la horizontal. Esta condición se observa en varios titanosaurios (Wilson, 2002), como *Wintonotitan*, *Diamantinasaurus*, *Alamosaurus* (Gilmor, 1946), *Argyrosaurus* (Mannion y Otero, 2012), *Rapetosaurus* y *Neuquensaurus* (Otero, 2010). No obstante, también está presente en otros saurópodos (Mannion *et al.*, 2013; Poropat *et al.*, 2014) como



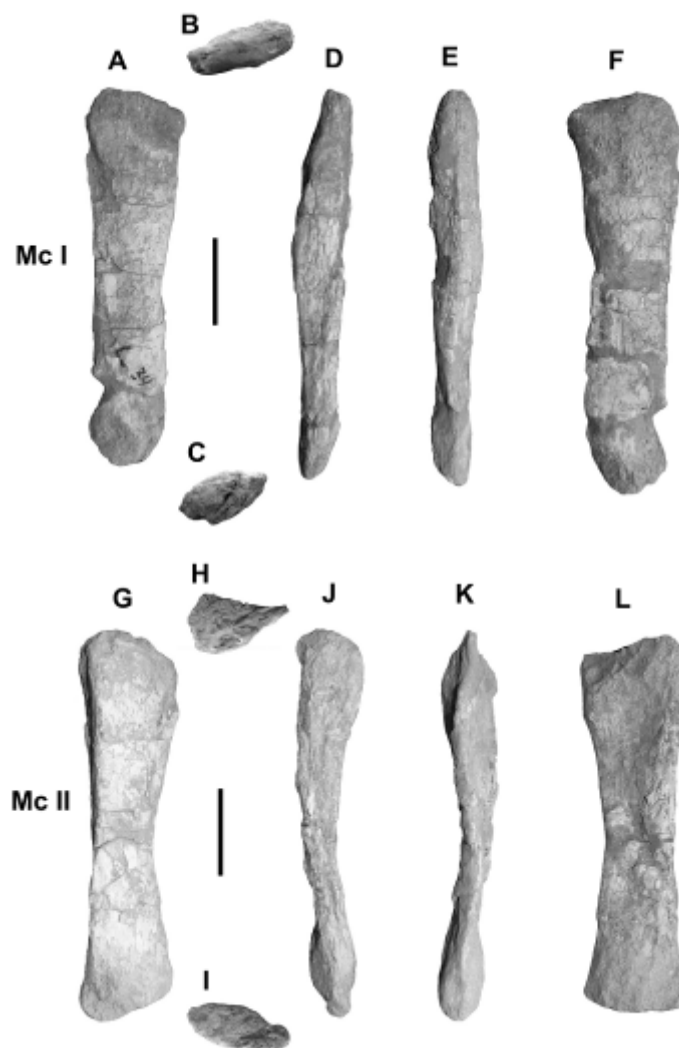
el euhelopódido *Phuwiangosaurus*, el macronario no titanosauriforme *Tehuelchesaurus benitezii* Rich, Vickers-Rich, Giménez et al., 1999 (Carballido *et al.*, 2011b) y el eusaurópodo no neosaurópodo *Bellusaurus sui* Dong, 1990 (Mo, 2013). El extremo distal es de contorno oval, con el eje mayor orientado transversalmente, y presenta una superficie articular rugosa para los huesos carpales, la cual es ligeramente convexa.

#### **Metacarpo (MAU-Pv-LJ-471/15-18).**

Del metacarpo izquierdo solo se han recuperado cuatro metacarpianos: I, II (Fig. 76), IV y V (Fig. 77). Los metacarpianos I? y II? están mal preservados y erosionados mientras que los metacarpianos IV y V se encuentran en buen estado de preservación. El metacarpiano I? es el más largo del conjunto como en *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Pl 11. 2) y *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 10A), siendo ligeramente más largo que el metacarpiano II, mientras que los metacarpianos IV y V son los más cortos. En contraste, en *Alamosaurus* (Gilmor, 1946), *Argyrosaurus* (Mannion y Otero, 2012; Fig. 3) y *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a, Fig. 6D), el metacarpiano II es el más largo, mientras que en *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 38) el metacarpiano más largo es el III, no preservado en el ejemplar estudiado aquí. Teniendo en cuenta al metacarpiano I? como el más largo, respecto de la longitud del radio, el índice de elongación sería de 0.55, como el de *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004), similar al presente en *Chubutisaurus* (Salgado, 1993) (0.54), al de *Aeolosaurus* (Powell, 2003) y *Wintonotitan* (Hocknull *et al.*, 2009) (0.53), y ligeramente mayor al registrado en *Giraffatitan* (Janensch, 1961) y *Alamosaurus* (Gilmor, 1946) (0.51) (ver Tabla 3, Mannion y Otero, 2012). En los extremos distales, no se observan evidencias de la presencia de superficies articulares para las falanges en ninguno de los metacarpianos como sí ocurre en *Camarasaurus* (Tschopp *et al.*, 2015) y *Giraffatitan* (“*Brachiosaurus*”) (Janensch, 1914).

*Metacarpiano I?* (MAU-Pv-LJ-471/15) (Fig. 76A-F). El metacarpiano I? se encuentra en muy mal estado de preservación, con los extremos erosionados, por lo que no puede observarse con claridad la morfología de las superficies articulares. A pesar de esto, se infiere que las mismas presentarían un contorno en forma de “D”, similar a *Andesaurus* (Mannion y Calvo, 2011; Fig. 10B), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 38) y *Mendozasaurus* (González Riga *et al.*, 2018; Fig. 18A), pero no tan desarrollado como en *Diamantinasaurus* (Hocknull *et al.*, 2009; Fig. 13F). Su diáfisis es recta como en *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 10A), anteroposteriormente comprimida, similar a la observada en *Argyrosaurus*, *Andesaurus*, *Rapetosaurus* y *Mendozasaurus*, diferenciándose del arqueamiento lateral

presente en *Andesaurus* (Mannion y Calvo, 2011; Fig. 10C) y *Argyrosaurus* (Mannion y Otero, 2012; Fig. 3B y C). El metacarpiano I?, es ligeramente más largo que el metacarpiano II?



**Figura 76.** Metacarpianos izquierdo II y III Individuo A (MAU-Pv-LJ-15 y 16). Metacarpiano I, en (A), vista anterior, (B), proximal, (C), distal, (D), lateral, (E), medial, (F) y posterior. Metacarpiano II, en (G), vista anterior, (H), proximal, (I), distal, (J), lateral, (K), medial, (L) y posterior. Escala gráfica: 10 cm.

*Metacarpiano II?* (MAU-Pv-LJ-471/16) (Fig. 76G-L). El metacarpiano II? presenta el extremo distal ligeramente erosionado y fracturas en la mitad de la diáfisis. Los extremos son proporcionalmente ensanchados como *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig.13M y J), *Rinconosaurus* (Calvo y González Riga, 2003) y *Kaijutitan* (MAU-Pv-CM-522/32), mientras que el metacarpiano II de *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12), *Neuquensaurus* y *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig. 6D) presenta un ligero ensanchamiento solo en el extremo proximal. La mitad proximal en sección transversal, presenta un contorno

subtriangular, mientras que la mitad distal presenta un contorno elíptico, que se diferencia del extremo distal cuadrangular observado en *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 12). Al igual que en *Mendozasaurus* (González Riga *et al.*, 2018; Fig. 18H) el extremo distal se encuentra inclinado, lo que probablemente podría resultar un artefacto producto de una deformación. La cara posteromedial para la articulación con el metacarpiano I? es cóncava como en *Bonitasaura*, *Rinconsaurus* y *Kaijutitan*, mientras que la cara posterolateral para la articulación con el metacarpiano III es ligeramente convexa. Sobre la cara posterolateral, se observa una cresta que se proyecta desde el extremo proximal, perdiéndose hacia el extremo



**Figura 77.** Metacarpianos izquierdos IV y V Individuo A (MAU-Pv-LJ-17 y 18). Metacarpiano I, en (A), vista anterior, (B), proximal, (C), distal, (D), lateral, (E), medial, (F) y posterior views. Metacarpiano II, en (G), vista anterior, (H), proximal, (I), distal, (J), lateral, (K), medial, (L) y posterior. Escala gráfica: 10 cm.

distal, similar a la presente en *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig.13L) y *Mendozasaurus* (González Riga *et al.*, 2018; Fig.18J).

*Metacarpiano IV* (MAU-Pv-LJ-471/17) (Fig. 77A-F). El metacarpiano IV está algo erosionado en el extremo proximal y carece de parte del borde del extremo distal. Presenta los extremos expandidos, siendo el proximal el más desarrollado, a diferencia de *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015), donde el extremo distal es el más expandido en relación a la diáfisis. Las superficies articulares tanto del extremo proximal como distal presentan rugocidades como en otros saurópodos. El extremo proximal es de contorno subcuadrangular, con superficies articulares para el metacarpiano III y V ligeramente cóncavas como en *Rinconsaurus* (Calvo y González Riga 2003; MAU-Pv-CRS-98/2), *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; MAU-Pv-LL-127), *Petrobrasaurus*, *Rapetosaurus* (Kurry Rogers, 2009; Fig. 38) y *Maxakalisaurus topai* (Kellner, 2006; Fig. 25B). El extremo distal presenta un contorno subcircular.

*Metacarpiano V* (MAU-Pv-LJ-471/18) (Fig. 77G-L). El metacarpiano V es el mejor preservado. Es más corto que los demás metacarpianos, con los extremos muy expandidos y la superficie articular proximal y distal rugosa como se observa en el metacarpiano IV. Debido a la torción del eje longitudinal, ambos extremos articulares se encuentra ubicados en distintos planos. El extremo articular proximal, es de contorno subelíptico con el borde lateromedial convexo y el articular para el metacarpiano IV practicamente plano como en otros saurópodos (e.g.: *Argyrosaurus*, *Epachthosaurus* y *Petrobrasaurus*). Se diferencia del extremo articular proximal de contorno subtriangular presente en *Diamantinasaurus* (Hocknull *et al.*, 2009; Fig. 13X). Presenta una diáfisis sigmoide, con la cara anterodorsal convexa y la cara palmar relativamente plana como en *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 6D). La cara palmar presenta una cresta que se extiende desde la mitad de la diáfisis hasta el extremo distal, como en *Andesaurus* (Manion y Calvo, 2011; Fig. 10E), *Argyrosaurus*, *Diamantinasaurus* (Hocknull *et al.*, 2009; Fig. 13Y) y *Petrobrasaurus*. El extremo distal es de contorno cuadrangular.

**Tabla 13. Medidas (en cm) de elementos de la cintura escapular y miembro anterior del Individuo A de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-471).**

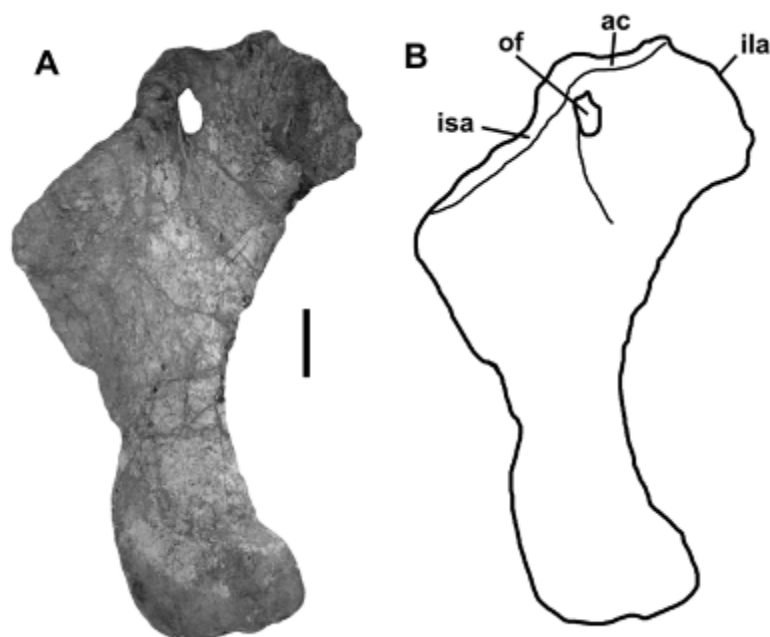
Elemento	Dimensión	Medida
Escápula (MAU-Pv-LJ-471/12)	Longitud proximodistal	120*
	Máxima altura dorsoventral proximal	67*
	Mínima altura dorsoventral medial	19,5
	Máxima altura dorsoventral distal	18*
Coracoides (MAU-Pv-LJ-471/10)	Altura dorsoventral	54
	Longitud anteroposterior	49
Placa esternal (MAU-Pv-LJ-471/8)	Longitud proximodistal	81*
	Máximo ancho mediolateral medial	35*
Húmero (MAU-Pv-LJ-471/11)	Longitud proximodistal	121
	Ancho máximo mediolateral proximal	39
	Ancho mediolateral medial	15,5
	Ancho mediolateral distal	29
	IR	0,23
Ulna (MAU-Pv-LJ-471/13)	Longitud proximodistal	81
	Ancho máximo mediolateral proximal	21
	Ancho mediolateral medial	11,5
	Ancho mediolateral distal	13,5
	IR	0,19
Radio (MAU-Pv-LJ-471/14)	Longitud proximodistal	75
	Ancho máximo mediolateral proximal	17
	Ancho mediolateral medial	13
	Ancho mediolateral distal	15
	IR	0,20
Metacarpiano I (MAU-Pv-LJ-471/15)	Longitud proximodistal	41,5*
	Ancho máximo mediolateral proximal	11*
	Ancho mediolateral medial	8
	Ancho mediolateral distal	-
Metacarpiano II (MAU-Pv-LJ-471/16)	Longitud proximodistal	38
	Ancho máximo mediolateral proximal	11
	Ancho mediolateral medial	7
	Ancho mediolateral distal	11

Metacarpiano IV (MAU-Pv-LJ-471/17)	Longitud proximodistal	38
	Ancho máximo mediolateral proximal	14*
	Ancho mediolateral medial	7
	Ancho mediolateral distal	12,5
Metacarpiano V (MAU-Pv-LJ-471/18)	Longitud proximodistal	33,5
	Ancho máximo mediolateral proximal	16*
	Ancho mediolateral medial	7
	Ancho mediolateral distal	12,5

**Referencias:** (\*), medidas estimadas; (-), no disponible (elemento no preservado), **IR**, índice de robustez.

### Cintura pélvica y miembro posterior

*Pubis derecho* (MAU-Pv-LJ-471/19) (Fig. 78). El pubis recuperado está completo y en buen estado de preservación. Es un hueso relativamente plano y comprimido, transversalmente ancho en el sector proximal y expandido distalmente. Se observa un engrosamiento hacia las superficies de articulación con el ilion y el isquion como ocurre en *Bonitasaura*. El borde lateral del pubis es marcadamente cóncavo, mientras que el borde medial es relativamente recto. El foramen obturador se encuentra cerrado como en la mayoría de los saurópodos (e.g.: *Huabeisaurus* (D’Emic *et al.*, 2013; Fig. 20A), *Andesaurus*, *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 11B), *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 17), *Futalognkosaurus*, *Rocasaurus*, *Lirainosaurus* (Díez Díaz *et al.*, 2013, Fig 4.4), *Saltasaurus*) excepto en *Bonitasaura*, aunque en este caso dicha condición está relacionada con el estadio ontogenético del ejemplar (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 13B); es de gran tamaño, de contorno ovalado y ubicado muy cerca del borde proximal de la superficie articular para el isquión. La superficie articular para el isquion es muy extensa, similar a la presente en *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 11B), siendo congruente con la extensa superficie articular para el pubis observada en el isquion recuperado. En contraste, en *Dreadnoughtus* la superficie articular para el isquion es muy reducida (Lacovara *et al.*, 2014). La contribución del pubis en el acetábulo es muy reducida como en *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 40), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 13B y D), *Narambuenatitan* y *Rinconsaurus* (Calvo y González Riga, 2003; Fig. Pl. 3E). El pubis carece de una cresta longitudinal sobre la superficie ventral cerca del margen lateral como en *Rocasaurus* (Salgado y Azpilicueta, 2000) mientras que está presente en otros saurópodos tales como *Isisaurus* (Jain y Bandyopadhyay, 1997; fig. 24B),

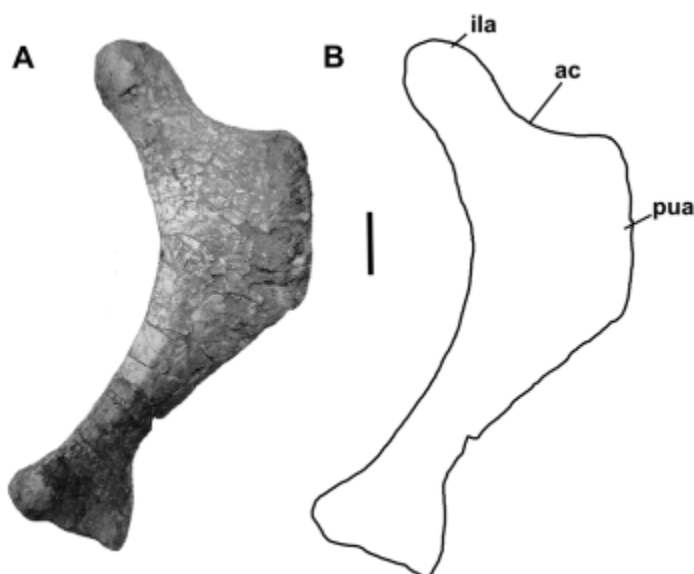


**Figura 78.** Pubis derecho Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/19). (A-B), en vista lateral. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** **ac**, acetabulo; **ila**, articulación ilíaca; **isa**, articulación isquiática, **of**, foramen obturador.

*Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Białynicka, 1977; Fig. 12), *Aelosaurus* (Salgado y Coria, 1993; Fig. 8), *Futalognkosaurus* (Calvo *et al.*, 2007c; Fig. 18), *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011; Fig. 6), *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008: fig. 18), *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 9), y *Saltasaurus*, (Powell, 2003; Fig. 43). La superficie articular para el pedicelo del ilion es comprimida lateralmente y anteroposteriormente elongada, como en *Rocasaurus* y *Andesaurus* (Mannion y Calvo, 2011).

*Isquion derecho* (MAU-Pv-LJ-471/20) (Fig. 79). Es una pieza laminar con el pedicelo ilíaco bien desarrollado como en otros saurópodos tales como *Futalognkosaurus* (Calvo *et al.*, 2007c; Fig. 18), *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 11C), *Rocasaurus* (Salgado y Azpilicueta, 2000; Fig. 9D) y *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 8). El pedicelo púbico es relativamente extenso. Sobre la superficie lateral del borde posterior, opuesto al pedicelo púbico, no se observa la tuberosidad isquiática presente en *Opisthocoelicaudia*, *Malawisaurus*, *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 8A-B), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 41), *Rocasaurus* y *Saltasaurus*. *Huabeisaurus* presenta dicha tuberosidad ubicada sobre el borde posterior, la cual es considerada como una autapomorfía (D'Emic *et al.*, 2013; Fig. 20B). El borde posterior es cóncavo y el borde medial de contacto con el otro isquion es relativamente recto. El proceso posterior es largo y grácil, diferenciándose del proceso corto y ancho presente en *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 41A-B), *Malawisaurus* (Gomani,

2005; Fig23), *Saltasaurus* (Powell, 2003; Fig. 43. 2) y *Neuquensaurus* (Salgado *et al.*, 2005; Fig. 7E) (Fig. 76). El extremo distal, se encuentra expandido como en *Muyelensaurus*, *Bonitasaura*, *Futalognkosaurus* y *Patagotitan* (Fig. 80).



**Figura 79.** Isquion derecho Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/20). (A-B), en vista medial. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** ac, acetabulo; ila, articulación ilíaca; pua, articulación púbica.

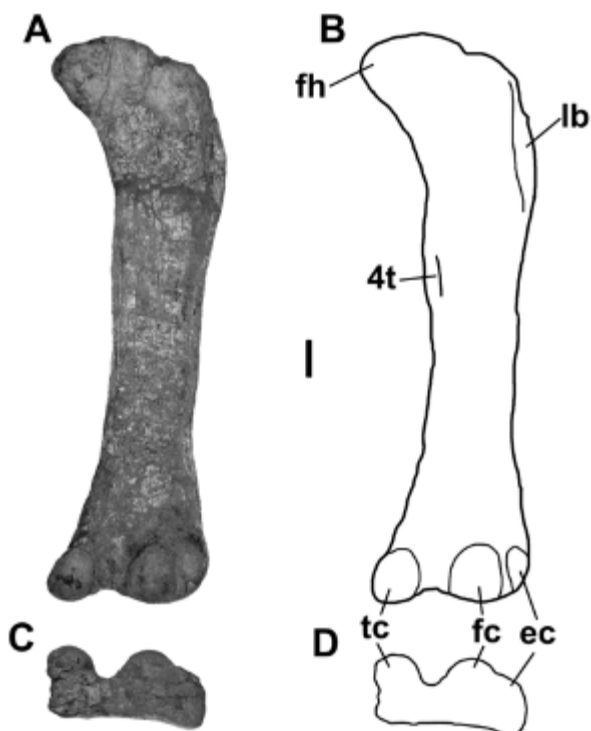
*Fémur derecho* (MAU-Pv-LJ-471/21) (Fig. 81). El fémur es un hueso relativamente grácil como el de *Bonitasaura* (IR: 0,22) (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 14), y más grácil que el de *Neuquensaurus* (IR: 0,27) (Otero, 2010; Fig. 10 A-B). Es anteroposteriormente comprimido, con la cabeza femoral prominente, robusta y proyectada dorsomedialmente, y con sus cóndilos distales bien desarrollados. La protuberancia lateral es muy notoria, y está presente en el borde lateral de la diáfisis, debajo del trocánter mayor, como en otros Titanosauriformes (Salgado *et al.*, 1997b; Wilson y Sereno, 1998). Como en *Brachiosaurus*, *Phuwiangosaurus* (Martin *et al.*, 1999; Fig.18-2), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig.43B y C), *Bonitasaura*, *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017; Fig.2S), *Petrobrasaurus*, *Traukutitan* (Salgado y Calvo, 1993; Fig. 2), *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 11A), *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig.10A3 y A4) y *Saltasaurus*, el 4to trocanter está posicionado en el tercio proximal de la diáfisis. Se diferencia de la posición casi en la mitad de la diáfisis observada en *Giraffatitan*, *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011; Fig. 14A y B), *Ligabuesaurus*, *Ruyangosaurus* (Lu *et al.*, 2014; Fig.3-19B), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 12A), *Rinconsaurus* (Calvo y González Riga, 2003; Fig. 3C), *Mendozasaurus* y *Kaijutitan*. Tanto el cóndilo tibial como el cóndilo fibular presentan un desarrollo similar como en *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011a), diferenciándose en este aspecto de





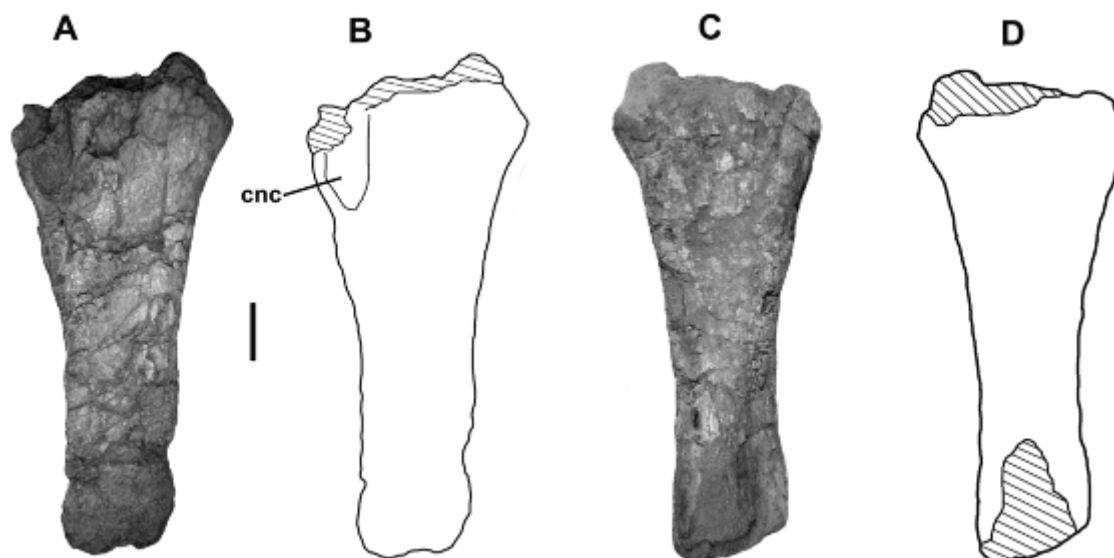
**Figura 80.** Isquion derecho del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/20) (en gris) en vista medial, comparado con isquiones de otros saurópodos. Las imágenes en *Muyelensaurus*, *Andesaurus* y *Futalognkosaurus* fueron invertidas. Las imágenes no se encuentran a escala. Las siluetas fueron dibujadas/redibujadas sobre las imágenes de las publicaciones donde estos taxones fueron descritos.

*Traukutitan* (Juárez Valieri y Calvo, 2011; Fig.2B), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015), *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig.A2), *Saltasaurus* (Powell, 2003) y el Individuo B de Loma de los Jotes, en el que el cóndilo tibial presenta un mayor desarrollo con respecto al fibular. Ambos cóndilos se encuentran orientados en forma perpendicular al eje transversal de la diáfisis del fémur como en *Traukutitan* (Juárez Valieri y Calvo, 1993; Fig. 2B), *Mendozasaurus* (González Riga y Mannion, 2018; Fig. 19F) y *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig.14F) y *Narambuenatitan*, a diferencia de la inclinación que presentan los cóndilos en el fémur de *Neuquensaurus* (Otero, 2010) y el Individuo B de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-472/2).



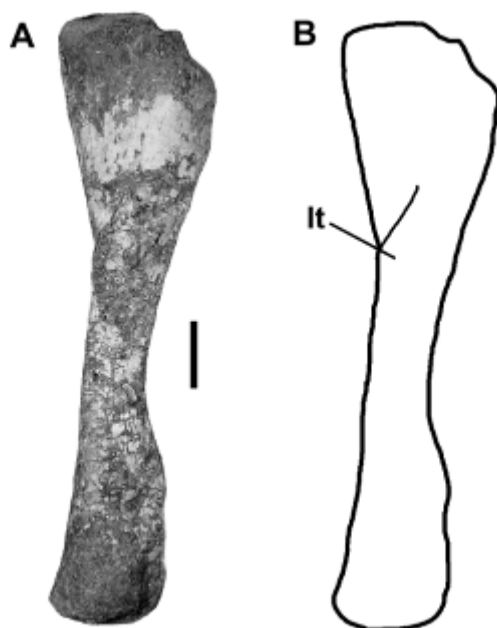
**Figura 81.** Fémur derecho Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/21). (A-B), en vista posterior, (C-D), y distal. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** ec, epicóndilo; fc, cóndilo fibular; fh, cabeza femoral; lb, protuberancia lateral; tc, cóndilo tibial; 4t, cuarto trocanter.

*Tibia izquierda* (MAU-Pv-LJ-471/22) (Fig. 82). La tibia recuperada se encuentra en mal estado de preservación, con los extremos incompletos producto de la erosión. A pesar de ello, se observa que ambos extremos se encontraban bien desarrollados, con el extremo proximal ensanchado como en otros saurópodos. El extremo proximal es lateromedialmente comprimido, por lo que la superficie articular, se infiere, habría tenido un contorno ovalado como en *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011; Fig. 6G), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 44E), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 15E) y *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 6A), diferenciándose del contorno subcircular presente en saurópodos como *Tastavinsaurus* (Canudo *et al.*, 2008; Fig. 14E), *Gobititan* (You *et al.*, 2003; Fig. 2), *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011a; Fig. 15C), *Laplataosaurus* (Gallina y Otero, 2015; Fig. 2.5), *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008; Fig. 19B) y *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 11. A6). Anteroproximalmente, sobre la cara lateral, la tibia sólo preservó la porción distal de la cresta cnemial, la cual permite inferir que la misma se proyectaba anterolateralmente como en todos los Eusauropoda (Wilson y Sereno, 1998). Lateralmente, se halla la porción distal de la depresión cóncava que corresponde a la superficie de articulación para la fíbula.



**Figura 82.** Tibia izquierda Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/22). (A-B), en vista lateral, y (C-D), medial. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** cnc, cresta cnemial.

*Fíbula derecha* (MAU-Pv-LJ-471/23) (Fig. 83). La fíbula recuperada se encuentra completa, es relativamente grácil (ver **Tabla 14**), con los extremos expandidos anteroposteriormente, siendo el proximal el más desarrollado como en *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig.6B), *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008; Fig. 19G-J), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig.12C) *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig.45A-D), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 16A-B). La superficie de articulación proximal, la cual contacta medialmente con la cresta cnemial, es anteroposteriormente elongada y mediolateralmente comprimida, con la cara medial ligeramente cóncava. La fíbula carece de una fosa anterior en el extremo proximal como se observa en *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 16B), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig.45D), *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 13A-B) y *Saltasaurus* (Powell, 2003; Lámina 55.3). Esta fosa se encuentra presente en *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008; Fig. 19G), *Jainosaurus* (Wilson *et al.*, 2011a; Fig. 8D) y *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig.6B), alcanzando un gran desarrollo en *Laplatasaurus* (Gallina y Otero, 2015; Fig. 3.1 y 8). La diáfisis es sigmoide en vista lateral, como en *Tastavinsaurus* (Canudo *et al.*, 2008; Fig. 15C), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 12C), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2004; Fig. 16B), *Jainosaurus* (Wilson *et al.*, 2011a; Fig. 8D), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 45D) y *Saltasaurus* (Powell, 2003; Lámina 55.3). Se diferencia de la diáfisis recta presente en *Laplatasaurus* y *Uberabatitan*. Sobre la superficie proximolateral de la diáfisis se presenta una tuberosidad lateral muy desarrollada como en *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008; Fig. 19G y H) y

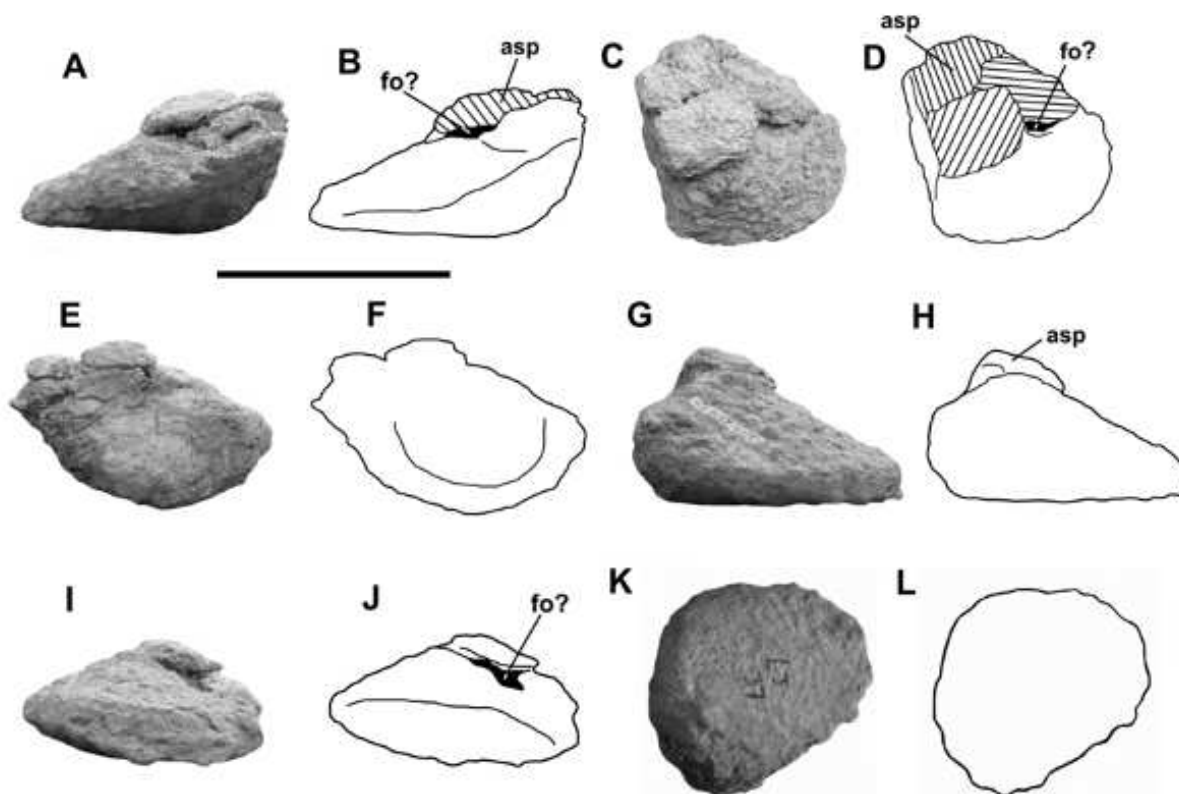


**Figura 83.** Fíbula derecho Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/23). (A-B), en vista lateral, Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** It, tuberosidad lateral.

*Laplatasaurus*. La superficie longitudinal posterior a la tuberosidad lateral es cóncava, como en *Uberabatitan* y *Laplatasaurus* (Gallina y Otero, 2015). La superficie articular distal es redondeada y transversalmente más ancha que la proximal, con un contorno ovalado. La superficie articular proximal y distal presentan rugosidades para la inserción de cartílago. En vista lateral, sobre el borde anterior del extremo distal, se desarrolla una cresta recta bien desarrollada, similar a la observada en *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 6B), aunque en este último es menos marcada.

*Astrágalo* (MAU-Pv-LJ-471/24) (Fig. 84). El astrágalo derecho se encuentra casi completo, con el extremo medial y el proceso ascendente erosionados. Es de aspecto piramidal, con la típica morfología en forma de cuña presente en otros neosaurópodos (Wilson y Sereno, 1998), como *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Epachthosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Bonitasaura*, *Uberabatitan*, *Neuquensaurus*, *Kaijuitan* y el Individuo B de Loma de los Jotes. En vista anterior el astrágalo presenta un contorno subtriangular, con un marcado adelgazamiento medial. A pesar del que el proceso ascendente se encuentra erosionado, se infiere que debió ser prominente, como en *Diamantinasaurus*, *Bonitasaura*, *Erketu*, aunque con menor desarrollo que en *Uberabatitan* Salgado y Carvalho (2008) y *Savannasaurus elliotorum* Poropat *et al.* (2016). En la base de dicho proceso, sobre el lado medial, se puede observar una fosa, pero por la mala preservación resulta difícil realizar una descripción morfológica detallada de la misma. En vista proximal el astrágalo presenta un contorno subtriangular, con

el borde anterior convexo y los bordes medial y lateral relativamente rectos. El proceso ascendente, delimita dos superficies, una medial, ligeramente convexa, para la articulación de la tibia, y una lateral, ligeramente cóncava, para la articulación de la fíbula, como en *Erketu* y *Kaijutitan*. Ventralmente, el astrágalo presenta una superficie rugosa y convexa para la articulación probablemente con los metatarsianos II y III, como en *Euhelopus*, *Erketu*, *Gobititan*, *Opisthocoelicaudia*, *Bonitasaura*, *Kaijutitan* y el Individuo B de Loma de los Jotes.



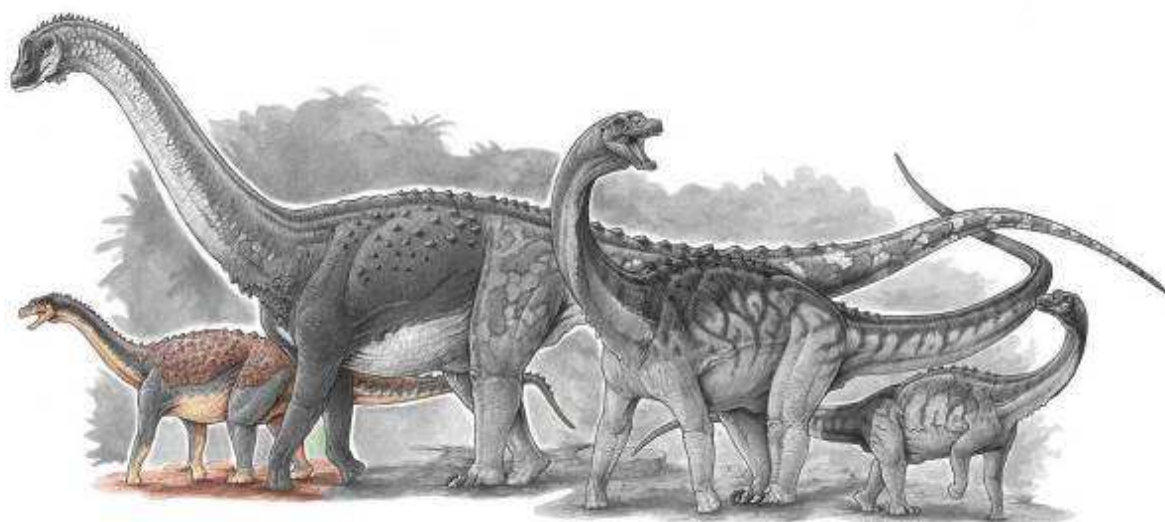
**Figura 84.** Astrágalo derecho Individuo A (MAU-Pv-LJ-471/24). (A-B) vista anterior; (C-D) proximal; (E-F) lateral; (G-H) posterior; (I-J) medial; y (K-L) ventral. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** fo, foramen, asp, proceso ascendente.

**Tabla 14. Medidas (en cm) de elementos de la cintura pélvica y miembro posterior del Individuo A de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-471).**

Elemento	Dimensión	Medida
Pubis (MAU-Pv-471/19)	Longitud proximodistal	88,5
	Ancho máximo mediolateral proximal	56
	Ancho mediolateral medial	21,5
	Ancho mediolateral distal	27,5
Isquion (MAU-Pv-471/20)	Longitud proximodistal	62,5
	Ancho máximo mediolateral proximal	32
	Ancho mediolateral medial	13,5
	Ancho mediolateral distal	19
Fémur (MAU-Pv-471/21)	Longitud proximodistal	138
	Ancho máximo mediolateral proximal	34
	Ancho mediolateral medial	22
	Ancho mediolateral distal	35
	IR	0,22
Tibia (MAU-Pv-471/22)	Longitud proximodistal	-
	Ancho máximo mediolateral proximal	-
	Ancho mediolateral medial	19*
	Ancho mediolateral distal	-
	IR	-
Fíbula (MAU-Pv-471/23)	Longitud proximodistal	84,5
	Ancho máximo mediolateral proximal	22,5
	Ancho mediolateral medial	8
	Ancho mediolateral distal	15
	IR	0,18
Astrágalo (MAU-Pv471/24)	Ancho mediolateral	17,5*
	Longitud anteroposterior	15,5
	Altura	9,5*

**Referencias:** (\*), medidas estimadas; (-), no disponible (elemento no preservado), **IR**, índice de robustez.

**Individuo B**  
**MAU-Pv-LJ-472**



## Paleontología Sistemática

SAURISCHIA Seeley, 1888

SAUROPODA Marsh, 1878

TITANOSAURIFORMES Salgado *et al.*, 1997

Titanosauriforme indet.

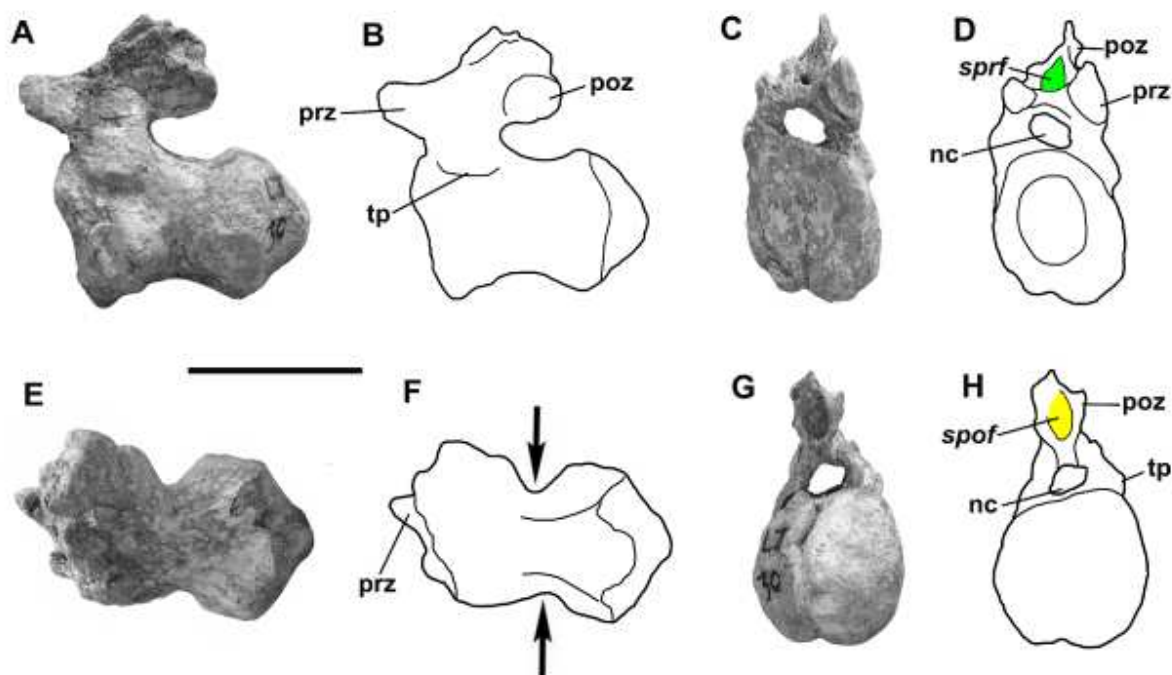
### Individuo B

**Materiales.** MAU-Pv-LJ-472. Ejemplar subadulto de dinosaurio saurópodo Titanosauriforme, integrado por: una vértebra caudal media, el fémur derecho y el astrágalo derecho.

### Esqueleto axial

*Vértebra caudal media* (MAU-Pv-LJ-472/1) (Fig. 85). La vértebra caudal media se encuentra incompleta, carece de la prezigapófisis derecha, el extremo de la prezigapófisis izquierda y la espina neural. El centro vertebral es fuertemente procélico, como ocurre en la mayoría de los saurópodos titanosaurios, tan alto como ancho, con la cara dorsal ligeramente más ancha transversalmente, que la cara ventral. Esta fuerte procelia la diferencia de la caudal media asignada al individuo A la cual es anfiplática como en *Malawisaurus*, *Andesaurus* y *Traukititan*. El cóndilo se encuentra notablemente desarrollado, con un ápice central muy prominente. A pesar de que el cóndilo presenta bordes poco definidos debido a la erosión, éste exhibe una profunda concavidad. El centro vertebral presenta medialmente una constricción transversal muy marcada (Fig. 84E y F) que conjuntamente con el notable ensanchamiento transversal de ambos extremos articulares, tanto en vista dorsal como ventral, le confieren un aspecto de “cintura”. El arco neural está ubicado desde la mitad hacia adelante del centro, pero sin llegar hasta el borde anterior como ocurre en los Aeolosaurini (Franco-Rosas *et al.*, 2004). Lateralmente se observan ligeras prominencias que representan vestigios de los procesos transversos. La porción proximal preservada de la prezigapófisis izquierda, permite estimar que las mismas se inclinaban en planos convergentes en la línea media, en un ángulo de 25° aproximadamente respecto de la horizontal. En vista anterior, entre las prezigapófisis se observa una profunda fosa espinoprezigapofiseal (*sprf*) de contorno subtriangular, similar a la presente en las caudales medias de *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus*. Dicha fosa está delimitada por delgadas láminas espinoprezigapofiseales (SPRL) y por una corta y robusta





**Figura 85.** Vértebra caudal media Individuo B (MAU-Pv-LJ-472/1). (A-B), en vista lateral izquierda, (C-D), anterior, (E-F), ventral y (G-H), posterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** **nc**, canal neural; **poz**, postzigapófisis; **prz**, prezigapófisis; **spof**, fosa espinopostzigapofiseal; **sprf**, fosa espinoprezigapofiseal; **tp**, proceso transversal. Las flechas negras muestran una constricción medial en el centro vertebral.

lámina intraprezygapofiseal. La vértebra caudal del Individuo B de Loma de los Jotes, carece de un lámina prespinal (PRSL) la cual se halla presente en las caudales medias de *Baurutitan* (Kellner *et al.*, 2005; Fig. 22C y 24C), *Rapetosaurus*, *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*. En vista posterior, las postzigapófisis delimitan una profunda fosa espinopostzigapofiseal (*spof*). Las facetas de las postzigapófisis son amplias, ligeramente inclinadas dorsomedialmente y de contorno subcircular, que las diferencia de las postzigapófisis anteroposteriormente alargadas de los Aeolosaurini (Franco-Rosas *et al.*, 2004). Las postzigapófisis presentan facetas articulares planas que difieren de las facetas marcadamente concavas presentes en *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 7E), *Aeolosaurus* y *Mendozasaurus*, las cuales le confieren a las postzigapófisis una forma de “oreja”, que limitaría los movimientos intervertebrales, similar al complejo hipófeno-hipántro (Gallina y Apesteguía, 2015). Entre ambas postzigapófisis, en vista posterior, se observa una pequeña lámina intrapostzigapofisial (TPOL) que limita una pequeña pero profunda fosa espinopostzigapofiseal (*spof*) subtriangular ubicada sobre la base de la espina neural.

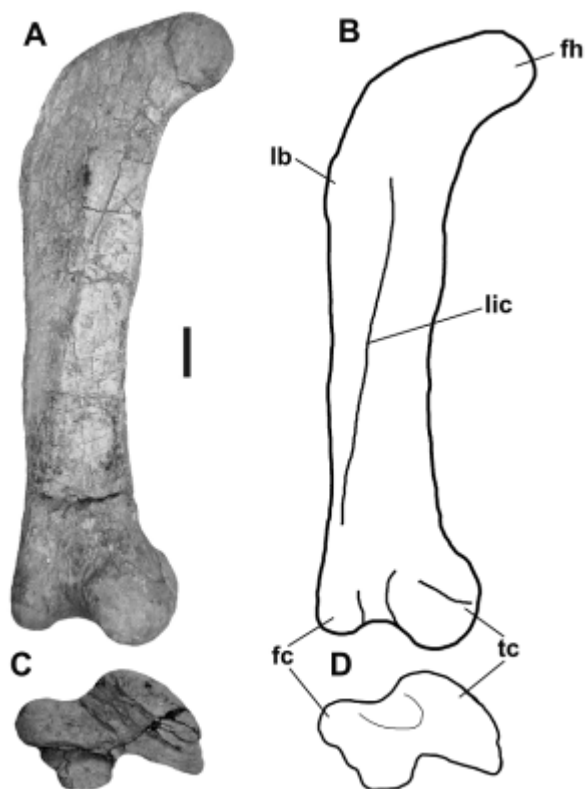
**Tabla 15. Medidas (en cm) de elementos del esqueleto axial del Individuo B de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-472).**

Elemento	Dimensión	Medida
Vértebra caudal media (MAU-Pv-LJ-472/1)	Altura vertebral	-
	Longitud del centro vertebral	15,5
	Altura del centro vertebral	9,5*
	Ancho del centro vertebral	8*

**Referencias:** (°), medida considerada desde la mitad de la superficie articular; (\*), medidas estimadas; (-), no disponible (elemento no preservado).

### Esqueleto apendicular

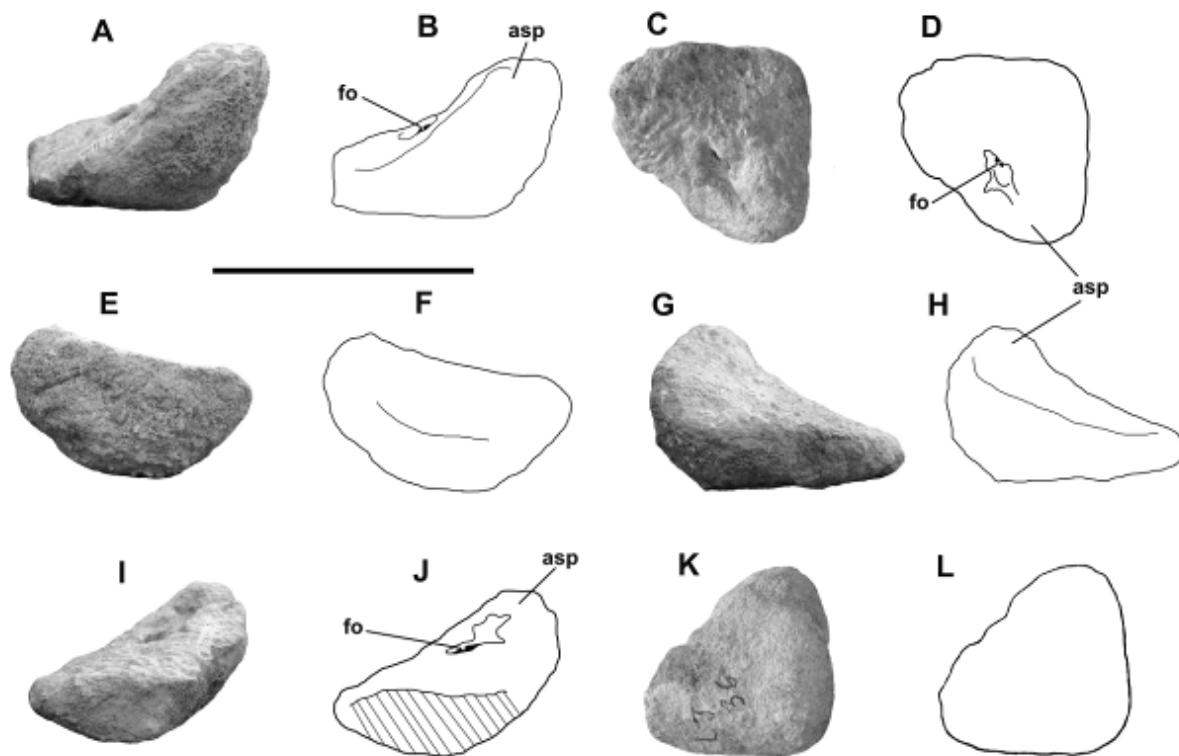
*Fémur* (MAU-Pv-LJ-472/2) (Fig. 86). El fémur derecho es relativamente grácil (IR: 0,18), anteroposteriormente comprimido, con una cabeza femoral prominente, robusta y proyectada dorsomedialmente. Los extremos proximal y distal son ligeramente expandidos y la diáfisis presenta sus bordes lateral y medial prácticamente rectos, como en *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Fig. 13 1D), sin la constricción medial que se observa en saurópodos como *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 14A y C), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 43C), *Rinconsaurus* (Calvo y González, 2003; Fig. 3C) y *Petrobrasaurus* (Filippi *et al.*, 2011a; Fig. 6E y F). Como en otros Titanosauriformes, la protuberancia lateral está presente en la borde lateral de la diáfisis, debajo del trocánter mayor (Salgado *et al.* 1997b; Wilson y Sereno 1998). En vista anterior, sobre el borde medial, desde la mitad hacia arriba de la diáfisis, se observa un bulto lateral correspondiente al 4to trocánter (obs. de campo) como en *Rocasaurus* (Salgado y Azpilicueta, 2000; Fig. 9A). Al igual que en el fémur de *Kaijutitan*, *Giraffatitan*, *Chubutisaurus* (Carballido *et al.*, 2011; Fig. 14A y B), *Ligabuesaurus*, *Ruyangosaurus* (Lu *et al.*, 2014; Fig.3-19B), *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004; Fig. 12A), *Rinconsaurus* (Calvo y González Riga, 2003; Fig. 3C) y *Mendozasaurus*, el 4to trocánter se ubica casi a la mitad de la diáfisis. Se diferencia de *Brachiosaurus*, *Phuwiangosaurus* (Martin *et al.*, 1999; Fig.18-2), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig.43B y C), *Bonitasaura*, *Traukutitan*, *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017; Fig.2S), *Petrobrasaurus*, *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 11A), *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig.10A3 y A4), *Saltasauru* y el Individuo A de Loma de los Jotes MAU-Pv-LJ-471/21 (descrito en la presente tesis), donde el 4to trocánter está posicionado en el tercio proximal de la diáfisis. En su cara anterior, el fémur exhibe una tenue cresta longitudinal, la *línea intermuscularis cranialis*, similar a la presente en *Saltasaurus*, *Neuquensaurus* y *Bonatitan*,



**Figura 86.** Fémur derecho Individuo B (MAU-Pv-LJ-472/2). (A-B), en vista posterior, (C-D), y distal. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** fc, cóndilo fibular; fh, cabeza femoral; lb, protuberancia lateral; lic, línea intermuscularis cranialis; tc, cóndilo tibial.

relacionada con la disposición de los músculos extensores femorales (Otero, 2010). En el fémur descrito aquí, dicha línea se encuentra bien definida en la región media de la diáfisis, originándose a la altura del bulto lateral y extendiéndose distalmente como en *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 10A1 y A2). En *Neuquensaurus* la línea intermuscularis cranialis se encuentra unida a los cóndilos tibial y fibular, condición no observada en el ejemplar en estudio. El cóndilo tibial se encuentra más desarrollado que el cóndilo fibular como en *Traukutitan* (Juárez Valieri y Calvo, 2011; Fig. 2B), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015), *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. A2), exhibiendo además una marcada expansión anteroposterior. Por el contrario, en *Neuquensaurus*, el cóndilo fibular es el que presenta un mayor desarrollo, lo que ocasiona según Wilson y Carrano (1999), una inclinación dorsomedial del fémur, generando así la típica postura (“wige-gauge”) de andar con pasos anchos de los titanosaurios. Ambos cóndilos se encuentran orientados en forma oblicua, es decir que, no se encuentran orientados perpendiculares al eje de la diáfisis del fémur, como ocurre con el fémur del Individuo A de Loma de los Jotes y otros saurópodos titanosaurios (e.g.: *Narambuenatitan*, *Rinconsaurus*, *Muyelensaurus*, *Petrobrasaurus*, *Rapetosaurus* y *Bonatitan*).

*Astrágalo* (MAU-Pv-LJ-472/3) (Fig. 87). El astrágalo derecho se encuentra completo, aunque su extremo medial está ligeramente erosionado. El astrágalo, es en vista proximal, de aspecto piramidal, diferente al de *Kaijutitan maui* (MAU-Pv-CM-522/13), el cual es mediolateralmente más ancho que proximodistalmente. Presenta un contorno subtriangular como en el Individuo A de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-471/24) y otros saurópodos (e.g.: *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Epachthosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Bonitasaura*, *Uberabatitan* y *Neuquensaurus*). Se adelgaza medialmente, aunque en forma menos marcada que en el Individuo A de *Loma de los Jotes*, y con los bordes anterior y lateral rectos, los que forman un ángulo aproximado de 90°, similar al presente en *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 17A) y *Diamantinasaurus*. La superficie de la cara proximal es la única que ha preservado las rugosidades para la inserción cartilaginosa, mientras que las demás caras se encuentran erosionadas. El proceso ascendente es bajo y se extiende desde el borde anterior hacia el borde posterior como en *Bonitasaura*, a diferencia de *Uberabatitan* (Salgado y Carvalho, 2008; Fig. 20B) y el Individuo A de Loma de los Jotes, en los cuales el proceso ascendente es notablemente más prominente. En vista medial, sobre la base del proceso ascendente, el astrágalo presenta una amplia fosa extendida anteroposteriormente, en la cual se distinguen dos profundos forámenes como en *Diamantinasaurus* (Poropat *et al.*, 2015; Fig. 22), siendo el más anterior de diámetro mayor. Esta condición lo diferencia de *Bonitasaura*, *Neuquensaurus*, *Opisthocoelicaudia* y *Epachthosaurus*, en los cuales se observa sólo un forámen. Una fosa dividida sólo se encuentra presente en macronarios basales y diplodocoideos (Gallina y Apesteguía, 2015). La cara lateral, para la articulación con el extremo distal de la fíbula, es una pared vertical prácticamente plana como en *Opisthocoelicaudia*. Por el contrario, en el ejemplar de titanosaurio indet. MUCPv-1533 (González Riga *et al.*, 2008) y el Individuo A de Loma de los Jotes, presentan una ligera concavidad, mientras que en *Aeolosaurus* sp. dicha concavidad es muy profunda (Salgado *et al.*, 1997a). La superficie de articulación para el extremo distal de la tibia, se inclina medialmente en un ángulo agudo al igual que en el ejemplar titanosaurio indet. MUCPv-1533 (González Riga *et al.*, 2008) a diferencia de lo que ocurre en *Aeolosaurus* sp. (Salgado *et al.*, 1997a). Ventralmente el astrágalo presenta, como en *Euhelopus*, *Erketu*, *Gobititan* (You *et al.*, 2003; Fig. 2), *Opisthocoelicaudia*, *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía; Fig. 17A-C), *Kaijutitan maui* y el Individuo A de Loma de los Jotes, una superficie rugosa y convexa para la articulación probablemente con los metatarsianos II y III.



**Figura 87.** Astrágalo derecho Individuo B (MAU-Pv-LJ-472/3). (A-B) vista anterior; (C-D) proximal; (E-F) lateral; (G-H) posterior; (I-J) medial; y (K-L) ventral. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** fo, foramen, asp, proceso ascendente.

**Tabla 16.** Medidas (en cm) de elementos del miembro posterior del Individuo B de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-472).

Elemento	Dimensión	Medida
Fémur (MAU-Pv-LJ-472/2)	Longitud proximodistal	127
	Ancho máximo mediolateral proximal	25
	Ancho mediolateral medial	20
	Ancho mediolateral distal	22
	IR	0,18
Astrágalo (MAU-Pv-LJ-472/3)	Ancho mediolateral	14,5*
	Longitud anteroposterior	13,5
	Altura	10*

**Referencias:** (\*), medidas estimadas, **IR**, índice de robustez.

**Individuo C**  
**MAU-Pv-LJ-611**



## Paleontología Sistemática

SAURISCHIA Seeley, 1888

SAUROPODA Marsh, 1878

TITANOSAURIFORMES Salgado *et al.*, 1997

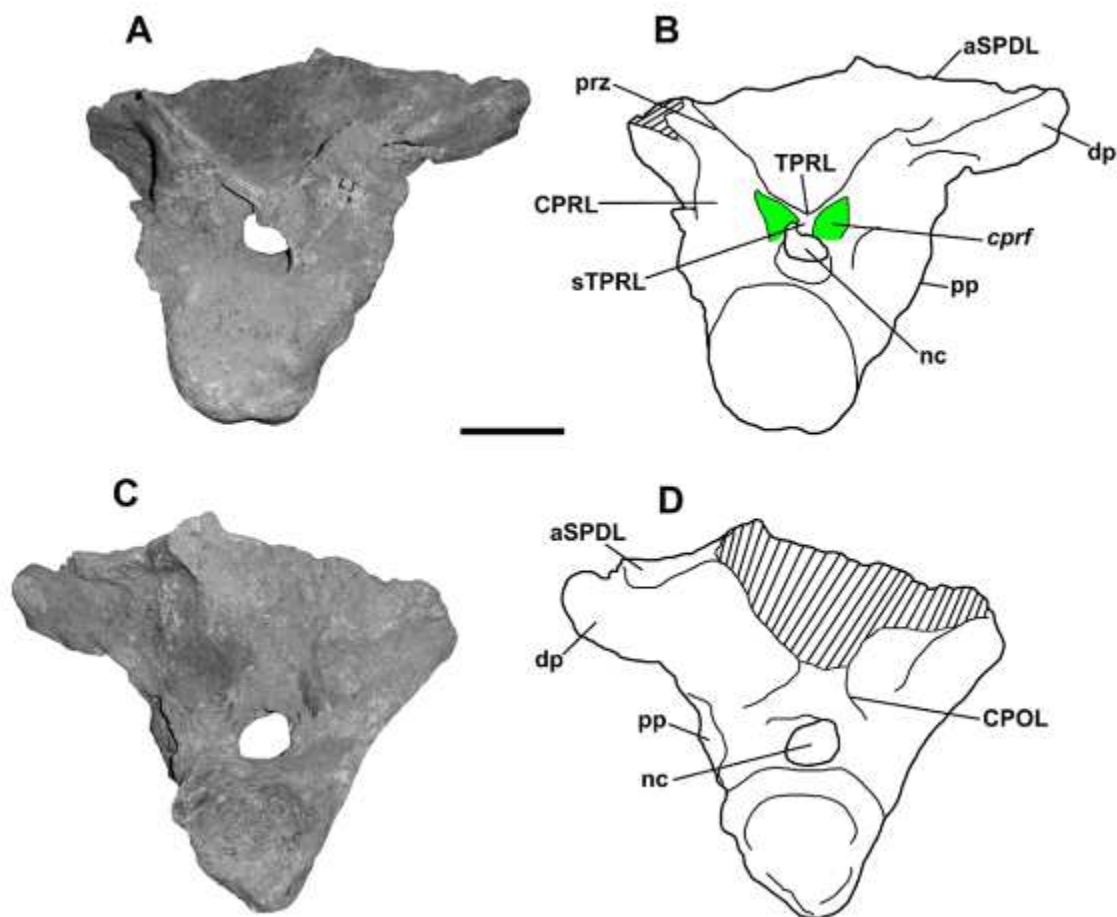
Titanosauriforme indet.

### Individuo C

**Materiales.** MAU-Pv-LJ-611. Ejemplar de dinosaurio saurópodo Titanosauriforme, integrado por: una vértebra dorsal anterior.

#### Esqueleto axial

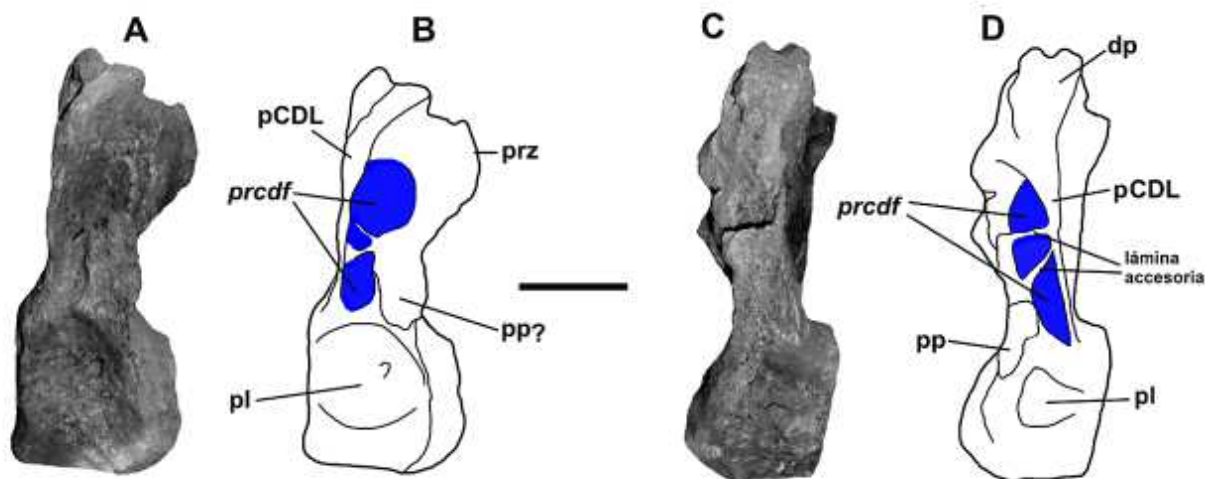
*Vértebra dorsal* (MAU-Pv-LJ-611) (Fig. 88 y 89). La vértebra dorsal anterior, corresponde posiblemente a la D3, debido a la ubicación relativa de la parapófisis en la base del arco neural y basado en la secuencia dorsal completa de *Trigonosaurus* (Campos *et al.*, 2005) y *Overosaurus* (Coria *et al.*, 2013). El centro vertebral es tan alto como ancho y anteroposteriormente corto como en *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 6, 4-6). A pesar de que su cóndilo anterior se encuentra erosionado, se infiere su condición opistocélica. Las caras laterales son anteroposteriormente cóncavas, con profundos pleurocelos de contorno subcircular, que cubren gran parte de la cara lateral del centro vertebral como en *Europasaurus* (Carballido y Sander, 2013; Fig. 16B). Esta condición se asemeja a la presente en la vértebra dorsal posterior del Individuo A de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-471/1), diferenciándose de la mayoría de los saurópodos como *Malawisaurus* (Gomani, 2003; Fig. 10A), *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008; Fig. 6), *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 4B), *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 5I) y *Overosaurus* (Coria *et al.*, 2013; Fig. 3A), donde se presentan vértebras dorsales anteriores con pleurocelos más reducidos, generalmente con forma de oval. La cara ventral está mal preservada, pero se infiere que habría sido anteroposteriormente cóncava. El canal neural, de contorno circular, es de gran diámetro comparado con el diámetro del centro vertebral. Sobre éste, a ambos lados en vista anterior, se desarrollan dos marcadas fosas centroprezigapofiseales (*cprf*) similares a las presentes en la vértebra dorsal posterior del Individuo A de Loma de los Jotes, *Malawisaurus* (Gomani, 2005; Fig. 10B) y *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015; Fig. 5G). Estas fosas están delimitadas medialmente por la lámina centroprezigapofiseal (CPRL),



**Figura 88.** Vértebra dorsal anterior Individuo C (MAU-PV-LJ-611). (A, B), en vista anterior, (C, D), posterior. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** aSPDL, lámينا espinodiapofiseal anterior; cprf, fosa centroprezigapofiseal; CPOL, lámينا centropostzigapofiseal; CPRL, lámينا centroprezigapofiseal dp, diapófisis; nc, canal neural; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; sTPRL, lámينا Intrapostzigapofiseal simple; TPRL, lámينا intraprezigapofiseal.

dorsomedialmente por la lámينا intraprezigapofiseal (TPRL) y ventromedialmente por la división medial de la lámينا centroprezigapofiseal (mdCPRL). Sólo se ha preservado la prezigapófisis derecha, la cual es de contorno elíptico y se encuentra inclinada medialmente con un ángulo de 45° aproximadamente, como en *Malawisaurus*, *Bonitasaura*, *Pitekunsaurus* y *Muyelensaurus* (Calvo *et al.*, 2007b; Fig. 6A). La ausencia de estructuras de articulación accesorias al menos en las prezigapófisis, demuestran que la vértebra carecía del complejo hyposfeno-hypantro, presente en saurópodos macronarios (e.g.: *Camarasaurus* y *Europasaurus*) titanosauriformes (e.g.: *Brachiosaurus* y *Phuwiangosaurus*) y algunos saurópodos titanosaurios (e.g.: *Argentinosaurus*, *Andesaurus* y *Epachthosaurus*). Lateroventralmente a las prezigapófisis, se observa en vista anterior y lateral una profunda fosa prezigapofiseal centrodiafiseal (*prdcf*) delimitada dorsalmente por la lámينا prezigodiapofiseal (PRDL), medialmente por la lámينا prezigoparapofiseal (PRPL)





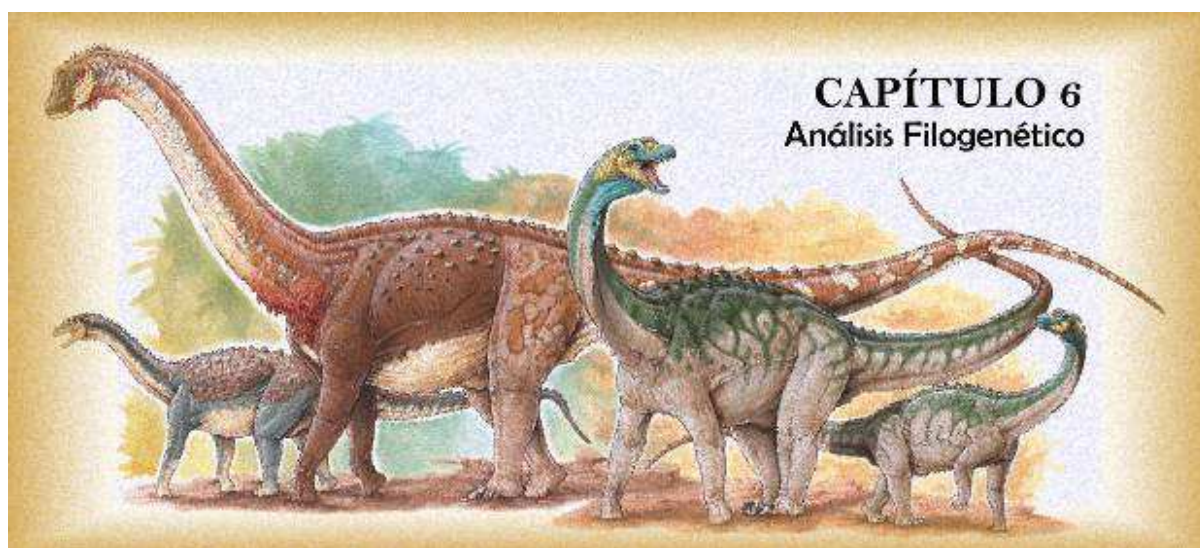
**Figura 89.** Vértebra dorsal anterior Individuo C (MAU-PV-LJ-611). (A, B), en vista lateral derecha y (C, D), lateral izquierda. Escala gráfica: 10 cm. **Abreviaturas anatómicas:** dp, diapófisis; pCDL, lámina centrodiapofiseal posterior, pp, parapófisis; prcdf, fosa prezigodiapofiseal; prz, prezigapófisis.

y posteriormente por la lámina paradiapofiseal (PPDL) como ocurre en *Mendozasaurus*, *Pitekunsaurus* y *Rapetosaurus*. Posteriormente a la ubicación de las prezigapófisis, entre éstas y la lámina espinodiapofiseal (SPDL), en vista dorsal se observa una fosa de contorno elíptico, cuyo diámetro mayor se posiciona lateromedialmente. En la dorsal posterior de *Narambuenatitan* (Filippi *et al.*, 2011b; Fig. 7C) se observan dos cavidades neumáticas separadas por un septo en la misma ubicación, posterior a la prezigapófisis. Las parapófisis son dorsoventralmente elongadas y anteroposteriormente comprimidas, y se localizan anteriormente sobre la base del arco neural, delimitando el borde anterodorsal del pleurocelo. En vista lateral, posteriormente a las parapófisis, y como ocurre en *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 4B), se observa una fosa infradiapofiseal profunda y de contorno subtriangular, delimitada por una corta lámina paradiapofiseal (PPDL) y posteriormente por la lámina centrodiapofiseal posterior (PCDL). Sólo se ha preservado la diapófisis izquierda, la cual se proyecta laterodorsalmente en un ángulo ligeramente menor al de las prezigapófisis. Ésta se encuentra unida al arco neural por las láminas espinodiapofiseal (SPDL), prezigodiapofiseal (PRDL), y centrodiapofiseal posterior (pCDL). Si bien se ha preservado la mitad inferior de la espina neural, la mala preservación no permite observar si presentaba láminas prespinal (PRSL) y postespinal (POSL). Posteriormente, la única estructura preservada, es la lámina centropostzigapofiseal derecha (CPOL).

**Tabla 17. Medidas (en cm) de la vértebra dorsal anterior del Individuo C (MAU-PV-LJ-611).**

Elemento	Dimensión	Medida
Vértebra dorsal anterior (MAU-Pv-LJ-611)	Altura vertebral	-
	Longitud del centro vertebral	11*
	Altura del centro vertebral	13*
	Ancho del centro vertebral	13*
	Distancia entre las prezigapófisis (°)	12,5*
	Distancia entre las postzigapófisis (°)	-

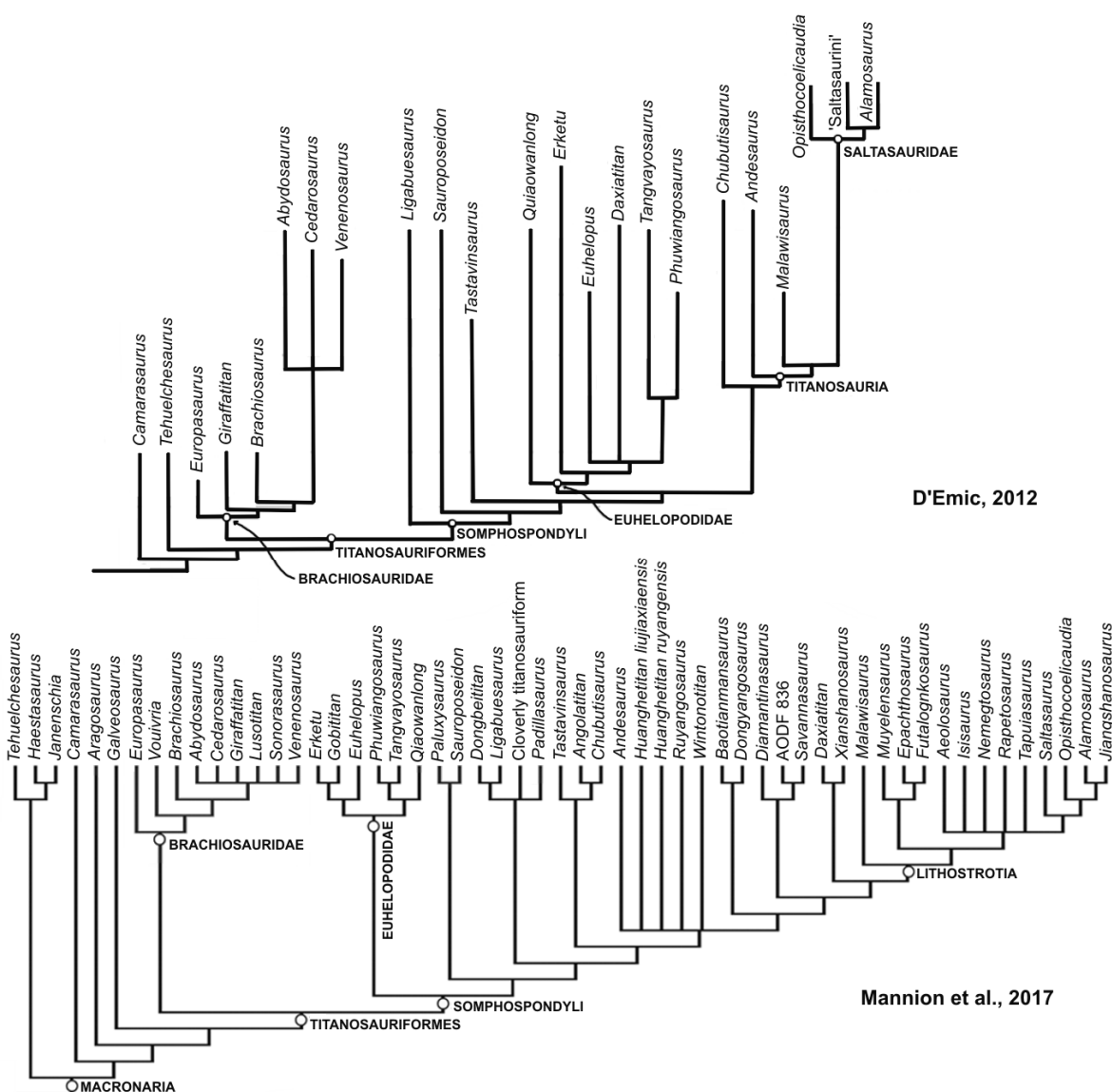
**Referencias:** (°), medida considerada desde la mitad de la superficie articular; (\*), medidas estimadas; (-), no disponible (elemento no preservado).



## CAPÍTULO 6. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

### Introducción

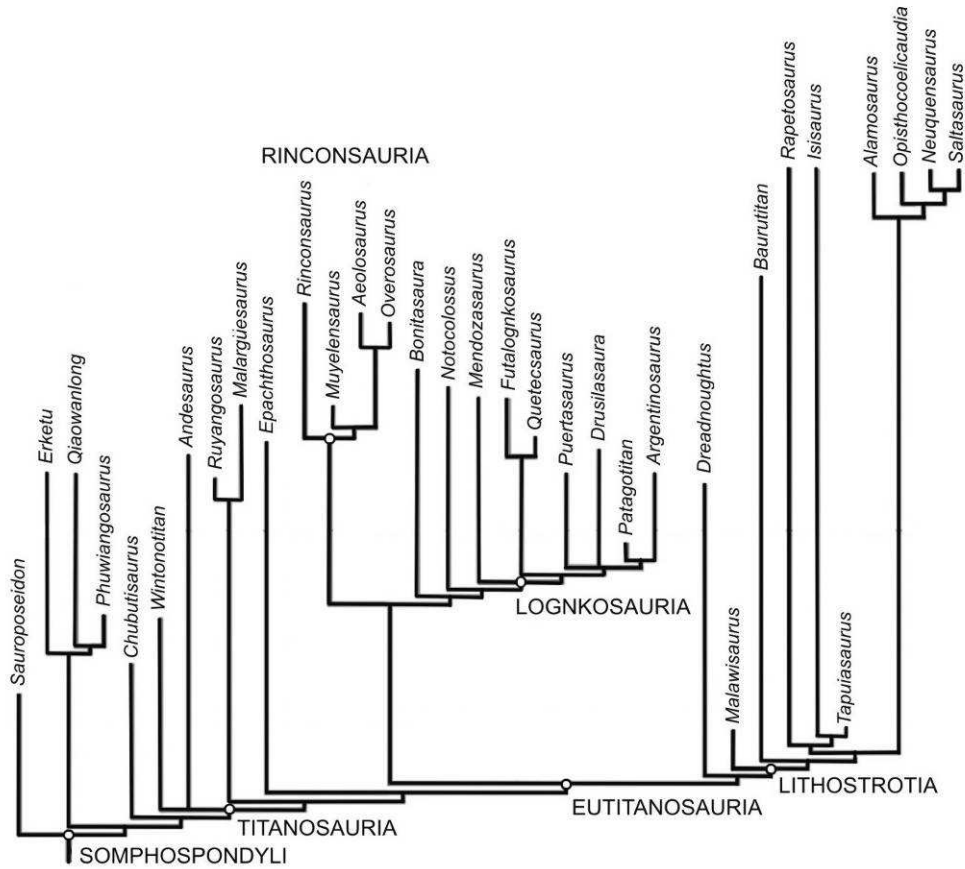
Los últimos años han sido testigos de un importante avance en el conocimiento de las relaciones filogenéticas de los saurópodos titanosauriformes, especialmente de los Titanosauria (D’Emic, 2012; Coria *et al.*, 2013; Mannion *et al.*, 2013; Lacovara *et al.*, 2014; Salgado *et al.*, 2014; González Riga *et al.*, 2016; Martínez *et al.*, 2016; Poropat *et al.*, 2016; Carballido *et al.*, 2017; Mannion *et al.*, 2017; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017; González Riga *et al.*, 2019; Mannion *et al.*, 2019; Hetchenleitner *et al.*, 2020; Gallina *et al.*, 2021). Algunas de las contribuciones más significativas (Fig. 90), se han centrado en el análisis de las relaciones de parentesco de formas basales de Titanosauriformes, incluyendo sus dos linajes, Brachiosauridae y Somphospondyli (Carballido *et al.*, 2011a; D’Emic, 2012; Mannion *et al.*, 2013; Mannion *et al.*, 2017; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017), mientras que el resto lo ha hecho en las relaciones de formas basales de Titanosauria y de Eutitanosauria (Fig. 91). En todos estos análisis, las diferentes topologías de los árboles resultantes evidencian que los grupos más estables corresponden a Brachiosauridae y a los Titanosauria más derivados, integrados por los Saltasauridae. Por otro lado, existen discrepancias en cuanto a las relaciones de los Somphospondyli basales; por ejemplo, *Euhelopus* es recuperado en algunos análisis como un Euhelopodidae (Mannion *et al.*, 2013; Mannion *et al.*, 2019) y en otros como un Macronaria basal (Lacovara *et al.*, 2014; González Riga *et al.*, 2016; Carballido *et al.*, 2017; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017). Algo similar ocurre con los Titanosauria basales, ya que tanto *Wintonotitan* como *Ruyangosaurus* son recuperados en distintas posiciones: como Somphospondyli basales (por fuera de Titanosauria) (Mannion *et al.*, 2013, 2019; González Riga *et al.*, 2016), como Titanosauria basales (Carballido *et al.*, 2017; González Riga *et al.*, 2019), o incluso, en el caso de *Ruyangosaurus*, como un Euhelopodidae (Gallina *et al.*, 2021). Entre los Titanosauria menos derivados se encuentran los clados Rinconsauria y Lognkosauria, siendo este último el más recuperado (Gallina y Apesteguía, 2011; Lacovara *et al.*, 2014; González Riga *et al.*, 2016; Carballido *et al.*, 2017; González Riga *et al.*, 2019; Gallina *et al.*, 2021). En análisis recientes, estos dos linajes fueron agrupados dentro del clado denominado Colossosauria (González Riga *et al.*, 2019).



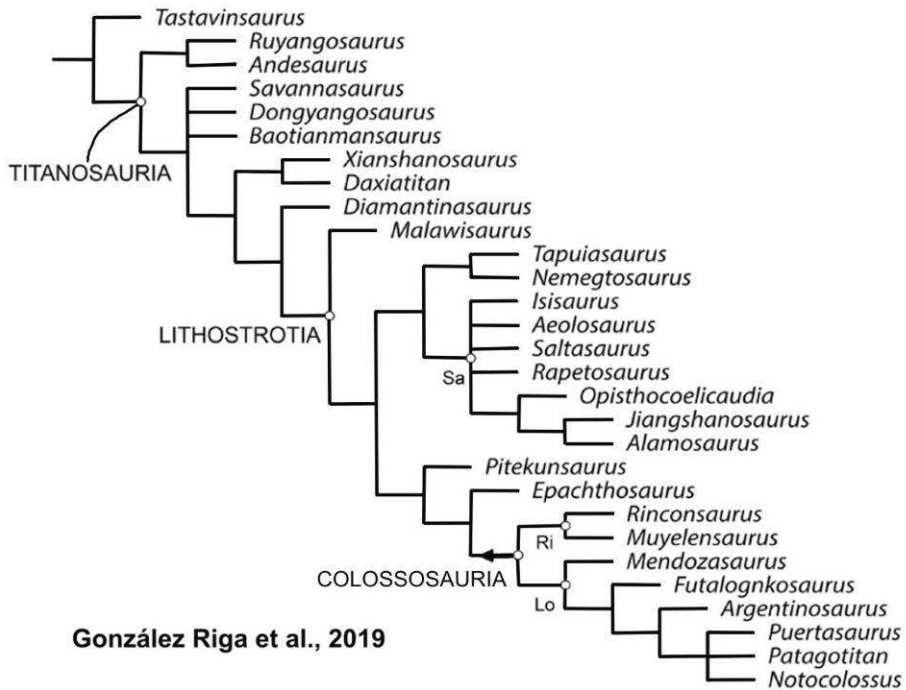
**Figura 90.** Cladogramas centrados en el análisis de las relaciones filogenéticas de formas basales de Titanosauriformes (Tomado y modificado de D’Emic, 2012 y Mannion *et al.*, 2017).

Para la realización del análisis filogenético de los ejemplares estudiados en esta Tesis, se ha utilizado como base la matriz de Gallina *et al.* (2021) (Fig. 92), a la cual, se le han realizado algunas modificaciones (ver **Capítulo 2, Materiales y Métodos**).

El análisis filogenético se realizó en dos etapas: en la primera, se utilizó la Búsqueda de Nuevas Tecnologías para encontrar una selección de los árboles más parsimoniosos (MPTs), con la obtención de un mínimo de 30 *hits*, y en la segunda, se realizó un análisis en el que los MPTs de la primera etapa fueron utilizados como topologías de partida para una búsqueda heurística tradicional. Esta combinación de búsqueda aumenta la probabilidad de que TNT primero descubra todas o la mayoría de las islas de máxima parsimonia, y luego busque todos o la mayoría de los MPTs dentro de cada isla, resultando un medio más eficaz



Carballido et al., 2017



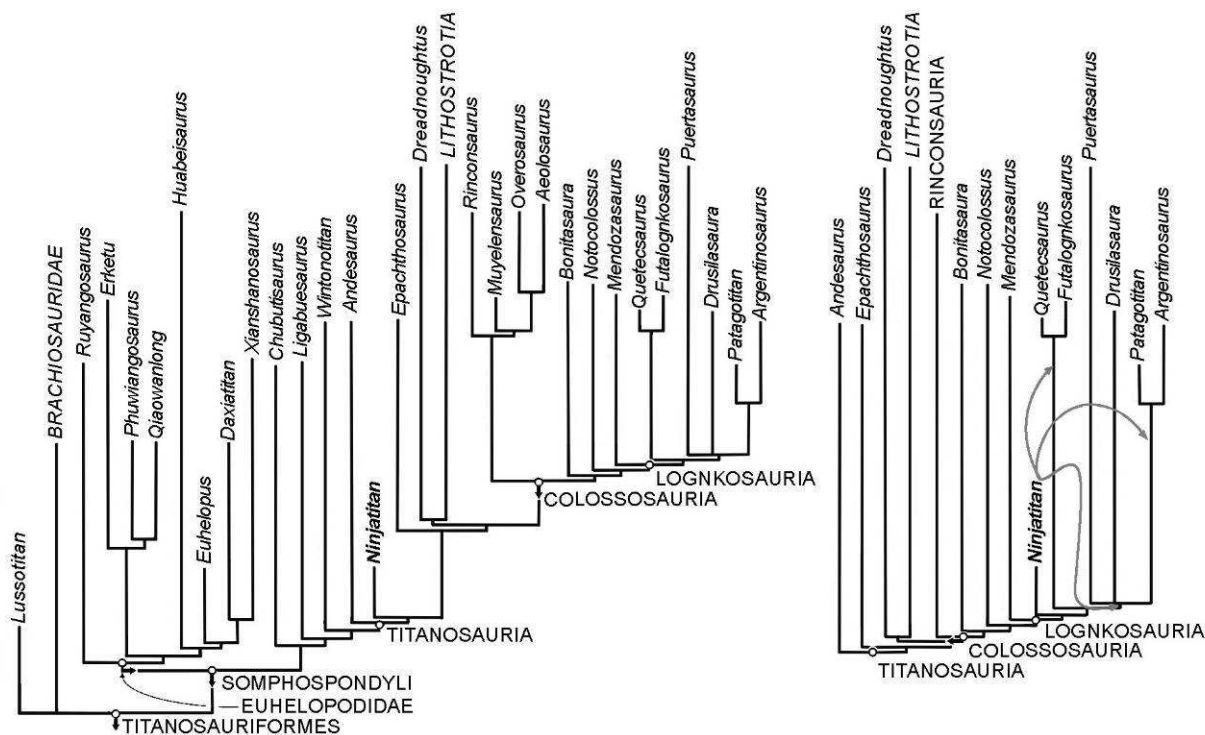
González Riga et al., 2019

**Figura 91.** Cladogramas centrados en el análisis de las relaciones filogenéticas de formas basales de Titanosauria y Eutitanosauria (Tomado y modificado de Carballido *et al.*, 2017 y González Riga *et al.*, 2019).

de búsqueda al analizar grandes conjuntos de datos morfológicos con TNT (Mannion et al., 2012).

## RESULTADOS

El software utilizado para analizar los datos fue el TNT 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016). Antes de realizar la búsqueda, se aumentó la memoria para dar lugar a 40000 árboles. Mediante este procedimiento se recuperaron 120 (MPTs) de 1539 pasos (CI = 0.33; RI = 0.70). Los MPTs fueron sujetos a una ronda final de TBR (*Tree Bisection Reconnection*) que permitió encontrar 40000 MPTs. El consenso estricto de esos árboles puede verse en la figura 93.



**Figura 92.** Cladograma que muestra la hipótesis filogenética propuesta por Gallina *et al.* (2021) (Tomado y modificado de Gallina *et al.*, 2021).

El consenso estricto muestra tres politomías: **1)** la más grande ubicada en la base del clado Titanosauriformes, la cual incluye a *Galvesaurus*, *Tastavinsaurus*, *Tehuelchesaurus*, taxones que forman parte del clado Brachiosauridae (e.g.: *Giraffatitan*, *Brachiosaurus*, *Abydosaurus* y *Padillasaurus*), algunos clados parcialmente resueltos como los Euhelopodidae (*Huabeisaurus* + (*Euhelopus* + (*Daxiatitan* + *Xianshanosaurus*))), tres clados innominados: el primero formado por *Uberabatitan* + *Brasilotitan*, el segundo integrado por *Ninjatitan* + “PMU caudal anterior” y el tercero por *Muyelensaurus* + ?*Aeolosaurini*

(*Overosaurus* + *Aelosaurus*). En esta gran politomía se incluye también a *Patagotitan* como taxón hermano de *Argentinosaurus*; 2) la segunda politomía está localizada en un nodo que será denominado, a partir de aquí, como nodo A (*Notocolossus*, *Pitekunsaurus*, *Narambuenatitan*, *Petrobrasaurus*, *Jainosaurus*, *Sarmientosaurus*, *Gondwanatitan* y *Adamantinasaurus*); 3) y la tercera, ubicada en la base de ?Saltosauridae, incluye a varios taxones cercanamente relacionados (e.g.: *Nemegtosaurus*, *Trigonosaurus*, *Alamosaurus*, *Tapuiasaurus* e *Isisaurus*).

Con el fin de evaluar la causa de estas politomías se utilizó el comando “*Pruned Trees*” de TNT, el cual detecta taxones inestables y que permite, tras su poda, la resolución y ganancia de nodos resueltos. Así se pudo determinar que la primera de las politomías es el resultado de las distintas posiciones que adquieren varios taxones: *Tehuelchesaurus*, *Brachiosaurus*, *Abydosaurus*, *Padillasaurus*, pero principalmente *Malarguesaurus*, cuyas posibles posiciones lo relacionan con *Tastavinsaurus*, como un taxón derivado dentro del clado Brachiosauridae junto a *Cedarosaurus*, en diferentes alternativas dentro del clado Euhelopodidae, e incluso como un Titanosauria basal más derivado que *Andesaurus*; y a *Mendozasaurus*, que se ubica como un Titanosauria basal y en distintas posiciones dentro del clado ?Lognkosauria, que englobaría a los taxones que son considerados típicamente como lognkosaurios (e.g.: *Futalognkosaurus*, *Patagotitan*, *Argentinosaurus*). Por lo tanto, la exclusión de estos taxones del consenso, permite resolver parcialmente dicha politomía, recuperando el clado Titanosauriformes conformado por *Sauroposeidon*, *Tastavinsaurus*, el clado Brachiosauridae, el clado Euhelopodidae, los Titanosauriformes derivados *Ligabuesaurus*, *Chubutisaurus* y *Wintonotitan*, y finalmente el clado Titanosauria, en el que se resuelven parcialmente las relaciones del clado ?Lognkosauria, excluyendo del consenso a *Puertasaurus* y *Quetecsaurus*, taxones que pueden tomar distintas posiciones dentro de este grupo.

La segunda politomía es resuelta excluyendo a *Sarmientosaurus* y *Gondwanatitan*, lo que permite ordenar las relaciones de los lithostrotios más derivados que *Malawisaurus*: tras la exclusión, *Notocolossus* se ubica como taxón hermano del clado integrado por *Jainosaurus* + *Pitekunsaurus*, el cual es recuperado como grupo hermano de *Narambuenatitan* + (*Adamantinasaurus* + *Petrobrasaurus*) (Fig. 94).

La tercera politomía ubicada en la base de ?Saltosauridae es resuelta excluyendo a *Trigonosaurus*, *Tapuiasaurus* y *Nemegtosaurus*, taxones que pueden tomar diferentes posiciones dentro del grupo. Su eliminación, *a posteriori* del análisis, resuelve las relaciones



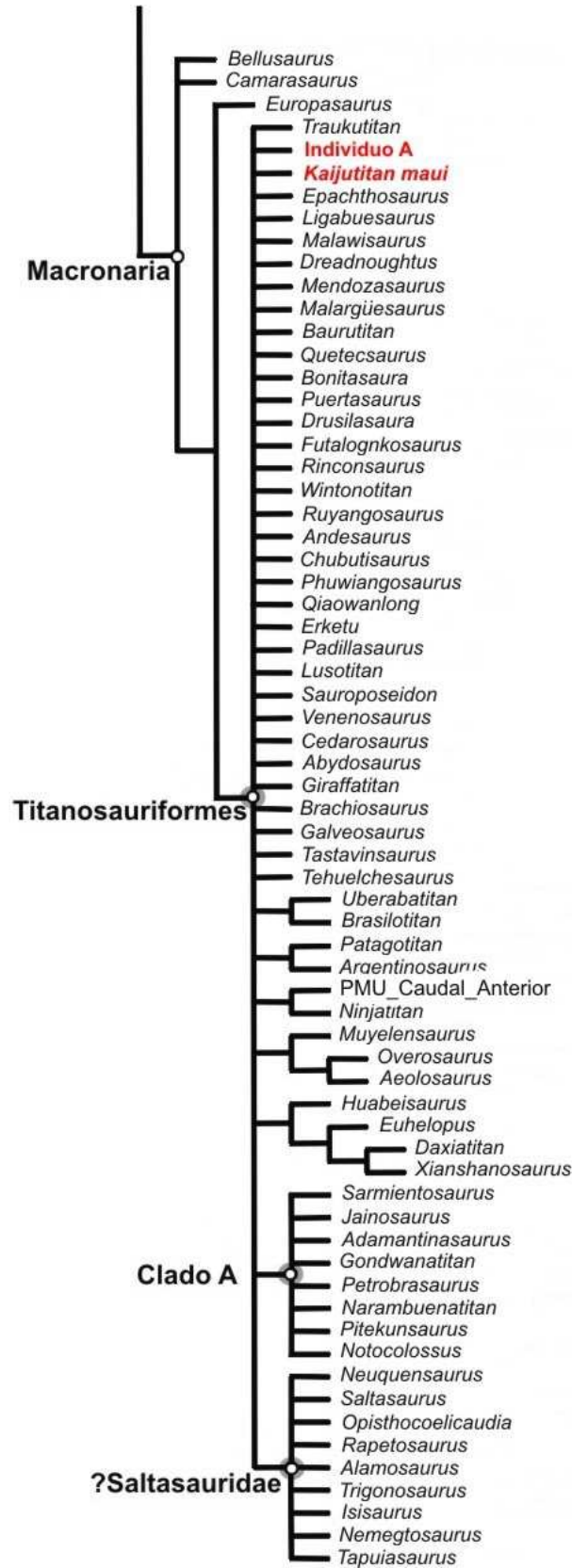
posicionando a *Alamosaurus* como taxon hermano de Saltosauridae, el cual esta formado por *Opisthocoelicaudia* como taxon hermano de Saltasarinae, el cual incluye a *Rapetosaurus* + *Isisaurus* (Fig. 94).

Si bien el principal objetivo del presente análisis es el de evaluar las relaciones filogenéticas de los especímenes descritos en esta tesis, a continuación se hace un resumen de las principales diferencias halladas especialmente con los resultados obtenidos por González Riga *et al.* (2019), Mannion *et al.* (2019) y Gallina *et al.* (2021). En Mannion *et al.* (2019), *Wintonotitan* y *Andesaurus* adquieren diferentes posiciones de acuerdo con los análisis alternativos realizados por estos autores (con pesos iguales y con pesos implicados y diferentes valores de k), por fuera de Titanosauria en el caso de *Wintonotitan* en Mannion *et al.* (2019; Fig.5A y C) o como Titanosauria “Andesauroidea” en Mannion *et al.* (2019; Fig.5B).

En el presente análisis, *Wintonotitan* es recuperado como un Titanosauriforme no Titanosauria, mientras que *Andesaurus* lo es como un Titanosauria basal (Fig. 94). En González Riga *et al.* (2019) *Muyelensaurus* forma parte del clado Rinconsauria junto a *Rinconsaurus*, mientras que en el presente análisis *Muyelensaurus* se ubica como taxón hermano de los Aeolosaurini, en tanto *Rinconsaurus* ocupa una posición más derivada, siendo recuperado como taxón hermano de Lognkosauria. Esto genera que el clado Rinconsauria, tal como fue definido por Calvo *et al.* (2007b), no se recupere. La posición de *Ruyangosarus* como un Euhelopodidae, coincide con aquella presentada por Mannion *et al.* (2019; Fig.5B y C) y Gallina *et al.* (2021), diferenciándose del análisis de González Riga *et al.* (2019), donde es recuperado como un Titanosauria basal. En el presente análisis *Notocolossus* se ubica como un Lithostrotia basal, y a su vez, en una posición basal dentro del denominado clado A (Fig. 94), mientras que en González Riga *et al.* (2019), Mannion *et al.* (2019) y Gallina *et al.* (2021) es recuperado como un Lognkosauria o su taxón hermano. Mientras en González Riga *et al.* (2019) y Mannion *et al.* (2019; Fig.5), *Argentinosaurus* resulta el taxón hermano de un grupo dentro de Lognkosauria integrado por *Puertasaurus*, *Patagotitan* y *Notocolossus*, y cuyas relaciones no están resueltas, en el presente análisis, al igual que en Gallina *et al.* (2021), *Argentinosaurus* es recuperado como taxon hermano de *Patagotitan*.

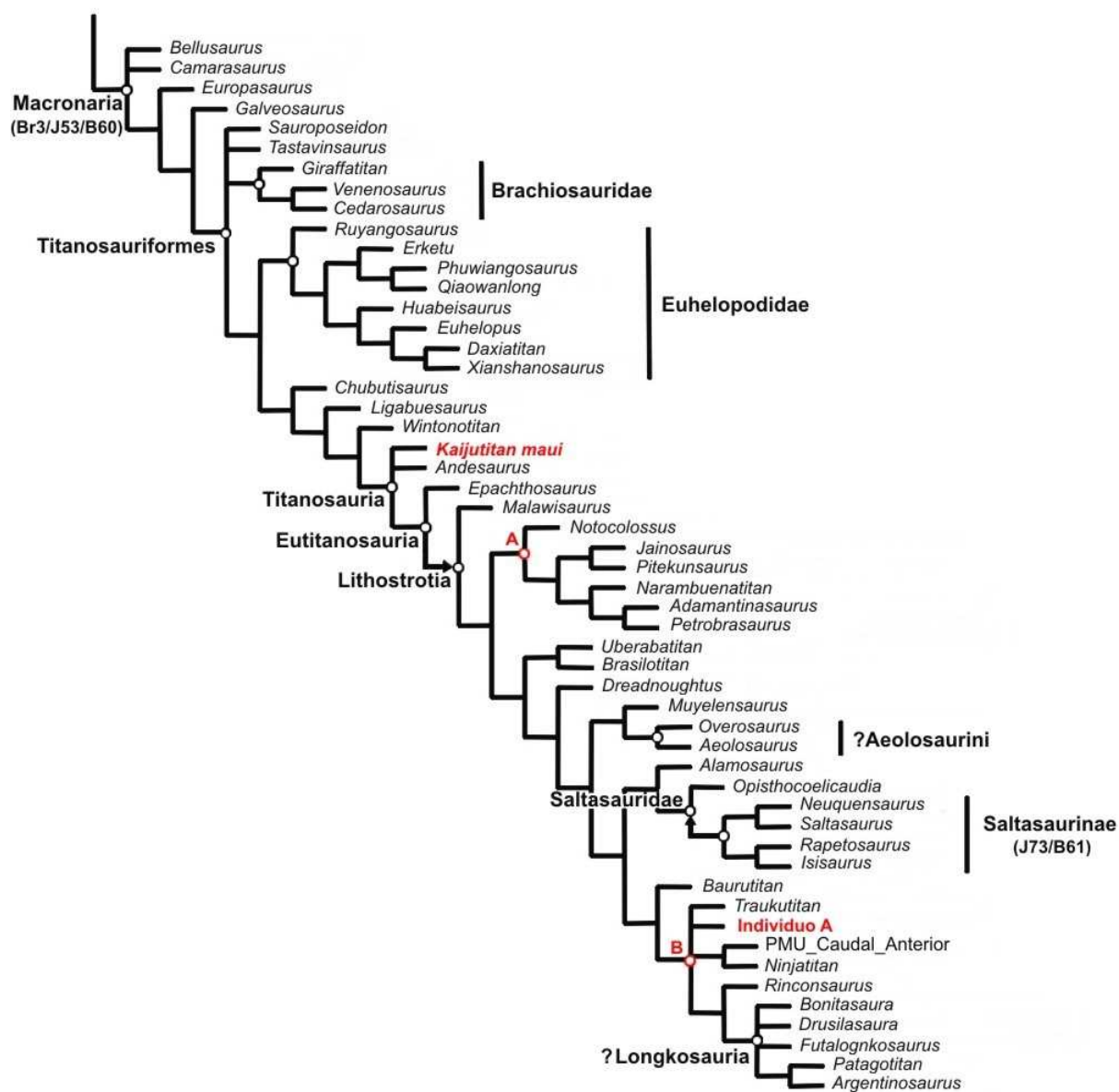
En el presente análisis, la ubicación de *Muyelensaurus* más cercana a los Lithostrotia que a los Lognkosauria, genera que el clado Rinconsauria no sea recuperado. Por otro lado, teniendo en cuenta la definición filogenética propuesta por González Riga *et al.* (2019), tampoco el clado Colossosauria sería recuperado.

En cuanto a las medidas de soporte del análisis presentado (*Bremer*, *Jackknife* y *Bootstrap*), con la excepción de los resultados obtenidos para el clado Macronaria y Saltosaurinae (Fig. 94), dentro del clado Titanosauriformes son valores bajos ( $Br > 3$  y  $J/B > 50\%$ ). Esto puede estar sujeto a la inestabilidad que presentan varios de los taxones analizados, los cuales adoptan distintas posiciones generando politomías que impiden evaluar con claridad las relaciones de parentesco entre taxones y clados.



**Figura 93.** Consenso estricto donde se muestran las relaciones filogenéticas de *Kaijutitan maui* y el Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) de Loma de los Jotes.

Por otro lado, se infiere que las diferentes topologías que se obtienen en el presente análisis parecen ser el resultado de un muestreo taxonómico diferente y no de las modificaciones de escoreos realizados. Es por ello que, a futuro, resulta evidente la necesidad de analizar con mayor detalle qué ocurre con los clados Rinconsauria y Colossosauria, y las relaciones entre ellos. Esto deberá ser testado con la incorporación de más taxones y nuevos caracteres.



**Figura 94.** Consenso reducido donde se muestran las relaciones filogenéticas de *Kaijutitan maui* y el Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) de Loma de los Jotes. **Br**, Bremer; **J**, Jackknife; **B**, Bootstrap.

### Relaciones filogenéticas de los taxones estudiados en esta tesis

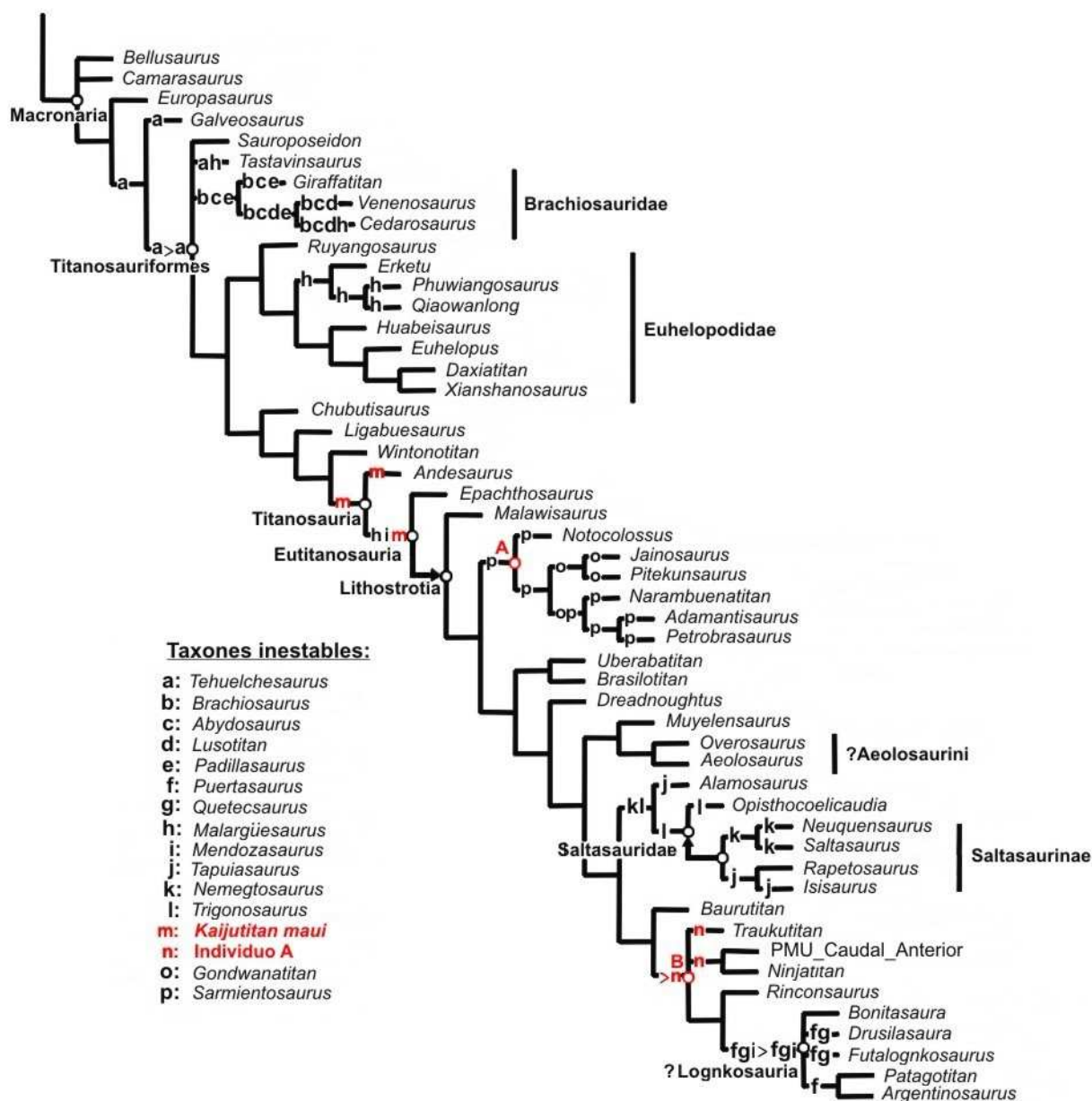
El análisis filogenético realizado (Fig. 94) recupera a *Kaijutitan* en una politomía con *Andesaurus* en la base de Titanosauria. La evaluación de las distintas posiciones de *Kaijutitan* lo ubican 1) como un Titanosauriforme grupo hermano de Titanosauria, 2) como un Titanosauria basal relacionado con *Andesaurus*, o 3) como un Titanosauria basal más derivado que *Andesaurus*, pero más basal que *Epachthosaurus* (Fig. 95). Estas dos últimas posiciones se encuentran soportadas por la presencia de vértebras caudales anteriores fuertemente procélicas, con la excepción de la primera (Carácter 231-3), carácter presente en titanosaurios más derivados que *Andesaurus*, y ausencia de un proceso ventral en el margen ventral de la escápula (Carácter 282-0), lo que es compartido con lithostrotios derivados no lognkosaurios. Por otro lado, *Kaijutitan* comparte con macronarios (e.g.: *Camarasaurus* y *Europasaurus*), con titanosauriformes basales (e.g.: *Sauroposeidon* y *Giraffatitan*) y con los Eueelopodidae, la presencia en vértebras cervicales de epipófisis bien desarrolladas (Carácter 128-1), carácter ausente en lithostrotios más derivados que *Malawisaurus*, con la excepción de *Alamosaurus* y los Saltosaurinae, entre los que se incluirían *Isisaurus* y *Rapetosaurus*. La presencia de vértebras cervicales anteriores con espina bífida (Carácter 138-1), es una condición registrada en distintos grupos dentro de Saurópoda: en el eusaurópodo *Turiasaurus*, el macronario *Camarasaurus*, algunos representantes del clado Diplodocoidea (e.g.: *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus*) y el clado Eueelopodidae (e.g.: *Erketu* y *Phuwiangosaurus*). En *Kaijutitan*, la presencia de una espina bífida en la cervical anterior, es interpretada como una probable convergencia adaptativa.

El Individuo A de Loma de los Jotes, es recuperado como un Lithostrotia más derivado que *Baurutitan*, en una politomía que incluye un clado denominado aquí como clado B (Fig. 94 y 95), el cual incluye a *Rinconsaurus* + Lognkosauria. Las distintas posiciones alternativas que adquiere el Individuo A (Fig. 95), lo ubican en la base de este clado, relacionado estrechamente con *Traukutitan* o vinculado con el grupo formado por *Ninjatitan* + “PMU caudal anterior”. Mientras que el carácter presencia de foramen neumático en la cara lateral de las vértebras caudales anteriores (Carácter 228-1) lo relaciona tanto con *Traukutitan* como con *Ninjatitan* + “PMU caudal anterior, aunque en estos últimos, dicho forámen ocupa gran parte de la cara lateral de la vértebra, la presencia de vértebras caudales medias con superficie articular procélica/distoplática (Carácter 252-1), condición que es interpretada como una reversión, y el 4to trocanter del fémur extremadamente reducido (Carácter 353-2) lo posicionan como taxón hermano de *Traukutitan*. La presencia de vértebras caudales medias

con superficie articular procélica/distoplática en el Individuo A, es interpretada como una posible reversión. Por otro lado, el Individuo A, presenta un ángulo de inclinación posterior muy marcado en las zigapófisis de las vértebras dorsales anteriores y medias, orientado posteriormente, respecto de la vertical, más de 40° aproximadamente (Carácter 171-2), carácter no compartido por el grupo formado por *Rinconsaurus* + Lognkosauria, los que poseen una inclinación menor de unos 30°.

El clado A, ubicado en una posición basal dentro de Lithostrotia, está soportado por dos sinapomorfías: ausencia de lámina espinoprezigapofiseal (SPRL) en vértebras dorsales anteriores y medias (Carácter 162-0), y espina neural en vértebras dorsales anteriores orientada verticalmente o ligeramente inclinada menos de 20° (Carácter 172-0). En este clado, se recupera a *Notocolossus* en una posición basal, diferenciándose de otros análisis donde se ubica como taxón hermano de Lognkosauria. En una posición más derivada, el grupo formado por *Pitekunsaurus* + *Jainosaurus* que es recuperado como grupo hermano de *Narambuenatitan* + (*Adamantinasaurus* + *Petrobrasaurus*) está soportado por un carácter: superficie ventral en vértebras caudales anteriores transversalmente cóncava (Carácter 233-1). La estrecha relación entre *Pitekunsaurus* y *Jainosaurus* está soportada por dos sinapomorfías: tuberosidades basales anteroposteriormente profundas, con forma de hoja, un 20% de la altura dorsoventral (Carácter 73-1), y anchura de las tuberosidades basales menor que la del cóndilo occipital (Carácter 74-1). La estrecha relación observada entre *Pitekunsaurus* y *Jainosaurus*, corroboraría la propuesta de Wilson *et al.* (2009) de posibles afinidades entre estos taxones. El grupo integrado por *Narambuenatitan* + (*Adamantinasaurus* + *Petrobrasaurus*) se encuentra soportado por una sinapomorfía: vértebras caudales anteriores-medias con espinas neurales ligeramente inclinadas posteriormente (Carácter 257-2). Finalmente, la estrecha relación entre *Adamantinasaurus* y *Petrobrasaurus* se encuentra soportada por una única sinapomorfía: arcos neurales neummatizados en vértebras caudales anteriores (Carácter 222-1).

El clado formado por *Muyelensaurus* + (*Overosaurus* + *Aeolosaurus*), se encuentra soportado por: ausencia de proceso aliforme en la espina neural de vértebras dorsales medias y posteriores (Carácter 196-0), superficie ventral de las caudales anteriores transversalmente cóncava (Carácter 233-1), superficie anterior de las vértebras caudales anteriores fuertemente inclinada anteriormente (Carácter 254-1), espina neural en vértebras caudales anteriores-posteriores ligeramente orientada posteriormente (Carácter 260-1), vértebras caudales posteriores dorsoventralmente comprimidas con un ancho al menos dos veces la altura (Carácter 262-1).

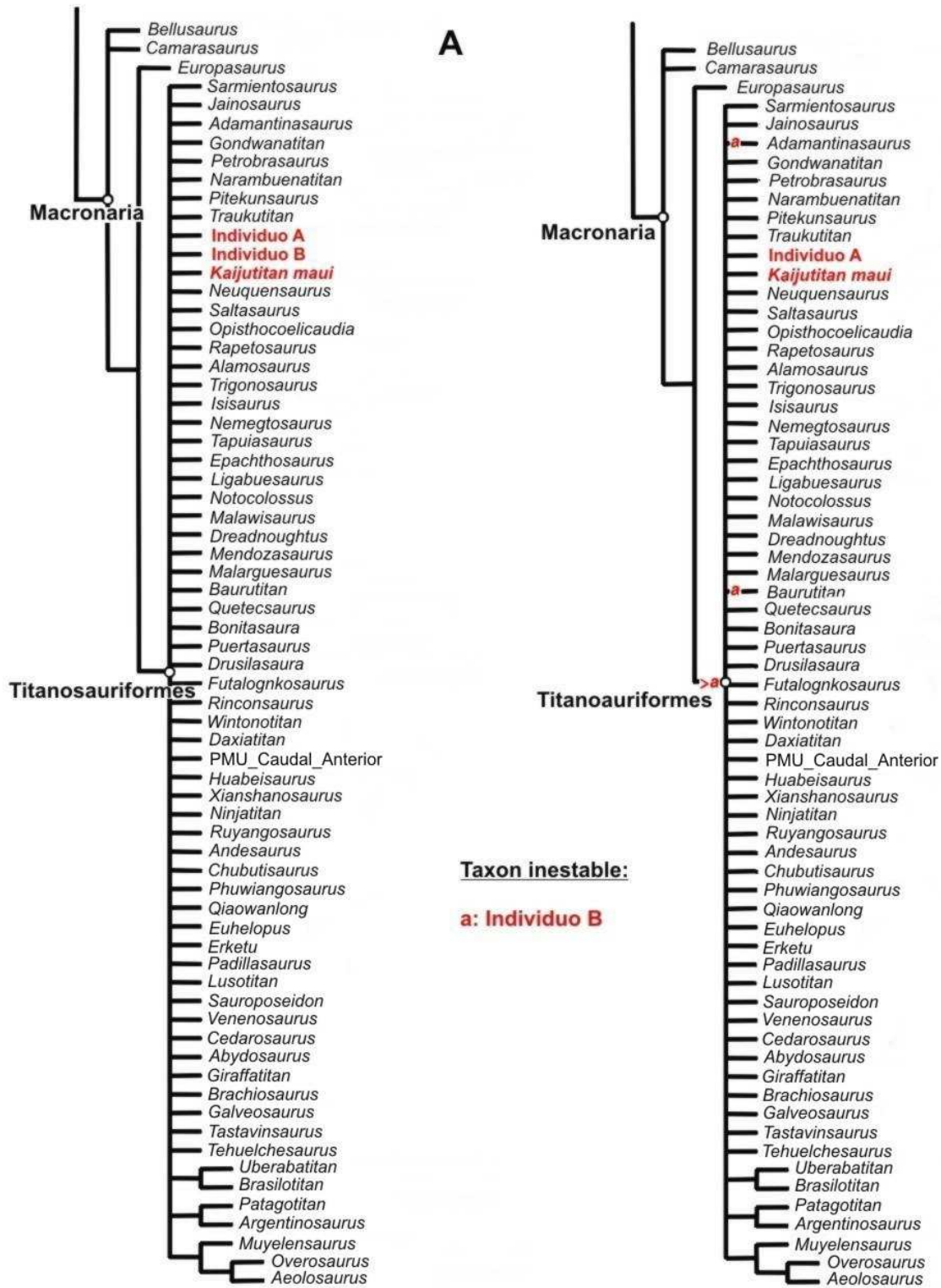


**Figura 95.** Consenso reducido donde se muestran las posibles posiciones de los taxones inestables, entre los que se incluyen a *Kaijutitan* y el Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) de Loma de los Jotes. Las letras minúsculas (a-p) muestran las posibles posiciones filogenéticas de los taxones inestables, mientras que las letras mayúsculas A y B (rojo), corresponden a clados innombrados cuyas relaciones de parentesco son analizadas en este capítulo.

Del resto de los individuos de Loma de los Jotes, sólo el Individuo B (MAU-Pv-LJ-472), fue considerado como OTU (*operational taxonomic unit*), con el objetivo de evaluar sus posibles relaciones filogenéticas. Con respecto al Individuo C (MAU-Pv-LI-611), integrado por un único elemento, una vértebra dorsal anterior incompleta, fue considerado como demasiado fragmentario como para ser incluido.

La inclusión del Individuo B (MAU-Pv-LJ-472) en la matriz resultó en la obtención de 40000 árboles más parsimoniosos (MPTs) de 1544 pasos, 5 pasos extras al primer árbol (Fig. 94 y 95), generando una gran politomía en la base del clado Titanosauriformes (Fig. 96A). La evaluación de las posibles posiciones, permite colegir que el Individuo B, resulta muy inestable, ubicándose en distintas posiciones en la base de Titanosauriformes, como taxón hermano de *Adamantinasaurus*, o estrechamente relacionado con *Baurutitan*. Es por ello que se ha decidido excluir a estos individuos del análisis general donde se encuentra el resto de los ejemplares estudiados en esta tesis (*Kaijutitan* e Individuo A). Por el momento, y de acuerdo con las diferentes posiciones observadas en el árbol (Fig. 96B), el Individuo B es considerado como un Titanosauriformes indeterminado, probablemente un Titanosauria, mientras que el individuo C, no incluido en el análisis por su condición fragmentaria, es un probable titanosauriforme.





**Figura 96.** (A), Consenso estricto donde se muestran las relaciones filogenéticas del Individuo B (MAU-Pv-LJ-472) de Loma de los Jotes, (B), consenso estricto donde se muestran sus posibles posiciones.

## Conclusiones

Del análisis filogenético de los ejemplares de Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes, se pueden efectuar las siguientes consideraciones:

A) La hipótesis filogenética propuesta aquí ubica a *Kaijutitan* en una posición basal dentro del clado Titanosauria, soportada por una fuerte procelia en vértebras caudales anteriores (Carácter 231-3), carácter presente en titanosaurios más derivados que *Andesaurus*, ausencia de un proceso ventral en el margen ventral de la escápula (Carácter 282-0), carácter compartido con lithostrotios no lognkosaurios y epipófisis bien desarrolladas en vértebras cervicales (Carácter 128-1), carácter ausente en lithostrotios más derivados que *Malawisaurus*.

Con el objetivo de evaluar esta hipótesis filogenética, la misma fue testeada mediante la utilización del comando del TNT “define constraints” y “enforce constraints”, forzándolo a ubicarse primero, en una posición como un Titanosauriforme no Titanosauria, dando como resultado árboles (MPTs) de 1545 pasos, es decir, 6 pasos más que en el presente análisis. Luego, se lo forzó en una posición basal dentro de Titanosauria relacionado con *Andesaurus* arrojando árboles (MPTs) de 1541 pasos, 2 pasos extras, mientras que forzando su posición como un Lithostrotia más derivado que *Malawisaurus* el resultado fue de (MPTs) de 1543 pasos, es decir 4 pasos más. Estos datos permitirían evaluar la robustez de la hipótesis filogenética, estableciendo que la hipótesis más parsimoniosa sería la que ubica a *Kaijutitan* como un Titanosauria basal, la cual permitiría corroborar la hipótesis **H2**.

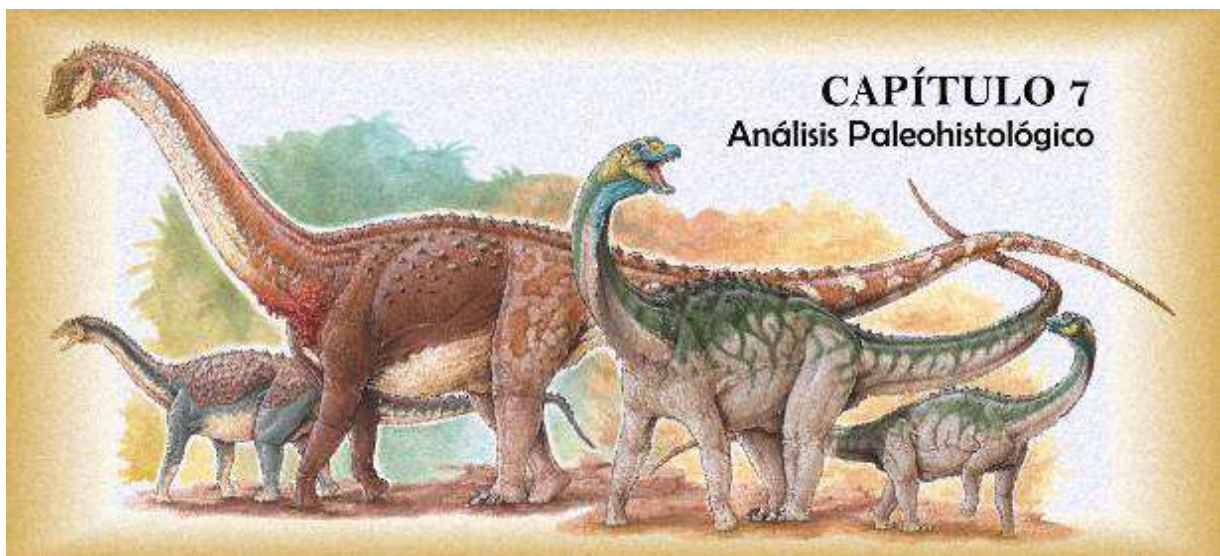
B) La inclusión del Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) de Loma de los Jotes y otros taxones (e.g.: *Traukutitan*, *Pitekunsaurus*, *Petrobrasaurus*, *Narambuenatitan*, *Brasilotitan*, *Adamantinasaurus*, *Jainosaurus*, *Sarmientosaurus*) ha modificado sustancialmente las hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de algunos titanosaurios. Entre esas modificaciones se destaca que el clado Rinconsauria, definido por Calvo *et al.* (2007b) como el grupo integrado por *Muyelensaurus*, *Rinconsaurus*, su más reciente ancestro común y todos sus descendientes, no sería recuperado en el análisis como resultado de las posiciones que adoptan ambos taxones. Por otro lado, la exclusión de *Mendozasaurus*, genera que el clado ?Lognkosauria quede conformado sólo por los taxones que son considerados típicamente como lognkosaurios, mientras que el clado Colossosauria, basándose en su definición filogenética, no resulte recuperado.

C) A pesar de las posibles posiciones alternativas que adopta el Individuo A (MAU-Pv-LJ-471) se reconoce una estrecha afinidad con *Traukutitan eocaudata* cuya monofilia se

encuentra soportada por dos sinapomorfías: **1**), Presencia de pleurocelos en las caudales anteriores (Carácter 232-1), ausentes en la mayoría de los Titanosauriformes, con algunas excepciones (e.g, *Padillasaurus*, *Chubutisaurus*, *Andesaurus*, *Alamosaurus*, *Ninjatitan* y *Patagotitan*), carácter sólo compartido por diplodocoideos como *Diplodocus* y *Barosaurus*; y **2**), vértebras caudales medias procélicas-distopláticas (Carácter 252-1). En los titanosaurios basales como *Andesaurus*, las vértebras caudales son ligeramente procélicas sólo en las anteriores, y las caudales medias son anficélicas, mientras que en los titanosaurios más derivados (Eutitanosauria) tanto las vértebras caudales anteriores, medias como las posteriores son procélicas. En el Individuo A y *Traukutitan* la condición observada en las caudales medias resultaría una reversión al estado plesiomórfico, compartido por algunos macronarios basales como *Galvesaurus*, *Tastavinsaurus* y *Cedarosaurus*, titanosauriformes no-Titanosauria como *Chubutisaurus*, y en algunos Titanosauria basales como *Andesaurus* y en Lithostrotia basales como *Malawisaurus*. Asimismo, el Individuo A presenta diferencias respecto de *Traukutitan* que sugieren que se trataría de un taxón diferente, probablemente una nueva especie. El resultado del análisis filogenético, corrobora parcialmente la hipótesis **H3**, ya que el Individuo A estaría cercanamente relacionado con *Traukutitan*, pero no con *Malarguesaurus*.

**D)** Las relaciones de parentesco del Individuo B (MAU-Pv-LJ-472) y el Individuo C (MAU-Pv-LJ-611), considerados como Titanosauriformes indeterminados, hasta el momento resultan poco claras. La inestabilidad observada en el análisis, en el caso del Individuo B, probablemente esté sujeta al escaso material disponible y a la ausencia de caracteres diagnósticos en los elementos preservados.

**E)** La diferente topología obtenida en este análisis, en relación con propuestas anteriores (González Riga *et al.*, 2018; Mannion *et al.*, 2019; Hetcheinletner *et al.*, 2020; Gallina *et al.*, 2021), respecto de los clados Rinconsauria, Lognkosauria y Colossosauria, evidencian la necesidad de ser reevaluados sobre la base de la incorporación de nuevos taxones y a la revisión y/o inclusión de nuevos caracteres.



## CAPÍTULO 7. ANÁLISIS PALEOHISTOLÓGICO

### Introducción

La histología ósea proporciona información sobre interesantes aspectos de la biología de los vertebrados extintos, habiendo sido utilizada ampliamente para los dinosaurios (Chinsamy-Turan, 2005). El estudio de la microestructura ósea brinda un registro directo del crecimiento ontogenético y da pistas sobre varios aspectos de su biología y fisiología, como la tasa y ritmo de crecimiento, estadio ontogenético, madurez sexual, grado de remodelación interna de los huesos, tasa metabólica y termorregulación, entre otros (Chinsamy-Turan, 2005; Curry Rogers y Erickson, 2005).

A pesar de que un número significativo de contribuciones han tratado la histología ósea de los dinosaurios saurópodos (Rimblot-Baly *et al.*, 1995; Curry, 1999; Sander, 2000; Sander *et al.*, 2004, 2006, 2011; Klein y Sander, 2008; Klein *et al.*, 2009, 2012; Woodward y Lehman, 2009; Stein *et al.*, 2010), los estudios paleohistológicos en saurópodos titanosaurios se han incrementado recién en los últimos años (García *et al.*, 2015).

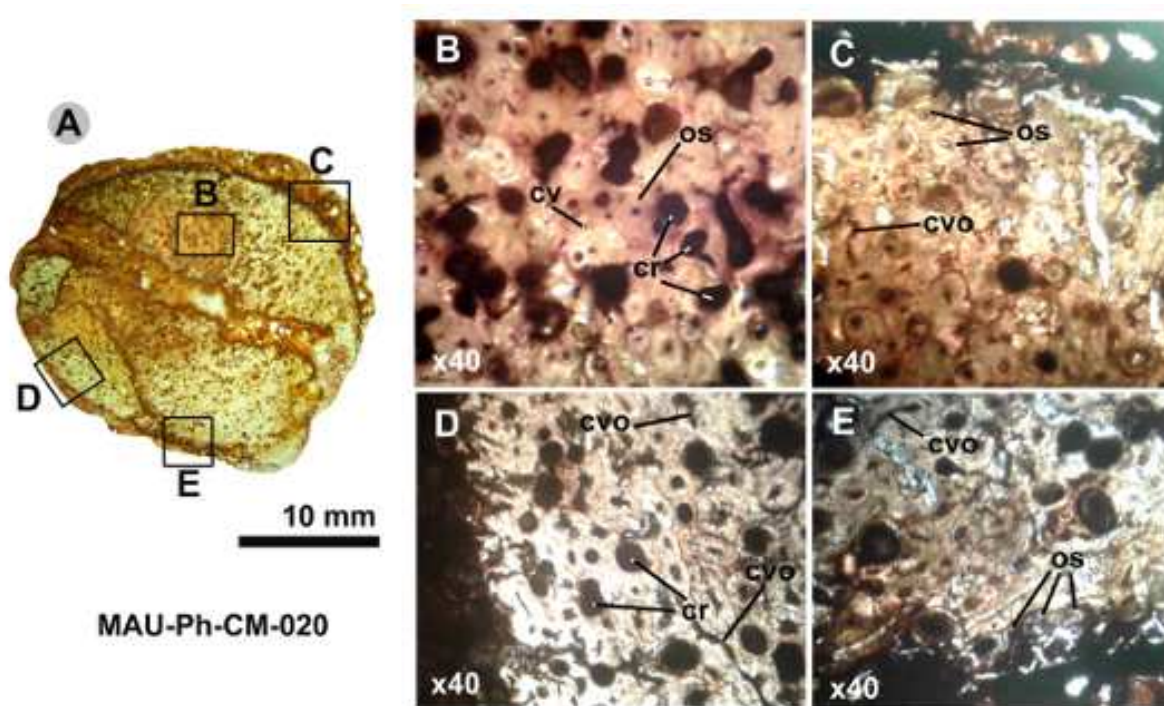
En la presente Tesis, se ha realizado un estudio paleohistológico con el fin de determinar el estadio ontogenético del holotipo de *Kaijutitan* (Cañadón Mistringa) y los Individuos A y B (Loma de los Jotes), para lo cual se extrajeron varias muestras de elementos apendiculares y costales (ulna, fémures, costillas cervicales y dorsales). En el sitio de Cañadón Mistringa, donde fue hallado el ejemplar de *Kaijutitan*, se recuperaron una serie de huesos subcirculares de distintos tamaños, que hicieron hipotetizar que podrían tratarse de posibles osteodermos. De uno de ellos se obtuvo una muestra (MAU-Ph-CM-019), con el objeto de poner a prueba dicha hipótesis.

El criterio de selección de las muestras se realizó en gran medida por la disponibilidad de los elementos preservados y con relación al estado de preservación de los mismos.

## Descripción de las muestras

### Muestra MAU-Ph-CM-020. Costilla cervical de *Kaijutitan*.

Esta muestra constituye a una porción del vástago de una costilla cervical. Es un corte transversal, que incluye una sección completa, en la cual se observa una notoria fractura en la línea media, la cual se encuentra rellena por sedimento (Fig. 97A).

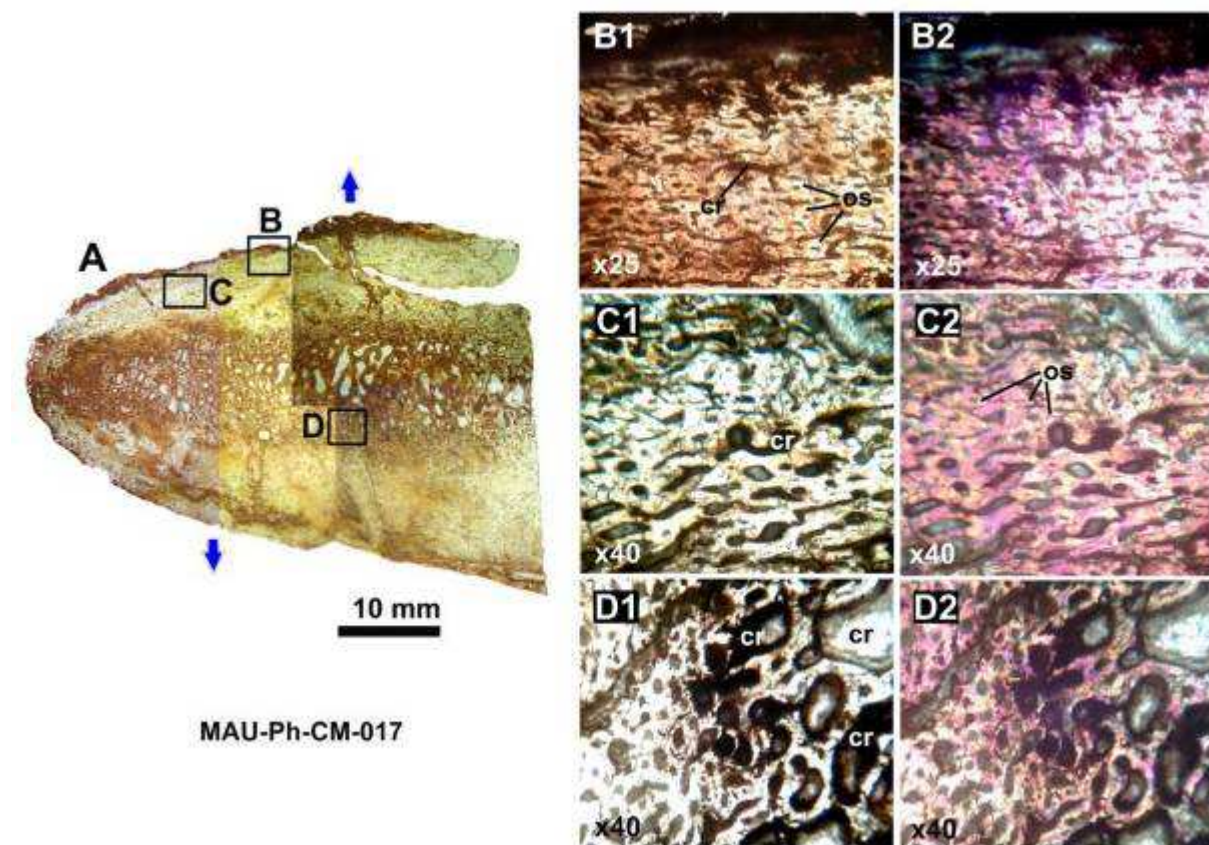


**Figura 97. Muestra MAU-Ph-CM-020.** Costilla cervical de *Kaijutitan*. (A), sección transversal de la muestra; (B), tejido haversiano de la corteza profunda (luz normal); (C-E), tejido haversiano de diferentes sectores de la corteza (C, luz normal, D y E, luz polarizada con filtro lambda). **Abreviaturas:** cr, cavidad de reabsorción; cv, canal vascular; cvo, canal de Volkmann; os, osteón secundario.

El tejido está compuesto en su totalidad por hueso compacto que ha experimentado un alto grado de remodelación ósea, con una gran densidad de osteones secundarios orientados longitudinalmente y conectados por canales de *Volkmann* (Fig. 97B-E) y cavidades de reabsorción (Fig. 97B y C). Los osteones de *Havers* se desarrollan hasta la capa más externa de la corteza, la cual presenta una superficie de contorno irregular, y en la cual no se observan evidencias de líneas de crecimiento detenido (LAGs), zonas o *annuli*. Este tejido presenta características que concuerdan con las documentadas en costillas cervicales de otros saurópodos (Dalla-Vecchia, 1999; Salgado, 2000; Cerda, 2009; Gallina, 2012).

**Muestra MAU-Ph-CM-017.** Costilla dorsal de *Kaijutitan*.

Esta muestra corresponde a una porción medio-distal de una costilla dorsal anterior, cuyo corte en sección transversal presenta un contorno subelíptico. La misma corresponde a la mitad de dicho corte transversal, la cual incluye una sección completa, en la que se observan bien diferenciadas dos capas de tejido cortical (compacto) perimetral, y una capa de tejido esponjoso central (Fig. 98A).



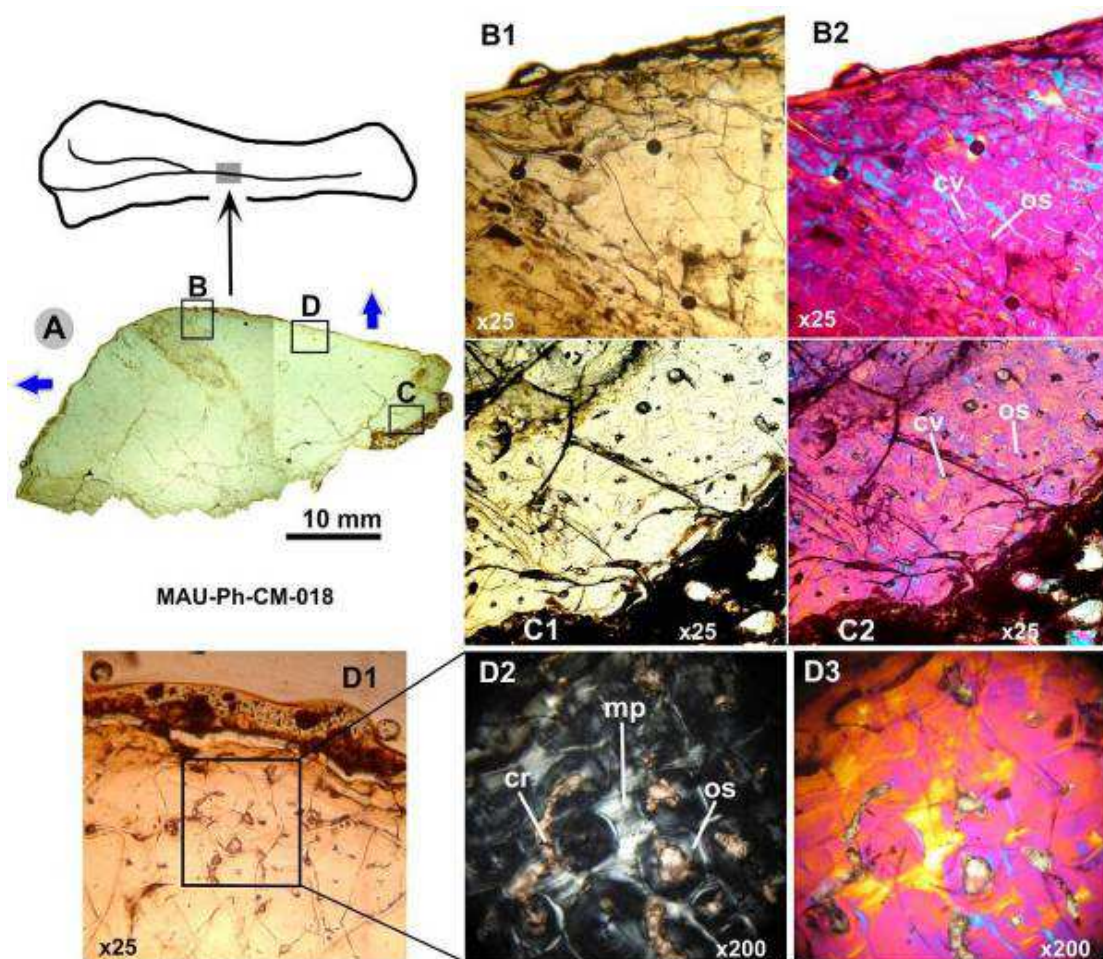
**Figura 98.** Muestra MAU-Ph-CM-017. Costilla dorsal de *Kaijutitan*. (A), sección transversal de la muestra; (B), tejido haversiano de la corteza (B1, luz normal, B2, luz polarizada con filtro lambda); (C), tejido haversiano de la corteza profunda (C1, luz normal, C2, luz polarizada con filtro lambda); (D), tejido esponjoso (D1, luz normal, D2, luz polarizada con filtro lambda). **Abreviaturas:** cr, cavidad de reabsorción; os, osteón secundario. La flecha azul indica la superficie externa del hueso.

Las capas de tejido cortical están formadas por hueso compacto que ha experimentado, al igual que en la costilla cervical, un alto grado de remodelación ósea, integrado por osteones de *Havers* que se ubican hasta la capa más externa de la superficie cortical (Fig. 98B1 y C2). En el tejido cortical profundo (Fig. 98C), si bien la densidad de osteones secundarios es abundante, las cavidades de reabsorción son más numerosas hacia la región medular. No se observan evidencias de líneas de crecimiento detenido (LAGs), zonas o *annuli*. En la región medular se observa tejido trabecular y amplias cavidades de reabsorción (Fig. 98D).

**Muestra MAU-Ph-CM-018.** Fragmento cortical ulna izquierda de *Kaijutitan*.

La muestra esta compuesta por una porción de hueso cortical extraído del borde anteromedial de la ulna, casi a la mitad de la diáfisis. Corresponde a un corte transversal, en la que se observa tejido cortical (compacto) (Fig. 99A).

El tejido esta formado por hueso compacto, el cual ha experimentado, al igual que los elementos descritos anteriormente, un alto grado de remodelación, observándose osteones secundarios (osteones de *Havers*) hasta en la capa más externa de la superficie cortical (Fig. 99B y D). Las cavidades de reabsorción son escasas. En algunos sectores de la muestra, se observan varios intersticios aislados entre las osteonas secundarias, en uno de ellos, se puede observar la presencia de tejido primario de tipo fibrolamelar (Fig. 99D2 y D3). No se observan evidencias de líneas de crecimiento detenido (LAGs), zonas o *annuli*.

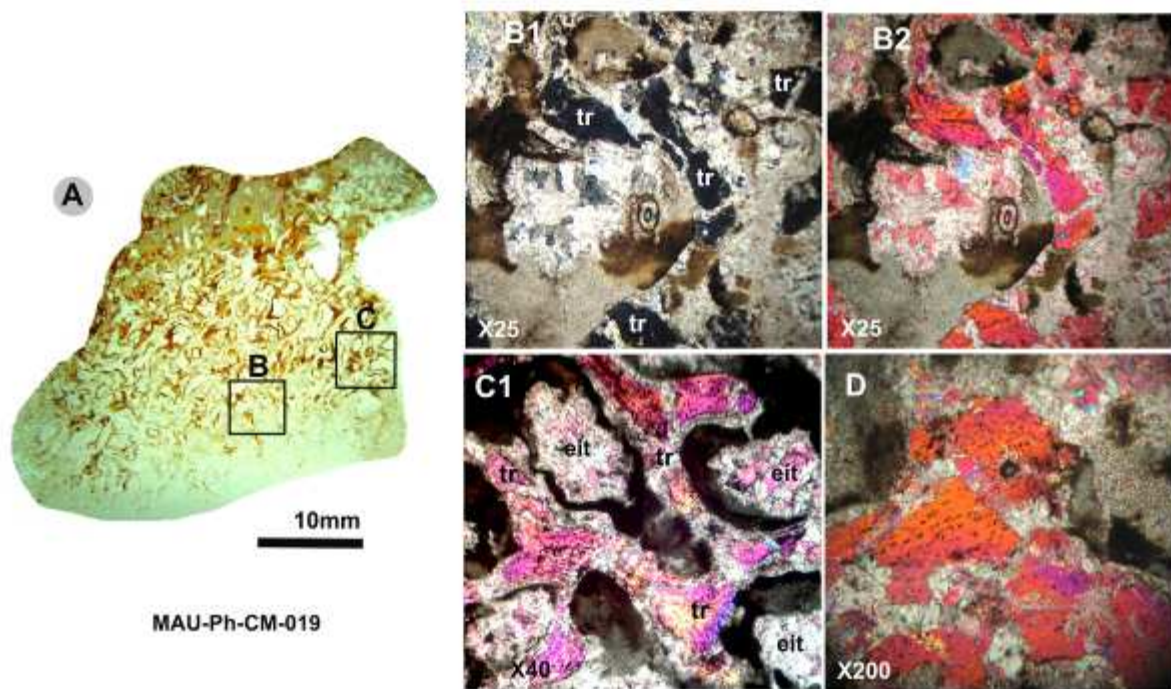


**Figura 99. Muestra MAU-Ph-CM-018.** Fragmento cortical ulna izquierda de *Kaijutitan*. (A), sección transversal de la muestra; (B), tejido haversiano de la corteza (B1, luz normal, B2, luz polarizada con filtro lambda); (C), tejido haversiano de la corteza profunda (C1, luz normal, C2, luz polarizada con filtro lambda); (D1), tejido haversiano de la corteza (luz normal) (D2), detalle del recuadro D1 (luz polarizada con nicoles cruzados), (D3), detalle del recuadro D1 (luz polarizada con filtro lambda). **Abreviaturas:** cr, cavidad de reabsorción; cv, canal vascular; mp, matriz primaria; os, osteón secundario. La flecha azul indica la superficie externa del hueso.



**Muestra MAU-Ph-CM-019.** Fragmento hueso indeterminado de *Kaijutitan*.

Esta muestra constituye a un corte en sección transversal realizado a un hueso indeterminado con el objetivo de evaluar su asignación anatómica. Se puede observar a simple vista que se encuentra formado por tejido esponjoso (Fig. 100A).



**Figura 100.** Muestra MAU-Ph-CM-019. Fragmento de hueso indeterminado de *Kaijutitan*. (A), sección transversal de la muestra; (B), tejido esponjoso (B1, luz normal, B2, luz polarizada con filtro lambda); (C), tejido medular esponjoso (C1, luz polarizada con filtro lambda); (D), detalle de una trabécula (luz polarizada con filtro lambda). **Abreviaturas:** eit, espacio intratrabecular, tr, trabécula.

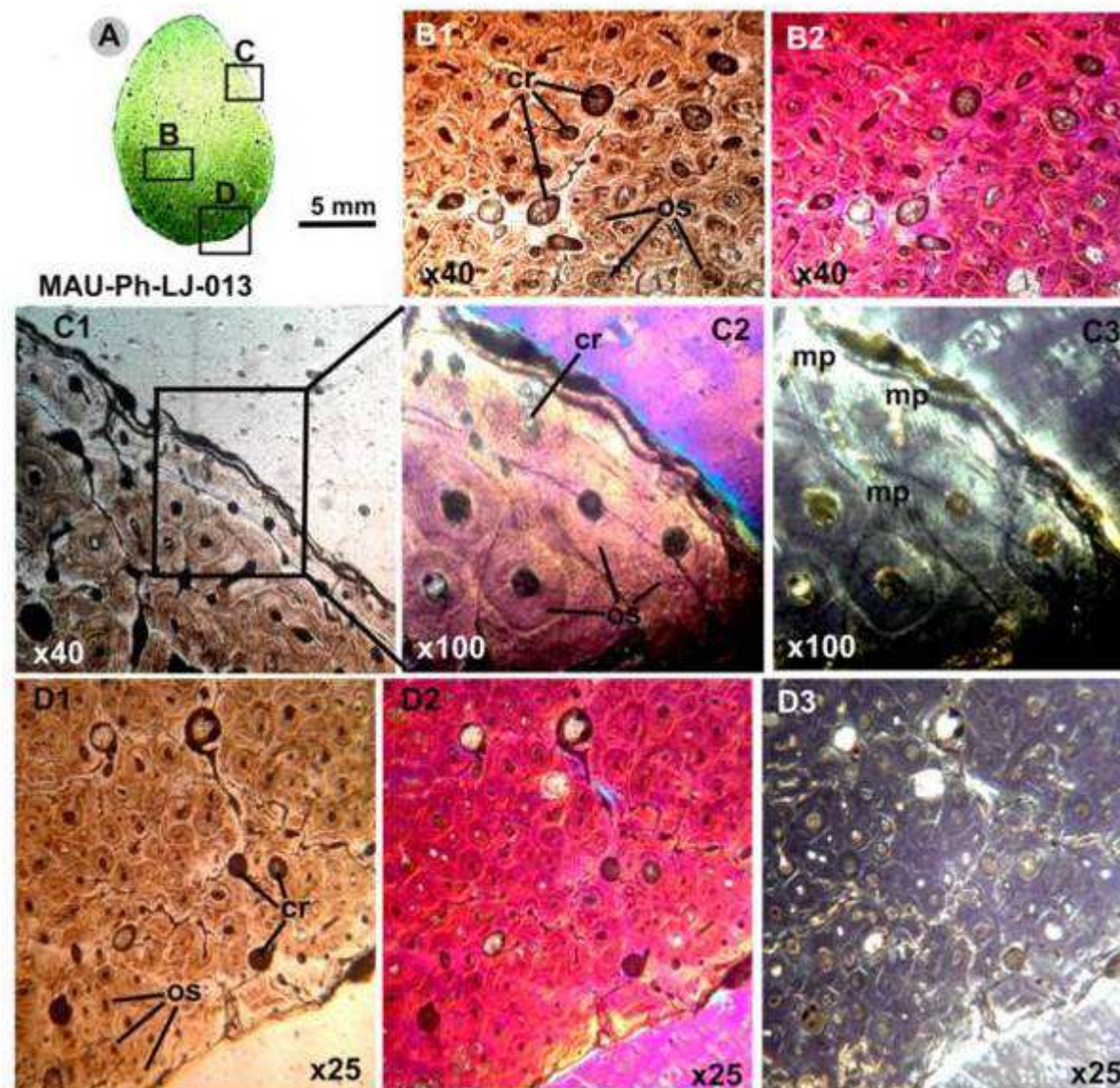
La muestra está formada en su totalidad por tejido esponjoso secundario, con un entramado muy denso de trabéculas compuestas por tejido lamelar, entre las que se observan amplios espacios intratrabeculares. No se observa, en ningún sector del corte, tejido cortical compacto.

El análisis de la microestructura ósea de esta muestra fue llevada adelante con la intención de poner a prueba la hipótesis H4 (ver **Capítulo 1, Introducción y Objetivos**) sobre un lote de elementos interpretados preliminarmente como osteodermos (MAU-Pv-CM 522/20), buscando conocer cómo es la histología del hueso compacto primario. Debido a no encontrar este tipo de tejido en la muestra, no es posible establecer su naturaleza. Esto evidencia que, probablemente, estos elementos podrían corresponder a fragmentos de hueso que ha sido altamente modificados (erosionados) (ver **Capítulo 4, Consideraciones**

*Tafonómicas*), cuya histología también puede observarse en otros huesos del postcráneo (principalmente huesos del esqueleto apendicular) e incluso en los propios osteodermos.

**Muestra MAU-Ph-LJ-013.** Costilla cervical del Individuo A.

La muestra está constituida por una porción del vástago de una costilla cervical. Es un corte transversal, cuya sección presenta un contorno oval. (Fig. 101A).

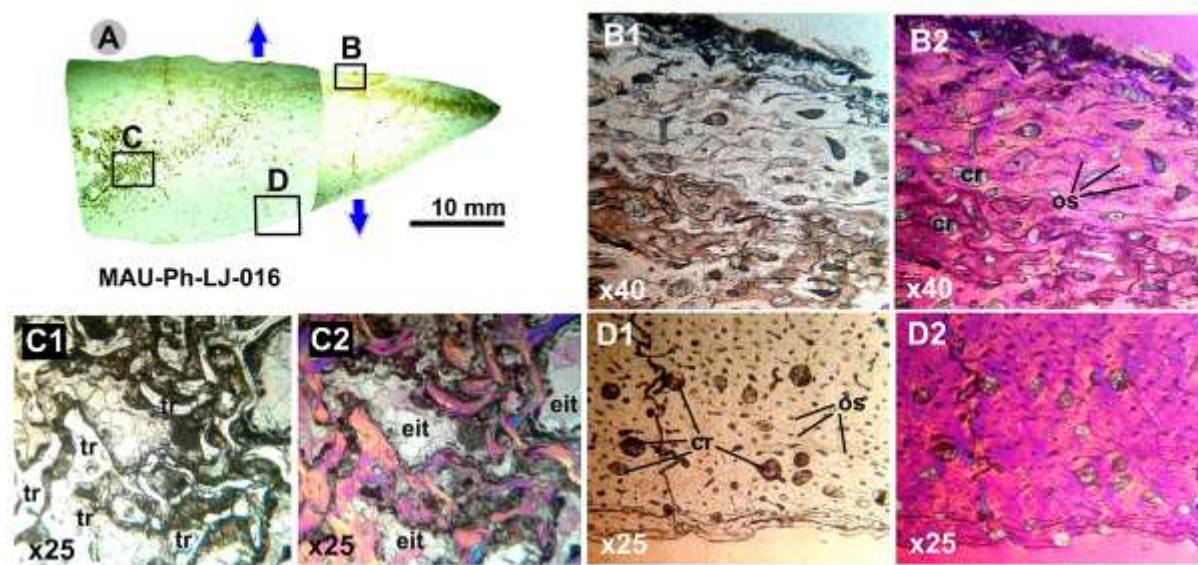


**Figura 101. Muestra MAU-Ph-LJ-013.** Costilla cervical del Individuo A. (A), sección transversal de la muestra; (B), tejido haversiano de la corteza profunda (B1, luz normal, B2, luz polarizada con filtro lambda); (C1), tejido haversiano de la corteza (luz normal), (C2 y C3) imagen ampliada del recuadro C1 (C2, luz polarizada con filtro lambda, C3 luz polarizada con nicoles cruzados); (D), tejido haversiano de la corteza (D1, luz normal, D2, luz polarizada con filtro lambda, D3, luz polarizada con nicoles cruzados). **Abreviaturas:** **cr**, cavidad de reabsorción; **mp**, matriz primaria; **os**, osteón secundario.

Como se observa en la muestra MAU-Ph-CM-020, correspondiente a una costilla cervical de *Kaijuitan*, el tejido posee un alto grado de remodelación ósea, con una gran densidad de osteones secundarios y cavidades de reabsorción (Fig. 101B1, C2 y D1.). Los osteones de *Havers* se ubican hasta la capa más externa de la superficie cortical, la cual presenta una superficie de contorno irregular, y en la que no observan evidencias de líneas de crecimiento detenido (LAGs), zonas o *annuli*. En un sector de la corteza se observan vestigios de matriz primaria (Fig. 101C1-C3).

**Muestra MAU-Ph-LJ-017.** Costilla dorsal del Individuo A.

Esta muestra corresponde a una porción distal de una costilla dorsal anterior, cuyo corte en sección transversal presenta un contorno subelíptico. La misma pertenece a la mitad de dicho corte transversal, la cual incluye una sección completa en la que se observa que el tejido cortical (compacto) ocupa gran parte de la muestra, mientras que el tejido esponjoso se restringe a un sector central (Fig. 102A).



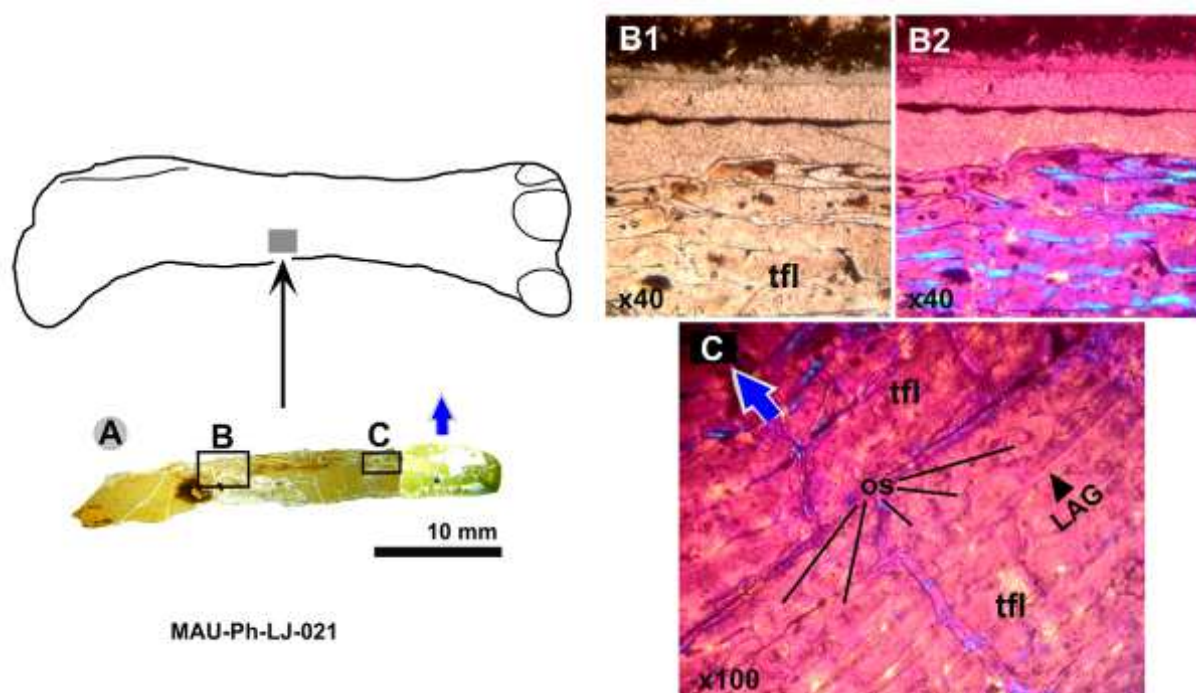
**Figura 102. Muestra MAU-Ph-LJ-016.** Costilla dorsal del Individuo A. (A), sección transversal de la muestra; (B), tejido haversiano de la corteza (B1, luz normal, B2, luz polarizada con filtro lambda); (C), tejido esponjoso (C1, luz normal, C2, luz polarizada con filtro lambda); (D), tejido haversiano de la corteza (D1, luz normal, D2, luz polarizada con filtro lambda) **Abreviaturas:** eit, espacio intratrabecular; cr, cavidad de reabsorción; os, osteón secundario, tr, trabécula. La flecha azul indica la superficie externa del hueso.

El tejido cortical está formado por hueso compacto que ha experimentado, al igual que en los demás elementos costales descritos, un alto grado de remodelación ósea, integrado por osteones de *Havers* que se ubican hasta la capa más externa de la superficie cortical (Fig. 102B1 y D2). Las cavidades de reabsorción son más numerosas hacia la región subcortical

(Fig. 102B y D). No se observan evidencias de líneas de crecimiento detenido (LAGs), zonas o *annuli*. En la región medular se observa tejido trabecular denso y amplios espacios intratrabeculares (Fig.102C).

**Muestra MAU-Ph-LJ-021.** Fragmento superficie cortical fémur derecho del Individuo A.

La muestra, integrada por una porción de hueso cortical, fue extraída del borde posteromedial a la mitad de la diáfisis del fémur, debajo del nivel del cuarto trocánter. El corte transversal está formado por una capa de tejido cortical (compacto) (Fig. 103A).

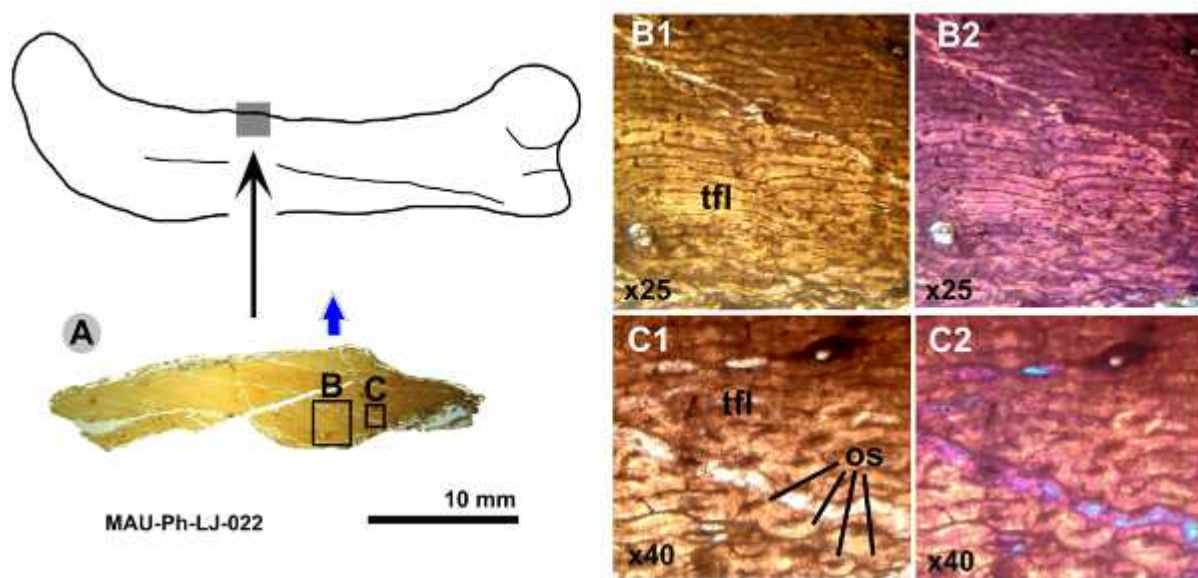


**Figura 103. Muestra MAU-Ph-LJ-021.** Fragmento superficie cortical fémur derecho del Individuo A. (A), sección transversal de la muestra; (B), tejido fibrolamelar de la corteza (B1, luz normal, B2, luz polarizada con filtro lambda); (C), detalle de tejido fibrolamelar de la corteza (luz polarizada con filtro lambda). **Abreviaturas:** LAG, marca de crecimiento detenido; os, osteón secundario; tfl, tejido fibrolamelar. La flecha azul indica la superficie externa del hueso.

El tejido está formado por hueso fibrolamelar distribuido hasta la capa más externa de la superficie cortical (Fig. 103B). En uno de los sectores se puede observar, al menos de forma muy tenue, una marca de crecimiento detenido (LAG) y sobre ésta una capa de osteonas secundarias, la cual subyace a otra capa de tejido fibrolamelar que conforma la superficie cortical más externa (Fig. 103C).

**Muestra MAU-Ph-LJ-022.** Fragmento superficie cortical fémur derecho del Individuo B.

Se obtuvo una muestra de una porción de hueso cortical, extraída del borde anteromedial del fémur, casi a la mitad de la diáfisis debajo del nivel del cuarto trocánter. El corte transversal está formado por una capa de tejido cortical (compacto) (Fig. 104A).



**Figura 104. Muestra MAU-Ph-LJ-022.** Fragmento superficie cortical fémur derecho del Individuo B. (A), sección transversal de la muestra; (B), tejido fibrolamelar de la corteza profunda (B1, luz normal, B2, luz polarizada con filtro lambda); (C), detalle de tejido fibrolamelar de la corteza (C1, luz normal, C2, luz polarizada con filtro lambda). **Abreviaturas:** os, osteón secundario; tfl, tejido fibrolamelar. La flecha azul indica la superficie externa del hueso.

El tejido está formado por hueso fibrolamelar (Fig. 104B), el cual se encuentra distribuido hasta la capa más externa de la superficie cortical. En uno de los sectores se puede observar un grupo de osteonas secundarias, intercaladas entre el tejido fibrolamelar (Fig. 104C).

## Caracterización histológica de los ejemplares

### *Kaijutitan* (sitio Cañadón Mistringa)

Los elementos muestreados del ejemplar de *Kaijutitan*, provenientes de diferentes sectores del esqueleto, presentan una estructura histológica similar caracterizada casi en su totalidad, por la presencia de tejido secundario de tipo haversiano denso, con la excepción de la ulna izquierda que, en algunos intersticios entre los osteones secundarios, se pueden observar vestigios de tejido primario fibrolamelar (Fig. 99D2 y D3). Ninguna de las muestras analizadas presenta líneas de crecimiento detenido (LAGs) que permitan evidenciar cambios en la tasa de crecimiento. Por otro lado, tampoco se observa sobre la corteza, una capa denominada capa circunferencial externa (Chinsamy, 2005) (OCL = *Outer Circumferential Layer*), sistema externo fundamental (Cormack, 1988) (EFS = *External Fundamental System*) o hueso acrecional (Reid, 1996) (*accretionary bone*), formada por tejido acrecional avascular externo que indicaría el cese de crecimiento (Reid, 1996; Chinsamy, 2005).

### Individuos A y B (sitio Loma de los Jotes)

La histología de la costilla cervical y la costilla dorsal (**MAU-Ph-LJ-013 y 016**) del Individuo A presenta diferencias respecto de la del fémur (**MAU-Ph-LJ-021**). Por otro lado, se evidencia una gran similitud histológica entre los fémures de los Individuos A y B (**MAU-Ph-LJ-021 y 022**).

Los elementos costales del Individuo A (**MAU-Ph-LJ-013 y 016**) comparten una estructura histológica similar, caracterizada por la presencia de tejido secundario de tipo haversiano denso, aunque, como se evidenció en la ulna izquierda de *Kaijutitan*, en un sector de la superficie cortical de la costilla cervical (**MAU-Ph-LJ-013**) se observan también vestigios de tejido primario en un espacio ubicado entre un grupo de osteones secundarios (Fig. 101C1-C3). Por otro lado, las muestras (**MAU-Ph-LJ-021 y 022**) correspondientes a los fémures de los Individuos A y B, se caracterizan por presentar hueso cortical conformado por tejido primario del tipo fibrolamelar, altamente vascularizado, producto de una tasa de depositación ósea alta (Chinsamy, 1993; Curry Rogers, 1999). En la muestra del fémur derecho del Individuo A (**MAU-Ph-LJ-021**), se observa una discontinuidad en el tejido que respondería a una línea de crecimiento detenido (LAG). Esta discontinuidad sugeriría un cambio en la tasa de crecimiento, a pesar de que la presencia de tejido fibrolamelar cortical (en ambos fémures) evidencia que estos elementos se encontraban en pleno crecimiento al momento de la muerte de los ejemplares. Esto puede estar soportado, además, por la ausencia

en las muestras de una capa circunferencial externa que estaría indicando el cese de dicho crecimiento.

### **Estadio ontogenético y tamaño corporal de los ejemplares**

Como se ha mencionado en la introducción de este capítulo, el estudio de la microestructura ósea de un organismo proporciona información sobre su desarrollo ontogenético y sobre aspectos de su biología y fisiología. En dinosaurios, son varios los trabajos que aportan información sobre el estadio ontogenético de diferentes taxones (Erickson *et al.*, 2004; Wings *et al.*, 2007; Company, 2011; D'Emic *et al.*, 2012; Gallina, 2012; Cerda, 2012; Ibicuru *et al.*, 2013; Hendrick *et al.*, 2014; Cerda *et al.*, 2019; Cruzado-Caballero *et al.*, 2019). No obstante, son pocos los que disponen, para una misma especie, de series ontogenéticas más o menos completas que permitan establecer sus estadios ontogenéticos (Curry Rogers, 1999; Horner *et al.*, 2000; Erickson y Tumanova, 2000; Sander, 2000; Klein y Sander, 2008). Klein y Sander (2008) han establecido una serie de estadios ontogenéticos denominados HOS (*Histologic Ontogenetic Stages*), los cuales han sido utilizados para inferir el estadio ontogenético en distintos saurópodos: *Phuwiangosaurus* (Klein *et al.*, 2009), *Alamosaurus* (Woodward y Lehman, 2009), *Magyarosaurus* (Stein *et al.*, 2010), *Lirainosaurus* (Company, 2011) y *Bonitasaura* (Gallina, 2012). En dicho trabajo, Klein y Sander (2008) establecieron 13 HOS, utilizando los cambios en el tejido del hueso fibrolamelar laminar y la intensidad de la remodelación secundaria (número y densidad de osteones secundarios) mediante la diferenciación de siete tipos de tejidos en el hueso.

Teniendo en cuenta los estadios ontogenéticos (HOS) propuestos por Klein y Sander (2008), se ha inferido una aproximación del estadio ontogenético y relación de tamaño corporal de *Kaijutitan* y los Individuos A y B de Loma de los Jotes.

El tejido cortical presente en la ulna de *Kaijutitan* es de tipo haversiano denso, con un alto grado de remodelación por osteones secundarios y, con una vascularización muy baja o nula que permite determinar para el ejemplar un estadio ontogenético HOS 13 (adulto), lo que permite corroborar la hipótesis **H5**, que establecía que el ejemplar habría alcanzado su madurez somática. Esto resulta congruente con los datos que indican que la vascularización y el ritmo de crecimiento decrecen con el incremento de la edad. Además, con el incremento del tamaño y por consiguiente también de la edad, el número y densidad de las osteones secundarios también se incrementa (Klein y Sander, 2008). Por otro lado, existiría una buena correspondencia entre los estadios ontogenéticos HOS y el tamaño corporal (Sander, 2000; Klein y Sander, 2008; Klein *et al.*, 2009), establecida sobre la base de una correlación entre el

tamaño del fémur y los HOS, lo que ha permitido la construcción de curvas de crecimiento en varios taxones (Gallina, 2012). Teniendo en cuenta esto último, la relación entre la longitud estimada del fémur de *Kaijutitan* (~200 cm, ver **Tabla 11, Capítulo 5, Descripciones**) y su probable estadio ontogenético (HOS 13) resulta congruente con los datos aportados por las curvas de crecimiento conocidas para otros saurópodos (Klein y Sander, 2008; Fig. 4 y 5).

El tejido cortical presente en el fémur de los Individuos A y B, de tipo primario fibrolamelar, con un alto grado de vascularización y un bajo grado de remodelación, permite determinar, para dichos ejemplares, un estadio ontogenético HOS 9-10 (subadulto). Del mismo modo que en *Kaijutitan*, también se evidencia una relación congruente entre la longitud de los fémures de los Individuos A y B (138 cm y 127 cm, respectivamente, ver **Tabla 14 y 16 Capítulo 5, Descripciones**) con su probable estadio ontogenético (HOS 9-10).

Cabe aclarar que, como en el caso de *Bonitasaura* (Gallina, 2012), esto se ha llevado adelante con el objetivo de establecer sólo una aproximación del tamaño corporal, dado que se desconocen las dimensiones del fémur en diferentes estadios ontogenéticos de *Kaijutitan* y los Individuos A y B, y por consiguiente su curva de crecimiento.

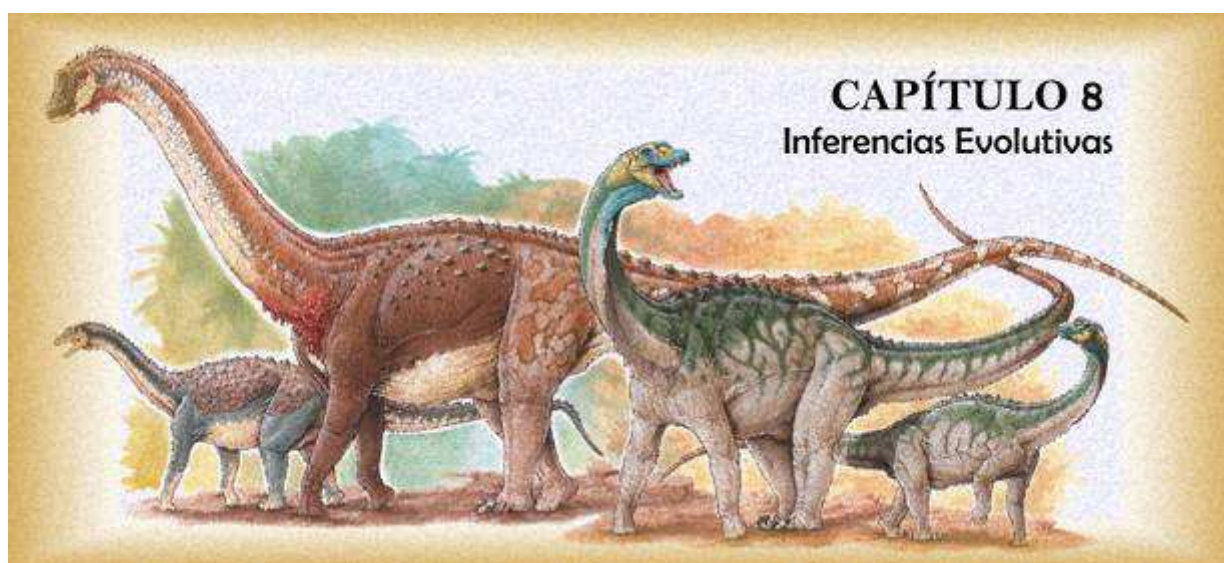
## Conclusiones

El análisis paleohistológico de los elementos muestreados de *Kaijutitan*, infieren un estadio adulto (HOS 13) del ejemplar, el cual al momento de su muerte, habría tenido un gran tamaño (~30 m de longitud) (Ver **Capítulo 4, Consideraciones Tafonómicas**). A pesar del estado adulto, la ausencia de tejido acrecional avascular externo (EFS) en todas las muestras, indica que no habría alcanzado aún su talla definitiva.

En cuanto a los elementos interpretados como posibles osteodermos sobre la base de la morfología, el análisis paleohistológico no permite poner a prueba dicha hipótesis, debido a que el tipo de tejido observado puede encontrarse en diferentes elementos del esqueleto e incluso también en los osteodermos.

Por otro lado, las muestras tomadas de los elementos de los Individuos A y B, permiten inferir un estadio subadulto (HOS 9-10) de los ejemplares al momento de la muerte, teniendo el Individuo A un tamaño de ~18-22 m de longitud, mientras que el Individuo B de ~14-18 m de longitud (Ver **Capítulo 4, Consideraciones Tafonómicas**). La ausencia de EFS, en las muestras establece que ambos individuos aún se encontraban en pleno crecimiento.



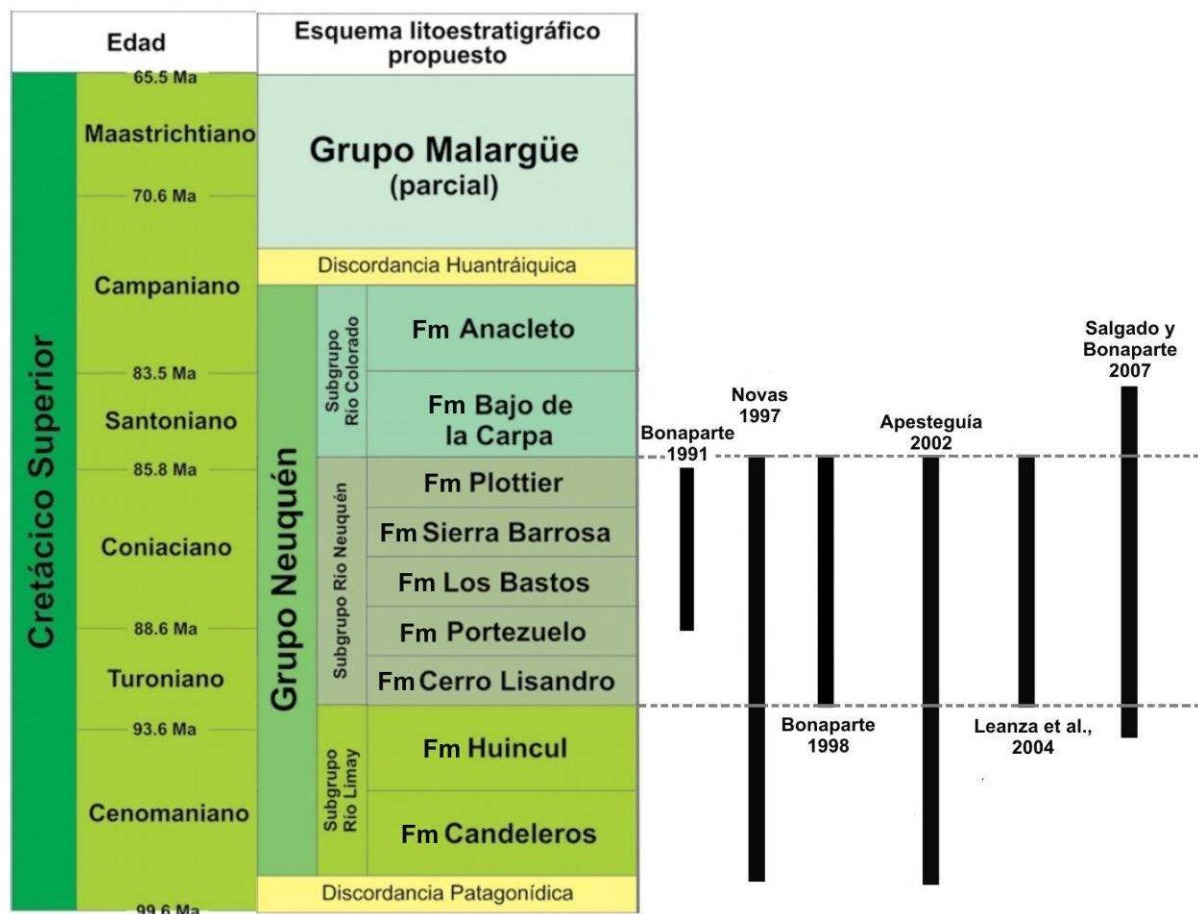


## CAPÍTULO 8. INFERENCIAS EVOLUTIVAS

### Introducción

En el presente capítulo, se evalúan los aspectos evolutivos y paleofaunísticos de los saurópodos del intervalo Turoniano–Coniaciano, incluyendo los ejemplares de Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes, en el marco de los esquemas que han sido propuestos para las asociaciones de tetrápodos del Cretácico de la Cuenca Neuquina (Bonaparte 1991; Novas, 1997; Bonaparte 1998; Apesteguía, 2002; Leanza *et al.* 2004 y Salgado y Bonaparte, 2007) (Fig. 105). Si bien en dichas asociaciones se analizan las faunas de tetrápodos en general, aquí se pondrá énfasis en el grupo de los dinosaurios saurópodos Titanosauriformes, especialmente los Titanosauria. Debido a que dichas asociaciones comprenden edades que abarcan desde el Cenomaniano hasta el Santoniano, se optó por analizar la evolución de los saurópodos en un contexto más general durante el Cretácico, pero prestando especial interés en el intervalo Turoniano–Coniaciano, representado en la *Asociación Neuquenense* de Leanza *et al.* (2004), la cual sería prácticamente equivalente a la *Asociación de tetrapodos turoniana-coniaciana* de Bonaparte (1998). La *Asociación Neuquenense* comprende al Subgrupo Río Neuquén, que incluye, entre otras, a la Fm. Sierra Barrosa, de la cual provienen los ejemplares objeto de estudio en esta Tesis. Por otro lado, esta asociación, fue correlacionada temporalmente con el registro faunístico de otra cuenca de Patagonia, la Cuenca del Golfo de San Jorge, y además, con algunos registros para Gondwana (África, India y Oceanía) y Laurasia (Asia). Para otras regiones de Laurasia (Norteamérica y Europa) el registro de saurópodos para este intervalo (Turoniano–Coniaciano) es muy escaso, por lo que algunos autores han postulado un “*sauropod hiatus*” para estos continentes (Lucas y Hunt, 1989; Le Loeuff, 1993; Salgado y Bonaparte, 2007).

Durante el Cretácico Temprano, el declive a nivel global del registro de los saurópodos diplodocoideos (Salgado, 2000, 2001; Apesteguía, 2002; de la Fuente *et al.*, 2007) fue utilizado para generar la propuesta de un evento de extinción para el grupo de los diplodocidos (Gallina *et al.*, 2014). Sin embargo, la presencia de rebaquisáurios en la parte baja del Cretácico Tardío como *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte 1997 (Carballido *et al.*, 2010), *Limaysaurus tessonei* Calvo y Salgado 1995 (Salgado *et al.*, 2004), *Cathartesaura anaerobica* Gallina y Apesteguía 2005 y *Katapultesaurus goicocheai* Ibiricu *et al.*, 2013 sugiere que al menos este grupo habría sobrevivido hasta el Turoniano. Paralelamente,



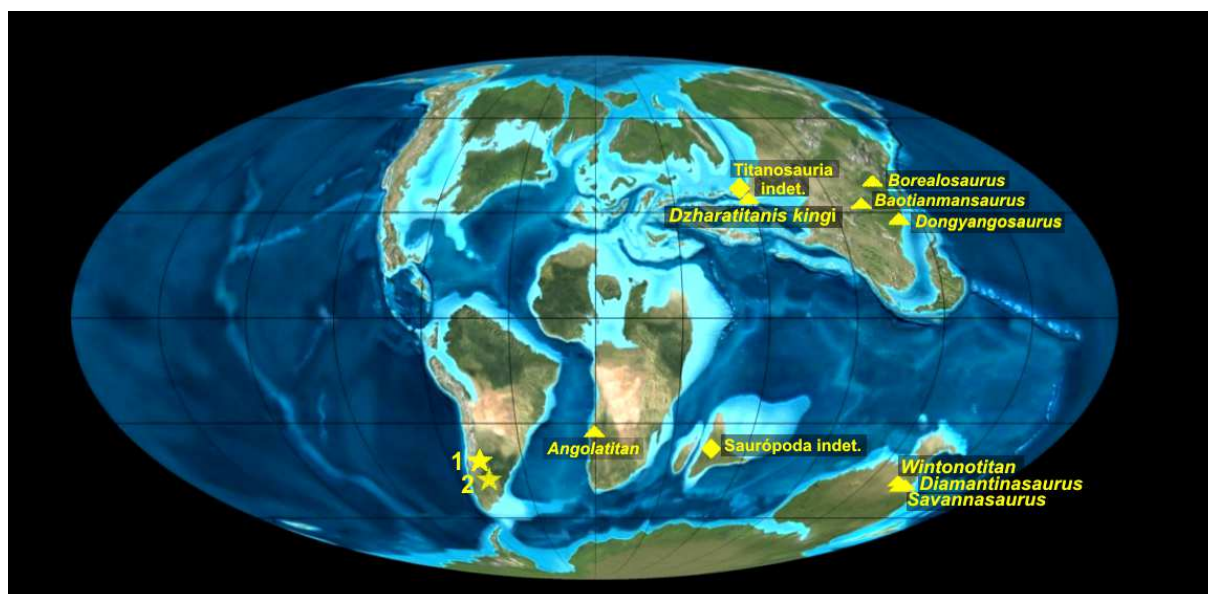
**Figura 105.** Cuadro de las unidades litoestratigráficas del Grupo Neuquén, donde se representan con barras verticales, la distribución temporal de las diferentes asociaciones de tetrápodos para el Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Modificado de Garrido, 2010).

distintos clados de Titanosauriformes se hicieron predominantes en diferentes continentes: los Brachiosauridae en América del Norte, los Euhelopodidae en Asia y los Titanosauria en Gondwana y Eurasia (D’Emic, 2012). En el Cretácico Tardío, el único grupo de saurópodos que se registra a nivel mundial corresponde a los Titanosauria (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004a; D’Emic, 2012), clado que se habría originado en Gondwana durante el Cretácico Temprano hace unos 135 Ma (Gorsac y O’Connor, 2016), evento que podría estar soportado por el reciente registro en el Berriasiano–Valanginiano, del titanosaurio basal *Ninjatitan zapatai* Gallina *et al.*, 2021.

La amplia distribución registrada por los Titanosauriformes, especialmente los Titanosauria, ha sido utilizada como prueba de puentes intercontinentales en reconstrucciones paleobiogeográficas (Casanovas-Cladellas y Santafé-Llopis, 1993; Le Loeuff, 1997; Milner *et al.*, 2000). No obstante, la presencia de este clado en Laurasia y Gondwana podría ser explicada por evolución vicariante, y no por la presencia de probables puentes entre las

distintas masas continentales (Canudo, 2006). Los modelos propuestos por Gorsac y O'Connor (2016), sugieren que los titanosaurios habrían alcanzado una distribución casi global antes de la separación y aislamiento de los continentes.

El estudio de los saurópodos del Turoniano-Coniaciano, representa una inmejorable posibilidad de evaluar aspectos evolutivos y paleoecológicos. Por un lado, la extinción de los rebaquisáuridos, además de otros linajes de dinosaurios, probablemente ocurrida durante el Turoniano–Coniaciano (Salgado, 2000; Coria y Salgado, 2005; Novas *et al.*, 2005b, 2013), habría generado la diversificación y disponibilidad de nuevos nichos ecológicos para los titanosaurios favoreciendo la aparición de nuevas formas adaptativas. Por el otro, el estudio de nuevos especímenes de saurópodos provenientes de dicho intervalo, resulta relevante teniendo en cuenta que el registro fósil mundial es, hasta el momento, relativamente escaso, encontrándose representado casi en su mayoría por ejemplares procedentes de dos cuencas sedimentarias de Argentina: Cuenca Neuquina y Cuenca del Golfo de San Jorge (Fig. 106).



**Figura 106.** Reconstrucción paleobiogeográfica con el registro de saurópodos titanosauriformes para el Cenomaniense–Santoniano (99.6–83.5 Ma). **1, Cuenca Neuquina:** *Kaijutitan*, Individuos A–C, *Mendozasaurus*, *Muyelensaurus*, *Petrobrasaurus*, *Futalognkosarus*, *Notocolossus*, *Quetecsaurus*, *Malarguesaurus* y *Elaltitan*; **2, Cuenca de Golfo de San Jorge:** *Epachthosaurus*, *Drusilasaura* y *Sarmientosaurus*. **Referencias:** los triángulos representan taxones, los rombos materiales indeterminados y las estrellas corresponden a las cuencas sedimentarias antes mencionadas. Imagen obtenida de Blakey (2006). <http://cpgeosystem.com/indes.html>

### Asociaciones de tetrápodos

Con el objetivo de analizar las faunas de vertebrados correspondientes al Cretácico Superior y permitir su caracterización, varios autores han definido una serie de asociaciones de tetrápodos: la “Edad Vertebrado Neuqueniense” (Bonaparte 1991); el “Intervalo

Cenomaniano–Coniaciano” (Novas, 1997); la “Asociación Turoniana–Coniaciana” (Bonaparte, 1998); el dominio “Sudamericano (Cenomaniano tardío–Coniaciano)” (Apesteguía, 2002); la “Asociación de tetrápodos Neuquenense” (Leanza *et al.*, 2004); y los intervalos temporales “Cretácico Pre–Turoniano”, “Turoniano–Santoniano” y “Campaniano–Maastrichtiano” (Salgado y Bonaparte, 2007).

El término "asociación" es utilizado en el sentido que le ha dado Leanza *et al.* 2004, el cual corresponde a un conjunto faunístico de taxones de tetrápodos descubiertos en la misma unidad litoestratigráfica en un área restringida, y que permiten su caracterización.

Como se dijo anteriormente, se hará foco en la *Asociación Neuquenense* de Leanza *et al.* (2004), la cual representa al intervalo Turoniano tardío–Coniaciano, y que incluye, a la Fm Sierra Barrosa, de la cual provienen los ejemplares estudiados en esta Tesis.

### **Asociación de tetrápodos Neuquenense**

La asociación de tetrápodos Neuquenense (Turoniano tardío-Coniaciano) (Leanza *et al.*, 2004), donde estará centrado el análisis, corresponde al Subgrupo Río Neuquén (Grupo Neuquén, Cuenca Neuquina) y comprende el registro de las formaciones Cerro Lisandro, Portezuelo, Los Bastos, Sierra Barrosa y Plottier (Garrido, 2010). Esta asociación se caracteriza por la presencia de una fauna compuesta por saurópodos Titanosauria de gran tamaño como *Antarctosaurus giganteus* Huene 1929, *Futalognkosaurus dukei* Calvo *et al.*, 2007a y *Notocolossus gonzalezparejasi* González Riga *et al.*, 2016, registro que contrasta con la decadencia del gigantismo sugerida por Bonaparte (1998); saurópodos Titanosauria con caudales medias ligeramente procélicas como *Mendozasaurus neguyelap* González Riga, 2003, Titanosauria con caudales anteriores y medias procélicas-distopláticas asociadas a caudales posteriores procélicas como *Malarguesaurus florenciae* González Riga *et al.*, 2009 y titanosaurios de vértebras caudales procélicas como *Muyelensaurus pecheni* Calvo *et al.*, 2007b, *Petrobrasaurus puestohernandezii* Filippi *et al.*, 2011a, el espécimen de Aeolosaurini indeterminado MAU-Pv-N-414 (Filippi *et al.*, 2013) y *Quetecsaurus rusconii* González Riga y Ortíz, 2014. Además, cuenta con el registro de terópodos Alvarezauridae como *Patagonykus puertai* Novas 1996, terópodos Coelurosauria basales como los Megaraptoridae *Megaraptor namunhuaiquii* Novas 1998 y *Murusraptor barrosaensis* Coria y Currie, 2016, tortugas pleurodiras Chelidae y Podocnemidoidea, como *Portezueloemys patagonica* de la Fuente 2003. Para este intervalo, Bonaparte (1998) también incluye la presencia de cocodrilos Notosuchia, Peirosauridae y Sphagesauridae, así como serpientes Dinilysiidae y aves

Enantiornithes. Sin embargo, el registro del género *Dinilysia*, proviene de niveles asignados a la Formación Bajo de la Carpa y Anacleto (Smith-Woodward, 1901; Bonaparte, 1991; Caldwell y Albino, 2001; Scanferla y Canale, 2007; Filippi y Garrido, 2012) cuyo intervalo temporal Santoniano–Campaniano, correspondería a otra asociación faunística.

A esta asociación de tetrápodos corresponderían los saurópodos estudiados en esta Tesis: el titanosaurio basal *Kaijutitan maui* Filippi *et al.* 2019 y los ejemplares denominados como Individuos A, B y C, de los cuales el Individuo A, es recuperado en el análisis filogenético como un Lithostrotio derivado, cercanamente emparentado a *Traukutitan*.

### **Otros registros de vertebrados para el Turoniano – Coniaciano**

La Asociación de tetrápodos *Neuquenense* (Cuenca Neuquina) (Tabla 18) puede ser correlacionada temporalmente con la fauna de otra importante área sedimentaria de Patagonia, la Cuenca del Golfo de San Jorge, donde afloran sedimentos de la Fm. Bajo Barreal (Grupo Chubut), cuya edad estimada corresponde al Cenomaniano–Turoniano temprano (Archangelsky *et al.*, 1994; Bridge *et al.*, 2000; Lamanna *et al.*, 2002; Ibiricu *et al.*, 2020), y de la parte baja de la Fm. Lago Colhué Huapi, cuya edad correspondería al Coniaciano (Ibiricu *et al.*, 2020). De la Fm. Bajo Barreal provienen el saurópodo Rebbachisauridae *Katapsaurus goicoecheai* Ibiricu *et al.* 2013, el titanosaurio basal *Epachthosaurus sciutoi* Powell 1990, el probable Lognkosauria *Drusilasaura deseadensis* Navarrete *et al.* 2011, y el Lithostrotia basal *Sarmientosaurus mussachioi* Martínez *et al.* 2016. Mientas que de la Fm. Lago Colhué Huapi proviene el Lithostrotia *Elaltitan lilloi* Mannion y Otero 2012. La Fm. Bajo Barreal, ha aportado además, una fauna relativamente variada integrada por dinosaurios ornitópodos como *Sektensaurus sanjuanboscoi* Ibiricu *et al.* 2020 y *Notohipsylophodon comodorensis* Martínez *et al.* 1998, terópodos coelurosaurios como *Aniksosaurus darwini* Martínez y Novas 2006 y abelisauridae como *Xenotarsosaurus bonapartei* Martínez *et al.* 1986, tortugas chelidae como *Prochelidella argentinae* Lapparent de Broin y de la Fuente 2001 y *Bonapartemys bajobarrealis* Lapparent de Broin y de la Fuente 2001 y restos de Pterosauria indet. (Ibiricu *et al.*, 2012).

El registro de saurópodos para el Turoniano–Coniaciano a nivel global fuera de Patagonia es, hasta el momento, relativamente escaso, contándose para Gondwana con el titanosauriforme *Angolatitan adamastor* Mateus *et al.* 2011, proveniente de Ambriz, Angola (África), restos de Sauropoda indet. de Ratitalai, Distrito Dhar, India (Khosla *et al.*, 2003), el saurópodo sonfospóndilo *Wintonotitan watti* Hocknull *et al.* 2009, el saurópodo lithostrotio *Diamantinasaurus matildae* Hocknull *et al.* 2009 y el titanosaurio *Savannasaurus elliotorum*

Poropat *et al.* 2016 de Queensland, Australia (Oceanía). Mientras que para Laurasia, se cuenta con el registro de las localidades de Beipiao, Dongyan y Neixiang, China, con saurópodos titanosaurios como *Borealosaurus wimani* You *et al.* 2004, titanosauriformes como *Dongyangosaurus sinensis* Lu *et al.* 2008 y *Baotianmansaurus henanensis* Zhang *et al.* 2009 y restos craneanos y postcraneanos de un Titanosauria indet. procedentes de Dzharakuduk, Uzbekistan (Sues *et al.*, 2015), y *Dzharatitanis kingi*, considerado inicialmente como un Rebbachisauridae por Averivanov y Sues (2021) y recientemente interpretado por Lerzo *et al.*, (2021) como un Titanosauria, posiblemente relacionado a los Lognkosauria.

**Tabla 18. Registro de titanosauriformes durante el intervalo Turoniano-Santoniano**

<b>Taxon</b>	<b>Horizonte</b>	<b>Edad</b>	<b>Referencia</b>
<b>Cuenca Neuquina</b>			
<i>Kaijutitan maui</i>	Fm. Sierra Barrosa	Coniaciano (med-sup)	Filippi <i>et al.</i> , 2019
Individuo A, B, C	Fm. Sierra Barrosa	Coniaciano (med-sup)	Esta tesis
<i>Mendozasaurus neguyelap</i>	Fm. Sierra Barrosa	Coniaciano (med-sup)	González Riga, 2003
<i>Muyelensauru pecheni</i>	Fm. Plottier	Coniaciano Superior	Calvo <i>et al.</i> , 2007
<i>Futalognkosaurus dukei</i>	Fm. Portezuelo	Turoniano sup–Coniaciano	Calvo <i>et al.</i> , 2007
<i>Malarguesaurus florenciae</i>	Fm. Portezuelo	Turoniano sup–Coniaciano	González Riga <i>et al.</i> , 2009
<i>Petrobrasaurus puestohernandezii</i>	Fm. Plottier	Coniaciano Superior	Filippi <i>et al.</i> , 2011
Aeolosaurini indet.	Fm. Plottier	Coniaciano Superior	Filippi <i>et al.</i> , 2013
<i>Quetecsaurus rusconii</i>	Fm. Cerro Lisandro	Turoniano (med-sup)	González Riga y Ortiz, 2014
<i>Notocolossus gonzalezparejasi</i>	Fm. Plottier	Coniaciano sup–Santoniano	González Riga, <i>et al.</i> , 2016
<b>Cuenca del Golfo de San Jorge</b>			
<i>Epachthosaurus sciuttoii</i>	Fm. Bajo Barreal	Cenomaniano–Turoniano temprano	Powell, 1990
<i>Drusilasaura deseadensis</i>	Fm. Bajo Barreal	Cenomaniano–Turoniano temprano	Navarrete <i>et al.</i> , 2011
<i>Elaltitan lilloi</i>	Fm. Lago Colhué Huapi	Turoniano–Coniaciano	Mannion and Otero, 2012
<i>Sarmientosaurus mussachioi</i>	Fm. Bajo Barreal	Cenomaniano–Turoniano temprano	Martínez <i>et al.</i> , 2016

<b>Africa</b>			
<i>Angolatitan adamastor</i>	Fm. Itombe	Turoniano superior	Mateus <i>et al.</i> , 2011
<b>India</b>			
Saurópoda indet.	Fm. Bagh	Cenomaniano-Turoniano	Khosla <i>et al.</i> , 2003
<b>Oceanía</b>			
<i>Wintonotitan watti</i>	Fm. Winton	Cenomaniano–Turoniano temprano	Hocknull <i>et al.</i> , 2009
<i>Diamantinasaurus matildae</i>	Fm. Winton	Cenomaniano–Turoniano temprano	Hocknull <i>et al.</i> , 2009
<i>Savannasaurus elliotorum</i>	Fm. Winton	Cenomaniano–Turoniano temprano	Poropat <i>et al.</i> , 2016
<b>Asia</b>			
<i>Borealosaurus wimani</i>	Fm. Sunjiawan	Cenomaniano-Turoniano	You <i>et al.</i> , 2004
<i>Dongyangosaurus sinensis</i>	Fm. Fangyan	Cenomaniano-Santoniano	Lu <i>et al.</i> , 2008
<i>Baotianmansaurus henanensis</i>	Fm. Gaogou	Cenomaniano-Turoniano	Zhang <i>et al.</i> , 2009
Titanosauria indet.	Fm. Bissekty	Turoniano	Sues <i>et al.</i> , 2015
<i>Dzharatitanis kingi</i>	Fm. Bissekty	Turoniano	Averivanov y Sues, 2021

### **Evolución de los saurópodos de Patagonia durante el Cretácico**

Durante el Cretácico Temprano (Berrasiano–Hauteriviano), el registro de saurópodos muestra la coexistencia de varios clados (Fig. 107): Diplodocinae, representado por *Leinkupal laticauda* Gallina *et al.* (2014), Dicraeosauridae, integrado por *Pilmatueia* y *Bajadasaurus*; y titanosaurios basales como *Ninjatitan* cuyo registro extendería el origen de Titanosauria al Berriasiano (Gallina *et al.*, 2021). Durante el Barremiano aún persiste el clado Dicraeosauridae representado por *Amargasaurus*. A finales del Cretácico Temprano, durante el Aptiano–Albiano, se observa la ausencia de los Diplodocinae y Dicraeosauridae, y una amplia distribución de los Rebbachisauridae, constituidos por *Zapalasaurus*, *Comahuesaurus* y *Lavocatisaurus*, los Somphospondyli basales *Chubutisaurus* y *Ligabuesaurus*, además del titanosaurio Lognkosauria *Patagotitan*. A comienzos del Cretácico Tardío, durante el Cenomaniano, persisten representantes del clado Rebbachisauridae como *Rayososaurus*, *Cathartesaura* y *Limaysaurus*. Para esta edad se cuenta también con titanosaurios basales

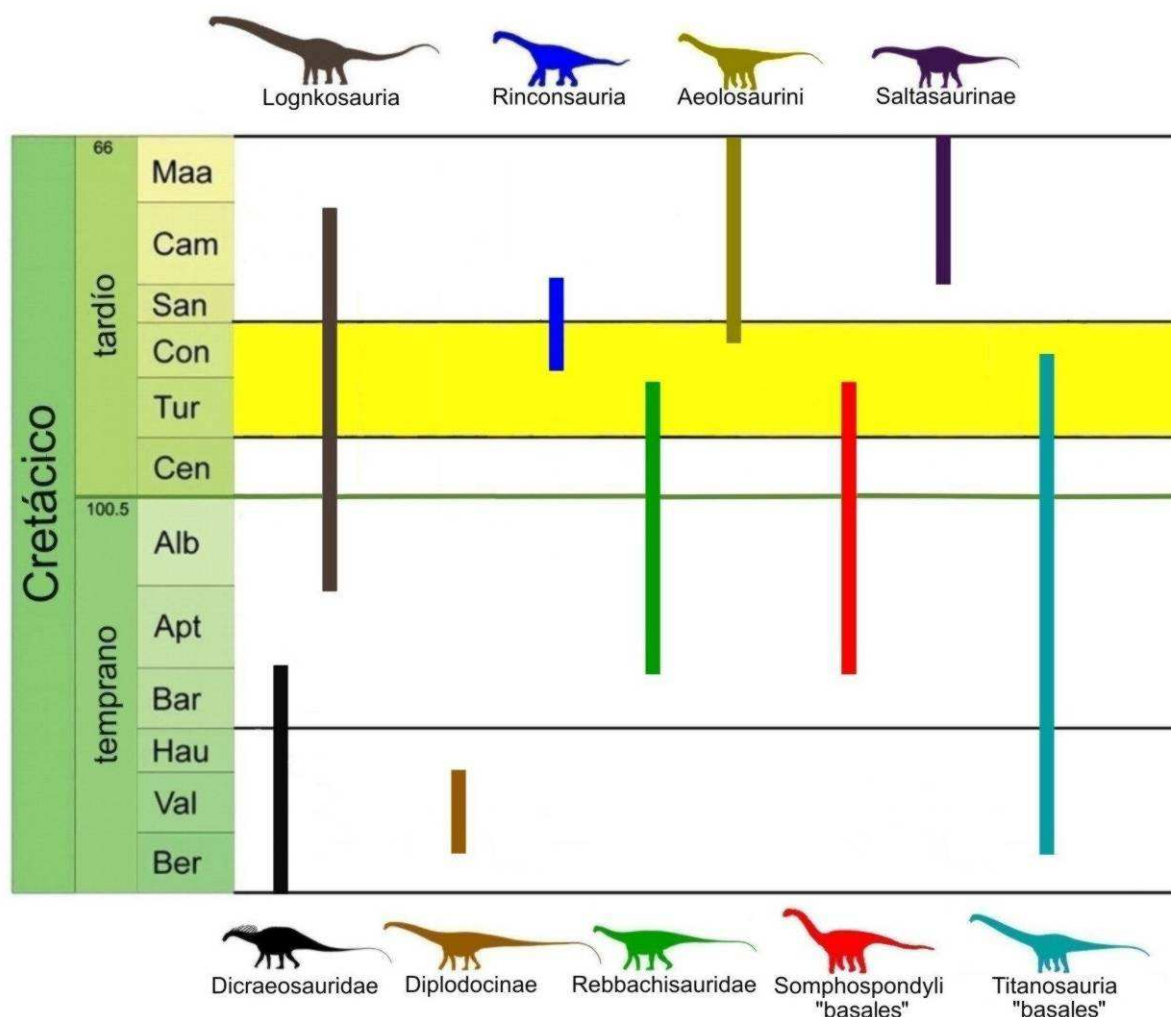


como *Andesaurus* y *Epachthosaurus*, además de lognkosaurios como *Argentinosaurus* y *Drusilasaura*.

La fauna de saurópodos del intervalo Turoniano–Coniaciano (Fig. 107) se caracteriza por la completa ausencia de los diplodocoideos, los que estarían representados hasta el Turoniano sólo por el clado Rebbachisauridae (*Katepensaurus* y un espécimen de rebaquisáurido indet. MAU-Pv-EO-629, Bellardini y Filippi, 2018); la persistencia relictual de formas basales como *Malarguesaurus*, taxon que es recuperado en el análisis filogenético, en diferentes posiciones, en la base de Titanosauriformes o como un Titanosauria basal (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**): y de titanosaurios basales como *Kaijutitan* y *Mendozasaurus*, este último recuperado en posiciones alternativas como un Lognkosauria o un Titanosauria basal.

Por otro lado, se registra la presencia de formas de Lithostrotia basales como *Sarmientosaurus*, *Notocolossus* y *Petrobrasaurus* (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**); lithostrotios más derivados como el Individuo A (MAU-PV-LJ-471) y *Muyelensaurus*; formas cercanamente relacionadas con los Aeolosaurini, como el espécimen de Aeolosaurini indet. MAU-Pv-N-414 (Filippi *et al.*, 2013) y lognkosaurios como *Quetecsaurus* y *Futalognkosaurus*, este último de gran tamaño. El lithostrotio *Elaltitan lilloi* Mannion y Otero (2012), el cual no fue incluido en el análisis filogenético de esta Tesis debido a resultar un taxon inestable, también correspondería a este intervalo.

Finalmente, el intervalo Santoniano–Maastrichtiano (Fig. 107) se caracteriza por la presencia de lithostrotios basales entre los que se incluye a *Pitekunsaurus*, recuperado en el análisis filogenético de esta Tesis como taxón hermano de *Jainosaurus*, además de formas como *Narambuenatitan*, *Adamantinasaurus*, *Uberabatitan* y *Brasilotitan*. Por otro lado, se encuentran presentes lithostrotios más derivados, como *Baurutitan* y *Traukutitan*, este último relacionado cercanamente con el Individuo A (MAU-PV-LJ-471) con quien comparte caudales medias procélicas-distopláticas, y cuya procedencia (*sensu* Juárez Valieri y Calvo, 2011) correspondería a los niveles más bajos de la Fm. Bajo de la Carpa (Santoniano), rinconsaurios como *Rinconsaurus*, y finalmente lognkosaurios como *Bonitasaura* y *Puertasaurus*, este último resultando un taxon inestable que muestra diferentes posiciones dentro del grupo (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**, Fig. 94). Durante este intervalo ocurriría (*sensu* Salgado y Bonaparte, 2007) la diversificación de los titanosaurios “con sacro opistocélico”, la diversificación de los Saltosaurinae y los Aeolosaurini (e.g.: *Overosaurus* y *Aeolosaurus*).



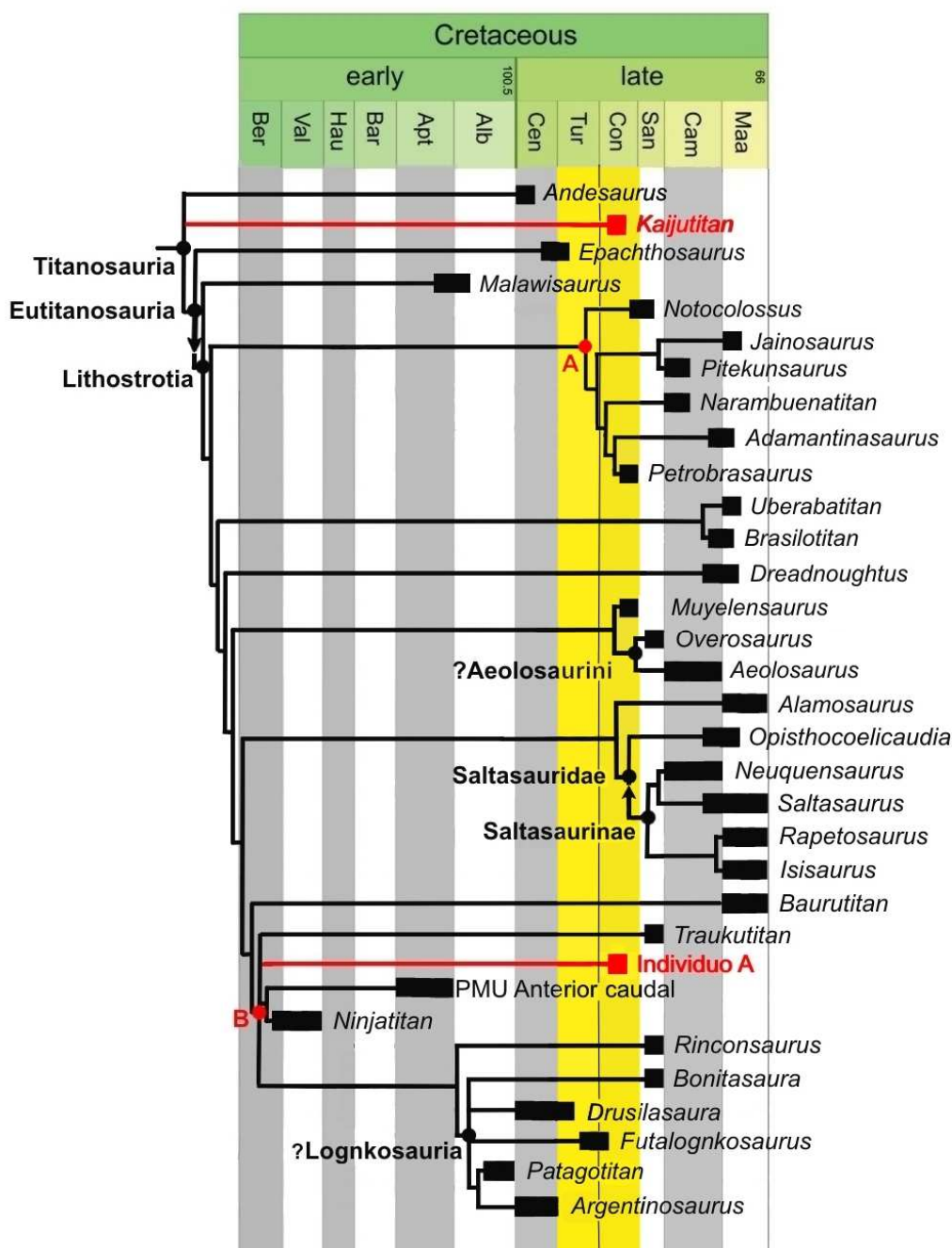
**Figura 107.** Esquema de las unidades litoestratigráficas del Cretácico, donde se muestra el registro de los diferentes clados de saurópodos de Patagonia. En amarillo se resalta el intervalo Turoniano-Coniaciano, correspondiente a la Asociación de Tetrápodos Neuquenense. Las siluetas de los dinosaurios fueron modificadas de Leanza *et al.*, 2004.

### Los saurópodos del Turoniano – Coniaciano de Patagonia

A partir del análisis del registro de los saurópodos del Turoniano–Coniaciano (Tabla 18) y considerando el análisis filogenético del **Capítulo 6** (Fig. 108), las nuevas evidencias que aportan los ejemplares estudiados en esta Tesis, soportan la hipótesis propuesta inicialmente por Apesteguía (2002) y posteriormente por Salgado y Bonaparte (2007) sobre la persistencia de un grupo relictual de titanosauriformes y titanosaurios de ramificación temprana (“basales”) (e.g.: *Malarguesaurus*, *Epachthosaurus*, *Kaijutitan* y probablemente *Mendozasaurus*), los cuales habrían coexistido con eutitanosaurios pertenecientes a linajes ramificados más tardíamente (“derivados”) (e.g.: *Sarmientosaurus*, *Elaltitan*, *Notocolossus*, *Petrobrasaurus*, *Muyelensaurus*, *Drusilasaura*, *Quetecsaurus*, *Futalognkosaurus* y el Individuo A).

Entre los clados representados en este intervalo (e.g.: Titanosauriformes, formas basales de Titanosauria, Lithostrotia, Rinconsauria, Aeolosaurini y Lognkosauria) se destaca la presencia probable del clado Rebbachisauridae con el registro de *Katepensaurus*, proveniente de la Fm Bajo Barreal, Cenomaniano–Turoniano inferior (Casal *et al.*, 2015) y el registro del espécimen de rebbachisáurido indet. (MAU-Pv-EO-629, Bellardini y Filippi, 2018), actualmente en estudio, proveniente del yacimiento El Orejano, cuyos afloramientos corresponden a la Fm Huincul, Cenomaniano superior–Turoniano (Garrido, 2010).

Entre los Titanosauriformes basales, se encuentra *Malarguesaurus* (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**, Fig. 95), probablemente un somfospóndilo (González Riga *et al.*, 2009; Poropat *et al.*, 2015; González Riga *et al.*, 2018) proveniente de niveles asignados a la Fm Portezuelo (González Riga *et al.*, 2009), caracterizado por presentar vértebras caudales anteriores y medias procélica-distopláticas, asociadas a vértebras caudales distales procélicas. El clado Titanosauria está representado por taxones pertenecientes a linajes de ramificación temprana como *Epachthosaurus*, proveniente de la Fm Bajo Barreal, caracterizado por vértebras caudales procélicas con la presencia de articulaciones con complejo hipósfero-hipantro (además en vértebras dorsales y sacras) en vertebras caudales anteriores y medias. Entre estas formas de ramificación temprana (“basales”), se encuentra *Kaijutitan*, proveniente de la Fm Sierra Barrosa, que se caracteriza por la presencia al menos de vértebras caudales anteriores fuertemente procélicas, carácter que lo ubica en una posición más derivada que *Andesaurus*, que presenta caudales anteriores ligeramente procélicas. Por otro lado, comparte con macronarios, brachiosáuridos y euhelopódidos, la presencia de epipófisis bien desarrolladas en vértebras cervicales, carácter ausente en lithostrotios más derivados que *Malawisaurus*. El registro de espinas bífidas en vértebras cervicales es un carácter compartido por algunos grupos de saurópodos, entre los que se destacan los Diplodocoideos y Euhelopodidae (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**). La presencia de este carácter en *Kaijutitan*, observada al menos en vértebras cervicales anteriores, es una condición interpretada como una convergencia. Particularmente, en el análisis filogenético realizado aquí, *Mendozasaurus* resultó un taxon inestable (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**, Fig. 95). En la primera de las posibles posiciones, es recuperado como un titanosauriforme basal, como en el análisis de González Riga (2003). En la segunda alternativa, es recuperado como un lithostrotio de ramificación tardía (“derivado”) relacionado en una posición basal dentro de Lognkosauria como en análisis más recientes (Carballido *et al.*, 2017; González Riga *et al.*, 2018; González Riga *et al.*, 2019; Hechenleitner *et al.*, 2020; Gallina *et al.*, 2021).



**Figura 108.** Cladograma calibrado indicando las posiciones filogenéticas de *Kaijutitan* y el Individuo A MAU-Pv-LJ-471 y sus relaciones con otros saurópodos titanosaurios **Abreviaturas:** Alb, Albiano; Apt, Aptiano; Bar, Barremiano; Ber, Berriasiano; Cam, Campaniano; Cen, Cenomaniano; Con, Coniaciano; Hau, Hauteriviano; Maa, Maastrichtiano; San, Santoniano; Tur, Turoniano; Vlg, Valanginiano. Los números indican el tiempo en millones de años. En amarillo se resalta el intervalo temporal Turoniano-Coniaciano analizado en este capítulo.

Entre las formas más derivadas que *Malawisaurus* se encuentran lithostrotios basales como *Notocolossus* y *Petrobrasaurus* procedentes de la Fm Plottier, los cuales son recuperados dentro del clado A (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**, Fig. 94).

*Sarmientosaurus*, proveniente de la Fm Bajo Barreal, resulta como un taxón inestable que presenta diferentes posiciones dentro de dicho clado A. Entre los lithostrotios derivados se encuentra *Muyelensaurus*, proveniente de la Fm Plottier. La posición de este taxón, alejada de la posición que adquiere *Rinconsaurus*, genera que el clado Rinconsauria no sea recuperado. Al igual que en otros análisis (Carballido *et al.*, 2017; Hechenleitner *et al.*, 2020; Gallina *et al.*, 2021) *Muyelensaurus* se encuentra relacionado con los Aeolosaurini. El Individuo A (MAU-Pv-LJ-471), proveniente de la Formación Sierra Barrosa, es recuperado como un Lithostrotia más derivado que *Baurutitan*, ubicado en el clado B, el cual, incluye a *Rinconsaurus* + Lognkosauria (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**, Fig. 94), y se caracteriza por la presencia de forámen neumático en la cara lateral de las vértebras caudales anteriores, y por poseer vértebras caudales medias con superficie articular procélica/distoplática, caracteres que comparte con *Traukutitan*. La presencia de vértebras caudales medias con superficie articular procélica/distoplática en el Individuo A, es interpretada como una posible reversión al estado plesiomórfico. Finalmente, entre las formas más derivadas se encontrarían los Lognkosauria *Drusilasaura*, *Quetecsaurus* y *Futalognkosaurus*, procedentes de las formaciones Bajo Barreal, Cerro Lisandro y Portezuelo respectivamente, caracterizados por la presencia de espina neural en vértebras dorsales anteriores vertical o ligeramente inclinada posteriormente menos de 20° (ver **Capítulo 6, Análisis Filogenético**).

A esta caracterización de la fauna de saurópodos del intervalo Turoniano–Coniaciano deberían sumarse al lithostrotio *Elaltitan*, proveniente de la Fm Lago Colhué Huapi, y al ejemplar de Aeolosaurini indeterminado MAU-Pv-N-414 (Filippi *et al.*, 2013) procedente de la Fm Plottier, los cuales no fueron incluidos en el análisis filogenético, y además, el Individuo B (MAU-Pv-LJ-472), y el Individuo C (MAU-Pv-LJ-611) estudiados en esta Tesis.

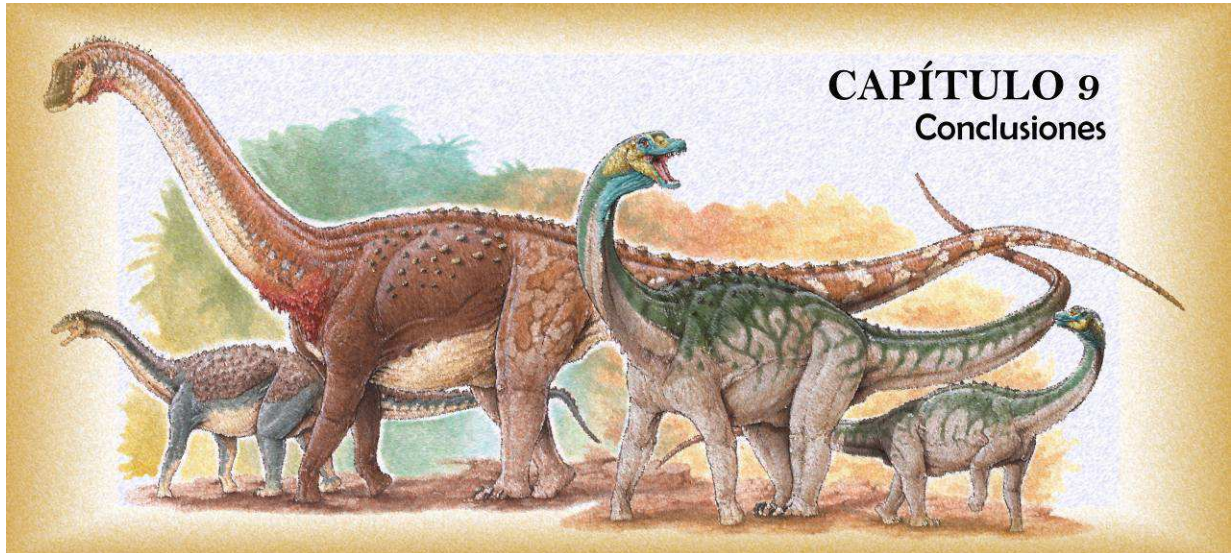
Con la excepción de *Muyelensaurus* (?Rinconsauria), del ejemplar de Aeolosaurini indet. MAU-Pv-N-414 (Filippi *et al.*, 2013), y del Individuo C (MAU-Pv-LJ-611), la mayoría de los saurópodos registrados hasta el momento para el Turoniano–Coniaciano de Patagonia, corresponden a formas de talla mediana [e.g.: *Epachthosaurus*, *Petrobrasaurus*, Individuo B (MAU-Pv-LJ-472)] y gigante (e.g.: *Kaijutitan*, *Drusilasauria*, *Futalognkosaurus*).

En el resto de Gondwana el contexto paleofaunístico parece sugerir una caracterización similar con lo observado en Patagonia para la misma época. Mientras que en África persisten formas más basales como el titanosauriforme *Angolatitan*, en Oceanía, se registran somfospóndilos como *Wintonotitan*, titanosaurios basales como *Savannasaurus*,

coexistiendo con formas más derivadas como el lithostrotio *Diamantinasaurus*, estos últimos tres taxones, provenientes de la misma localidad y horizonte geológico (Tabla 18).

En Laurasia, el registro de saurópodos de China estaría evidenciando una interacción paleofaunística similar entre formas más basales como los titanosauriformes *Dongyangosaurus* y *Baotianmansaurus*, con formas más derivadas como los titanosaurios *Borealosaurus*, ejemplares de Titanosauria indet. (Sues *et al.*, 2015) y *Dzharatitanis kingi* Averivanov y Sues 2021 (Lerzo *et al.*, 2021), este último procedente de Uzbekistán.

Los estudios realizados por Meyer *et al.* (2018) sobre huellas de saurópodos en Cal Orck'o, Fm. Toro Toro (Campaniano, Sucre, Bolivia) y por Díaz-Martínez *et al.* (2017), en Valle del Tonco, Fm. Yacoraite (Maastrichtiano–Daniano, Salta, Argentina), indicarían sobre la base de la presencia de huellas de manos con impresiones de dedos, la coexistencia de titanosaurios basales y titanosaurios más derivados durante el Cretácico Tardío (Meyer *et al.*, 2018). Estas evidencias permitirían inferir que, al menos en esta región de Gondwana, un linaje de titanosaurios “basales”, podría haber sobrevivido incluso hasta el final del Cretácico, en contraste a las interpretaciones realizadas por Leanza *et al.*, (2004) y Salgado y Bonaparte (2007), donde establecían la extinción de los titanosaurios “basales” antes del Santoniano.



## CAPÍTULO 9. CONCLUSIONES

En la presente Tesis se han estudiado los dinosaurios saurópodos de la Fm. Sierra Barrosa provenientes de dos localidades ubicadas en inmediaciones de Rincón de los Sauces, provincia de Neuquén. A continuación, se resumen los principales resultados obtenidos.

Los materiales recuperados de los sitios Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes, provienen de niveles de la Fm. Sierra Barrosa (Coniaciano), Subgrupo Río Neuquén, Grupo Neuquén. Los restos de vertebrados de esta unidad son relativamente escasos. Hasta la realización de esta Tesis, sólo se conocía el dinosaurio terópodo Megaraptoridae *Murusraptor barrosaensis* de la localidad de Sierra Barrosa, además de placas de tortuga Chelidae y dientes de cocodriliformes, del área de Los Barreales el ornitópedo *Macrogyphosaurus gondwanicus*, y de Cerro Guillermo, en la vecina provincia de Mendoza, el saurópodo *Mendozasaurus neguyelap*.

Los huesos del ejemplar de *Kaijuitan* (sitio Cañadón Mistringa) fueron hallados en facies finas correspondientes a planicies de inundación, a unos 5 m por debajo del contacto con la Fm. Plottier. Los niveles sedimentarios en el área están integrados por fangolitas macizas y rojizas, intercaladas con delgados horizontes (menores a 5 cm de potencia) de limolitas verdosas y cuerpos arenosos tabulares (menores a 12 cm de potencia) caracterizados por la presencia de estratificación ondulítica, estratificación horizontal y/o estratificación cruzada de bajo ángulo. Se interpreta para este ambiente condiciones de moderada energía, con períodos excepcionales de alta a muy alta energía.

Los huesos correspondientes a los ejemplares denominados como Individuos A, B y C (sitio Loma de los Jotes) fueron hallados 12 m por debajo del contacto con la Fm. Plottier, en un sector de bajo relieve que correspondería al sistema de bajada aluvial. Las diferencias osteológicas presentes en los elementos de cada individuo, rechazan la hipótesis (**H1**, ver **Capítulo 1**) de un sitio monoespecífico de dinosaurios saurópodos. Debido a que el sitio se encuentra muy cubierto por una fina capa de depósitos eólicos y aluviales modernos, la correlación con afloramientos mejor expuestos en el área cercana de Desfiladero Bayo permite identificar niveles formados por areniscas cuarzíticas a cuarzo-líticas, finas a muy finas de colores blanquecinos y muy friables. Estas psamitas tienen un leve contenido de matriz pelítica que le imprimen una tonalidad de color verdosa clara. A pesar de la falta de estudios de litofaciales y/o paleoambientales previos para esta unidad en el área de estudio, las observaciones efectuadas en el campo permiten atribuir estos depósitos a un ambiente



fluvial, donde se habrían desarrollado canales de pequeña envergadura y de moderada a baja energía de carga arenosa dominante. Asimismo, sobre este sector, se observan depósitos fangosos intercalados, atribuibles a sedimentitas desarrolladas en una planicie de inundación.

Los escenarios tafonómicos posibles, establecidos para los sitios estudiados, permiten interpretar, para el sitio Cañadón Mistringa, que el ejemplar de *Kaijuitan* habría muerto en el sitio donde fue hallado (autóctono), basándose en la ausencia de selección por forma y tamaño en los huesos, así como de orientaciones preferenciales de los mismos. Por otro lado, la presencia en los huesos, de fracturas longitudinales paralelas a las fibras óseas, permite indicar un período de exposición subaérea previa al enterramiento. La desarticulación y dispersión de los huesos pudo deberse al intemperismo, vinculado a un sepultamiento lento para un ejemplar de gran tamaño corporal, teniendo en cuenta además, la baja tasa de sedimentación en un ambiente como el de la planicie de inundación. No obstante, la intensa fragmentación observada en algunos huesos, podría explicarse por el efecto producido sobre la carcasa de un agente biológico, como posibles carroñeros o el pisoteo de animales, que contribuyeron a la desarticulación y dispersión de éstos. Posteriores episodios de inundación de la planicie aluvial habrían sepultado los restos del ejemplar.

En el caso del sitio Loma de los Jotes, los distintos individuos (individuos A, B y C) habrían muerto en cercanía de un sistema fluvial, para luego ser incorporados y transportados hasta ser depositados en un pequeño canal secundario donde fueron finalmente sepultados (paraautóctonos). Las fracturas longitudinales observadas en los huesos permiten sugerir un corto período de exposición subaérea previa al transporte, durante el cual el efecto de posibles carroñeros podrían haber generado un cierto grado de desarticulación y dispersión de los huesos. Las coronas dentales recuperadas del sitio, correspondientes a dinosaurios terópodos, podrían resultar evidencia de dicha interacción, sin embargo, la falta de trazas de mordeduras en los huesos, impiden confirmar la hipótesis, sugiriendo como alternativa que éstos pudieron haber sido arrastrados con la corriente fluvial y mezclados con los demás restos. La ausencia de selección por forma y tamaño, así como de orientaciones preferenciales indican procesos hidráulicos moderados y de corto plazo, los cuales podrían haber transportado los huesos, generando abrasión y probablemente su sepultamiento definitivo.

El análisis paleohistológico de los ejemplares permitió inferir para *Kaijuitan*, un estadio adulto (HOS 13) del ejemplar, el cual al momento de su muerte, habría tenido un gran tamaño (~30 m de longitud). A pesar del estado adulto, que confirmaría la hipótesis de la condición adulta del ejemplar (**H2**, ver **Capítulo 7**), la ausencia de presencia de tejido

acrecional avascular externo (EFS) en todas las muestras, indica que no habría alcanzado aún su talla definitiva.

El análisis paleohistológico de los elementos indeterminados (MAU-Pv-CM 522/20), interpretados previamente como posibles osteodermos sobre la base de su morfología, no permite corroborar dicha hipótesis, debido a que el tipo de tejido observado puede encontrarse en diferentes elementos del esqueleto además de los osteodermos. Si bien la hipótesis de que estos elementos corresponden a osteodermos (**H3**, ver **Capítulo 1**) no puede ser rechazada, de acuerdo a la información histológica y a las condiciones tafonómicas de preservación, más probablemente se trate de otros elementos óseos erosionados por el accionar de agentes biológicos.

Por otro lado, para los Individuos A y B, los únicos del sitio Loma de Los Jotes de los que se pudo obtener muestras paleohistológicas para su análisis, se infiere un estadio subadulto (HOS 9-10) de los ejemplares, y que al momento de la muerte, el Individuo A tendría un tamaño de ~18-22 m de longitud, mientras que el Individuo B de ~14-18 m de longitud. La ausencia de EFS, en las muestras, establece que ambos individuos aún se encontraban en pleno crecimiento.

La hipótesis filogenética propuesta en esta Tesis, ubica a *Kaijutitan* en una politomía con *Andesaurus* en la base de Titanosauria. La evaluación de las distintas posiciones lo recuperan como un Titanosauriforme grupo hermano de Titanosauria, como un Titanosauria basal relacionado con *Andesaurus*, o como un Titanosauria basal más derivado que *Andesaurus*, pero más basal que *Epachthosaurus* una posición basal dentro del clado Titanosauria. No obstante la evaluación de su posible posición filogenética, testeada mediante la utilización del comando del TNT “define constraints” y “enforce constraints”, establece que la hipótesis más parsimoniosa es la que ubica a *Kaijutitan* como un Titanosauria basal, corroborando de esta manera a la **H4** (ver **Capítulo 6**).

En el caso del Individuo A de Loma de los Jotes (MAU-Pv-LJ-471), el mismo es recuperado como un Lithostrotia más derivado que *Baurutitan*, en una politomía que incluye al clado B, conformado por *Rinconsaurus* + Lognkosauria (ver **Capítulo 6**). Las posiciones alternativas que adquiere el Individuo A, lo ubican en la base de este clado en estrecha relación con *Traukutitan* o vinculado con el grupo formado por *Ninjatitan* + “PMU caudal anterior”. Los resultados de este análisis permiten establecer que el Individuo A se encuentra relacionado filogenéticamente con saurópodos como *Traukutitan*, pero no con saurópodos como *Malarguesaurus*, apoyando parcialmente la **H5** (ver **Capítulo 1**), ya que este último,

puede ser recuperado en varias posiciones más basales en el árbol (ver **Capítulo 6**, Fig. 95). Cabe destacar que las diferencias observadas entre el Individuo A y *Traukutitan*, sugieren la presencia de un taxón diferente, probablemente una nueva especie.

El análisis filogenético presentado, sumado al registro de los saurópodos del Turoniano–Coniaciano, donde se incluye a los ejemplares estudiados aquí, permite realizar algunas inferencias evolutivas y paleofaunísticas. Por un lado, el análisis del conjunto de estas evidencias estarían apoyando la hipótesis inicialmente propuesta por Apesteguía (2002) y posteriormente por Salgado y Bonaparte (2007) sobre la persistencia de un grupo “relictual” de titanosauriformes y titanosaurios basales los cuales habrían coexistido con eutitanosaurios más derivados. Por otro lado, se pudo caracterizar desde el punto de vista paleofaunístico la evolución de los saurópodos. Durante este intervalo, se observa la completa extinción de los diplodocoideos (Diplodocidae y Dicraeosauridae), y la supervivencia, al menos para el Turoniano temprano, de los Rebbachisauridae (e.g.: *Katapultasaurus* y el espécimen de rebbachisáurido indet. MAU-Pv-EO-629, Bellardini y Filippi, 2018). Entre los titanosauriformes se cuenta con el registro de *Malarguesaurus* (probablemente un Somphospondyli basal) mientras que para los Titanosauria basales con *Epachthosaurus*, *Kaijutitan* y *Mendozasaurus* (este último recuperado, además como miembro del clado Lognkosauria, como un probable Titanosauria Basal, ver **Capítulo 6**). Entre las formas más derivadas se registran Lithostrotia basales como *Sarmientosaurus* (ver **Capítulo 6**, Fig. 95) y probablemente *Elaltitan* (no incluido en el análisis filogenético, pero considerado por Mannion y Otero (2012) como un posible Lithostrotia), además de *Notocolossus* y *Petrobrasaurus*. El registro de *Muyelensaurus*, estaría evidenciando, aunque no fue recuperado en el análisis filogenético, la presencia del clado Rinconsauria. Entre los lithostrotios más derivados, se encuentra el Individuo A, cercanamente relacionados con los Lognkosauria y el clado Lognkosauria integrado por *Drusilasaura*, *Quetecsaurus*, *Futalognkosaurus*.

Otro rasgo a destacar para el Turoniano–Coniaciano, es el predominio hasta el momento, del registro de formas de talla mediana [e.g.: *Epachthosaurus*, *Petrobrasaurus*, Individuo B (MAU-Pv-LJ-472)] y gigante (e.g.: *Kaijutitan*, *Drusilasauria*, *Futalognkosaurus*), sobre formas de talla más pequeña como *Muyelensaurus* (?Rinconsauria), el ejemplar de Aeolosaurini indet. MAU-Pv-N-414 (Filippi *et al.*, 2013) y del Individuo C (MAU-Pv-LJ-611).

Los resultados de esta contribución permiten apoyar con evidencias la hipótesis de la coexistencia entre un linaje de titanosaurios ramificados tempranamente (“basales”) y titanosaurios ramificados más tardíamente (“derivados”) durante el Turoniano–Coniaciano sugerida inicialmente por Apesteguía (2002) y posteriormente por Salgado y Bonaparte (2007).

Teniendo en cuenta el escaso registro de saurópodos a nivel global para este intervalo, en especial para la Fm. Sierra Barrosa (Coniaciano), esta contribución realiza un significativo aporte al registro de los saurópodos de esa unidad, brindando información novedosa sobre su osteología, taxonómica y filogenia. Los ricos afloramientos en inmediaciones de la ciudad de Rincón de los Sauces, la continuidad de las excavaciones en Cañadón Mistringa y Loma de los Jotes, sumado a las tareas de prospección, especialmente en niveles de la Fm Sierra Barrosa, presentan un panorama potencialmente prometedor para el hallazgo de nuevos ejemplares de saurópodos. Estos nuevos hallazgos posibilitarán en el futuro, realizar correlaciones faunísticas con otras áreas dentro de la Cuenca Neuquina, y evaluar aspectos paleoecológicos y paleobiológicos, claves para incrementar el conocimiento de la historia evolutiva del grupo durante el Cretácico Superior.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar deseo expresar mi agradecimiento a mis directores, Leonardo Salgado y Rodolfo Coria, quienes han sido durante muchos años, parte fundamental de mi formación profesional, y que durante el transcurso de este proyecto llamado Tesis, estuvieron presentes una vez más guiándome y aconsejándome en todo momento.

Quiero agradecer a los jurados, Claudia Tambussi, Silvina de Valais y Sebastián Apesteguía, por el tiempo dedicado a la lectura de este trabajo, cuyas correcciones y sugerencias han contribuido a mejorar sustancialmente la versión final presentada aquí.

También quiero agradecer especialmente:

Al Dr. Alejandro Kramarz (MACN) y al Sr. Daniel Cabaza (MML), por facilitar información de los ejemplares que se encuentran depositados en la colección que se encontraban a su cargo,

Al Geólogo Alberto A. Garrido, por su predisposición permanente para enseñarme sobre las rocas en las incontables salidas de campos que realizamos juntos, y por disponer y poner a mi disposición, parte de su tiempo y amplia experiencia, los que me permitieron elaborar el capítulo sobre la geología de los sitios,

Al Dr. José L. Carballido, por brindarme datos de sus propios trabajos, compartir bibliografía, y por las innumerables charlas y discusiones sobre filogenia, de las cuales he aprendido mucho,

A la Dra. Ariana Paulina Carabajal, por sus aportes y sugerencias que permitieron enriquecer la descripción anatómica del neurocráneo de *Kaijutitan*, uno de los ejemplares de esta Tesis,

Al Dr. Ignacio Cerda, por elaborar parte de las muestras paleohistológicas y por brindarme su conocimiento y experiencia, los que resultaron fundamentales para la elaboración del capítulo sobre la paleohistología de los ejemplares,

A la Dra. Elena Previtiera, por facilitarme bibliografía, y por sus comentarios y sugerencias las que me permitieron mejorar y enriquecer sustancialmente el capítulo sobre tafonomía,

Al Lic. Agustín Pérez-Moreno, quien me facilitó su archivo personal fotográfico de los ejemplares de saurópodos conocidos más importantes de nuestro país y el mundo, material fundamental para mejorar las comparaciones,

Agradezco la maravillosa ilustración de *Kaijutitan* y los individuos de Loma de los Jotes realizada por Gabriel Lío como imagen para la portada.

Agradezco a Lucila Herbert por la revisión del abstract.

A Salvador Palomo, ex técnico del Museo y entusiasta compañero de muchas salidas de campo, quien además halló, entre muchos otros, a los ejemplares que son parte de esta Tesis.

A los diferentes colegas y técnicos que han participado desinteresadamente en los diferentes trabajos de campo.

A las autoridades de la Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche, Patricia Gaglioti, Gustavo Pagliari y Marcela Ojeda, por su permanente y excelente predisposición.

Una parte de esta Tesis ha sido editada por Eduardo Koutsoukos y publicada en la revista *Cretaceous Research* con el arbitraje de la Dra. Verónica Díez Díaz y el Dr. Philp Mannion, cuyas sugerencias y correcciones han sido de gran ayuda.

Los trabajos de campo fueron posibles gracias al apoyo de la Municipalidad de Rincón de los Sauces y, en el caso particular de una de las campañas, a la colaboración de la empresa YPF.

Quiero brindar mi agradecimiento póstumo al Dr. José F. Bonaparte, que siendo yo un adolescente, me permitió conocer el fascinante mundo de la paleontología y los dinosaurios, el cual nunca abandoné.

Un gracias infinito al tesoro más grande que me ha dado la vida, mis hijos: Fernanda, Manuel y Victoria, y a mi puntal más fuerte: mi esposa Cecy, quienes me han brindado y

siguen brindando su amor y apoyo incondicional, dos aspectos sumamente necesarios para emprender un largo proyecto como éste.

Y finalmente a mis viejos, Dora y Luis, que hicieron todo lo humanamente posible para que, aun cuando las cosas se ponían difíciles, pudiera alcanzar ese gran sueño de niño, ser paleontólogo y poder dedicarme al estudio de los dinosaurios.

Este logro no es sólo mío, es de mis directores, de mi familia, de cada uno de los colegas y colaboradores que me han acompañado, y de cada persona que, con mucho o poco contribuyó a que tantos años de trabajo hoy se vean plasmados en esta Tesis.

A cada uno, gracias por haber sido parte!!

## BIBLIOGRAFÍA

- ALBINO, A. 1986. Nuevos Boidae Madtsoinae en el Cretácico Tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Mendoza, Actas 2: 15-21.
- ALBINO, A.M. 2000. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Geodiversitas* 22: 247–253.
- ALBINO, A.M. 2007. Lepidosauromorpha. En: Z. Gasparini, R. Coria, y L. Salgado (Eds.), Patagonian Mesozoic Reptiles. *Indiana University Press*, Bloomington, pp.108–139.
- ALCALÁ, L. 1994. Macromamíferos Neógenos de la Fosa de Alfambra-Teruel. Instituto de Estudios Turolenses, *Museo Nacional de Ciencias Naturales*, Teruel. pp. 553.
- ANTUNES, M.T., MATEUS, O. 2003. Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol* 2: 77–95.
- APESTEGUÍA, S. 2002. Successional structure in continental tetrapod faunas from Argentina along the Cretaceous. *Boletim do VI Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil*. II Simposio sobre el Cretácico de América del Sur (Sao Pedro, Brasil), Abstracts, pp. 135-141.
- APESTEGUÍA, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov. : A break sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften* 91: 493-497.
- APESTEGUÍA, S. 2005. The evolution of the Hyposphene-Hypantrum complex within Sauropoda. En: Tidwell, V. y Carpenter, K. (eds). *Thunder-Lizards: the Sauropodomorph Dinosaurs*. *Indiana University Press*, Indianapolis, pp. 248-267.
- APESTEGUÍA, S., AGNOLÍN, F.L., CLAESON, K. 2007. Review of Cretaceous dipnoans from Argentina (Sarcopterygii, Dipnoi) with description of new species. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, Nueva Serie 9(1): 27-40. Buenos Aires.
- ARCHANGELSKY, S., BELLOSI, E.S., JALFIN, G.A., PERROT, C. 1994. Palynology and alluvial facies from the mid-Cretaceous of Patagonia, subsurface of San Jorge Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 15: 127–142.
- AVERIANOV, A., SUES, H.D. 2021. First rebbachisaurid sauropod dinosaur from Asia. *PLoS ONE*, 16 (2), e0246620.



- BARCO, J.L., CANUDO, J.I., CUENCA-BESCÓS, G., 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: 4-17.
- BARCO, J. L., RUIZ-OMEÑACA, J. I. 2001. Primeros dientes terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense): yacimientos Cuesta Lonsal y Las Cerradicas 2 (Galve, Teruel). En: XVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (Eds. G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene & B. Azanza). *Sociedad Española de Paleontología y Universidad de Zaragoza*, Zaragoza, 1: 239-246.
- BARRETT, P.M., BENSON, R.B.J., UPCHURCH, P. 2010. Dinosaur of Dorset: Part II, the Sauropod dinosaur (Saurischia, Sauropoda) with additional comments on the theropods. *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society* 131:113-126.
- BEHRENSMEYER, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4:150-162.
- BEHRENSMEYER, A.K. 1991. Terrestrial vertebrate accumulations. In Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record (P.A. Allison and D.E.G. Briggs, Eds.) *Plenum Press*. 291-335.
- BELLARDINI, F., BAIANO, M. A., BARRIOS, F., HOLGADO, B. CORIA, A. 2018. New Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda) remains from the Upper Cretaceous (Plottier Fm) of the southern Neuquen Basin (Patagonia, Argentina). *Journal of Iberian Geology* 44 (1): 75-84.
- BELLARDINI, F., FILIPPI, L.S. 2018. Preliminary description of a new sauropod dinosaur from the Huincul Formation (Cenomanian), at Neuquén Province, Patagonia, Argentina. *Revista Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 19 (1), Suplemento Resúmenes R8.
- BERMAN, D.S., JAIN, S.L. 1982. The braincase of a small sauropod dinosaur (Reptilia: Saurischia) from the Upper Cretaceous Lameta Group, central India, with review of Lameta Group localities. *Annals of Carnegie Museum* 51: 405-422.
- BLAKEY, R.C. 2006 Global paleogeographic views of earth history—late Precambrian to recent. See <http://cpgeosystems.com/index.html>

- BONAPARTE, J.F. 1979. Dinosaurs: a Jurassic assemblage from Patagonia. *Science* 205:1377–1379.
- BONAPARTE, J.F. 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. *National Geographic Research* 1: 149-151.
- BONAPARTE, J.F. 1986a. The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. En: Padian, K. (ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 247-258.
- BONAPARTE, J.F. 1986b. Sobre *Mesungulatum houusayi* y nuevos mamíferos Cretácicos de Patagonia, Argentina. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía* 2: 48-61.
- BONAPARTE, J.F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 5: 16–124.
- BONAPARTE, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. En: G. Arratia (ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A) 30, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 73-130.
- BONAPARTE, J.F. 1997. *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1995. *Ameghiniana* 34: 116.
- BONAPARTE, J.F. 1998. Las faunas de tetrápodos del Cretácico Superior de América del Sur. VII( Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Bahía Blanca), Actas, p76.
- BONAPARTE, J.F. 1999. An armoured sauropod from the Aptian of northern Patagonia, Argentina. En: Tomida, Y., Rich, T.H., Vickers-Rich, P. (Eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. *National Science Museum Monographs* 15: 1-12.
- BONAPARTE, J.F., 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: 271-282.
- BONAPARTE J.F., FRANCHI, M.R , POWELL, J. E. , SEPULVEDA, E.G. 1984. La Formación Los Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano) del sudeste de Río Negro, con descripción de

*Kritosaurus australis* n. sp. (Hadrosauridae). Significado paleogeográfico de los vertebrados. *Revista de la Asociación Geológica de Argentina* 39:284–299.

-BONAPARTE, J. F., HEINRICH, W.D., 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 procoelus caudal vertebra in the Sauropoda. *Palaeontographica Abteilung A* 256:25-76.

-BONAPARTE J.F., GONZÁLEZ RIGA B.J., APESTEGUÍA S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27:364–376.

-BONAPARTE, J. F., NOVAS, F. 1985. *Abelisaurus comahuensis* n. gen. n. sp. Carnosauria del cretácico superior de Patagonia. *Ameghiniana* 21: 259-265

-BONAPARTE, J.F., POWELL, J.E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the upper cretaceous beds of El Brete, North-western Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France*, N. S. 59: 18-28.

-BORSUK-BIALYNICKA, M. 1977. A new camarasaurid sauropod *Ophisto-coelicaudia skarzynskii* gen. n., sp. n. from de Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontológica Polonica* 37: 5-64.

-BRETT-SURMAN, M. K. 1979. Phylogeny and palaeobiogeography of hadrosaurian dinosaurs. *Nature* 277: 560–562.

-BRIDGE, J. S., JALFIN, G.A., GEORGIEFF, S.M. 2000. Geometry, lithofacies, and spatial distribution of Cretaceous fluvial sandstone bodies, San Jorge Basin, Argentina: outcrop analog for the hydrocarbon-bearing Chubut Group. *Journal of Sedimentary Research* 70: 341-359.

-BROCHU, C.A. 1992. Ontogeny of the postcranium in crocodylomorph archosaurs. Tesis de Maestría, *Universidad de Texas*, Austin, Texas, pp. 340, Inédito.

-BROCHU, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 49-62.

- BROIN, F. 1987. Chelonia. En: Bonaparte, J.F. (Ed.), The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 3: 131-139.
- BROIN, F., DE LA FUENTE, M.S. 1993. Les tortues fossiles d'Argentine: synthé' se. *Annales de Paléontologie* 79: 169-232.
- BUFFETAUT, E., SUTEETHORN, V. 1989. A sauropod skeleton associated with theropod teeth in the Upper Jurassic of Thailand: Remarks on the taphonomic and palaeoecological significance of such associations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 73: 77-83.
- CABRERA, A. 1947. New sauropod from the Jurassic of Patagonia. Instituto del Museo de la Universidad Nacional de La Plata, *Notas del Museo de La Plata*. Tomo XII, 95.
- CALDWELL, M.W., ALBINO, A.M. 2001. Palaeoenvironment and palaeocology of three Cretaceous snakes: Pachyophis, Pachyrhachis, and Dinilyisia. En: S.F. Vizcaino, R.A. Farifla y C. Janis (Eds.), Biomechanics and Palaeobiology of Vertebrates. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 203-218.
- CALVO, J. O., BONAPARTE, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 303-310.
- CALVO, J.O., CORIA, R.A., SALGADO, L. 1997. Uno de los más completos titanosaurios (Dinosauria, Sauropoda) registrados en el mundo. *Ameghiniana* 34 (4). Suplemento Resúmenes, p. 534.
- CALVO, J.O., GONZÁLEZ RIGA, B. 2003. *Rinconsaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Saurópoda) from the late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile*, 30(2): 333-353.
- CALVO, J.O., PORFIRI, J.D., GONZÁLEZ RIGA, B.J., KELLNER, A.W.A. 2007a. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 79: 529-541.

- CALVO, J.O., GONZÁLEZ RIGA, B.J., PORFIRI, J.A. 2007b. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 65: 485-504.
- CALVO, J.O., PORFIRI, J.D., GONZÁLEZ RIGA, B.J., KELLNER, A.W.A. 2007c. Anatomy of *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga & Kellner, 2007 (Dinosauria, Titanosauridae) from the Neuquén Group (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 65: 511-526.
- CALVO, J.O., PORFIRI, J.D., NOVAS, F. 2007d. Discovery of a new ornithopod dinosaur from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous), Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 65: 471-483.
- CALVO, J. O., SALGADO, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia* 11:13-33.
- CANUDO, J. I. 2006. La ambigüedad paleobiogeográfica de los dinosaurios ibéricos durante el Cretácico Inferior. En (Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense, Ed.): *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. 21-45. Salas de los Infantes, Burgos, España.
- CANUDO, J. I., ROYO-TORRES, R., CUENCA-BESCÓS, G. 2008. A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (3): 712-731.
- CANUDO, J. I., FILIPPI, L. S., SALGADO, L., GARRIDO, A., CERDA, I., GARCÍA, R. OTERO, A., 2009. Dientes de terópodos asociados con una carcasa de saurópodo en el Cretácico Superior (Formación Plottier) de Rincón de los Sauces (Patagonia, Argentina) *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno*, Salas de los Infantes, Burgos, España, 321-330.
- CANUDO, J.I., CARBALLIDO, J.L., GARRIDO, A., SALGADO, L. 2018. A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian-Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén Argentina. *Acta Paleontológica Polonica* 63: 679-691.

- CAMPOS, D.A., KELLNER, A.W.A., BERTINI, R.J., SANTUCCI, R.M. 2005. On a Titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Bauru group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro 63 (3): 565-593.
- CARBALLIDO, J.L., GARRIDO, A.C., CANUDO, J.I., SALGADO, L. 2010. Redescription of *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte (Sauropoda, Diplodocoidea), a rebbachisaurid from the early Late Cretaceous of Neuquén. *Geobios* 43: 493-502.
- CARBALLIDO, J.L., POL, D., CERDA, I., SALGADO, L. 2011a. The osteology of *Chubutisaurus insignis* Del Corro, 1975 (Dinosauria: Neosauropoda) from the 'Middle' Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(1):93-110.
- CARBALLIDO, J.L., RAUHUT, O.W.M., POL, D., SALGADO, L. 2011b. Osteology and phylogenetic relationships of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 605-662.
- CARBALLIDO, J.L., SALGADO, L., POL D., CANUDO, J.I., 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: 631-654.
- CARBALLIDO, J.L., SANDER, P. M. 2014. Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria, *Journal of Systematic Palaeontology* 12: DOI:10.1080/14772019.2013.764935.
- CARBALLIDO, J.L., POL, D., OTERO, A., CERDA, I.A., SALGADO, L., GARRIDO, A.C., RAMEZZANI, J., CÚNEO, N.R., KRAUSE, M.J. 2017 A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proc. R. Soc. B* 284: 20171219. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.1219>.
- 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.
- CAZAU, L.B., ULIANA, M.A. 1973. El Cretácico superior continental de la Cuenca Neuquina. Vº Congreso Geológico Argentino. Actas 3: 131-163.

- CERDA, I.A. 2009. Consideraciones sobre la histogénesis de las costillas cervicales en los dinosaurios saurópodos. *Ameghiniana* 46: 193-198.
- CERDA, I. A., CHINSAMY, A. 2012. Biological implications of the bone microstructure of the Late Cretaceous Ornithopod Dinosaur *Gasparinisaura cincosaltensis*, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(2): 355-368.
- CERDA, I.A., GASPARINI, Z., CORIA, R.A., SALGADO, L., REGUERO, M., PONCE, D., GONZALEZ, R., JANNELLO, M., MOLY, J. 2019. Paleobiological inferences for the Antarctic dinosaur *Antarctopelta oliveroi* (Ornithischia: Ankylosauria) based on bone histology of the holotype. *Cretaceous Research* 103: 104171. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.07.001>
- CERDA, I., PAULINA CARABAJAL, A., SALGADO, L., CORIA, R. A., REGUERO, M.A., TAMBUSI, C.P, MOLY, J.J. 2012. The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. *Naturwissenschaften* 99(1): 83-87.
- CHATTERJEE, S., RUDRA, D.K. 1996. KT events in India: impact, rifting, volcanism and dinosaur extinction. *Memoirs of the Queensland Museum*, 39: 489-532.
- CHIAPPE, L.M. 1988. A new trematochampsid crocodile from the Early Cretaceous of north-western Patagonia, Argentina and its palaeobiogeographical and phylogenetic implications". *Cretaceous Research*. 9 (4). doi:10.1016/0195-6671(88)90009-2.
- CHINSAMY-TURAN, A. 2005. The Microstructure of dinosaur bone: Deciphering biology with fine-scale techniques. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 195.
- CHINSAMY, A., RAATH, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Paleontologia Africana* 29: 39-44.
- CHINSAMY, A. 1993. Bone histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen. *Modern Geology* 18:319-329.
- CHURE, D.J., FIORILLO, A.R. 1998. Prey bone utilization by predatory dinosaurs in the Late Jurassic of North America, with comments of prey bone use by dinosaurs throughout the Mesozoic. *GAIA* 15: 227-232.
- COLLINSON, J.D. 1986. Alluvial sediments. En: H.G. Reading (Ed.). *Sedimentary Environments and Facies. Blackwell Scientific Publications*, London, Capítulo 3: 20-62

- COMPANY, J. 2011. Bone histology of the titanosaur *Lirainosaurus astibiae* (Dinosauria: Sauropoda) from the Latest Cretaceous of Spain. *Naturwissenschaften* 98:67-78.
- COPE, E.D. 1877. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado. *Paleontological Bulletin* 25: 5-10.
- CORIA, R.A. 1999. Materiales de Ornitópodos de los niveles inferiores del Grupo Neuquén. XV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (La Plata). *Ameghiniana* 36 (4S), p. 9R.
- CORIA, R.A., CALVO, J.O. 2002. A new iguanodontian ornithopod from Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 503-509.
- CORIA, R. A., CHIAPPE, L., DINGUS, L. 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda: Abelisauridae) from Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (2): 460-465.
- CORIA, R.A., CLADERA, G., SALGADO, L. 1996. Sobre una nueva localidad fosilífera en la Formación Río Limay? Cretácico Superior temprano, en la localidad de Cerro Bayo Mesa, Provincia de Neuquén. XII<sup>o</sup> Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 33 (Resúmenes): 463.
- CORIA, R.A., CURRIE, P.J., PAULINA CARABAJAL, A. 2006. A new abelisauroid theropod from northwestern Patagonia. *Canadian Journal of Earth Sciences* 43: 1283-1289.
- CORIA R.A., CURRIE P.J. 2016. A New Megaraptoran Dinosaur (Dinosauria, Theropoda, Megaraptoridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. PLoS ONE 11(7): e0157973. doi:10.1371/journal.pone.0157973.
- CORIA, R.A., FILIPPI, L.S., CHIAPPE, L.M., GARCÍA, R.A., ARCUCCI, A.B. 2013. *Overosaurus paradasorum* gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3683, 357-376.
- CORIA, R.A., SALGADO, L. 1996. A basal iguanodontian (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 445-457.
- CORIA, R.A., SALGADO, L. 2005. Mid-Cretaceous turnover of saurischian communities: evidence from the Neuquén Basin. En: Veiga G, Spalletti L, Howell JA, Schwartz E (eds) The



Neuquén Basin: A Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics. *Special Publications of the Geological Society* 252: 317-327.

-CORMACK., D.H. 1988. Histología de Ham. Novena edición. Interamericana, Mc Graw Hill, pp. 892.

-CRUZADO-CABALLERO, P., GASCA, J. M., FILIPPI, L.S, CERDA, I. A., GARRIDO, A.C. 2019. A new ornithopod dinosaur from the Santonian of Northern Patagonia (Rincón de los Sauces, Argentina). *Cretaceous Research* 98: 211-229.

-CURRY ROGERS, K.A. 1999. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 654-665.

-CURRY ROGERS, K.A. 2009. The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1046-1086.

-CURRY ROGERS, K.A., ERICKSON, G. 2005. Sauropod histology: Microscopic views on the lives of giants. En: K.A. Curry Rogers y J.A.Wilson (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California Press, Berkeley, 303-326.

-CURRY ROGERS, K.A., FORSTER, C.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.

-CURRY ROGERS, K.A., WILSON, J.A. 2014. *Vahiny depereti*, gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous Maevarano Formation, Madagascar, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(3): 606-617.

-DALLA-VECCHIA, F.M. 1999. Atlas of the sauropod bones from the Upper Hauterivian-Lower Barremian of Bale/Valle (SW Istria, Croatia). *Natura Nascosta* 118: 6-41.

-DEL CORRO, G. 1966. Un nuevo dinosaurio carnívoro del Chubut (Argentina). Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, *Comunicaciones*. Pal. T. 1., n 1.

- DEL CORRO, G. 1975. Un nuevo saurópodo del Cretácico *Chubutisaurus insignis* gen. et sp. nov. (Saurischia-Chubutisauridae nov.) del Cretácico Superior (Chubutiano), Chubut, Argentina, 12–16 August 1974. *Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Tucuman. 2: 229–240.
- DE LA FUENTE, M.S. 2003. Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 77: 559-575.
- DE LA FUENTE, M., SALGADO, L., ALBINO, A., BÁEZ, A.M., BONAPARTE, J.F., CALVO, J.O., CHIAPPE, L.M., CODORNIÚ, L.S., CORIA, R.A., GASPARINI, Z., GONZÁLEZ RIGA, B.J., NOVAS, F.E., POL, D. 2007. Tetrápodos continentales del Cretácico de la Argentina: una síntesis actualizada. Publicación Especial 11, *Ameghiniana* 50º aniversario: 137-153.
- D’EMIC, M.D. 2012. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 624-671.
- D’EMIC, M.D. 2013. Revision of the sauropod dinosaurs of the Lower Cretaceous Trinity Group, southern USA, with the description of a new genus, *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(6): 707-726.
- D’EMIC, M.D., FOREMAN, B.Z. 2012. The Beginning of the Sauropod Dinosaur hiatus in North America: Insights from the Lower Cretaceous Cloverly Formation of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32(4): 883-902.
- D’EMIC, M. D., MELSTROM, K.M., EDDY, D.R. 2012. Paleobiology and geographic range of the large-bodied Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 333-334: 13-23.
- D’EMIC M.D., WILSON, J.A., WILLIAMSON, T.E. 2011. A Sauropod Dinosaur Pes from the Latest Cretaceous of North America and the Validity of *Alamosaurus sanjuanensis* Sauropoda Titanosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(5): 1072-1079.
- D’EMIC M.D., MANNION P.D., UPCHURCH P., BENSON R.B.J., PANG Q., ZHENGWU, C. 2013. Osteology of *Huabeisaurus allocotus* (Sauropoda: Titanosauriformes) from the Upper Cretaceous of China. *PLoS ONE* 8(8): e69375.doi:10.1371/journal.pone.0069375

- DÍEZ DÍAZ, V., PEREDA SUBERBIOLA, X., SANZ, J.L. 2011. Braincase anatomy of the sauropod dinosaur *Lirainosaurus astibiae* (Titanosauria) from the Late Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Paleontologica Polonica*, 56, 521-533.
- DÍEZ DÍAZ, V., PEREDA SUBERBIOLA, X., SANZ, J.L. 2013. Appendicular skeleton and dermal armour of the Late Cretaceous titanosaur *Lirainosaurus astibia* (Dinosauria: Sauropoda) from Spain. *Paleontologia Electronica* Vol. 16, Issue 2: 19A.
- DÍAZ-MARTÍNEZ, I., DE VALAIS, S., CÓNSOLE-GONELLA, C. 2017. New sauropod tracks from the Yacoraite Formation (Maastrichtian – Danian), Valle del Tonco tracksite, Salta, Northwestern Argentina. *Journal of Iberian Geology*, 44: 113-127.
- DONG, Z. 1990. On remains of the sauropods from Kelamaili Region, Junggar Basin, Xinjiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, 28: 43-58.
- EFREMOV, J.A. 1940. Taphonomy: new branch of Paleontology. *Pan-American Geology* 74: 81-93.
- ERICKSON, G.M., TUMANOVA, T.A. 2000. Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 551-566.
- ERICKSON, G. M., MAKOVICKY, P.J., CURRIE, P.J., NORELL, M.A., YERBY, S.A., BROCHU; C.A. 2004. Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. *Nature* 430: 772-775.
- ERICKSON, G.M., OLSON, K.H. 1996. Bite marks attributable to *Tyrannosaurus rex*: Preliminary description and implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (1): 175-178.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. 1986-87. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Col-Pa* 41: 9-34.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. 1989. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. En *Paleontología* (E.Aguirre ed.), CSIC., Nuevas Tendencias, 10: 25-45.

- FILIPPI, L.S., CANUDO, J. I., SALGADO, L., GARRIDO, A.C., GARCÍA, R.A., CERDA, I.A., OTERO, A. 2011a. A new sauropod titanosaur from the Plottier Formation (Upper Cretaceous) of Patagonia (Argentina). *Geologica Acta* 9: 1-12.
- FILIPPI, L.S., GARCÍA, R.A., GARRIDO, A. 2011b. A new titanosaur sauropod dinosaur from Upper Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 505-520.
- FILIPPI, L.S., GARRIDO, A.C. 2008. *Pitekunsaurus macayai* gen. et sp. nov., nuevo titanosaurio (Saurischia, Sauropoda) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* 45: 575-590.
- FILIPPI, L.S. , GARRIDO, A. C. 2012. Nuevo registro del género *Dinilysia* (Squamata, Serpentes) para la Formación Anacleto (Campaniano inferior-medio), Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 49 (1): 132-136.
- FILIPPI, L.S., JUÁREZ VALIERI, R.D., GALLINA, P.A., MÉNDEZ, A.H., GIANECHINI, F.A., GARRIDO, A.C. 2016. A new titanosaur specimen with highly derived skull from the Santonian of northern Patagonia, Argentina. XI Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina. Gral. Roca, Río Negro. *Ameghiniana* 54(4). Suplemento Resúmenes, pp. 20.
- FILIPPI, L. S., MARTINELLI, A. G., GARRIDO, A. C. 2013. Registro de un dinosaurio Aeolosaurini (Sauropoda, Titanosauria) en el Cretácico Superior (Formación Plottier) del Norte de la Provincia de Neuquén, Argentina, y comentarios sobre los Aeolosaurini sudamericanos. *Revista Brasileira de Paleontología* 16 (1): 147-156.
- FILIPPI, L.S, SALGADO, L., GARRIDO, A.C. 2019. A new giant basal titanosaur sauropod in the Upper Cretaceous (Coniacian) of the Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 100: 61-81.
- FORASIEPI, A.M., CORIA, R.A., HURUM, J., CURRIE. P.J. 2012. First Dryolestoid (Mammalia, Dryolestoidea, Meridiolestida) from the Coniacian of Patagonia and new evidence on their early radiation in South America. *Ameghiniana* 49 (4): 497-504.
- FRANCO-ROSAS, C.A., SALGADO, L., ROSAS, C.F., CARVALHO, I.S. 2004. Nuevos materiales de titanosaurios (Saurópoda) en el Cretácico Superior de Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7: 329-336.

- GALLINA, P.A. 2011. Notes on the axial skeleton of *Bonitasaura salgadoi* (Titanosauria-Sauropoda): implications for titanosaur vertebral anatomy. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83(1): 235-245.
- GALLINA, P.A. 2012. Histología ósea del Titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria: Sauropoda) del Cretácico Superior de Patagonia. *Ameghiniana* 49 (3): 289-302.
- GALLINA, P.A., APESTEGUÍA, S. 2005. *Cathartesaura anaerobica* gen. and 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., APESTEGUÍA, S. 2015. Postcranial anatomy of *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda, Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia, *Journal of Vertebrate Paleontology* 35: dx.doi.org/10.1080/02724634.2014.924957.
- GALLINA P.A., APESTEGUÍA S., HALUZA A., CANALE J.I. 2014. A Diplodocid Sauropod Survivor from the Early Cretaceous of South America. *PLoS ONE* 9(5): e97128. doi:10.1371/journal.pone.0097128.
- GALLINA P.A., APESTEGUÍA S., CANALE J.I., HALUZA A. 2019. A new long-spined dinosaur from Patagonia sheds light on sauropod defenses system. *Nature, Scientific Reports* 9: 1392.
- GALLINA, P.A., CANALE, J.I., CARBALLIDO, J.L. 2021. The earliest known titanosaur sauropod dinosaur. *Ameghiniana* 58 (1): 35-51.
- GALLINA, P.A., OTERO, A. 2015. Reassessment of *Laplatasaurus araukanicus* Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 52: 487-501.
- GARCÍA, R.A., SALGADO, L., FERNÁNDEZ, M.S., CERDA, I.A., PAULINA CARABAJAL, A., OTERO, A., CORIA, R.A., FIORELLI, L.E. 2015. Paleobiology of Titanosaurs: reproduction, development, histology, pneumaticity, locomotion and neuroanatomy from the South American fossil record. *Ameghiniana* 52 (1): 29-68.
- GARRIDO, A.C. 2000. Estudio estratigráfico y reconstrucción paleoambiental de las secuencias fosilíferas continentales del Cretácico Superior en las inmediaciones de Plaza Huincul, provincia del Neuquén. Escuela de Geología de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. *Universidad Nacional de Córdoba*. Trabajo Final para el Título de Grado. pp.78. Inédita.

- GARRIDO, A.C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 12, 121-177.
- GILMORE, C.W. 1922. A new sauropod dinosaur from the Ojo Alamo Formation of New Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 72: 1-9.
- GILMORE, C.W. 1933. Two new dinosaurian reptiles from Mongolia with notes on some fragmentary specimens. *American Museum Novitates*, 679: 1-20.
- GILMORE, C.W. 1946. Reptilian fauna from the North Horn Formation of central Utah. *United States Geological Survey Professional Paper*, 210: 29-52.
- GOLOBOFF, P.A., CATALANO, S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morpho-metrics. *Cladistics* 32 (3):221-238. (DOI 10.1111/cla.12160).
- GONZÁLEZ RIGA, B.J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana*, 40(2): 155-172.
- GONZÁLEZ RIGA, B.J. 2005. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* (Sauropoda: Titanosauridae) del Cretácico Tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 42: 535-538.
- GONZÁLEZ RIGA, B.J., CALVO, J.O., PORFIRI, J. 2008. An articulated titanosaur from Patagonia (Argentina): new evidence of neosauropod pedal evolution. *Palaeoworld* 17: 33-40.
- GONZÁLEZ RIGA, B.J., ORTIZ DAVID, L. 2014. New Titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous (Cerro Lisandro Formation) of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana* 51 (1): 3-25.
- GONZÁLEZ RIGA, B.J., PREVITERA, E., PIRRONE, C.A. 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research* 30: 135-148.
- GONZÁLEZ RIGA, B.J., LAMANNA, M.C., ORTIZ DAVID, L., CALVO, J.O. CORIA, J.P. 2016. A gigantic new dinosaur from Argentina and the evolution of the sauropod hind foot. *Nature, Scientific Reports* 6: 19165.
- GONZÁLEZ RIGA, B.J., MANNION, P.D., POROPAR, S.F., ORTIZ DAVID, L., 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*. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx103>.

-GONZÁLEZ RIGA, B.J., LAMANNA, M.C., OTERO, A., ORTÍZ DAVID, L.D., KELLNER, A., IBIRICU L.M. 2019. An overview of the appendicular skeletal anatomy of South American titanosaurian sauropods, with definition of a newly recognized clade. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 91 (2):e20180374. DOI 10.1590/0001-3765201920180374.

-GOMANI, E. M. 2005. Sauropod dinosaurs from the Early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontologia Electronica* 8:1–37.

-GORSCAK, E., O'CONNOR, P.M. 2016 Time-calibrated models support congruency between Cretaceous continental rifting and titanosaurian evolutionary history. *Biology Letters*. 12: 20151047. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.1047>

-HARRIS, J.D., DODSON, P. 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49, 197-210.

-HARRIS, J.D. 2006a. The axial skeleton of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Palaeontology* 49, 1091-1121.

-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. Additional remarks on Diplodocus. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 2: 1-75.

-HAYNES, G. 1980. Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones. *Paleobiology* 6: 341-351.

-HEDRICK, B.P., TUMARKIN-DERATZIAN, A.R., DODSON, P. 2014. Bone microstructure and relative age of the holotype specimen of the diplodocoid sauropod dinosaur *Suuwassea emilieae*. *Acta Palaeontologica Polonica* 59 (2): 295-304.

-HOCKNULL, S.A., WHITE, M.A., TISCHLER, T.R., COOK, A.G., CALLEJA, N.D., SLOAN, T., ELLIOTT, D.A. 2009. New mid-Cretaceous (latest Albian) dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *PLoS ONE* 4: e6190.

- HOLZ, M., SIMÕES, M.G. 2002. Elementos fundamentais de Tafonomía. Universidade Federal de Rio Grande do Sul. UFRGS, pp 231.
- HOLLAND, W.J. 1906. The osteology of *Diplodocus* Marsh, with special reference to the restoration of the skeleton of *Diplodocus*. *Memoirs of the Carnegie Museum of Natural History* 2: 225-276.
- HORNER, J.R., RICQLÈS, A.J., PADIAN, K. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maisaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 115-129.
- HUENE, F. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretácico Argentino. *Anales del Museo de La Plata*, 2º Serie 3: 1-196.
- HUENE, F. MATLEY, C.A. 1933. Cretaceous Saurischia and Ornithischia of the Central Provinces of India. *Palaeontologia Indica*, 21, 1-74.
- IBIRICU, L.M., MARTÍNEZ, R.D., CASAL, G.A. 2012. The first record of Pterosauria in the Bajo Barreal Formation (Upper Cretaceous), central Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 49, 657-661.
- IBIRICU, L.M., MARTÍNEZ, R.D., CASAL, G.A., CERDA, I.A. 2013. The Behavioral Implications of a Multi-Individual Bonebed of a Small Theropod Dinosaur. *PloS ONE* 8(5): e64253. doi:10.1371/journal.pone.0064253
- IBIRICU, L.M., CASAL, G.A., MARTÍNEZ, RUBÉ.D., ALVAREZ, B.N., POROPAT, S.F. 2020. New materials and an overview of Cretaceous vertebrates from the Chubut Group of the Golfo San Jorge Basin, central Patagonia, Argentina, *Journal of South American Earth Sciences*, doi: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102460>.
- IRMIS, R.B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 350-361.
- JACOBS, L., WINKLER, D.A., DOWNS, W.R., GOMANI, E.M. 1993. New material of an Early Cretaceous titanosaurid sauropod dinosaur from Malawi. *Palaeontology* 36: 523-534.
- JAIN, S.L., BANDYOPADHYAY, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of Central India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 114-136.



- JANENSCH, W. 1914. Übersichtu ber der Wirbeltierfauna der Tendaguru- Schichten nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. *Archiv fur Biontologie* 3: 81-110.
- JANENSCH, W. 1935. Die Schadel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica* (Suppl. 7) 2: 147-298.
- JANENSCH, W. 1961. Die Gliedmassen und Gliedmaszengurtel der Sauropoden der Tendaguru-Schichten. *Palaeontographica*, Supplement, 7 (3), 177-235.
- JUÁREZ VALIERI, R.D., CALVO, J.O. 2011. Revision of MUCPv 204, a Senonian basal titanosaur from northern Patagonia. *Paleontologia y dinosaurios desde América Latina* (Calvo, Porfiri, González Riga y Dos Santos, editores), *Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo*: 143-152.
- KELLNER, A.W.A., AZEVEDO, S.A.K. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *Proceedings of the Second Gondwana Symposium* 15: 111-142.
- KELLNER, A. W. A., D. A. CAMPOS, M. N. F. TROTTA. 2005. Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, the Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro 63: 529-564.
- KLEIN, N., SANDER, P.M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 34: 247-263.
- KLEIN, N., SANDER, P.M., SUTEETHORN, V. 2009. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur *Phuwiangosaurus sirindhornae*. *Geological Society, London, Special Publications* 315: 217-228.
- KLEIN, N., SANDER, P.M., STEIN, K., LE LOEUFF, J., CARBALLIDO, J.L., BUFFETAUT, E. 2012. Modified laminar bone in *Ampelosaurus atacis* and other titanosaurs (Sauropoda): Implications for life history and physiology. *PLoS ONE*: e36907. doi: 10.1371/journal.pone.0036907.
- KSEPKA, D.T., NORELL, M.A. 2006. *Erketu ellisoni*, a long-necked sauropod from Bor Guvé (Dornogov Aimag, Mongolia). *American Museum Novitates* 3508: 1-16.

- KURZANOV, S.M., BANNIKOV, A.F. 1983. A new sauropod from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontologicheskyy Zhurnal* 83: 91-97.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE LA FUENTE, M.S. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences de Paris* 333: 463-470.
- LACOVARA, K. J., LAMANNA, M.C., IBIRICU, L.M., POOLE, J.C., SCHROETER, E.R., ULLMANN, P.V., VOEGELE, K.K., BOLES, Z.M., CARTER, A.M., FOWLER, E.K., EGERTON, V.M., MOYER, A.E., COUGHENOUR, C.L., SCHEIN, J.P., HARRIS, J.D., MARTÍNEZ, R.D., NOVAS, F. E. 2014. Gigantic, exceptionally complete titanosaurian sauropod dinosaur from southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports* 4: 6196.
- LAMANNA, M. C., MARTÍNEZ, R.D., SMITH, J. B. 2002. A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the early Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 58-69.
- LEANZA, H.A., HUGO, C.A. 2001. Hoja Geológica 3969-I-Zapala, provincia del Neuquén. Instituto de Geología y Recursos Naturales. SEGEMAR. Boletín 275:1- 128. Buenos Aires.
- LEANZA, H.A., APESTEGUÍA, S., NOVAS F.E., DE LA FUENTE, M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25: 1-96.
- LEGARRETA, L., GULISANO, C.A. 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la Cuenca Neuquina (Triásico superior - Terciario inferior). En: G. Chebli & L. Spalletti (Eds.), Cuenas Sedimentarias Argentinas. *Xº Congreso Geológico Argentino. Serie Correlación Geológica* 6: 221-243. Buenos Aires.
- LE LOEUFF, J. 1993. European Titanosaurids. *Reveu de Paléobiologie* 7: 105-117.
- LE LOEUFF, J. 1997. Biogeography. En: *Encyclopedia of Dinosaurs*, (P. J. Currie y K. Padian, eds.). *Academic Press*: 51-56.
- LERZO, L. N., CARBALLIDO, J. L., GALLINA, P. A. 2021. Rebbachisaurid sauropods in Asia? A re-evaluation of the phylogenetic position of *Dzharatitanis kingi* from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 21 (1): 18-27.

- LI, L. G., LI, D. Q., YOU, H. L., DODSON, P. 2014. A New Titanosaurian Sauropod from the Hekou Group (Lower Cretaceous) of the Lanzhou-Minhe Basin, Gansu Province, China. En Butler, Richard J. *PLoS ONE* 9: e85979.
- LU, J., XU J., JIA, S., ZHANG, X., ZHANG, J., YANG, L., YOU, H., JI, Q. 2009. A new gigantic sauropod dinosaur from the Cretaceous of Ruyang, Henan, China. *Geol. Bull. China* 28, 1-10.
- LÜ, J., PU, H., XU, L., JIA, S., ZHANG, J., SHEN, C. 2014. Osteology of the giant sauropod dinosaur *Ruyangosaurus giganteus* Lii et al., 2009. *Geological Publishing House*, Beijing. pp 211.
- LUCAS, S.G., HUNT, A.P. 1989. *Alamosaurus* and the sauropod hiatus in the Cretaceous of the North American Western Interior. *Geological Society of America Special Paper*, 238: 75-85.
- LYMAN, R.L. 1994. Vertebrate Taphonomy. *Cambridge University Press*: pp. 524.
- LYDEKKER, R. 1893. The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de la Plata, Sección de Paleontología* 2:1-14.
- MACHADO, E.B., AVILLA, L.S., NAVA, W.R., CAMPOS, D.A., KELLNER, A.W.A. 2013. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Brazil. *Zootaxa* 3701(3): 301-321.
- MADDISON, W.P., MADDISON, D.R. 2009. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.71. <http://mesquiteproject.wikispaces.com/>
- MANNION, P.D. 2010. A reassessment of *Mongolosaurus haplodon* Gilmore, 1933, a titanosaurian sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Inner Mongolia, People's Republic of China, *Journal of Systematic Palaeontology* 9: 355-378.
- MANNION, P.D., CALVO, J.O. 2011. Anatomy of the basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) *Andesaurus delgadoi* from the mid-Cretaceous (Albian–early Cenomanian) Río Limay Formation, Neuquén Province, Argentina: implications for titanosaur systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 155-181.
- MANNION, P.D., OTERO, A. 2012. A reappraisal of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Argyrosaurus superbus*, with a description of a new titanosaur genus, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(3): 614-638.

- MANNION, P.D., UPCHURCH, P., BARNES, R.N., MATEUS O. 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168, 98-206.
- MANNION, P.D., ALLAIN, R., MOINE, O. 2017. The earliest known titanosauriform sauropod dinosaur and the evolution of Brachiosauridae. *PeerJ* 5:e3217 <https://doi.org/10.7717/peerj.3217>.
- MANNION, P.D., UPCHURCH, P., JIN, X., ZHENG, W. 2019. New information on the Cretaceous sauropod dinosaurs of Zhejiang Province, China: impact on Laurasian titanosauriform phylogeny and biogeography. *R. Soc. open sci.* 6: 191057. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.191057>.
- MARPMANN, J.S., CARBALLIDO, J.L., MARTIN SANDER, P., KNÖTSCHKE, N. 2014. Cranial anatomy of the Late Jurassic dwarf sauropod *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Camarasauromorpha): ontogenetic changes and size dimorphism, *Journal of Systematic Palaeontology*. *Journal of Systematic Palaeontology* 13: 221-263.
- MARTIN, R. E. 1999. Taphonomy: A process approach. *Cambridge Paleobiology Series* 4. pp 479.
- MARTIN, V., BUFFETAUT, E., SUTEETHORN, V. 1994. A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic or Early Cretaceous) of northeastern Thailand. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris* 319: 1085-1092.
- MARTÍNEZ, R.D. 1998. *Notohypsilophodon comodorensis* gen. et sp. nov. Un Hypsilophodontidae (Ornithischia: Ornithopoda) del Cretácico Superior de Chubut, Patagonia Central, Argentina. *Acta Geologica Leopoldensia* 21: 119-135.
- MARTÍNEZ, R., GIMÉNEZ, O., RODRÍGUEZ, J., BOCHATEY, G. 1986. *Xenotarsosaurus bonapartei* gen. et sp. (Carnosauria, Abelisauridae), un nuevo Therópoda de la Formación Bajo Barreal, Chubut, Argentina. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 23-31.

- MARTÍNEZ, R.D., NOVAS, F.E. 2006. *Aniksosaurus darwini* gen. et sp. nov., a new coelurosaurian theropod from the early Late Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 8: 243-259.
- MARSH, O.C. 1877. Notice of a new gigantic dinosaur. *American Journal of Science*, 3 (14): 87-88.
- MARSH, O.C. 1890. Description of new dinosaurian reptiles. *American Journal of Science* 3 (39): 81-86.
- MARTINELLI, A.G., FORASIEPI, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, Nueva Serie 6: 257-305.
- MARTÍNEZ, R., GIMÉNEZ, O., RODRÍGUEZ, J., LUNA, M., LAMANNA, M. 2004. An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Saurópoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(1): 107-120.
- MARTÍNEZ, R.D.F., LAMANNA, M.C., NOVAS, F.E., RIDGELY, R.C., CASAL, G.A., MARTÍNEZ, J.E. 2016. A Basal Lithostrotian Titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) with a Complete Skull: Implications for the Evolution and Paleobiology of Titanosauria. *PloS ONE* 11(4): e0151661. doi:10.1371/journal.pone.0151661.
- MATEUS, O., MANNION, P.D., 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.
- MAXWELL, W.D., OSTROM, J.H. 1995. Taphonomy and paleobiological implications of *Tenontosaurus- Deinonychus* associations. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 707-712.
- MCINTOSH, J.S., MILES, C.A., CLOWARD, K.C., PARKER, J.R. 1996. A new nearly complete skeleton of *Camarasaurus*. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History* 1: 1-87.
- MEYER, C.A., MARTY, D., BELVEDERE, M. 2018. Titanosaur trackways from the Late Cretaceous El Molino Formation of Bolivia (Cal Orck'o, Sucre). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 88: 223-241.

- MIALL, A.D. 1996. The geology of fluvial deposits. Sedimentary facies, basin analysis, and petroleum geology. *Springer*, New York, pp. 582.
- MILNER, A.C., MILNER, A.R., EVANS, S.E. 2000. Amphibians, reptiles and birds: a biogeographical review. En: Biotic Response to Global Change - The Last Million 145 Million Years, (S. J. Culver y P. F. Rawson, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 316-332.
- MO, J. 2013. *Bellusaurus sui*. Henan Science and Technology Press, *Zhengzhou*, China, pp. 154.
- NOVAS, F.E. 1996. Alvarezsauridae, Late Cretaceous maniraptorans from Patagonia and Mongolia. In: Novas, F.E., Molnar, R.E. (Eds.), Proceedings of the Gondwanan Dinosaur Symposium. *Memoirs of the Queensland Museum*, 39: pp. 675-702.
- NOVAS, F.E. 1997. South American dinosaurs. En: Currie, P. y Padian, K. (eds.), Encyclopedia of Dinosaurs, *Academic Press*, 678-689.
- NOVAS, F.E. 1998. *Megaraptor namunhuaiquii*, gen. et sp. nov., a large-clawed, Late Cretaceous theropod from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 4-9
- NOVAS F.E., SALGADO L., CALVO J., AGNOLIN F. 2005a. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 7: 37-41.
- NOVAS, F.E., DE VALAIS, S., VICKERS-RICH, P., RICH, T. 2005b. A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften* 92, 226-230.
- NOVAS, F.E., AGNOLÍN, F.L., EZCURRA, M.D., PORFIRI, J., CANALE, J.I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: the evidence from Patagonia. *Cretaceous Research* 45, 174–215
- NOWIŃSKI, A. 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen. n. sp. (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologica Polonica* 25: 57-81.
- OSTROM, J.H., MCINTOSH, J.S. 1966. Marsh's Dinosaurs. The Collections from Como Bluff. Yale University Press, New Haven, Connecticut, pp. 388.

- OTERO, A. 2010. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55 (3): 399-426.
- 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. 2012. Neuroanatomy of titanosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous of Patagonia, with comments on endocranial variability within Sauropoda. *Anatomical Record* 295: 2141-2156.
- PAULINA CARABAJAL, A., SALGADO, L. 2007. El basicráneo de un titanosaurio (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior del norte de Patagonia: descripción y aportes al conocimiento del oído interno de los dinosaurios. *Ameghiniana* 44: 109-120.
- PAULINA CARABAJAL, A., CARBALLIDO, J. L., CURRIE, P.H. 2014. Braincase, neuroanatomy, and neck posture of *Amargasaurus cazau* (Sauropoda, Dicraeosauridae) and its implications for understanding head posture in sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34(4): 870-882.
- PANG, Q., CHENG, Z. 2000. A new family of sauropod dinosaur from the Upper Cretaceous of Tianzhen, Shanxi Province, China. *Acta Geologica Sinica* 74: 117-125.
- POL, D., RAMEZANI, J., GOMEZ, K., CARBALLIDO, J.L., CARABAJAL, A.P., RAUHUT, O.W.M., ESCAPA, I.H., CÚNEO, N.R. 2020 Extinction of herbivorous dinosaurs linked to Early Jurassic global warming event. *Proceedings of Royal Society B* 287: 20202310. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.2310>
- POLONIO, I., LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 2000. Análisis tafonómico de los yacimientos de Somosaguas (Mioceno medio, Madrid). *Coloquios de Paleontología* 51: 235-265.
- POROPAT, S.F., MANNION, P.D., UPCHURCH, P., HOCKNULL, S.A., KEAR, B.P., ELLIOTT, D.A. 2014. Reassessment of the Non-Titanosaurian Somphospondylan *Wintonotitan wattsi* (Dinosauria: Sauropoda: Titanosauriformes) from the Mid-Cretaceous Winton Formation, Queensland, Australia. *Palaeontology*: 1-48.

- POROPAT, S.F., UPCHURCH, P., MANNION, P.D., HOCKNULL, S.A., KEAR, B.P., SLOAN, T., SINAPIUS, G.H.K., ELLIOTT, D.A. 2015. Revision of the sauropod dinosaur *Diamantinasaurus matildae* Hocknull et al. 2009 from the middle Cretaceous of Australia: implications for Gondwanan titanosauriform dispersal. *Gondwana Research* 27, 995-1033.
- POROPAT, S.F., MANNION, P. D., UPCHURCH, P., HOCKNULL, S. A., KEAR, B.P., KUNDRÁT, M., TISCHLER, T.R., SLOAN, T., SINAPIUS, G.H. K, ELLIOTT, J.A., ELLIOTT, D.A. 2016. New Australian sauropods shed light on Cretaceous dinosaur palaeobiogeography. *Nature, Scientific Reports* 6:34467.
- POWELL, J.E. 1987. The Late Cretaceous Fauna from Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part. VI. The titanosaurids. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, 3(3): 147-153.
- POWELL, J.E. 1990. *Epachthosaurus sciuttoi* (gen. et sp. nov.) un dinosaurio saurópodo del Cretácico de Patagonia (Provincia de Chubut, Argentina). In: *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 5, 1990. Actas, Tucumán, 1: 23-128.
- POWELL, J.E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda–Titano–sauridae) del Cretácico Superior del Noroeste Argentino. En: J.L. Sanz and J.L. Buscalioni (eds.), *Los Dinosaurios y su entorno biótico*, 165-230. *Actas del Segundo Curso de Paleontología de Cuencas*. Instituto “Juan De Valdés”, Cuencas.
- POWELL, J.E. 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum, Launceston*, pp. 173.
- PREVITERA, E. 2013. Tafonomía de vertebrados del Cretácico Superior de la Formación Loncoche en Calmuco (Mendoza, Argentina): implicancias paleoambientales y paleogeográficas. *Ameghiniana* 50: 483-492.
- PREVITERA, E. 2019. Taphonomic analysis of saurischian dinosaurs from the Plottier Formation (Upper Cretaceous), Mendoza, Argentina. *Andean Geology* 46 (2): 345-367.
- RAMOS, V.A. 1981. Descripción Geológica de la Hoja 33c, Los Chihuidos Norte. Provincia del Neuquén. *Servicio Geológico Nacional*. Boletín 182: 1-103. Buenos Aires.



- RAUHUT, O. W. M., REMES, K., FECHNER, R., CLADERA, G., PUERTA, P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. *Nature* 435: 670-672.
- REID, R.E.H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general. Part I: introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geology Studies* 41: 25-72.
- RICH, T. H., VICKERS-RICH, P., GIMENEZ, O., CÚNEO, R., PUERTA, P., VACCA, R. 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *National Science Museum Monographs* 15: 61-84.
- RIGGS, E. S. 1903. *Brachiosaurus altithorax*, the largest known dinosaur. *American Journal of Science* 15 (Fourth Series): 299-306.
- RIMBLOT-BALY, F., DE RICQLÈS, A., ZYLBERBERG, L. 1995. Analyse paléohistologique d'une série de croissance partielle chez *Lapparentosaurus madagascariensis* (Jurassique moyen): essai sur la dynamique de croissance d'un dinosaure sauropode. *Annales de Paléontologie* 81: 49-86.
- ROSE, P. J. 2007. A titanosauriform (Dinosauria: Saurischia) from the Early Cretaceous of Central Texas and its phylogenetic relationships. *Palaeontologica Electronica*, 10: 1-65.
- ROYO-TORRES, R., COBOS, A., ALCALÁ, L. 2006. A Giant European Dinosaur and a New Sauropod Clade. *Science* 314: 1925-1927.
- ROYO-TORRES, R. UPCHURCH, P. 2012. The cranial anatomy of the sauropod *Turiasaurus riodevensis* and implications for its phylogenetic relationships. *Journal of Systematic Palaeontology*, Vol. 10, Iss. 3: 1-31.
- ROMER, A.S. 1956. Osteology of the Reptiles. *University of Chicago Press*, Chicago, Illinois, pp. 772.
- SALGADO, L. 1993. Comments on *Chubutisaurus insignis* del Corro (Saurischia, Sauropoda). *Ameghiniana* 30: 265-270.

- SALGADO, L. 1996. *Pellegrinisaurus powelli* nov. gen. et sp. (Saurópoda, Titanosauridae) from the Upper Cretaceous of Lago Pellegrini, Northwestern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 33: 335-365.
- SALGADO, L. 2000. [Evolución y paleobiología de los saurópodos Titanosauridae. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. Pp. 300. Inédita.].
- SALGADO, L. 2001. Los saurópodos de Patagonia: Sistemática, Evolución y Paleobiogeografía. En: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas, C.A.S. (ed.), *Actas de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, Salas de los Infantes, Burgos, España, 139-168.
- SALGADO, L., APESTEGUÍA, S., HEREDIA, S.E. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous Saltasaurinae titanosaur from North Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 623-634.
- SALGADO, L., AZPILICUETA, C. 2000. Un nuevo saltosaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 37: 259-264.
- SALGADO L., BONAPARTE, J.F. 1991. Un nuevo sauropodo 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., BONAPARTE, J.F. 2007. Sauropodomorpha. In: Z. Gasparini, L. Salgado, and R.A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. *Indiana University Press*, Bloomington, 188-228.
- SALGADO, L., CALVO, J.O. 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazau* Salgado & Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana* 29: 337-346.
- SALGADO, L., CALVO, J.O. 1993. Report of a sauropod with amphiplatyan mid-caudal vertebrae from the Late Cretaceous of Neuquén province (Argentina). *Ameghiniana*, 30: 215-218.

- SALGADO, L., DE SOUZA CARVALHO, I. 2008. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Palaeontology* 51 (4): 881-901.
- SALGADO, L., CANUDO, J.I., GARRIDO, A.C., RUIZ- OMEÑACA, J.I., GARCÍA, R.A., DE LA FUENTE, M.S., BARCO, J.L., BOLLATI, R. 2009. Upper Cretaceous vertebrates from El Anfiteatro area, Río Negro, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 30: 767-784.
- SALGADO, L., CORIA, R.A. 1996. First evidence of an ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) in South America. *Ameghiniana* 33: 367-371.
- SALGADO, L., CORIA, R.A., CALVO, J.O. 1997a. Presencia del genero *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Los Alamitos, Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina. *Geociências* 2 (6): 44-46.
- SALGADO, L., CORIA, R.A., CALVO, J.O. 1997b. Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- SALGADO, L., 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., DE SOUZA CARVALHO, I., GARRIDO, A. 2006. *Zapalasaurus bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de La Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios* 39: 695-707.
- SALGADO, L., GARRIDO, A., COCCA, J.R., 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.
- SALGADO, L., POWELL, J. E. 2010. Reassessment of the vertebral laminae in some South American titanosaurian sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 3: 1760-1772.
- SALGADO, L., GALLINA, P.A., PAULINA CARABAJAL, A. 2014. Redescription of *Bonatitan reigi* (Sauropoda: Titanosauria), from the Campanian–Maastrichtian of the Río Negro Province (Argentina). *Historical Biology* 27: 525-548.

- SÁNCHEZ, M.L., ROSSI, J., MORRA, S., PARMAS, P. 2008. Análisis estratigráfico secuencial de las formaciones Huincul y Lisandro del Subgrupo Río Limay (Grupo Neuquén – Cretácico Tardío) en el Departamento El Cuy, Río Negro, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 15 (1): 1-26.
- SANDER, P.M. 2000. Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology* 26: 466–488.
- SANDER, P.M., CHRISTIAN, A., CLAUSS, M., FECHNER, R., GEE, C.T., GRIEBELER, E.M., GUNGA, H.C., HUMMEL, J., MALLISON, H., PERRY, S.F., PREUSCHOF, T. H., RAUHUT, O.W.M., REMES, K., TÜTKEN, T., WINGS, O., WITZEL, U. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biol Rev Camb Philos Soc* 86: 117-155. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00137.x
- SANDER, P.M., KLEIN, N., BUFFETAUT, E., CUNY, G., SUTEETHORN, V., LOEUFF, J.L. 2004. Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid body size acceleration. *Organism, Diversity & Evolution* 4: 165-173.
- SANDER, P.M., KLEIN, N., STEIN, K., WINGS, O. 2011. Sauropod bone histology and implications for sauropod biology. In: N. Klein, K. Remes, C.T. Gee, and P.M. Sander (Eds.), *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the life of giants*. *Indiana University Press*, Bloomington, 276-302.
- SANDER, P.M., MATEUS, O., LAVEN, T., KNÖTSCHKE, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* 441: 739-741.
- SANZ, J.L., POWELL, J.E., LE LOEUFF, J., MARTÍNEZ, R., PEREDA-SUBERBIOLA, X. 1999. Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (Northcentral Spain), titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14 (1): 235-255.
- SCANFERLA, C.A., CANALE, J.I. 2007. The youngest record of the cretaceous snake genus *Dinilysia* (Squamata, Serpentes). *South American Journal of Herpetology* 2: 76-81.
- SERENO, P.C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 210(1): 41-83.

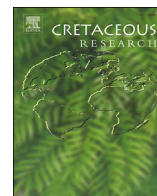
- SERENO, P.C., BECK, A.L., DUTHEIL, D.B., LARSSON, H.C., LYON, G.H., MOUSSA, B., SADLEIR, R.W., SIDOR, C.A., VARRICHIO, D.J., WILSON, G.P., WILSON, J.A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* 286: 1342-1347.
- SHIPMAN, P. 1981. Life History of a fossils. *Harvard University Press*. pp. 222.
- SMITH-WOODWARD, A.S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proceedings Royal Society of London* 1: 169-184.
- STARCK, J.M. 1993. Evolution of avian ontogenies. *Current Ornithology* 10: 275-366.
- STARCK, J.M. 1998. Structural variants and invariants in avian embryonic and postnatal development. En: Starck, J.M. y Ricklefs, R.E. (eds.), *Avian Growth and Development: Evolution Within the Altricial-Precocial Spectrum*, Oxford University Press, 59-88.
- STEIN, K., CSIKI, Z., CURRY ROGERS, K.A., WEISHAMPEL, D.B., REDELSTORFF, R., CARBALLIDO, J.L., SANDER, P.M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceeding of the Natural Academy of Sciences of the United States of America* 107: 9258-9263.
- SUTEETHORN S, LE LOEUFF J, BUFFETAUT E, SUTEETHORN V, TALUBMOOK C, CHONGLAKMANI C. 2009. A new skeleton of *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Dinosauria, Sauropoda) from NE Thailand. *The Geological Society, London, Special Publications* 315: 189-215.
- TIDWELL, V., CARPENTER, K., BROOKS, W. 1999. New sauropod from the Lower Cretaceous of Utah, USA. *Oryctos* 2: 21-37.
- TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CANUDO, J.I., HUERTA, P., MORENO-AZANZA, M., 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; DOI 10.7717/peerj.3409.
- TSCHOPP, E., WINGS, O., FRAUENFELDER, T., BRINKMANN, W. 2015. Articulated bone sets of manus and pedes of *Camarasaurus* (Sauropoda, Dinosauria). *Palaeontologia Electronica* 18.2.44A: 1-65.

- TSUIHJI, T. 2004. The ligament system in the neck of *Rhea Americana* and its implication for the bifurcated neural spines of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(1): 165-172.
- UPCHURCH, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 349: 365-390.
- UPCHURCH, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 124: 43-103.
- UPCHURCH, P., BARRETT, P.M., DODSON, P. 2004a. Sauropoda. En: Weishampel D.B., Dodson P., Osmólska H. (eds) *The Dinosauria*, 2nd edn. *University of California Press*, Berkeley, 295-322.
- UPCHURCH, P., TOMIDA, Y., BARRETT, P.M. 2004b. A new specimen of *Apatosaurus ajax* (Sauropoda: Diplodocidae) from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Wyoming, USA. *National Science Museum Monograph* 26: 1-108.
- VALLATI, P. 2001. Middle Cretaceous microflora from the Huincul Formation (“Dinosaurian Beds”) in the Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Palynology* 25: 179-197.
- VALLATI, P. 2006. Las primeras angiospermas en el Cretácico de la Cuenca Neuquina (centro oeste de Argentina): aspectos geológicos relacionados. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9(1): 83-92.
- VOORHIES, M.R. 1969. Taphonomy and population dynamics of the early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska: *Contributions of the Geological Society, Special Papers* 1: 1-69.
- WEDEL, M. J., CIFELLI, R. L., SANDERS, R. K. 2000. *Sauroposeidon proteles*, a new sauropod from the Early Cretaceous of Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 109-114.
- WILSON, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of Linnean Society* 136: 217-276.
- WILSON, J.A. 2005. Redescription of the Mongolian sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowiński (Dinosauria: Saurischia) and comments on Late Cretaceous sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology* 3: 283-318.

- WILSON, J.A. 2012. New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs. *Contributions, Museum of Paleontology, University of Michigan*. 32 (7): 91-110.
- WILSON, J.A., BARRETT, P.M., CARRANO, M.T. 2011a. An associated partial skeleton of *Jainosaurus* cf. *septentrionalis* (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of Chota Simla, central India. *Palaeontology* 54 (5): 981-998.
- WILSON, J.A., D'EMIC, M.D., IKEJIRI, T., MOACDIEH, E.M., WHITLOCK, J.A. 2011b. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS ONE* 6: e17114.
- WILSON, J.A., CURRY ROGERS, K. 2005. Monoliths of the Mesozoic. In: Curry Rogers K, Wilson J.A. (eds) *The sauropods: evolution and paleobiology*. University of California Press, Berkeley, 1-40.
- WILSON, J.A., SERENO, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 5: 1-68.
- WILSON, J.A., SADIQ MALKANI, M., GINGERICH, P.D. 2005. A Sauropod braincase from the Pab Formation (Upper Cretaceous, Maastrichtian) of Balochistan, *Pakistan*. *Gondwana Geological Magazine* 8: 101-109.
- WILSON, J.A., UPCHURCH, P. 2009. Redescription and reassessment of the phylogenetic affinities of *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Jurassic or Early Cretaceous of China. *Journal of Systematic Palaeontology* 7: 199-239.
- WILSON, J.A., D'EMIC, M.D., CURRY ROGERS, K., MOHABEY, D.M., SEN, S. 2009. Reassessment of the sauropod dinosaur *Jainosaurus* (= *Antarctosaurus*) *septentrionalis* from the Upper Cretaceous of India. *Contributions of the Museum of Paleontology, University of Michigan* 32: 17-40.
- WILSON, J.A., POL, D., CARVALHO, A.B., 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, Issue 3:611–662 doi: 10.1111/zoj.12420.

- WINGS, O., SANDER, P.M., TUTKEN, T., FOWLER, D., SUN, G. 2007. Growth and life history of Asia's largest dinosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 167A.
- WITMER, L.M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaur: A study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 1-73.
- WOODWARD, A.S. 1896. On Two Mesozoic Crocodylians *Notosuchus* (Genus Novum) and *Cynodontosuchus* (Genus Novum) from the Red Sandstone of the Territory of Neuquen (Argentine Republic). *Anales del Museo de la Plata* 6: 1-20.
- WOODWARD, A.S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1901: 169-184.
- WOODWARD, H.N., LEHMAN, T.M. 2009. Bone histology of and microanatomy of *Alamosaurus sanjuanensis* (Sauropoda: Titanosauria) from the Maastrichtian of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 807-821.
- YOU H-L, LI, D-Q, ZHOU, L-Q, JI, Q. 2008. *Daxiatitan binglingi*: a giant sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of China. *Gansu Geology* 17: 1-10.
- YOU, H-L., LI, D-Q. 2009. The first well-preserved Early Cretaceous brachiosaurid dinosaur in Asia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 276 (1695): 4077-4082.
- YOU, H-L., TANG, F., LUO, Z. 2003. A new basal titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of China. *Acta Geologica Sinica* 77: 424-429.
- ZAHER, H., POL, D., CARVALHO, A.B., NASCIMENTO P.M., ROCCOMINI, C., LARSON, P., JUAREZ-VALIERI, R.D., PIRES-DOMINGUES, R., DA SILVA, N.J., CAMPOS, D.A. 2011. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurs. *PLoS One* 6: e16663.
- ZURRIAGUZ, V.L., CERDA, I.A. 2017. Caudal pneumaticity in derived titanosaurs (Dinosauria: Sauropoda). *Cretaceous Research* 73: 14-24.
- ZURRIAGUZ, V.L., POWELL, J. 2015. New contributions to the presacral osteology of *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of northern Argentina. *Cretaceous Research* 54: 283-300.





# A new giant basal titanosaur sauropod in the Upper Cretaceous (Coniacian) of the Neuquén Basin, Argentina

Leonardo S. Filippi <sup>a, \*</sup>, Leonardo Salgado <sup>b, c</sup>, Alberto C. Garrido <sup>d, e</sup>

<sup>a</sup> Museo Municipal Argentino Urquiza, Jujuy y Chaco s/n, 8319 Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina

<sup>b</sup> CONICET, Argentina

<sup>c</sup> Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro-Conicet, Av. Gral. J. A. Roca 1242, 8332 General Roca, Río Negro, Argentina

<sup>d</sup> Museo Provincial de Ciencias Naturales “Profesor Dr. Juan A. Olsacher”, Dirección Provincial de Minería, Etcheluz y Ejército Argentino, 8340 Zapala, Neuquén, Argentina

<sup>e</sup> Departamento Geología y Petróleo, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, Neuquén 8300, provincia del Neuquén, Argentina

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 21 November 2018

Received in revised form

3 February 2019

Accepted in revised form 9 March 2019

Available online 28 March 2019

### Keywords:

Sauropoda

Titanosauria

Upper Cretaceous

Neuquén Group

Sierra Barrosa Formation

Patagonia

## ABSTRACT

A new basal sauropod titanosaur, *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov., is described. The holotype of this species, which comes from the Sierra Barrosa Formation (upper Coniacian, Upper Cretaceous), consists of cranial, axial, and appendicular elements presenting a unique combination of plesiomorphic and apomorphic characters. The most notable characteristic observed in *Kaijutitan* is the presence of anterior cervical vertebrae with bifid neural spines, a condition that would have evolved several times among sauropods. The phylogenetic analysis places *Kaijutitan* as a basal titanosaur, the sister taxon of *Epachthosaurus* + Eutitanosauria. The new species supports the coexistence, in the Late Cretaceous (Turonian-Santonian), of basal titanosaurs and eutitanosaurian sauropods, at least in Patagonia.

© 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

## 1. Introduction

Sauropods are among the most abundant non-avian dinosaurs in the fossil record. These quadrupedal megaherbivores include the largest terrestrial animals that have ever existed on the planet (Wilson, 2002; Wilson and Curry Rogers, 2005; Barrett et al., 2010; Sander et al., 2011), with truly gigantic forms, such as the basal titanosauriforms *Brachiosaurus altithorax* Riggs (1903), *Giraffatitan brancai* Janensch (1914) and *Ruyangosaurus giganteus* Lu et al. (2009), and the titanosaurs *Argentinosaurus huinculensis* Bonaparte and Coria (1993), *Puertasaurus reuili* Novas et al. (2005), *Futalognkosaurus dukei* Calvo et al. (2007a,b), *Dreadnoughtus schrani* Lacovara et al. (2014), *Notocolossus gonzalezparejasi* González Riga et al. (2016) and *Patagotitan mayorum* Carballido et al. (2017). Their remains have been found on all continents,

including Antarctica (Cerda et al., 2012). Sauropods, defined as the most inclusive clade that includes *Saltasaurus loricatus* but not *Melanorosaurus readi* (Yates, 2007) would have originated in the Late Triassic and predominated up to end of the Cretaceous (Upchurch et al., 2004); however, only titanosaurs survived until the end of the Cretaceous. This group of sauropods reached its greatest diversity in Gondwana, especially in South America (Bonaparte, 1986; Powell, 2003).

Late Cretaceous continental deposits in the area of Rincon de los Sauces (Neuquén, Argentina) have yielded, in the last fifteen years, numerous and important findings of titanosaurian sauropods (Calvo and González Riga, 2003; Calvo et al., 2007b; Coria et al., 2013; Filippi and Garrido, 2008; Filippi et al., 2011a,b; 2013; González Riga, 2003, 2005). Here, we present a new basal, giant titanosaur, which is the first basal titanosaur described for the Coniacian (Upper Cretaceous) of North Patagonia.

The holotypic material of the new species was found by a team of researchers from the Museo Municipal “Argentino Urquiza” and the Museo Provincial de Ciencias Naturales “Prof. Dr. Juan

\* Corresponding author.

E-mail address: [lsfilippi@gmail.com](mailto:lsfilippi@gmail.com) (L.S. Filippi).

Olsacher". The new species, one of the few sauropods from the Sierra Barrosa Formation, preserves part of the skull, which is virtually unknown in large titanosaurs.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Anatomical abbreviations

**al**, accessory lamina, **alp**, anterolateral process; **amp**, anteromedial process, **ap**, acromion process; **asp**, ascending process; **Bsph**, basisphenoid, **bpt**, basiptyergoid process; **bt**, basal tuber; **ca**, crista antotica; **cap**, capitulum; **c**, crest; **cc**, cranial cavity; **cdl**, centrodiapophyseal lamina; **cf**, coracoid foramen; **cnc**, cnemial crest; **cprof**, centropostzygapophyseal fossa; **cprf**, centroprezygapophyseal fossa; **cr**, cervical rib; **cr.pro**; crista prootica; **cr. t**, crista tuberalis; **dp**, diapophysis; **dpc**, deltopectoral crest; **Eo**, exoccipital, **Eo-Op**, exoccipital-opisthotic complex; **ep**, epiphyses; **EPRL**, epiphyseal-prezygapophyseal lamina; **F**, frontal; **fh**, femoral head; **fo**, foramen; **ft**, four trochanter; **gc**, glenoid cavity; **ic**, internal carotid; **ICPOL**, lateral centropostzygapophyseal lamina; **ipof**, infrapostzygapophyseal fossa; **ir**, interosseous ridge; **lb**, lateral bulge; **Lsph**, laterosphenoid; **lpp**, lateroposterior process; **mdCPRL**, medial division of the centroprezygapophyseal lamina; **mf**, metotic foramen; **mt**, medial tubercle; **n**, neurapophyses; **nc**, neural canal; **ns**, neural spine; **oc**, occipital condyle; **of**, oval fenestra; **ol**, olecranon; **Orb**; orbitosphenoid; **P**, parietal; **pas**, phalangeal articular surface; **PCDL**, posterior centrodiapophyseal lamina; **PCPL**, posterior centroparapophyseal lamina, **plb**, posterolateral bulge; **pnf**, pneumatic foramen, **Po**, postorbital; **podcf**, postzygodiapophyseal fossa; **PODL**, postzygodiapophyseal lamina, **pop**, paraoccipital process; **POSL**, postspinal lamina; **poz**, postzygapophysis; **pp**, parapophysis; **pped**, pubic peduncle; **prap**, preacetabular process; **prel**, prezygoepiphyseal lamina; **Pro**, prootic; **PRSL**, prespinal lamina; **prz**, prezygapophysis; **Ps**, presphenoid; **ptc**, pituitary cavity; **rac**, radial condyle; **scb**, scapular blade; **sdf**, spinodiapophyseal fossa; **spof**, spinopostzygapophyseal fossa; **sprf**, spinoprezygapophyseal fossa; **SPOL**, spinopostzygapophyseal lamina; **SPRL**, spinoprezygapophyseal lamina; **t**, tuberosity; **tp**, transverse process; **TPOL**, intrapostzygapophyseal lamina; **TPRL**, intraprezygapophyseal lamina; **ts**, trochanteric shelf; **tu**, tuberculum; **ulc**, ulnar condyle; **vf**, ventral fossa; **vk**, ventral keel.

### 2.2. Institutional abbreviations

**FWMSH**, Fort Worth Museum of Science and History, Fort Worth, Texas, U.S.A.; **MAU-Pv-CM**, Museo Municipal *Argentina* *Urquiza*, Paleontología de Vertebrados, Cañadón Mistringa, Neuquén, Argentina; **MGPFD-GR**, Museo de Geología y Paleontología del Instituto de Formación Docente Continua de General Roca, Río Negro; **MML**, Museo Municipal de Lamarque, Río Negro, Argentina; **MPCA**, Museo Provincial *Carlos Ameghino*, Cipolletti, Río Negro, Argentina; **MUCPv**, Museo Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina; **NMMNH**, New Mexico Museum of Natural History and Science, Albuquerque, New Mexico, U.S.A.; **SMA**, Sauriermuseum Aathal, Aathal, Switzerland.

## 3. Systematic paleontology

Saurischia Seeley, 1888

Sauropoda Marsh, 1878

Titanosauriformes [Salgado et al., 1997](#)

Somphospondyli [Wilson and Sereno, 1998](#)

Titanosauria [Bonaparte and Coria, 1993](#)

*Kajutitan maui* gen. et sp. nov.

*Derivation of the name.* From *Kaiju*, Japanese word that means "strange beast", usually translated into English as "monster", and *titan*, from the Greek "giant". The species name *maui* refers to the acronym of the Museo Municipal Argentino Urquiza, Rincon de los Sauces, Neuquén, Argentina.

*Holotype.* MAU-Pv-CM-522. ([Figs. 2-10](#)) Incomplete neurocranium MAU-Pv-CM-522/1 composed of supraoccipital, exoccipitals, left paraoccipital process, left exoccipital-opisthotic-prootic complex, left laterosphenoid and orbitosphenoid, basioccipital-basiesphenoid complex; MAU-Pv-CM-522/2, anterior cervical vertebra; MAU-Pv-CM-522/9, incomplete posterior cervical vertebra; proximal fragment of cervical rib; MAU-Pv-CM-522/6, fragments from cervical ribs; MAU-Pv-CM-522/11, left second dorsal rib; MAU-Pv-CM-522/8, incomplete dorsal rib; MAU-Pv-CM-522/18, fragment of dorsal rib; MAU-Pv-CM-522/35, anterior caudal vertebra; MAU-Pv-CM-522/17, left sternal plate; MAU-Pv-CM-522/19 incomplete left coracoid; MAU-Pv-CM-522/10, incomplete left scapula; MAU-Pv-CM-522/21, incomplete left humerus?; MAU-Pv-CM-522/34, right humerus; MAU-Pv-CM-522/12, left ulna; MAU-Pv-CM-522/30, incomplete right ulna; MAU-Pv-CM-522/31, incomplete right radius?, MAU-Pv-CM-522/32, right metacarpal II; MAU-Pv-CM-522/33, right metacarpal III; MAU-Pv-CM-522/25, a fragment of ilium?; MAU-Pv-CM-522/29, incomplete right femur; MAU-Pv-CM-522/28, right tibia; MAU-Pv-CM-522/13, left astragalus, MAU-Pv-CM-522/3, right distal epiphysis of metatarsal II; MAU-Pv-CM-522/5, and indeterminate remains.

*Diagnosis.* *Kajutitan maui* gen. et sp. nov. is characterized by the following autapomorphies (those indicated with the asterisks were recovered in the phylogenetic analysis) (1)\*width between the basal tuberosities almost four times the width of the foramen magnum; (2) foramen for the internal carotid artery located posteriorly on the basiptyergoid processes, almost at the middle of the distance between these processes and the basal tuberosities; (3) bifid neural spine in anterior cervical vertebrae; (4) presence in the anterior cervical vertebrae of a medial tuber located posteriorly between both metapophyses; (5) spinopostzygapophyseal lamina (SPOL) in the anterior cervical, bifurcated in the spinal sector, generating anteroposteriorly elongated deep pneumatic cavities; (6) presence of a posteroventral keel in anterior cervical vertebrae, generated from the convergence of two ridges that originate from the posteroventral edge of the parapophysis; (7)\* cervical vertebrae with an accessory lamina, which runs from the postzygodiapophyseal lamina (PODL) up to the spinoprezygapophyseal lamina (SPRL); (8)\* absence of proximal pneumatopores in dorsal ribs; (9)\* prespinal lamina triangular, product of a dorsal expansion in anterior caudal vertebrae; (10)\* absence of a ventromedial process in the ventral margin of the scapula; (11)\* tibial proximal condyle narrow, with its long axis anteroposteriorly oriented; (12)\* tibial cnemial crest projecting anteriorly; and (13)\* astragalus with foramina at base of ascending process.

*Type Locality.* Cañadón Mistringa ([Fig. 1](#)), about 9 km southwest of the city of Rincon de los Sauces, Pehuenches Department, north-eastern Neuquén Province, Argentina.

*Stratigraphic horizon.* Sierra Barrosa Formation, Upper Cretaceous (upper Conician), Neuquén Group, Río Neuquén Subgroup, Neuquén Basin.

The specimen of *Kajutitan maui* gen. et sp. nov. was disarticulated but its bones associated and distributed in an area of 20 m<sup>2</sup>.

The fossiliferous level is characterized by a monotonous succession of massive and reddish mudstones, in which thin horizons (less than 5 cm of thickness) alternate with greenish limestones and tabular sandy bodies (less than 12 cm of thickness) characterized by the presence of undulitic stratification, horizontal

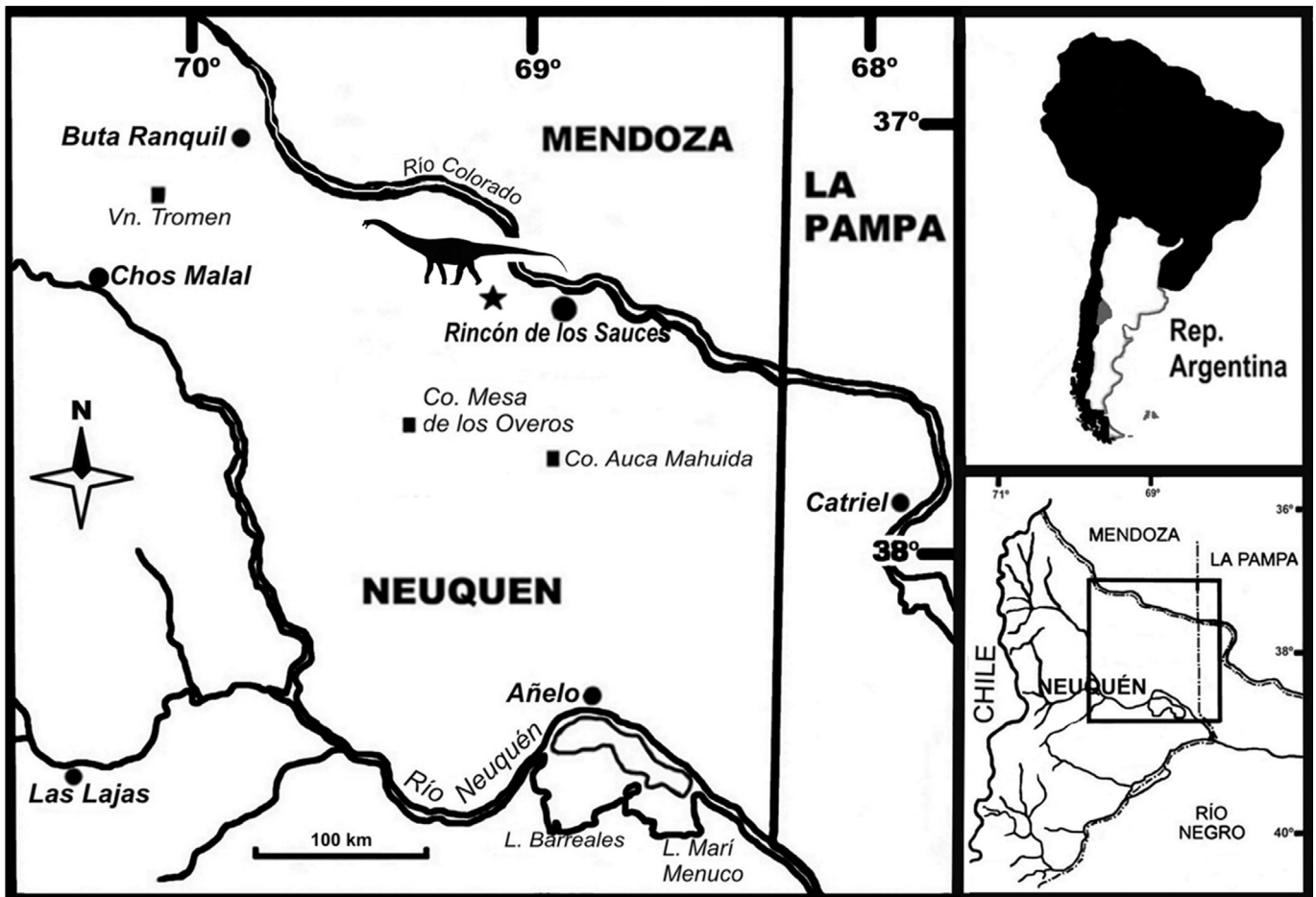


Fig. 1. Map showing the location of the Cañadón Mistringa site, star symbol indicates the procedence of the holotype of *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522.

stratification and/or low-angle cross-stratification, which are attributed to floodplain deposits.

#### 4. Description

##### 4.1. Skull

Cranial elements of this specimen include the complete neurocranium (MAU-Pv-CM-522/1) (Fig. 2), composed of the supraoccipital, exoccipital, left paraoccipital process, left exoccipital-opisthotic-prootic complex, left laterosphenoid and orbitosphenoid, and basioccipital-basisphenoid complex. The impossibility of recognizing clear sutures between the different bony elements that make it up indicates an ontogenetic adult stage of the specimen.

##### 4.1.1. Supraoccipital

The supraoccipital (Fig. 2A-B) is completely fused to the exoccipitals, forming, as in other sauropods, the posterodorsal margin of the skull and the dorsal margin of the foramen magnum. Although the borders of the foramen magnum are badly preserved, a sub-circular contour is inferred, similar to that of the basal sauropod *Shunosaurus lii* (Chatterjee and Zheng, 2002), the basal macronarian *Europasaurus* (Marpmann et al., 2014; Fig. 13A) and the basal titanosauriform *Giraffatitan brancai* Paul, 1988 (Janensch, 1935, Fig. 2). Instead, in titanosaurs as *Antarctosaurus* (Huene, 1929); *Saltasaurus* (Bonaparte and Powell, 1980); *Bonatitan* (Martinelli and Foriasepi, 2004); *Muyelensaurus* (Calvo et al., 2007b); *Pitekunsaurus*

(Filippi and Garrido, 2008); *Nambuenatitan* (Filippi et al., 2011b); *Rapetosaurus* (Curry Rogers and Forster, 2004); *Nemegtosaurus* (Nowinski, 1971; Wilson, 2005); *Vahiny* (Curry Rogers and Wilson, 2014), the dorsoventral diameter is markedly larger than the transverse diameter. In *Kaijutitan*, as in *Nambuenatitan*, the height of the supraoccipital is slightly greater than the dorsoventral diameter of the foramen magnum (see Table S12). In turn, in *Saltasaurus* (Powell, 1992, 2003) and *Jainosaurus* (Wilson et al., 2009), the height of the supraoccipital is twice the height of the foramen magnum. The supraoccipital protuberance, laterally limited by deep depressions, is lower and wider than in titanosaurs such as *Bonatitan*, *Nambuenatitan*, *Sarmientosaurus* (Martinez et al., 2016) and *Tapuiasaurus* (Zaher et al., 2011; Wilson et al., 2016), slightly surpassing the dorsal border of the exoccipitals. In *Jainosaurus* (Wilson et al., 2009), *Phuwiangosaurus* (Suteethorn et al., 2009) and the MML-194 specimen (García et al., 2008), the supraoccipital protuberance is relatively narrow and prominent. The supraoccipital lacks a midline ridge and a medial sulcus present in titanosaurs such as *Quaesitosaurus* (Kurzanov and Bannikov, 1983), *Saltasaurus*, *Rapetosaurus*, *Bonatitan*, *Muyelensaurus* and the MML-194 specimen (García et al., 2008).

##### 4.1.2. Exoccipital–opisthotic–prootic complex

The prootic is completely fused with the exoccipital–opisthotic complex. A shallow prominence on the dorsolateral margin of the foramen magnum is observed as in the dicraeosaurid *Amargasaurus cazai* (Salgado y Calvo, 1992), and other titanosaurian as

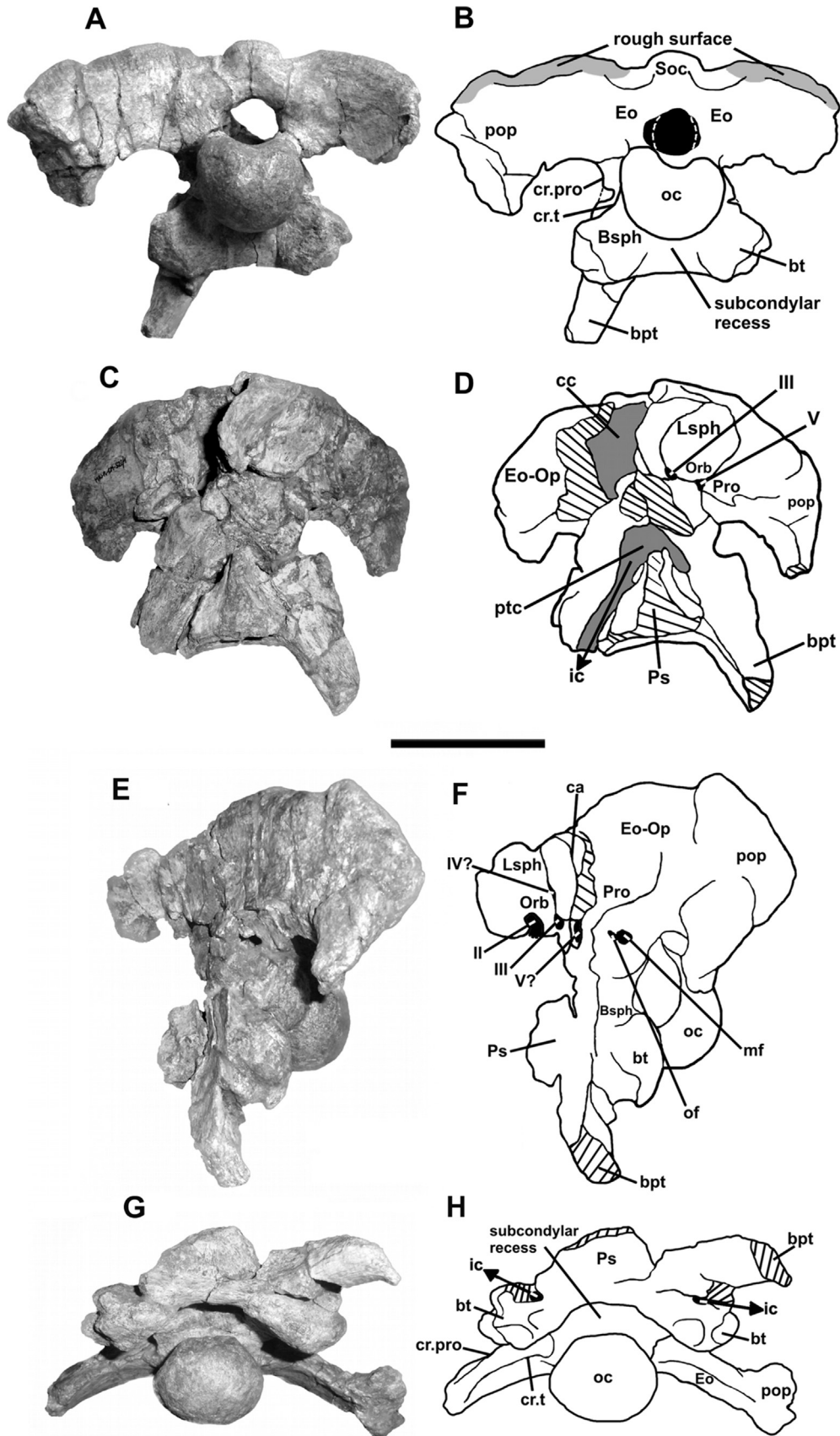


Fig. 2. Skull of *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522/1 (A-B), in posterior, (C-D), anterior, (E-F), lateral, (G-H), and ventral views. Scale bar: 10 cm.

*Quaesitosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Saltasaurus*, MUCPv-334 specimen (Calvo and Kellner, 2006) and MML-194 specimen (García et al., 2008). This structure was interpreted as a ligament insertion area probably related to the neck (Calvo and Kellner, 2006), while other authors interpreted it as an articular surface for the proatlas (Berman and Jain, 1982; Salgado and Calvo, 1992; Wilson et al., 2005). The rugose occipital condyle (Fig. 2A–B) is noticeably larger than the foramen magnum (see Table S12), a condition present in the eusauropod *Turiasaurus riodevensis* (Royo-Torres and Upchurch, 2012; Fig. 3C and 5A), basal sauropods such as *Shunosaurus lii* (Chatterjee and Zheng, 2002; 5B) and titanosaurs such as *Nemegtosaurus* and *Quaesitosaurus*. In contrast, a similar proportion can be observed in titanosaurs such as *Bonatitan*, MUCPv-334 specimen (Calvo and Kellner, 2006, Fig. 1A), MGPIFD-GR-118 specimen (Paulina Carabajal and Salgado, 2007, Fig. 2D) and, to a lesser extent, in *Antarctosaurus*. Only the left paraoccipital process, incomplete distally, has been preserved; it is robust, wide and lateroventrally curved. Despite it is incomplete, the preserved morphology allows to infer the presence of the ventral non-articular process that characterizes most titanosaurs. Anterior to the position where the exit of cranial nerve XII should be (this foramen is not preserved), the ventral edge of the paraoccipital process develops an acute ridge that corresponds to the ventral branch of the opisthotic. This ridge separates this last foramen from the metotic foramen, which is big and elliptical, being visible in lateral view, and corresponding to the exit of cranial nerves IX, X, XI, and the jugular vein (Chatterjee and Zheng, 2002, 2005). Anterior to the metotic foramen and separated by a thin wall of bone, there is the oval fenestra (Fig. 2E–F), as in the basal macronarian *Europasaurus* (Marpmann et al., 2014, Fig. 13B) and many titanosaurs (Powell, 2003; Martinelli and Forasiepi, 2004; Paulina Carabajal and Salgado, 2007; García et al., 2008). It is elliptical and has half of the size of the metotic foramen. On the contrary, in *Saltasaurus* the oval fenestra opens in the same duct than the metotic foramen (Powell, 2003). The crista prootica (Fig. 2 A–B), although not complete, is inferred to be very pronounced laterally, as observed in MUCPv-334 specimen (Calvo and Kellner, 2006, Fig. 3B), the MML-194 specimen (García et al., 2008; Fig. 1B, D) and in *Pitekunsaurus* (Filippi and Garrido, 2008; Fig. 3.3). The foramen for the exit of nerve VII is not observable. The poor preservation in the sector between the prootic and the orbitosphenoid makes difficult to locate the exit foramen of nerve V. However, between the orbitosphenoid-laterosphenoid and the prootic, along a crack in the bones (Fig. 2E–F), there is observed a foramen delimited rostrally by the crista antotica and caudally by the crista prootica, which would correspond to the exit foramen of nerve V. All the branches of nerve V (ophthalmic, maxillary and mandibular) would come out through this single opening. The exit foramen of nerve V is bounded rostrally by the crista antotica, which separates it from the exit foramen of nerve III.

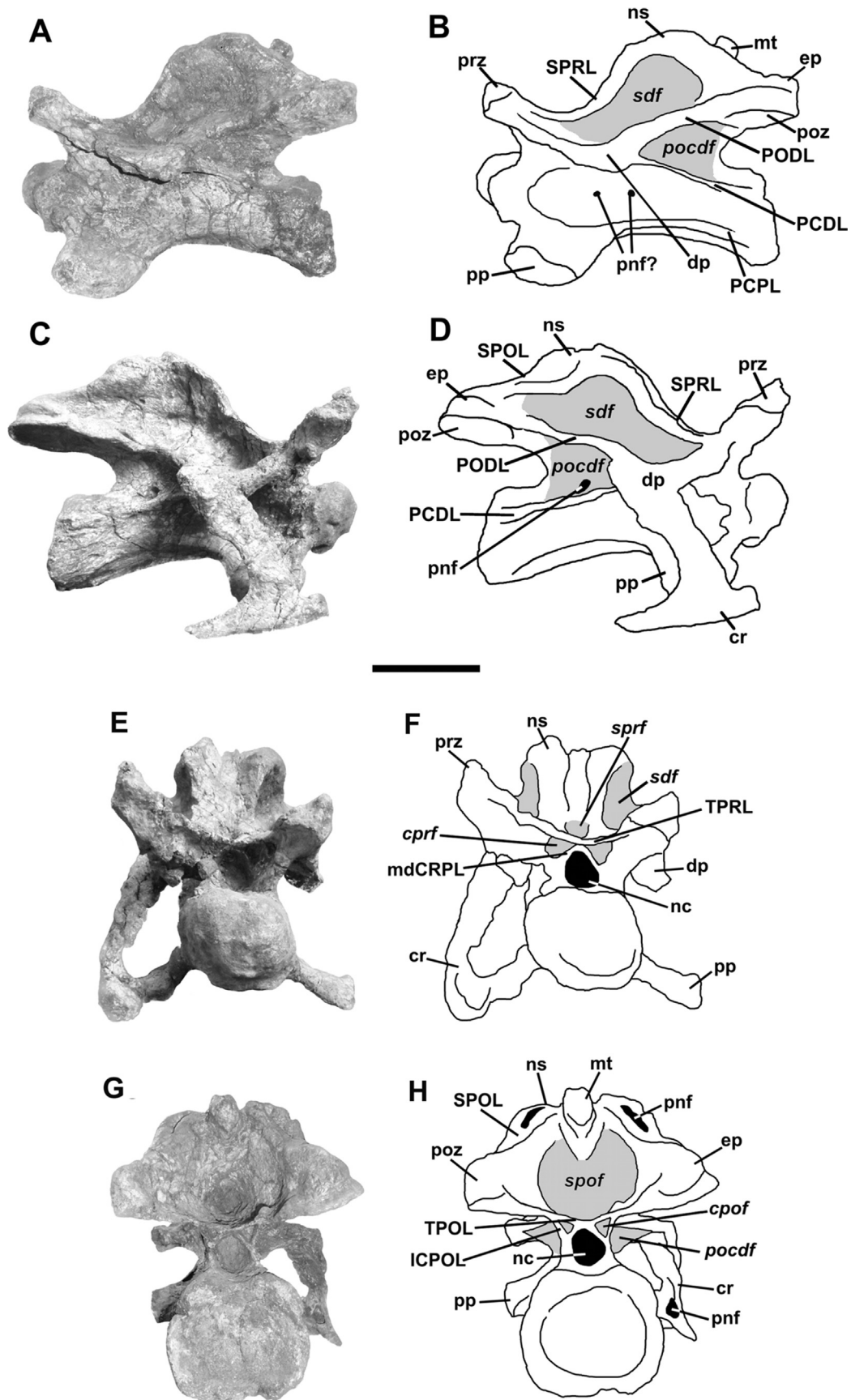
#### 4.1.3. Orbitosphenoid–laterosphenoid complex

The left orbitosphenoid-laterosphenoid complex (Fig. 2E–F) articulates caudally with the exoccipital-opisthotic-prootic complex. The presphenoid-parasphenoid complex, which forms the cultriform process, has been partially preserved, allowing the pituitary fossa to be observed anteriorly. The crista antotica presents an anteroposteriorly compressed and posteriorly oriented morphology. The foramen exit of nerve III is located rostrally with respect to the crista antotica, being elliptical as in *Bonatitan* (Martinelli and Forasiepi, 2004, Fig. 7C), and different from the subcircular form present in the MML-194 specimen (García et al., 2008). Rostrally to the exit foramen of nerve III, there is the exit foramen of nerve II, which, although the ventral wall of bone is not preserved, would have been large and subcircular in shape. The foramen of nerve IV is

not observable, although it could be included in a crack located on the foramen of nerve III. In *Bonatitan*, as in the specimen MML-194 (García et al., 2008), this foramen is located between the suture of the orbitosphenoid and the laterosphenoid at the bottom of a rostrocaudally extended fossa, being the smallest of all the foramina preserved (Martinelli and Forasiepi, 2004).

#### 4.1.4. Basioccipital-basiesphenoid complex

This complex forms the floor of the braincase (Fig. 2) and is composed of the occipital condyle, the basal tuberosities, and the proximal portion of the left basiptyergoid process. The cultriform process has not been preserved. The occipital condyle is subcircular, rugose, and has a prominent notch on its dorsal aspect, at the level of the ventral edge of the foramen magnum, which gives it a kidney-like appearance (Fig. 2A–B). The occipital condyle presents laterally on the neck, a fossa that does not extend towards the basal tuberosities, as in some sauropods (Tschopp et al., 2015; Character 80). If the supraoccipital is oriented vertically, which is considered the normal orientation (Salgado and Calvo, 1997), and if the foramen magnum is located on in the same plane, the occipital condyle inclines posteroventrally, as in most sauropods. As in the MML-194 specimen (García et al., 2008), the angle between the occipital condyle and such a plane is approximately 140°. In this orientation, based on the preserved proximal portion of the left element, the basiptyergoid processes projected ventrally, unlike the MML-194 specimen (García et al., 2008), where they are projected rostroventrally. The proximal portion of left basiptyergoid processes presents a subcircular shape in cross-section. Basal tuberosities in *Kaijutitan* are large both dorsoventrally and mediolaterally, and are clearly differentiated from the basiptyergoid processes. The basal tuberosities of *Kaijutitan* are not bordered laterally. Ventrally they are bordered by a thick lip, as in *Rapetosaurus* (Curry Rogers and Forster, 2004), *Pitekunsaurus*, *Narambuenatitan*, *Saltasaurus* and MML-194 specimen, *Antarctosaurus*, *Mongolosaurus* (Mannion, 2010), *Malawisaurus* and *Muyelensaurus*. The posterior surface of the basal tuberosities are slightly concave, as in *Giraffatitan*, *Phuwiangosaurus* (Suteethorn et al., 2009), *Malawisaurus* (Gomani, 2005), *Tapuiasaurus* (Wilson et al., 2016), *Pitekunsaurus* and *Narambuenatitan*, and different from *Camarasaurus* and diplodocoids, where this surface is convex. The anteroposterior depth of basal tuberosities are nearly the half of the dorsoventral height, as in *Brachiosaurus*, *Rapetosaurus* and *Lirainosaurus* (Diez Díaz et al., 2011), different from *Narambuenatitan*, *Pitekunsaurus*, *Muyelensaurus*, *Nemegtosaurus* and *Saltasaurus*, which present sheet-like basal tuberosities, whose anteroposterior depth is nearly 20% of its dorsoventral height. The transverse width of basal tuberosities of *Kaijutitan* represents approximately half the diameter of the occipital condyle; they are very prominent and project laterally, as in *Pitekunsaurus*, although in the latter they are smaller and different from the basal tuberosities of *Narambuenatitan* (Filippi et al., 2011a,b; Fig. 3C) and *Saltasaurus* (Powell, 2003; Plate 19, A), where they are reduced. The width of both basal tuberosities (Fig. 2A–B) is almost four times the width of the foramen magnum (see Table S12), which doubles that of basal titanosaurs such as *Giraffatitan brancai* (Janensch, 1935), *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Suteethorn et al., 2009), and many titanosaurs as *Pitekunsaurus*, *Muyelensaurus*, *Narambuenatitan*, *Bonatitan*, *Antarctosaurus*, *Sarmientosaurus*, *Mongolosaurus* (Gilmor, 1933; Mannion, 2011), *Saltasaurus*, *Malawisaurus* (Jacobs et al., 1993; Gomani, 2005), *Vahiny* and *Tapuiasaurus* (Zaher et al., 2011; Wilson et al., 2016). Unlike *Kaijutitan*, in diplodocoid sauropods such as *Diplodocus* (Holland, 1906; Fig. 4) and *Suuwassea emiliae* (Harris and Dodson, 2004; Fig. 1C3), the tuberosities are very close to each other, being fused in the dicraeosaurid *Amargasaurus cazaui* (Salgado and Bonaparte, 1991, Fig. 1, Salgado and Calvo, 1992, Fig. 1B). However, the



**Fig. 3.** Anterior cervical vertebra of *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522/2 (A–B), in left lateral, (C–D), right lateral, (E–F) anterior, (G–H) and posterior, views. Scale bar: 10 cm.

ventral projection of the tuberosities is less pronounced than in most titanosaurs (e.g. *Muyelensaurus*, *Pitekunsaurus*, *Antarctosaurus*, *Rapetosaurus*, *Sarmientosaurus*, *Tapuiasaurus*). In *Kaijuititan*, the occipital condyle dorsoventral height/occipital condyle plus basal tuberosities dorsoventral height (Mannion et al., 2013, character 7) is 0.6, as in *Nigersaurus* and *Apatosaurus*, whereas in *Europasaurus*, *Mongolosaurus*, *Giraffatitan* and *Phuwiangosaurus* is greater than 0.6. This value for *Kaijuititan* may be interpreted as intermediate or even as a primitive state. Between the basal tuberosities, and below the occipital condyle, there is a basisphenoidal depression, similar to that present in *Narambuenatitan* (Filippi et al., 2011a,b; Fig. 3C). In *Kaijuititan* the basisphenoidal depression lacks a well-developed notch in the ventral midline, as is observed in *Pitekunsaurus* and, incipiently, in the MUCPv-334 specimen (Calvo and Kellner, 2006). The basal tuberosities lacks a foramina, present in *Lirainosaurus* (Diez Díaz et al., 2011; Fig. 3 and 4). The foramen for the internal carotid artery (Fig. 2C–D and G–H) is located posteriorly on the basiptyergoid processes, almost at the middle of the distance between these processes and the basal tuberosities, differing from most titanosaurs, where it is located medially to these processes. In *Jainosaurus* (Wilson et al., 2011a), *Lirainosaurus astibiae* (Diez Díaz et al., 2011; Figs. 2 and 4) and *Vahiny* (Curry Rogers and Wilson, 2014; Fig. 3C, D), this foramen is located laterally to the basiptyergoid processes, a primitive condition among non-titanosaurian sauropods (Paulina Carabajal, 2012; Curry Rogers and Wilson, 2014), such as *Amargasaurus* (Paulina Carabajal et al., 2014; Fig. 1B) and *Phuwiangosaurus* (Suteethorn et al., 2009; Fig. 9D). Because the presphenoid-parasphenoid complex is eroded and incomplete, it is possible to observe the pituitary fossa, partially exposed anteriorly, which is oval transversally and dorsoventrally compressed (Fig. 2C–D). The pituitary cavity is located as in the MML-194 specimen (García et al., 2008, Fig. 1C), anteriorly to the foramina of the internal carotids, which penetrate the cavity posteroventrally.

## 4.2. Axial skeleton

### 4.2.1. Cervical vertebrae

A complete and well-preserved anterior cervical vertebra (MAUPv-CM-522/2) (Figs. 3 and 4), probably the third one, was found near the neurocranium. Its centrum is opisthocoelous, elongated, with an elongation index lesser than 3.0 (see Table S14), as in *Alamosaurus* (Gilmore, 1922, 1946; Lehman and Coulson, 2002), *Europasaurus* and *Saltasaurus*; and very compressed laterally, especially in the middle region. This laterally compressed is interpreted as natural. Ventrally, at the level of the parapophyses, which are located anteriorly, there is a pronounced concavity (Fig. 4C–D) that lacks the medial crest observed in *Mongolosaurus* (Mannion, 2011). In the probably dicraeosaurid *Suuwassea* (Harris, 2006, Fig. 5F), and in titanosaurs such as *Pitekunsaurus*, this ventral concavity extends practically along the entire length of the vertebral centrum. On the ventral side, two ridges develop from the posterior border of the parapophyses and converge posteriorly in a median keel, which reaches the posterior edge of the vertebral centrum (Fig. 4C–D). Although the anterior condyle is slightly deformed, it is oval, wider than high, and presents a groove or median notch on its dorsal border. The posterior cotyle lacks the notch, is quadrangular with a dorsal edge concave and a ventral plane flat. The lateral surface of the vertebral centrum is anteroposteriorly concave, lacking true pleurocoel but having, mostly on the left side, two small pneumatic foramina. At both sides of the neural canal, there are the centroprezygapophyseal fossae (*cprf*). These are subtriangular and delimited by the medial division of the centroprezygapophyseal lamina (mdCPRL), the intraprezygapophyseal lamina (TPRL) and a robust

centroprezygapophyseal lamina (CPRL). To both sides of the neural canal, there are the small and triangular postzygapophyseal fossae (*cpof*), delimited medially by the medial division of the centropostzygapophyseal lamina (mdCPOL), laterally by the lateral centropostzygapophyseal lamina (ICPOL) and dorsomedially by the intrapostzygapophyseal lamina (TPOL). In *Erketu*, the *cprf* and *cpof* are larger, presenting a well-developed TPOL (Ksepka and Norell, 2006), which is absent in the cervical C3 of *Kaijuititan*. *Phuwiangosaurus* (Suteethorn et al., 2009) presents the well-developed *cprf*, whereas the anterior cervicals of *Saltasaurus* present only the *cpof* (personal obs.). The diapophyses are located at the level of the roof of the neural canal, being slightly projected ventrally. The parapophyses are dorsoventrally flat and unexcavated. They project ventrally with a greater angle than the diapophyses (Fig. 3C–F), which results in the cervical rib hanging below the level of the centrum, as in *Overosaurus paradasorum* (Coria et al., 2013; Fig. 2), although to a lesser degree than in euhelopodids (D'Emic, 2012). The prezygapophyses are gracile compared with the robust postzygapophyses. The former processes project anterodorsally, and do not surpass the anterior border of the vertebral centrum, as in the anterior cervicals of other titanosaurs such as *Futalognkosaurus* (Calvo et al., 2007c), *Pitekunsaurus* (Filippi and Garrido, 2008), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009) and *Saltasaurus* (Powell, 1992, 2003). The presence of pre-epipophyses is not possible to confirm due to preservation. The prezygodiapophyseal lamina (PRDL) is well developed, as in the cervical vertebra 4? of *Bonitasaura salgadoi* (Gallina and Apesteguía, 2015) and in the anterior cervicals of *Futalognkosaurus* (Calvo et al., 2007c). Both prezygapophyses are connected by an TPRL that delimits dorsally the roof of the neural canal. Anteriorly, between the spinoprezygapophyseal lamina (SPRL) and the TPRL, there is a small, oval spinoprezygapophyseal fossa (*sprf*). The complete neural spine is relatively low and bifid (Fig. 3), consisting of two structures (metapophyses) that are anteroposteriorly elongated and posterolaterally expanded. The lateral surface of the neural spine is slightly concave anteroposteriorly. This concavity is part of the spinodiapophysal fossa. Other titanosauriforms present bifid cervical spines: *Phuwiangosaurus*, from the C7 (Suteethorn et al., 2009; Fig. 12), *Euhelopus* from the C12, and *Huabeisaurus allocotus* Pang and Cheng, 2000 (D'Emic et al., 2013; Fig. 6), for the posterior cervical. The C3 of *Mongolosaurus* (Mannion, 2011, Fig. 7) presents a distally bifid spine, generated by spinous bifid processes formed by parallel longitudinal ridges (sensu Gilmore, 1933). The surface between both metapophyses is transversally concave, and extends anteroposteriorly from the TPRL up to a prominent bony structure located posteromedially to the metapophyses. This bony structure, cylindrical in cross-section and here called as medial tubercle, is projected posteriorly, surpassing the posterior border of the metapophyses, which can be observed in lateral view (Fig. 3A–B, G–H, and 4A–B). This medial tubercle would represent the attachment area for the intervertebral elastic ligament (Schwarz et al., 2007), cf. *Lig. elasticum interespinale* and *Lig. elasticum interlaminae/Lig. interspinale* (Tsuihiji, 2004). The robust postzygapophyses have broad subcircular articular surfaces, slightly inclined laterally, which double in size to the prezygapophyses. The postzygapophyses are connected to the neural spine by means of robust spinopostzygapophyseal laminae (SPOL), to the diapophyses by postzygodiapophyseal laminae (PODL), and one to each other by a thin TPOL. The (SPOL) bifurcates proximally in the spinal sector, generating between them deep and anteroposteriorly elongated pneumatic cavities (Figs. 3G–H and 4A–B). Similar structures are observed in the anterior and middle cervicals of the titanosaur *Pitekunsaurus* (Filippi and Garrido, 2008), although in the latter such structures are paired or divided by a septum, and present a lesser development. The PODL is single, different from the

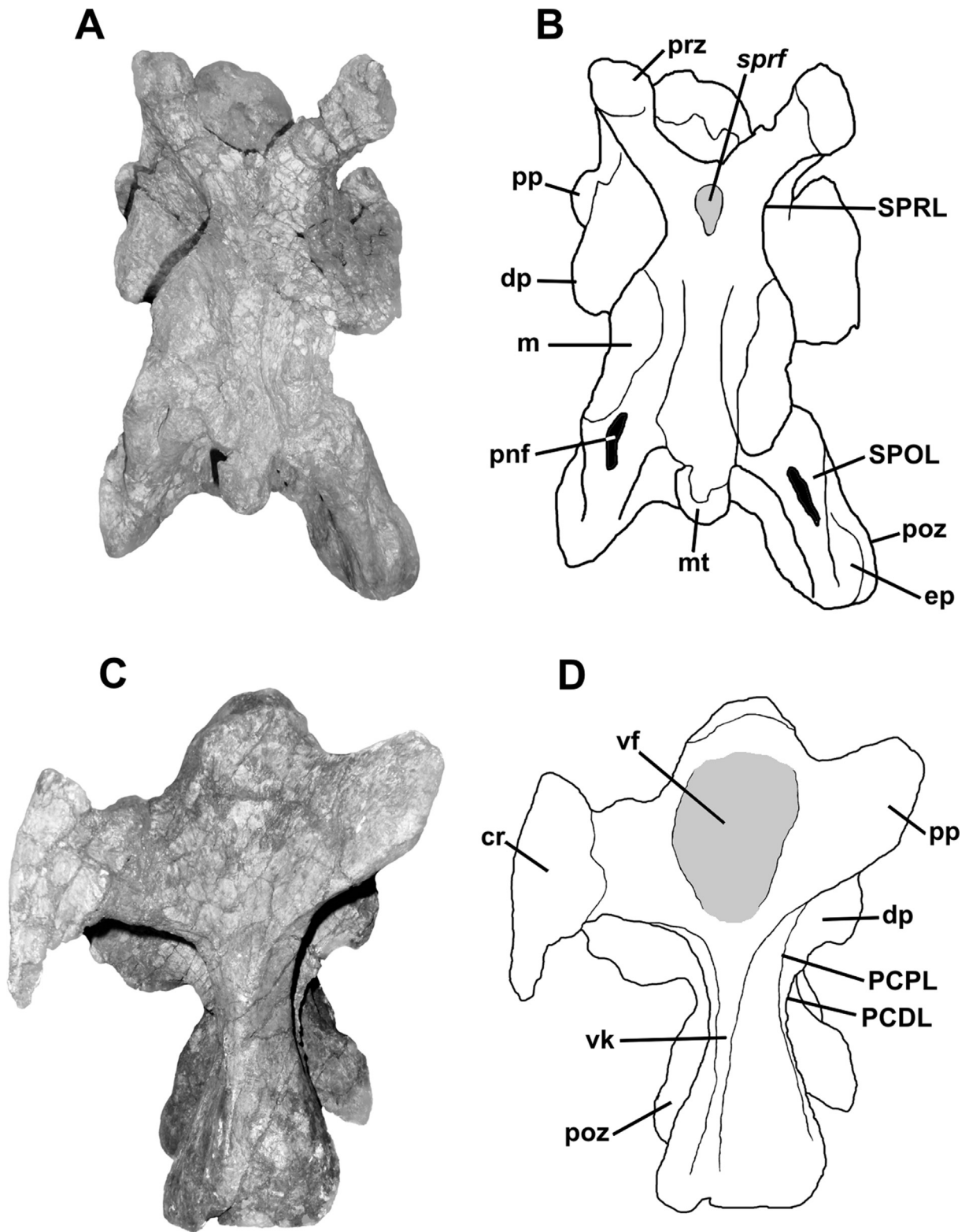


Fig. 4. Anterior cervical vertebra of *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522/2 (A-B) in dorsal, (C-D) and ventral views. Scale bar: 10 cm.



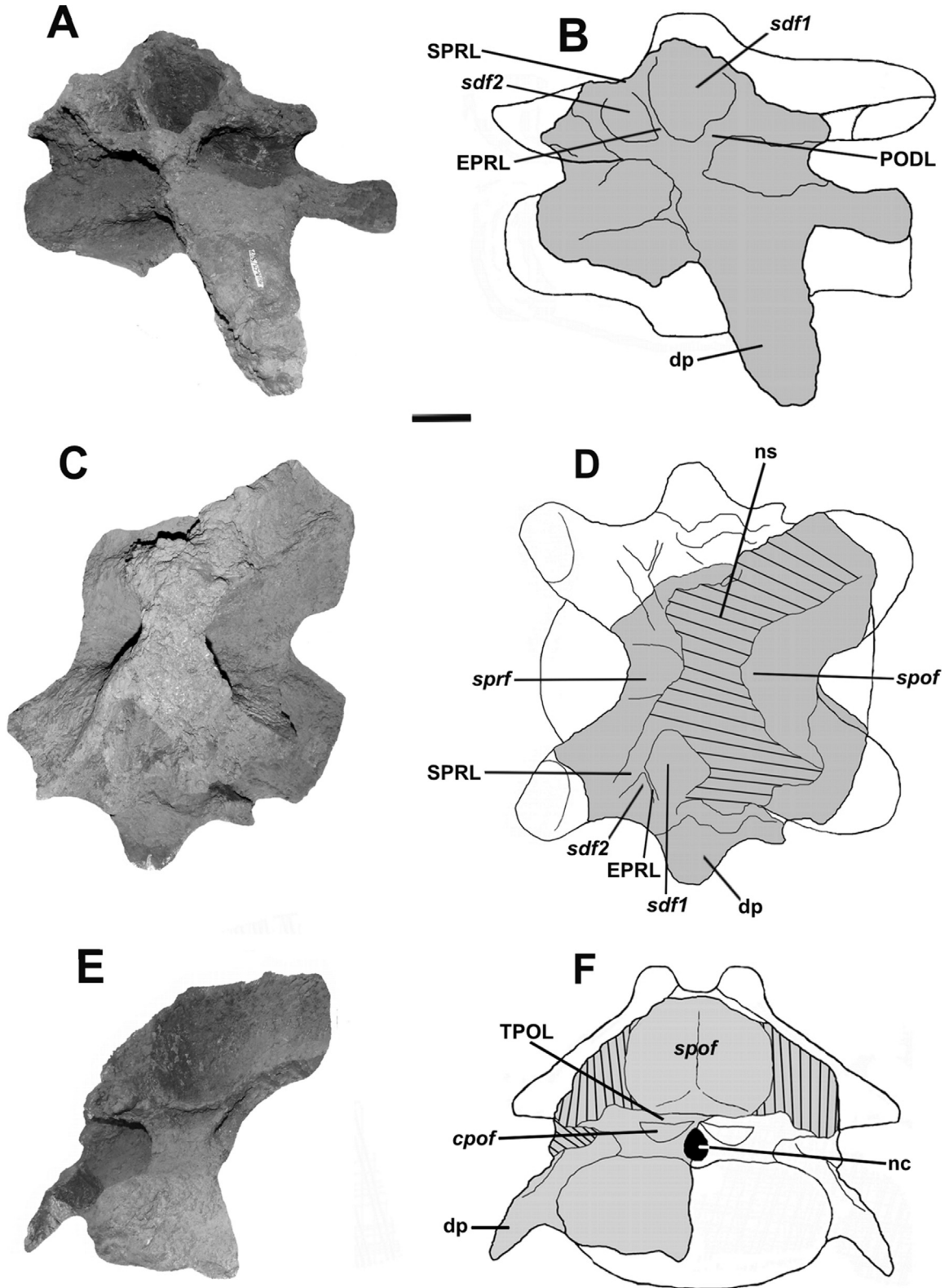


Fig. 5. Posterior cervical vertebra of *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522/9 (A-B) in left lateral, (C-D), dorsal, (E-F) and posterior views. Scale bar: 10 cm.

diapophyseal and zygapophyseal segments observed in *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2015), *Uberabatitan riberoi* (Salgado and Carvalho, 2008) and the specimen “Serie A” of Peirópolis (Powell, 1987). Postzygapophyses present epiphyses, as in *Erketu ellisoni* (Ksepka and Norell, 2006), but less developed than in *Euhelopus*

*zdanskyi* (Wilson and Upchurch, 2009), *Mongolosaurus* and *Phuwangosaurus*. The cervical vertebra lacks of an epiphysal-prezygapophyseal lamina (EPRL). Posteriorly, between the postzygapophyses and the roof of the neural canal, there is a deep and transversely wide spinopostzygapophyseal fossa (SPOF), which

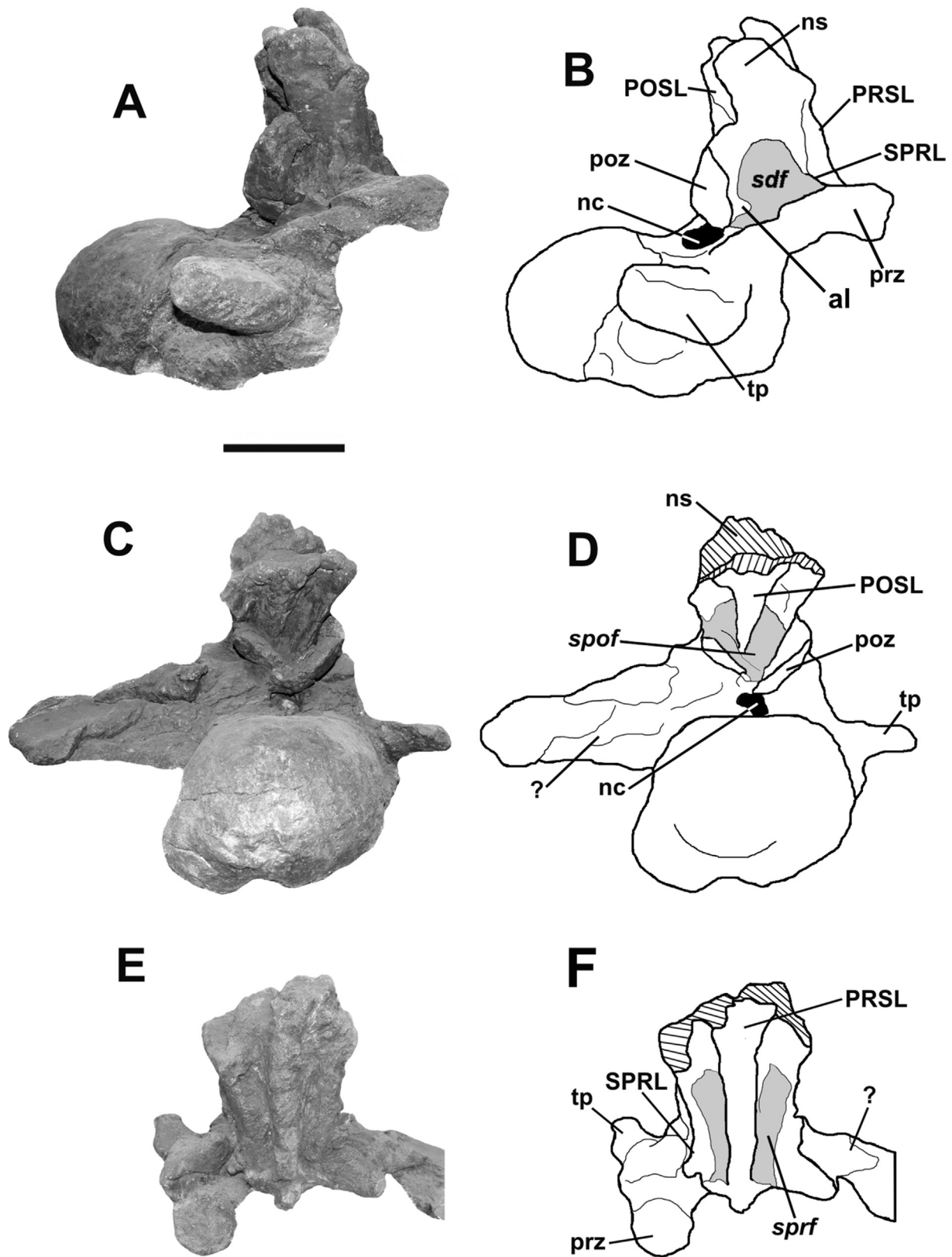
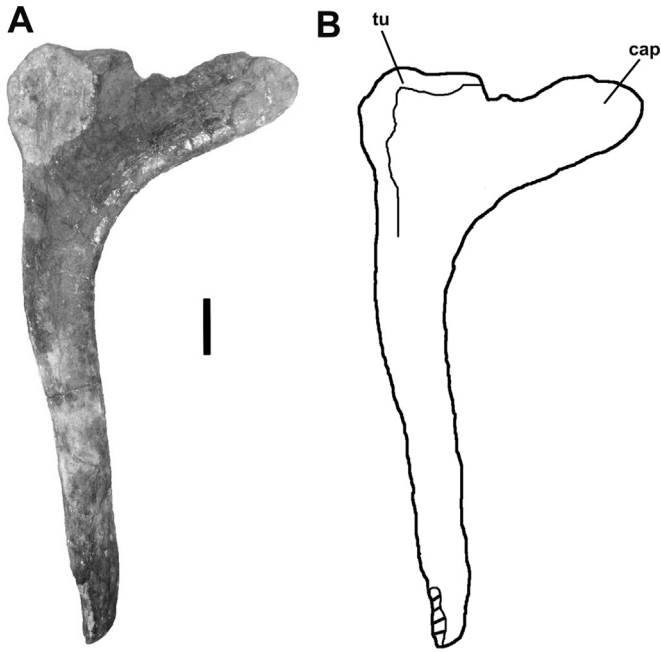


Fig. 6. Anterior caudal vertebra of *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522/35 (A-B) in right lateral, (C-D), posterior, (E-F) and anterodorsal views. Scale bar: 10 cm.

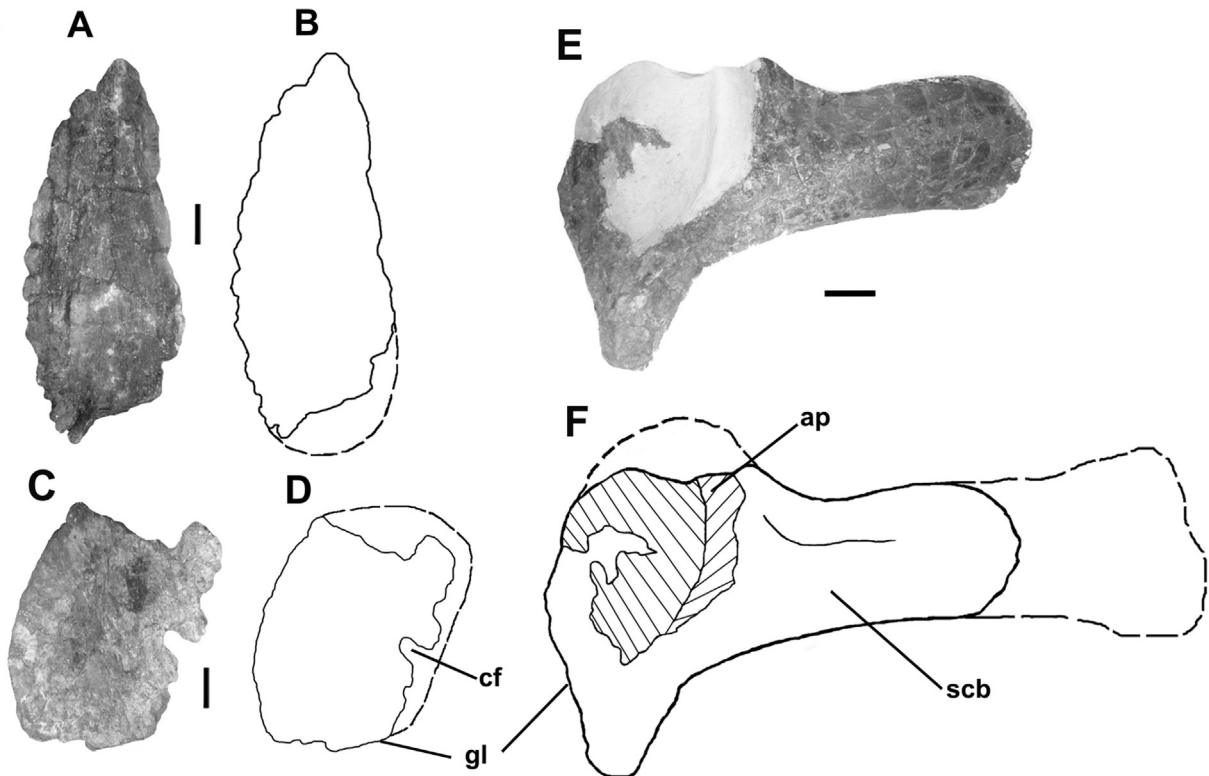


**Fig. 7.** Anterior dorsal rib of *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522/8 (A-B) in posterior views. Scale bar: 10 cm.

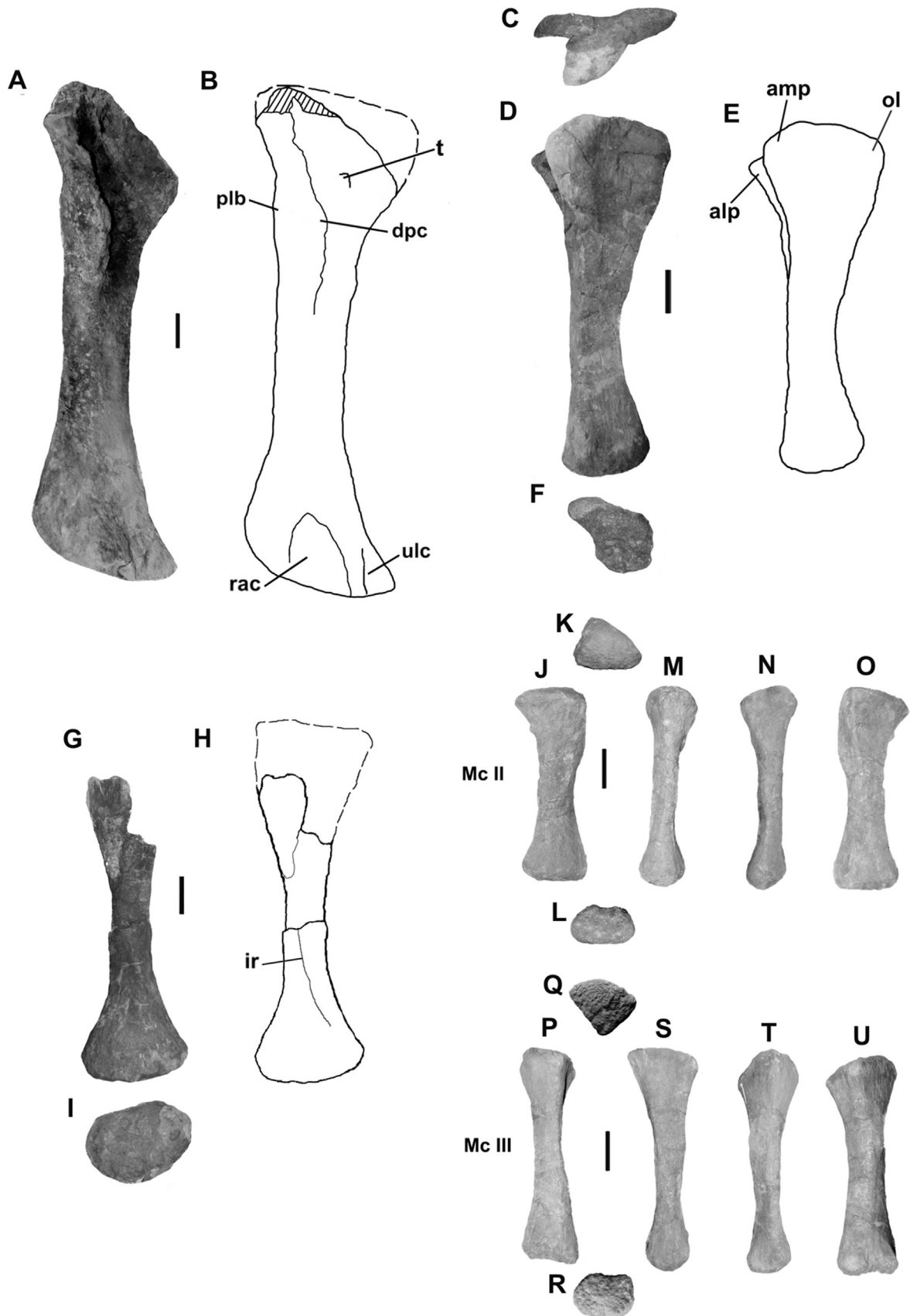
reaches the mid-length of the vertebral centrum. The articular sector of the right cervical rib has been preserved fused to the parapophysis and diapophysis, while the left proximal portion of the process was unconnected but associated with it. Posteromedially, between the capitulum and the tuberculum, both

cervical ribs have a pneumatic foramen. The anterior process of both cervical ribs is short and curved medially. The posterior process of the left rib, at least in the preserved portion, is straight, laminar and presents a ridge at its lateroventral edge that confers a “T” morphology in cross section.

The posterior cervical vertebra (MAU-Pv-CM-522/9), probably the C12, is very incomplete (Fig. 7). Only part of the left diapophysis and the posterodorsal region of the vertebral centrum are preserved. The dorsoventral inclination of the diapophysis (Fig. 5A-B and E-F) suggests that, as in the anterior cervical, the parapophysis would be ventrally projected, meaning that the cervical rib is located below the level of the vertebral centrum. The vertebra presents well-developed *sprf* and *spof*, the latter being the deepest. Although the neural spine has not been preserved, the structure of the base suggests that it would have been transversely wide and anteroposteriorly compressed. Therefore, like the previous cervical vertebra, it could have been bifid with two metapophyses, as in *Phuwiangosaurus* (Suteethorn et al., 2009). Posteriorly to the SPRL, there is a short lamina attached to it and projected posterodorsally, here interpreted as the EPRL, based on Wilson et al. (2011b) (Fig. 5A-D). The EPRL divides two deep and subtriangular supradiapofyseal fossae, *sdf1* and *sdf2*. As in the anterior cervical, posteriorly, on the left margin of the neural canal, a large, subtriangular *cpof* is observed. It is delimited by the medial division of the centropostzygapophyseal lamina (mdCPOL), the centropostzygapophyseal lateral lamina (ICPOL), and the TPOL. The *crf* and *cpof* fossae are also present in the posterior cervicals of *Overosaurus paradasorum* (Coria et al., 2013). On the other hand, the posterior cervical vertebrae of *Saltasaurus* (personal obs), *Bonitasaura* (Gallina and Apesteguía, 2015) and *Trigonosaurus pricei* (Campos et al., 2005) present only the *cpof*.



**Fig. 8.** *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. (A-B), left sternal plate (MAU-Pv-CM-522/17) in anterior views; (C-D), left coracoid (MAU-Pv-CM-522/19) in left lateral views; (E-F) and left scapula (MAU-Pv-CM-522/21) in left lateral views. Scale bar: 10 cm.



**Fig. 9.** *Kaijutitan maii* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522/34 (A-B) right humerus in anterior view; left ulna MAU-Pv-CM-522/12 (A) in proximal, (B-C), medial, (D) and distal views; right radius MAU-Pv-CM-522/31 (G-H) in posterior, (I), and distal views; right metacarpal II MAU-Pv-CM-522/32 (J), in anterior, (K), proximal, (L), distal, (M), lateral, (N), medial, (O) and posterior views; right metacarpal III MAU-Pv-CM-522/33 (P), in anterior, (Q), proximal, (R), distal, (S), lateral, (T), medial, (U) and posterior views. Scale bar: 10 cm.

#### 4.2.2. Caudal vertebra

The anterior caudal vertebra of *Kaijuitan maui* (MAU-Pv-CM-522/35) is procoelous, with the centrum being slightly wider than high (see Table S14) and with a prominent condyle (Fig. 6C–D). The lateral faces of the centrum are slightly concave anteroposteriorly. They lack of pleurocoels and any other excavations. In posterior view (Fig. 6C–D) is observed a prominence on the left ventral edge, which corresponds to the articular facet for the chevrons. The right transverse processes are well developed and project lateroposteriorly. The tubercle on the dorsal margin present in *Baurutitan* (Kellner et al., 2005) is not observed in *Kaijuitan*. The left transverse process presents an indeterminate fused bone that prevents observing its morphology. The neural arch is on the anterior half of the vertebral centrum, almost on the anterior border. The prezygapophyses have subcircular articular surfaces; these are short, robust, and projected anterodorsally with an angle of nearly 45° with respect to the horizontal. The prezygapophyses lack the expanded articular surfaces that characterize some aeolosauroids, and their cruvature in lateral view is interpreted as a preservation artefact. The prezygapophyses are connected to the spine by short spinoprezygapophyseal laminae. The neural spine is incomplete distally; it is compressed anteroposteriorly as in *Patagotitan* (Carballido et al., 2017; Fig. 2 I and L) and *Bonitasaura* (Gallina and Apesteguía, 2015; Fig. 7C), and widens towards its distal end as in *Futalognkosaurus* (Calvo et al., 2007c, Figs. 16 and 17). It is subsequently tilted at an angle of approximately 95°–100° with respect to the horizontal, as in *Giraffatitan* (Janesch, 1950; Fig. 3), *Phuwangosaurus* (Suteethorn et al., 2009; Fig. 16C), *Mendozasaurus* (Fig. González Riga, 2003; Fig. 5A, B and E), *Malawisaurus* (Gomani, 2003; Fig. 14), *Baurutitan* (Kellner et al., 2005; Fig. 16), *Petrobrasaurus* (Filippi et al., 2011a; Fig. 5C and E), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009, Fig. 27C and D), *Bonitasaura* (Gallina and Apesteguía, 2015, Fig. 7C), *Muyelensaurus* (Calvo et al., 2007b, Fig. 9) and *Saltasaurus* (Powell, 1992, Fig. 21B). In *Narambuenatitan* (Filippi et al., 2011b; Fig. 8A–D), *Epachthosaurus* (Martínez et al., 2004; Fig. 6A) and *Neuquensaurus* (Salgado et al., 2005; Fig. 6B and C), the anteriormost caudal vertebrae have neural spines with a very marked posterior inclination angle of approximately 140°–145° with respect to the horizontal. Conversely, *Trigonosaurus* presents anterior caudal vertebrae (Campos et al., 2005, Fig. 25), with the neural spine inclined forward at an angle of approximately 80°–85° with respect to the horizontal. The neural spine presents well-developed, robust prespinal and postspinal laminae (Fig. 6C–F), as in *Mendozasaurus* (González Riga, 2003, Fig. 4E and 5A), *Patagotitan* (Carballido et al., 2017, Fig. 2H and J) and *Bonitasaura* (Gallina and Apesteguía, 2015; Fig. 7A and B), which extend to the distal end of the neural spine. The postspinal lamina widens distally. The anterior caudal vertebra of *Kaijuitan* presents a short SPRL similar to that observed in *Mendozasaurus* and *Patagotitan*. The articular surfaces of the postzygapophyses are subtriangular and are united to the spine by short SPOL. Both postzygapophyses are united ventrally forming an angle of nearly 45°, delimiting a deep postspinal fossa. The vertebrae lack the hyposphene-hypantrum complex present in the anterior caudals of *Epachthosaurus* (Martínez et al., 2004, Fig. 7B). Laterally, the neural spine presents a depression (Fig. 6A–B), the spinodiapophyseal fossa (*sdf*), delimited anteriorly by the SPRL and later by the SPOL. Ventrally in this depression, there is evidence of the existence of a thin accessory lamina that join prezygapophyses and postzygapophyses.

#### 4.2.3. Dorsal ribs

A left dorsal rib of *Kaijuitan* (MAU-Pv-CM-522/11), probably the 2nd one, has been preserved (Fig. 7). This assignment is based on comparisons with the titanosaur *Overosaurus* (Coria et al., 2013; Fig. 7), which preserves the first four pairs of articulated dorsal ribs.

The rib preserves the proximal two thirds, lacking the distal end. As in the 2nd dorsal rib of *Overosaurus*, the capitulum is twice as long as the tubercle, and is relatively more gracile. The element, formed by the capitulum and the tubercle, has a convex anterior face and a concave posterior face, as in rebbachisaurids, *Camarasaurus* and *Europatitan* (Torcida Fernández-Baldor, 2017, Fig. 9), a character interpreted as a neosauropod synapomorphy (sensu Wilson and Sereno, 1998). No pneumatic foramina are observed, unlike most Titanosauriformes. The rib shaft is almost straight with a subtriangular cross section in the proximal sector.

In addition, another dorsal rib has been recovered from the quarry (MAU-Pv-CM-522/27), which is incomplete proximally. Other fragments are MAU-Pv-CM-522/8 and 18. They are compressed and slightly curved lateromedially.

### 4.3. Appendicular skeleton

#### 4.3.1. Sternal plate

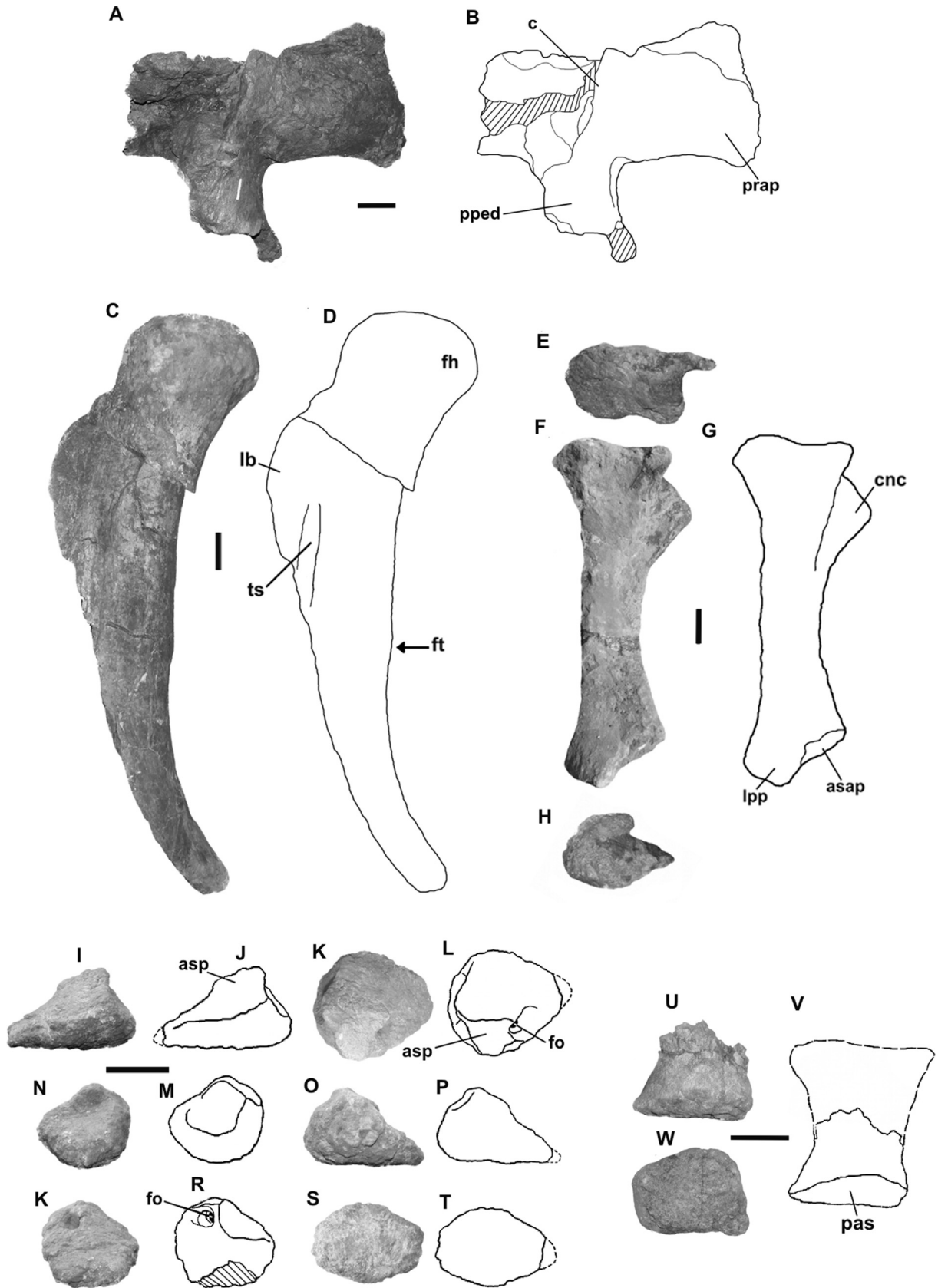
The left sternal plate of *Kaijuitan* (MAU-Pv-CM-522/17) is incomplete at its distal end. In spite of this, an oval morphology is inferred (Fig. 8A–B), similar to that present in basal macronarians such as *Camarasaurus*, basal titanosauriforms such as *Giraffatitan*, and in other titanosaurs such as *Savannasaurus* (Poropat et al., 2016; Fig. 4j). This morphology differs from the typical semilunar shape present in most titanosaurs. The medial border is clearly convex while the lateral border is practically straight or subtly concave. The ventral crest, present in many titanosaurs (e.g. *Saltasaurus*, *Epachthosaurus*, *Lirinosaurus*), is absent. The sternal plate/humerus length ratio is approximately 0.63 (0.65 or less is state 0 for Character 154 in Upchurch, 1998) as in *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*, *Petrobrasaurus* (0.53) and *Narambuenatitan* (0.65). In derived titanosaurs such as *Alamosaurus*, *Opisthocoelicaudia* and *Mendozasaurus*, the sternal plate/humerus length ratio is 0.75 or greater (Character 154, state 1; Upchurch, 1998).

#### 4.3.2. Coracoid

The left coracoid of *Kaijuitan* (MAU-Pv-CM-522/19) is incomplete in the sector of the articulation with the scapula and in its dorsal sector (Fig. 8C–D). It is deeper dorsoventrally than long anteroposteriorly, as in the titanosauriform *Sauroposeidon proteles* Wedel et al. 2000 (D'Emic, 2013; FWMSH 93B-10-39), "*Paluxysaurus jonesi*" Rose, 2007; Fig. 21). It has a rounded anteroventral rim, as in *Sauroposeidon*, *Euhelopus*, *Giraffatitan*, *Brachiosaurus* (Riggs, 1903, Fig. 3), *Ruyangosaurus*, *Dreadnoughtus* (Lacovara et al., 2014, Fig. 2B), *Malawisaurus* (Gomani, 2005, Fig. 19C), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 33B), *Tapuiasaurus* (Zaher et al., 2011; Fig. 5A), also present in most non-somphospondylan sauropods (Wilson, 2002), unlike the quadrangular edge observed in *Cedarosaurus* (Tidwell et al., 1999, Fig. 6), *Rinconsaurus*, *Quetecsaurus* (González Riga and Ortíz, 2014, Fig. 10) and saltasaurids. As in *Camarasaurus*, *Europasaurus*, *Euhelopus*, *Malawisaurus*, *Rapetosaurus* and the non-neosauropod sauropods (i.e., *Shunosaurus*, *Patagosaurus*, *Haplocanthosaurus*), the anteroventral border lacks the lip and the infraglenoid fossa observed in the basal macronarian *Tehuelchesaurus benitezzi* (Rich et al., 1999), the titanosaurs *Rinconsaurus*, *Quetecsaurus* and *Patagotitan* (Carballido et al., 2017; Fig. 2P) and saltasaurids. The poor preservation of the articulation with the scapula prevents to observe whether the coracoid foramen was open or closed.

#### 4.3.3. Scapula

The material corresponds to the right scapula (MAU-Pv-CM-522/10), incomplete in its anterior edge, the sector of the glenoid cavity and the supraglenoid fossa. The poor preservation impedes to know if the glenoid cavity was deflected medially as many



**Fig. 10.** *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522/25 (A-B) ilium in medial views; (C-D), right femur MAU-Pv-CM-522/29 in anterior view; right tibia MAU-Pv-CM-522/28 (E), in proximal, (F-G), lateral, (H), and distal views; left astragalus MAU-Pv-CM-522/13 (I-J), in anterior, (K-L), proximal, (N-M), lateral, (O-P), posterior, (K-R), medial, (S-T) and distal views; right metatarsal II MAU-Pv-CM-522/3 (U-V), in anterior, (W), and distal views. Scale bar: 10 cm.

titanosaurs. In the same way, it is not possible to observe ridges or processes on the scapular blade. The acromial process and the distal end of the scapular blade are not preserved (Fig. 8E–F). Both the anterodorsal and posteroventral edges of the scapular blade are slightly concave, as in *Pitekunsaurus* (Filippi and Garrido, 2008, Fig. 8) and *Muyelensaurus* (Calvo et al., 2007b, Fig. 12). The cross-section of the scapular blade presents a “D” shape morphology, as in *Ligabuesaurus* (Bonaparte et al., 2006), *Chubutisaurus* (del Corro, 1975) and *Antarctosaurus*. The medial ventral process observed in *Chubutisaurus* (Carballido et al., 2011, Fig. 9), *Wintonotitan* (Hocknull et al., 2009, Fig. 16), *Ligabuesaurus* (Bonaparte et al., 2006), *Vouivria* (Mannion et al., 2017; Fig. 16), and *Patagotitan* (Carballido et al., 2017; Fig. 2P), is absent in *Kaijutitan*.

#### 4.3.4. Humerus

The right humerus of *Kaijutitan* (MAU-Pv-CM-522/34) is incomplete in its proximal portion (Fig. 9A–B). The shaft is anteroposteriorly compressed in cross section. The deltopectoral extends almost to the mid-length of the diaphysis crest, maintaining the same mediolateral width throughout its entire extension, unlike *Isisaurus colberti* (Jain and Bandyopadhyay, 1997; Fig. 20), where the crest is very short and restricted to the proximal third of the humerus. The deltopectoral crest is strongly inclined medially, as in *Opisthocoelicaudia*, *Gondwanatitan* (Kellner and Azevedo, 1999; Fig. 20), *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 5I; González Riga et al., 2018; Fig. 14B) and *Petrobrasaurus* (Fig. Filippi et al., 2011a, Fig. 6A), differing from the slight medial inclination observed in *Malawisaurus* and *Chubutisaurus*. In many sauropods such as *Ligabuesaurus* (Bonaparte et al., 2006; Fig. 6A), *Alamosaurus*, *Narambuenatitan* (Filippi et al., 2011b; Fig. 10B), *Rinconosaurus*, *Muyelensaurus* (Calvo et al., 2007b; Fig. 12B), *Malawisaurus*, *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 35A) and *Saltasaurus*, the deltopectoral crest is anteriorly projected. On the anterior surface of the proximal third, a slightly tuberosity is observed, which is interpreted as attachment of the *M. coracobrachialis*, as in *Patagotitan* (Carballido et al., 2017; Fig. 2Q), *Ruyangosaurus*, *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015; Fig. 10A) and *Neuquensaurus* (Otero, 2010). On the lateral margin of the posterior surface, leveled with the most prominently developed portion of the deltopectoral crest, a strong bulge is observed, which is interpreted as the area for insertion of the *M. scapulohumeralis anterior*, as in *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Fig. 7C and D), *Notocolossus* (González Riga et al., 2016; Fig. 4A), *Patagotitan* (Carballido et al., 2017; Fig. 2R), *Wintonotitan* (Poropat et al., 2014; Fig. 8C), *Mendozasaurus* (González Riga et al., 2018) and *Narambuenatitan*. The distal end of the humerus presents a slight medial torsion with respect to the proximal end. Distally, the radial condyle is more developed than the ulnar condyle, as in *Petrobrasaurus* and *Neuquensaurus*. In *Rapetosaurus*, the ulnar condyle is slightly larger than the radial condyle (Curry Rogers, 2009). The condyles are separated by a shallow groove as in *Chubutisaurus* and different to the well development fossa present in saltasaurines (Otero, 2010).

#### 4.3.5. Ulna

The left ulna of *Kaijutitan* (MAU-Pv-CM-522/12) (Fig. 9C–F) is moderately robust, with a robustness index of 0.24, similar to *Rapetosaurus* (0.23), lesser than *Neuquensaurus* (0.29) and *Yongjinglong datangi* (Li -Guo Li et al., 2014; Fig. 13 and 14) (0.33) and greater than *Argyrosaurus* (0.19). In proximal view, the ulna is triradiate, a configuration conferred by the olecranon and the anteromedial and anterolateral processes. The olecranon process is not prominent, and it is located approximately at the level of the anteromedial and anterolateral processes (Fig. 9D–E), as in *Camarasaurus*, *Europasaurus*, *Bonitasaura* and *Dreadnoughtus schrani* (Lacovara et al., 2014). The anteromedial process have a similar

length than the anterolateral process (Fig. 9C), as in *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015; Fig. 11F), *Malawisaurus* and *Argyrosaurus superbus* Lydekker (1893) and different from *Rapetosaurus*, *Elaltitan lilloi* (Mannion and Otero, 2012; Fig. 7E), *Narambuenatitan* (Filippi et al., 2011a,b; Fig. 10A1), *Pitekunsaurus*, *Muyelensaurus* and *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 4A5) where the anteromedial processes is longer than the anterolateral process. The anteromedial process is concave in medial and lateral views, a condition that is present in several titanosauriforms (Poropat et al., 2014). The anterolateral process is almost parallel to the olecranon process. This position might have been affected by crushing. The radial surface of the ulna is concave. The distal end is oval, as in *Narambuenatitan* (Filippi et al., 2011a,b; Fig. 10 A3) and different from *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 37E), *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015; Fig. 11H), *Elaltitan* (Mannion and Otero, 2012; Fig. 7F) and *Pitekunsaurus*, where it is rather circular. The distal end of the ulna has a depression on its anteromedially face (Fig. 9F), where it would articulate with the radius.

#### 4.3.6. Radius

The distal two-thirds of the right radius of *Kaijutitan* (MAU-Pv-CM-522/31) is preserved (Fig. 9G–I). The distal end of the radius is robust and widened in relation to the narrow and slender shaft, which is subelliptic in cross-section. The distal articular face is oval, with the major axis lateromedially oriented, as in *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015, Fig. 12B), *Mendozasaurus* (González Riga et al., 2018, Fig. 16D), *Bonitasaura* (Gallina and Apesteguía, 2015; Fig. 12C) and *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 5A7), and different from *Argyrosaurus* (Mannion and Otero, 2012; Fig. 2E), where it is subtriangular and slightly expanded. The distal end is approximately twice the minimum width of the diaphysis as in *Chubutisaurus* (Carballido et al., 2011). The distal lateral end is beveled as in *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015; Fig. 12) and *Bonitasaura salgadoi* (Gallina and Apesteguía, 2015; Fig. 12A and B). This beveling is also present in several somphospondyls (Wilson, 2002; Mannion et al., 2013) and in several basal eusauropods (Mannion et al., 2013; Mateus et al., 2014). In the distal third of the diaphysis, on the posterior face, a short ridge is observed, which would correspond to the interosseous ridge present in other titanosaurines, as *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 36), *Mendozasaurus* (González Riga et al., 2018; Fig. 16 C), *Bonitasaura* (Gallina and Apesteguía, 2015; Fig. 12 B) and *Neuquensaurus* (Otero, 2010; Fig. 5).

#### 4.3.7. Metacarpus

Only the right metacarpals II and III (MAU-Pv-CM-522/32 and 33) (Fig. 9J–U), have been recovered, complete and in a very good state of preservation (Fig. 14). Metacarpal III is longer than metacarpal II, as in *Sauroposeidon* (“*Paluxysaurus jonesi*” Rose, 2007), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009, Fig. 38), *Wintonotitan* (Poropat et al., 2014) and many other sauropods (Upchurch, 1998). On the contrary, in *Camarasaurus* sp. SMA 0002 (Tschopp et al., 2015), *Alamosaurus* (Gilmore, 1946), *Argyrosaurus* (Mannion and Otero, 2012, Fig. 3) and *Petrobrasaurus* (Filippi et al., 2011a, Fig. 6D), metacarpal II is the longest. In *Mendozasaurus* (González Riga et al., 2018) the longest metacarpal is metacarpal IV, followed by metacarpals II and III, of equal length. The distal end of metacarpals II and III does not show the presence of joint surfaces for phalanges, as in *Camarasaurus* (Tschopp et al., 2015) and *Giraffatitan* (“*Bra-chiosaurus*”, Janesch, 1914).

*Metacarpal II.* (Fig. 9J–O) Metacarpal II of *Kaijutitan* presents a straight diaphysis with the ends proportionally widened, as in *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015; Fig. 13 M and J), and *Rinconosaurus* (Calvo and González Riga, 2003), while metacarpal II of *Bonitasaura* (Gallina and Apesteguía, 2015; Fig. 12), *Neuquensaurus* and *Petrobrasaurus* (Filippi et al., 2011a; Fig. 6D), shows a slight

widening only at its proximal end. The proximal end, which is slightly convex, and the flat distal end have rough surfaces. In cross-section, the proximal end is subtriangular and the distal end is subrectangular, as in *Petrobrasaurus*, *Wintonotitan* (Poropat et al., 2015; Fig. 15 B), and *Mendozasaurus* (González Riga et al., 2018; Fig. 18G), unlike the distal quadrangular end observed in *Bonitasaura*. The posteromedial face for the articulation with metacarpal I is proximally concave as in *Bonitasaura* and *Rinconsaurus*, as well as the posterolateral face for the articulation with metacarpal III. The anterior face is practically flat. On the proximal third of the posteromedial face there is a tuberculum, which is probably for the insertion of the ligaments of the flexor muscles of the hand (*M. flexores digitorum profundi*, sensu Otero, 2018).

**Metacarpal III.** (Fig. 9P–U) Like metacarpal II, metacarpal III of *Kaijuitan* has a straight diaphysis with its ends widened, as in *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015; Fig. 13M and J), *Mendozasaurus* (González Riga et al., 2018; Fig. 18P) and *Chubutisaurus* (Carballido et al., 2011; Fig. 12). The proximal and distal ends have rough surfaces, while the proximal surface is slightly convex and the distal surface relatively flat. The proximal end is subtriangular in cross-section, while the distal one is subquadrangular, as in *Chubutisaurus*, *Epachthosaurus* (Martínez et al., 2004, Fig. 10) and *Argyrosaurus* (Mannion and Otero, 2012, Fig. 3D), and unlike *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015; Fig. 13P), *Wintonotitan* (Poropat et al., 2014; Fig. 16B), *Aeolosaurus* sp. MPCA-27100 (Salgado et al., 1997; Fig. 4A) and *Mendozasaurus* (González Riga et al., 2018; Fig. 18M), where it is subrectangular. The posteromedial face for the articulation with metacarpal II is slightly concave, as in *Rinconsaurus*, while the posterolateral face for the contact with metacarpal IV is slightly convex as in *Bonitasaura*. On the proximal third of the posteromedial face, there is the tuberculum for the insertion of ligaments for the flexor muscles of the hand (*Mm. flexores digitorum profundi*, sensu Otero, 2018), also observed in metacarpal II.

#### 4.3.8. Ilium

A fragment of bone (MAU-Pv-CM-522/25) is interpreted as part of a left ilium (Fig. 10A–B). The fragment consists in part of the preacetabular process, the proximal sector of the pubic pedicel and part of the iliac blade. Although the bad preservation of the material prevents a detailed description, it is possible to infer that the preacetabular process was recurved and expanded laterally, as in other titanosauriforms such as *Ruyangosaurus* (Lu et al., 2014; Fig. 3-14A), *Epachthosaurus* (Martínez et al., 2004; Fig. 11A), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 39), *Trigonosaurus* (Campos et al., 2005; Fig. 21), *Rinconsaurus* (Calvo and González Riga, 2003; Fig. 3B) and *Overosaurus* (Coria et al., 2013; Fig. 5A). The pubic pedicel is relatively long. Its anterior surface is convex and its posterior surface, which is part of the acetabulum, is concave. On the dorsal edge of the pubic pedicel there is a prominent crest, which corresponds to the articulation with the second sacral rib, as observed in *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 39A), *Muyelensaurus* (MAU-Pv-LL-432) and *Rinconsaurus* (MAU-Pv-CRS-275/2).

#### 4.3.9. Femur

The left femur of *Kaijuitan* (MAU-Pv-CM-522/29) is incomplete in two sectors: laterodistally and in the area of the greater trochanter (Fig. 10C–D). The diaphysis is anteroposteriorly compressed and elliptical in cross-section, but also has undergone some crushing. The femoral head projects dorsomedially: it is prominent, robust, with the rough articular surface. In the proximal portion, on the posterolateral surface, the femur presents a ridge, which corresponds to the trochanteric shelf, present in sauropods such as *Neuquensaurus* (Otero, 2010, Fig. 1A3 and A4), *Mendozasaurus*, *Petrobrasaurus*, *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 43C) and *Pitekunsaurus*. The lateral protuberance, very noticeable, is placed

on the lateral edge of the diaphysis, below the position where the greater trochanter would be, as in other Titanosauriformes (Salgado et al., 1997; Wilson and Sereno, 1998). The fourth trochanter is located posteriorly on the caudomedial margin of the shaft. Although the femur is not complete, it would be placed near to the middle of the shaft, as in *Giraffatitan*, *Chubutisaurus* (Carballido et al., 2011; Fig. 14A and B), *Ligabuesaurus*, *Ruyangosaurus* (Lu et al., 2014; Fig. 3-19B), *Epachthosaurus* (Martínez et al., 2004; Fig. 12A), *Rinconsaurus* (Calvo and González Riga, 2003; Fig. 3C) and *Mendozasaurus*. On the contrary, in *Brachiosaurus*, *Phuwiangosaurus* (Martin et al., 1999; Fig. 18-2), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 43B and C), *Bonitasaura*, *Patagotitan* (Carballido et al., 2017, Fig. 25), *Petrobrasaurus*, *Narambuenatitan* (Filippi et al., 2011b, Fig. 11A), *Neuquensaurus* (Otero, 2010, Fig. 10A3 and A4) and *Saltasaurus*, the fourth trochanter is located on the proximal third of the diaphysis. There is no evidence for a midline ridge (intermuscularis cranialis line) on the anterior surface of the shaft.

#### 4.3.10. Tibia

The right tibia of *Kaijuitan* (MAU-Pv-CM-522/28) is almost complete, lacking only part of the distal end (Fig. 10E–H). Both ends are well developed, with the proximal end enlarged as in other sauropods. It is a relatively robust bone (see robustness index in Table S15, Supplementary information), like that of *Chubutisaurus* (Carballido et al., 2011), *Ophisthocoeleicaudia*, *Neuquensaurus* (Otero, 2010) and *Saltasaurus*, unlike the gracile tibia of other sauropods such as *Jainosaurus* (Wilson et al., 2011a) and *Laplatasaurus* (Gallina y Otero, 2015). The proximal end is lateromedially compressed, with the articular surface subrectangular (Fig. 10E), different from the oval contour present in *Ruyangosaurus* (Lu et al., 2014; Fig. 3.21B), *Petrobrasaurus* (Filippi et al., 2011a; Fig. 6G), *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009; Fig. 44E), *Bonitasaura* (Gallina and Apesteguía, 2015; Fig. 15E) and *Mendozasaurus* (González Riga, 2003; Fig. 6A), and the subcircular contour observed in other sauropods such as *Tastavinsaurus* (Canudo et al., 2008; Fig. 14E), *Gobititan* (You et al., 2003; Fig. 2), *Ligabuesaurus*, *Chubutisaurus* (Carballido et al., 2011, Fig. 15C), *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015; Fig. 20B), *Jainosaurus* (Wilson et al., 2011a; Fig. 7E), *Laplatasaurus* (Gallina y Otero, 2015; Fig. 2.5), *Uberabatitan* (Salgado and Carvalho, 2008, Fig. 19B) and *Neuquensaurus* (Otero, 2010, Fig. 11A6). The cnemial crest is triangular (Fig. 16D–E), as in *Laplatasaurus*, *Bonitasaura* (Gallina and Apesteguía, 2015; Fig. 15D) and *Neuquensaurus*, different from the curved cnemial crest present in *Chubutisaurus* (Carballido et al., 2011, Fig. 15A), *Lirainosaurus* (Díez Diaz et al., 2013; Fig. 5, 6 and 7), *Diamantinasaurus* (Poropat et al., 2015; Fig. 20C and E), *Petrobrasaurus* (Filippi et al., 2011a, Fig. 6H–I) and *Bonititan* (Salgado et al., 2014; Fig. A and B). The cnemial crest is anteriorly projected, as in *Turiasaurus* (Royo-Torres et al., 2006) and *Patagosaurus fariasi* (Bonaparte, 1979), and different from the anterolateral projection observed in most eusauropods (Wilson and Sereno, 1998). Posterolaterally to the cnemial crest, the tibia lacks the protuberance present in *Uberabatitan* (Salgado and Carvalho, 2008, Fig. 19B) and *Ophisthocoeleicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977: pl. 14). Laterally on the cnemial ridge, there is a concave depression corresponding to the articular surface for the proximal end of the fibula. The distal end is similar to *Chubutisaurus*, with the posteroventral process reduced and the articular surface for the ascending process of the astragalus well developed, forming a step-like shape (Carballido et al., 2011).

#### 4.3.11. Astragalus

The left astragalus of *Kaijuitan* (MAU-Pv-CM-522/13) (Fig. 10 I–T) is well preserved but incomplete in its medial portion. The astragalus exhibits the wedge morphology observed in other



Neosauropoda (Upchurch, 1995, 1998). It is wider (mediolaterally) than high (proximodistally), as in *Janeschia robusta* (Bonaparte et al., 2000; Figs. 6 and 7), *Camarasaurus grandis* (Wilson and Sereno, 1998; Fig. 33), *Giraffatitan* and *Lusotitan atalaiensis* (Mannion et al., 2013; Fig. 19), lacking the pyramidal morphology present in most titanosaurs (Wilson, 2002). In proximal view, the astragalus is subtriangular, tapering medially. The anterior and lateral edges are rounded, differing from the straight edges observed in *Bonitasaura* and *Diamantinasaurus*. The surface of the astragalus, especially its distal surface, is rugose probably due to the presence of cartilage. The ascending process, although distally incomplete, is relatively prominent, but not so as in *Uberabatitan* (Salgado and Carvalho, 2008) and *Savannasaurus elliotorum* (Poropat et al., 2016). Because the ascending process is distally incomplete, it is not possible to know if it was posteriorly projected. At the base of the ascending process, the astragalus presents a wide, undivided subcircular pit, within which there is a single foramen, as in *Giraffatitan*, *Bonitasaura*, *Neuquensaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Epachthosaurus* and *Notocolossus*, a different condition from the divided fossa present in basal macronarians and diplodocoids (Gallina and Apesteguía, 2015). The lateral side of the ascending process presents a slightly concave surface for the contact with the distal end of the fibula, which lacks a laterally directed ventral shelf as observed in most sauropods (e.g. *Notocolossus*, *Uberabatitan*, *Diamantinasaurus*) and absent in several titanosauriformes like *Euhelopus*, *Giraffatitan* and *Gobititan* (Mannion, 2013). In specimen MUCPV-1533 (González Riga et al., 2008), this concavity is present but is less marked. The articular surface for the tibia is inclined medially in a relatively marked angle, as in *Aeolosaurus* sp. (Salgado et al., 1997), although at a lower angle than in *Uberabatitan* and *Savannasaurus*. While in saltasaurids the astragalus is transversely reduced, covering only a part of the surface of the distal end of the tibia (e.g. *Opisthocoelicaudia* 54% and *Neuquensaurus* 56%, Salgado and Carvalho, 2008), the astragalus of *Kaijütitan* would cover a larger surface, probably 80%, being similar to that observed in *Gobititan shenzhouensis* (You et al., 2003; Fig. 2) and *Erketu* (Ksepka and Norell, 2006; Fig. 10). In *Euhelopus* (Wilson and Upchurch, 2009, Fig. 25), the astragalus covers completely the distal end of the tibia. Ventrally, the astragalus presents a convex rough surface, as in *Giraffatitan*, *Euhelopus*, *Erketu*, *Gobititan*, *Opisthocoelicaudia* and *Bonitasaura*, probably for articulation with the metatarsals II and III.

#### 4.3.12. Metatarsus

Only the distal portion of the right metatarsal II of *Kaijütitan* has been preserved (MAU-Pv-CM-522/3) (Fig. 10U-W). Although it is incomplete, it is observed that the preserved portion of the diaphysis is dorsoplantarly compressed, as in the basal macronarian *Camarasaurus* (SMA 0002, Tschopp et al., 2015) and the titanosaurs *Gobititan*, *Muyelensaurus* and the specimen NMMNH P-4996 (D'Emic et al., 2011). The distal articular surface is rugose, as in most sauropods (e.g. *Ligabuesaurus*, *Muyelensaurus*, MUCPV-1533 and *Notocolossus*), probably owed to the existence of cartilage. The distal articular surface is quadrangular and has a projection in its ventromedial corner, which is visible in distal view, similar to that observed in metatarsal II of the NMMNH P-4996 (D'Emic et al., 2011, Fig. 2) and *Notocolossus* (González Riga et al., 2016; Supplementary Fig. S7). Also in distal view, the articulation surface for the phalanx is asymmetric, with the dorsal edge more extended medially than laterally, as in most sauropods, for instance *Apatosaurus ajax* (Upchurch et al., 2004), *Gobititan* (You et al., 2003, Fig. 2) and *Notocolossus* (González Riga et al., 2016, Supplementary Fig. S7). As in other sauropods (e.g. *Rapetosaurus*, *Muyelensaurus*, *Notocolossus*, NMMNH P-4996, MUCPV-1533), the distal articular surface has a convex dorsal region and a concave plantar region.

## 5. Discussion

### 5.1. Phylogenetic analysis

In order to establish the phylogenetic relationships of *Kaijütitan*, an analysis was performed based on the data matrix published by Carballido et al. (2017), consisting of 87 taxa and 405 characters. From this matrix, thirteen unstable taxa (*Isanosaurus*, *Tehuelchesaurus*, *Venenosaurus*, *Cedarosaurus*, *Tastavinsaurus*, *Lusotitan*, *Padillasaurus*, *Malarguesaurus*, *Quetecsaurus*, *Drusilasaura*, *Puertasaurus*, *Bonitasaura* and *Trigonosaurus*) were excluded a priori. On the other hand, a number of existing characters were modified (see Supplementary information). The character scores for *Ruyangosaurus* were revised based on Lü et al. (2014), *Tapuiasaurus* based on Wilson et al. (2016), while the rest of the specimens were revised based on the original bibliography and direct observations on the materials. The program used to analyze the data was the software T.N.T. 1.5 (Goloboff and Catalano, 2016). Characters were ordered as in the original analysis. The chosen parameters included the algorithm of Tree bisection reconnection (TBR), with 10000 replications of Wagner trees and 10 trees to save per replication. This procedure retrieved 40 most parsimonious trees (MPTs) of 1296 steps (CI = 0.38; RI = 0.71), found in 1223 of the replicates. (The strict consensus of both analyses is illustrated in the Supplementary information).

The strict consensus shows a polytomy at the base of Saltosauridae, but it is resolved pruning *Nemegtosaurus*.

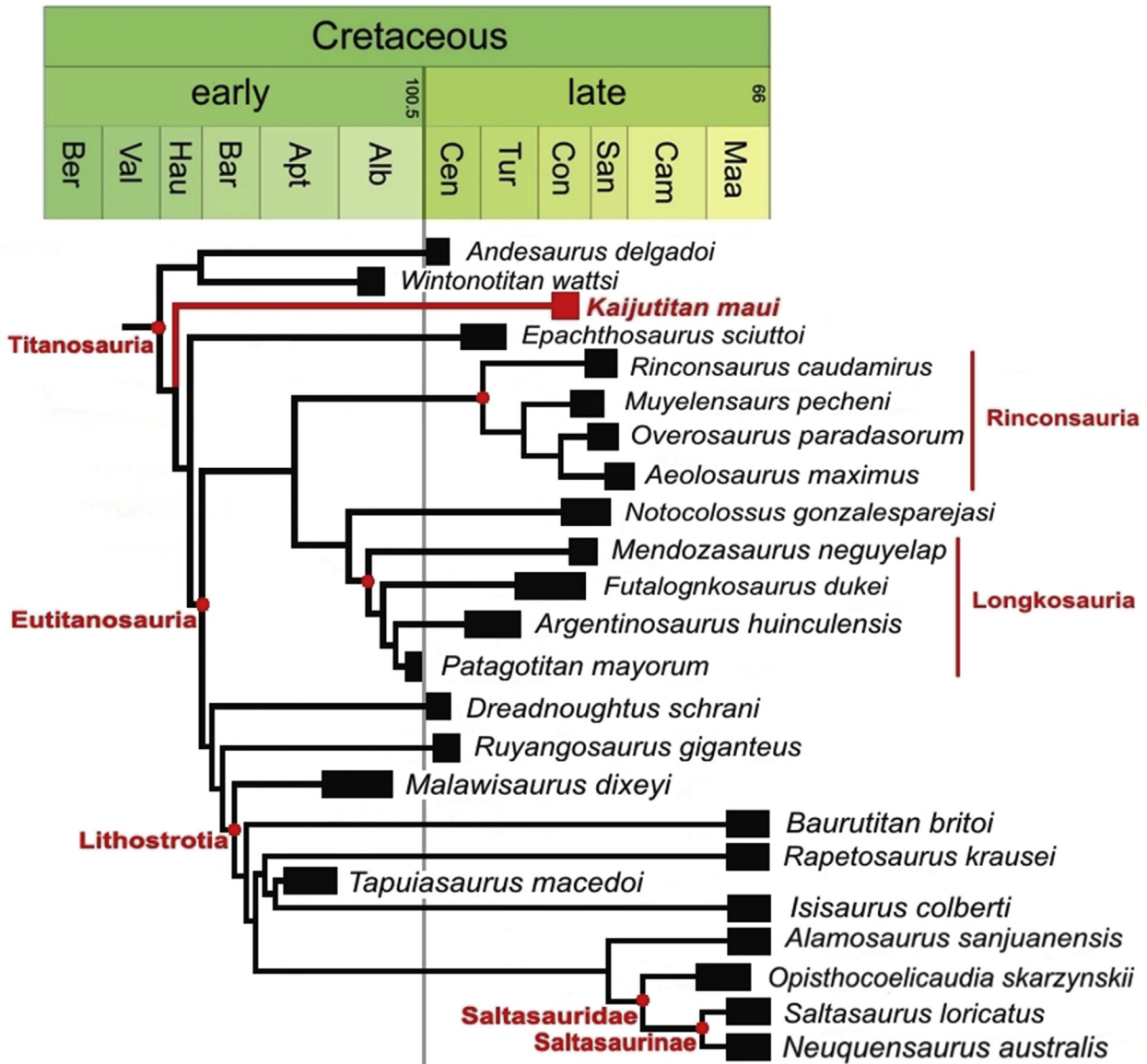
*Kaijütitan maui* is recovered as a basal titanosaur, the sister taxon of *Epachthosaurus* + Eutitanosauria (sensu Salgado, 2003) (Fig. 11). Only one character supports this group: procoelous anterior caudal vertebra (character 231, state 3). Whereas the group of *Epachthosaurus* + Eutitanosauria, is supported by astragalus shape with subequal anteroposterior and transverse dimensions (character 372, state 1).

Other positions of *Kaijütitan* were tested. First, a position within Lithostrotia was forced, resulting in 80 trees of 1303 steps, that is, seven steps longer than the most parsimonious tree. When *Kaijütitan* was forced into a position within Eutitanosauria, resulted 40 trees of 1297 steps, only one step longer than the most parsimonious tree. In sum, the hypothesis that *Kaijütitan* is a basal titanosaur is weakly supported, since with a single step it is located within Eutitanosauria.

The inclusion of *Kaijütitan* in the matrix of Carballido et al. (2017) has affected other taxa: *Wintonotitan* is recovered as a basal Titanosauria, but closely related as a sister taxon of *Andesaurus*. In turn, *Ruyangosaurus* is located in a more derived position as a basal Eutitanosauria, different from the proposal hypothesis of Carballido et al. (2017), where *Ruyangosaurus* is recovered as a basal Titanosauria. This phylogenetic positions differs from the one presented by Lü et al. (2014), in which *Ruyangosaurus* is a basal Somphospondyli. The new topology with *Ruyangosaurus* in a new position is probably due to the character modification and the inclusion of *Kaijütitan*.

### 5.2. Body mass estimation

The body mass of quadrupedal dinosaurs can be estimated using femoral and humeral circumferences, through scaling equations and volumetric methods (Campioni and Evans, 2012; Benson et al., 2014). Unfortunately, the femur and humerus of *Kaijütitan maui* are incomplete, which makes impossible to make such a calculation. However, by comparisons with measurements taken from other titanosauriforms (*Giraffatitan*, *Brachiosaurus*, *Sauroposeidon*, *Ligabuesaurus*, *Ruyangosaurus*, *Sarmientosaurus*, *Antarctosaurus*, *Narambuenatitan*, *Pitekunsaurus*, *Notocolossus*, *Dreadnoughtus* and *Patagotitan*, see measurements table 2 and 3 in Supplementary information), it is possible to estimate the probable body mass of *Kaijütitan*.



**Fig. 11.** Phylogenetic relationships of *Kaijutitan maui* gen. et sp. nov. MAU-Pv-CM-522. Time-calibrated simplified strict consensus tree of titanosaurs sauropod dinosaurs. Abbreviations: **Alb**, Albian; **Apt**, Aptian; **Bar**, Barremian; **Ber**, Berriasian; **Cam**, Campanian; **Cen**, Cenomanian; **Con**, Coniacian; **Hau**, Hauterivian; **Maa**, Maastrichtian; **San**, Santonian; **Tur**, Turonian; **Vlg**, Valanginian. Numbers indicate millions of years ago.

Ten skeletal elements were compared: neurocranium, posterior cervical vertebrae, coracoid, sternal plate, scapula, humerus, ulna, femur, tibia and astragalus. According to the comparative measurements (see [Table S12 and S13, Supplementary information](#)), *Kaijutitan* would have had a body mass similar or intermediate to that of *Giraffatitan* (38,000 kg; [Gunga et al., 2008](#)) and *Notocolossus* (60,398 kg; [González Riga et al., 2016](#)) However, better preserved materials of the *Kaijutitan* are necessary to corroborate this.

### 5.3. Anatomical traits

The neurocranium of *Kaijutitan* present some titanosaurian features (sensu [Paulina Carabajal et al., 2008](#)), as the anteroposteriorly compressed and posteriorly oriented morphology of the crista antotica of the laterosphenoid, the complete fusion between the prootic and the exoccipital-opisthotic complex, an oval metotic foramen that is as large as the exit of cranial nerve V, and

that is visible in lateral view, and an oval fenestra that is separated from the metotic fenestra by a thin wall of bone.

The internal carotids, positioned posteriorly to the basiptyergoid processes, almost at the mid-way between these and the basal tuberosities, are intermediate between the lateral location present in the primitive sauropods and the medial location present in more derived forms. In this work, this intermediate condition is considered as an autapomorphie.

*Kaijutitan* also presents a combination of plesiomorphic characters such as: oval sternal plate (character 293, state 0), proximodistal length of the coracoid less than the joint length scapular (character 287, state 0), non-quadrangular coracoid (character 288, state 0), proximal compressed condyle of tibia, narrow with anteroposterior long axis (character 363, state 0), and apomorphic characters such as procoelous anterior caudal vertebra (character 231, state 3), manual phalanges absent in digits II and III (character 324, state 2) and extremely reduced fourth trochanter of femur (character 353, state 2).

Among the most notable autapomorphies exhibited by *Kaijuitan* is the anterior cervical vertebra with bifid neural spine. In sauropods, bifid presacral neural spines evolved several times independently: they are present in some mamenchisaurids, all known diplodocids and dicraeosaurids, the basal macronarian *Camarasaurus* and *Dongyangosaurus* (Lü et al., 2010), in the Euhelopodidae, and in the derived titanosaur *Opisthocoelicaudia* (Wedel y Taylor, 2013).

The basal macronarian sauropod *Camarasaurus* and the diplodocoid *Suuwassea emilieae* (Harris and Dodson, 2004), present anterior cervical vertebrae with shallow bifurcate spines, middle cervical vertebrae with spines moderately bifurcated, and posterior cervical vertebrae with spines deeply bifurcated. In the euhelopodid *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Martin et al., 1994), the middle cervicals are moderately bifurcated and posterior cervicals are deeply bifurcated. *Kaijuitan* is different since moderate bifurcation begins in the anterior cervical neural spines. Although the neural spine of the posterior cervical of *Kaijuitan* has not been preserved, it is inferred that it would have been deeply bifurcated, based on these other sauropods.

The presence of an epiphysal-prezygapophysal lamina in the posterior cervical vertebra of *Kaijuitan* is recovered in the phylogenetic analysis as an autapomorphy. This lamina is observed in many basal macronarians (e.g. *Camarasaurus* and *Galvesaurus*), rebbachisaurids (e.g. *Nigersaurus*, *Zapalasaurus* and *Limaysaurus*), Euhelopodidae (e.g. *Erketu* and *Phuwiangosaurus*) and in the titanosaur *Patagotitan*. In its most basic form, it divides the spinodiapophysal fossa (sdf) into upper (sdf1) and lower (sdf2) subfossae (Wilson, 2012; Fig. 6). This condition is observed in *Kaijuitan*, *Brachiosaurus* and *Phuwiangosaurus* (Suteethorn et al., 2009; Fig. 12).

#### 5.4. Evolutionary implications

During the Early Cretaceous, diplodocoids declined globally and different titanosauriform groups became predominant in different continents: brachiosaurids in North America, euhelopodids in Asia, and titanosaurs in Gondwana and Eurasia. In the Latest Cretaceous, the only sauropods recorded throughout the world are derived titanosaurs (D'Emic, 2012). Specifically in South America, at least until the Turonian-Santonian, basal titanosaurs with amphiplatyan caudal vertebrae are recorded, such as *Traukutitan* (Juárez Valieri and Calvo, 2011) and the Loma de los Jotes titanosaur specimen (MAU-Pv-LJ-472; Filippi et al., 2008), with slightly procoelous caudal vertebrae in the anterior and posterior half of the tail. *Kaijuitan* extends the record of basal titanosaurs up to the late Coniacian. We ignore whether all these basal forms represent a single lineage or a clade; however, it is evident that the evolutionary picture of titanosaurs is more complex than previously thought.

## 6. Concluding remarks

The new giant sauropod, *Kaijuitan maui* gen. et sp. nov., is the latest basal titanosaur ever recorded. It presents a singular combination of plesiomorphic and apomorphic characters, among them, the presence of bifid cervical neural spines, an unusual feature among titanosaurs. Finally, *Kaijuitan maui* expands the scarce knowledge about the sauropod dinosaurs from the Sierra Barrosa Formation and provides new evidence of the coexistence of basal titanosaurs and eutitanosaurs sauropods in the Later Cretaceous (Turonian–Santonian) at least for Patagonia (Leanza et al., 2004; Salgado and Bonaparte, 2007).

## Acknowledgments

We thank to A. Kramarz and D. Cabaza for providing measures on some of the sauropods holotypes skulls from the collection of

the Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” and Museo Paleontológico de Lamarque respectively, which are they are under his care; to A. Paulina-Carabajal, for the comments and suggestions that allowed to enrich part of this work, to J. L. Carballido for the discussions regarding phylogenetic aspects, especially to S. Palomo, technician of the MAU, who found the specimen, to C. Fuentes and A. Schenkel, MAU technicians, who participated in the extraction and preparation of the material and the Municipality of Rincon de los Sauces, for the logistical support provided during the fieldworks. Partial funds to L.Salgado were provided by PI UNRN 40-A-580. Finally we thank to the editor E. Koutsoukos, V. Diez Díaz and P. D. Mannion for the corrections and useful comments that improved the quality of this contribution.

## References

- Barrett, P.M., Benson, R.B.J., Upchurch, P., 2010. Dinosaur of Dorset: Part II, the Sauropod dinosaur (*Saurischia*, *Sauropoda*) with additional comments on the theropods. *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society* 131, 113–126.
- Benson, R.B.J., Campione, N.E., Carrano, M.T., Mannion, P.D., Sullivan, C., Upchurch, P., 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, e1001853.
- Berman, D.S., Jain, S.L., 1982. The braincase of a small sauropod dinosaur (*Reptilia*: *Saurischia*) from the Upper Cretaceous Lameta Group, central India, with review of Lameta Group localities. *Annals of Carnegie Museum* 51, 405–422.
- Bonaparte, J.F., 1986. The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. In: Padian, K. (Ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 247–258.
- Bonaparte, J.F., 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, 271–282.
- Bonaparte, J.F., Heinrich, W.D., 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 procoelus caudal vertebra in the Sauropoda. *Palaeontographica Abteilung A* 256, 25–76.
- Bonaparte, J.F., González Riga, B.J., Apesteguía, S., 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27, 364–376.
- Bonaparte, J.F., Powell, J.E., 1980. A continental assemblage of tetrapods from the upper cretaceous beds of El Brete, North-western Argentina (*Sauropoda*-*Coelurosauria*-*Carnosauria*-*Aves*). *Mémoires de le Société Géologique de France*, N. S. 59, 18–28.
- Borsuk-Bialynicka, M., 1977. A new camarasaurid sauropod *Ophistocoelicaudia skarzynskii* gen. n., sp. n. from de Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologica Polonica* 37, 5–64.
- Calvo, J.O., González Riga, B., 2003. *Rinconsaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Saurópoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 30 (2), 333–353.
- Calvo, J.O., Kellner, A.W., 2006. Description of a sauropod dinosaur braincase (Titanosauridae) from the Late Cretaceous Rio Colorado Subgroup, Patagonia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 78, 175–182.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González Riga, B.J., Kellner, A.W.A., 2007a. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 79 (3), 1–13.
- Calvo, J.O., González Riga, B.J., Porfiri, J.A., 2007b. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 65, 485–504.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González Riga, B.J., Kellner, A.W.A., 2007c. Anatomy of *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga & Kellner, 2007 (Dinosauria, Titanosauridae) from the Neuquén Group (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 65 (4), 511–526.
- Campos, D.A., Kellner, A.W.A., Bertini, R.J., Santucci, R.M., 2005. On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Baru group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 63, 565–593.
- 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, 60. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-60>.
- Carballido, J.L., Pol, D., Cerda, I., Salgado, L., 2011. The osteology of *Chubutisaurus insignis* Del Corro, 1975 (Dinosauria: Neosauropoda) from the ‘Middle’ Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 (1), 93–110.
- Carballido, J.L., Pol, D., Otero, A., Cerda, I.A., Salgado, L., Garrido, A.C., Ramezzani, J., Cúneo, N.R., Krause, M.J., 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society Series B*, 20171219. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1219>.

- Cerda, I., Paulina Carabajal, A., Salgado, L., Coria, R.A., Reguero, M.A., Tambussi, C.P., Moly, J.J., 2012. The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. *Naturwissenschaften* 99 (1), 83–87.
- Chatterjee, S., Zheng, Z., 2002. Cranial anatomy of *Shunosaurus*, a basal sauropod dinosaur the Jurassic of China. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136, 145–169.
- Chatterjee, S., Zheng, Z., 2005. Neuroanatomy and dentition of *Camarasaurus lentus*. In: Tidwell, V., Carpenter, K. (Eds.), *Thunder-lizards: The Sauropodomorph dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 199–211.
- Coria, R.A., Filippi, L.S., Chiappe, L.M., García, R.A., Arcucci, A.B., 2013. *Overosaurus paradadorum* gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3683, 357–376.
- Curry-Rogers, K., Forster, C.A., 2004. The skull of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 121–144.
- Curry Rogers, K.A., 2009. The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, 1046–1086.
- Curry Rogers, K., Wilson, J.A., 2014. *Vahiny depereti*, gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous Maevaran Formation, Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (3), 606–617.
- D'Emic, M.D., 2012. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166, 624–671.
- D'Emic, M.D., 2013. Revision of the sauropod dinosaurs of the Lower Cretaceous Trinity Group, southern USA, with the description of a new genus. *Journal of Systematic Paleontology* 11 (6), 707–726.
- D'Emic, M.D., Wilson, J.A., Williamson, T.E., 2011. A Sauropod Dinosaur Pes from the Latest Cretaceous of North America and the Validity of *Alamosaurus sanjuanensis* Sauropoda Titanosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 (5), 1072–1079.
- D'Emic, M.D., Mannion, P.D., Upchurch, P., Benson, R.B.J., Pang, Q., Zhengwu, C., 2013. Osteology of *Huabeisaurus allocotus* (Sauropoda: Titanosauriformes) from the Upper Cretaceous of China. *PLoS One* 8 (8), e69375. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069375>.
- del Corro, G., 1975. Un nuevo saurópodo del Cretácico Chubutisaurus insignis gen. et sp. nov. (Saurischia-Chubutisauridae nov.) del Cretácico Superior (Chubutiano), Chubut, Argentina, 12–16 August 1974. *Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía*, Tucumán 2, 229–240.
- Díez Díaz, V., Pereda Suberbiola, X., Sanz, J.L., 2011. Braincase anatomy of the sauropod dinosaur *Lirainosaurus astibiae* (Titanosauria) from the Late Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Paleontologica Polonica* 56, 521–533.
- Filippi, L.S., Garrido, A.C., 2008. *Pitekunsaurus macayai* gen. et sp. nov., nuevo titanosaurio (Saurischia, Sauropoda) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* 45, 575–590.
- Filippi, L.S., Canudo, J.I., Salgado, L., Garrido, A., Cerda, I., Otero, A., Fernández, M., y Gallina, P., 2008. Un titanosaurio (Saurischia, Sauropoda) con caduñas medias anfipláticas, proveniente de la Formación Plottier (Cretácico Superior) Norpatagonia, Argentina. *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*. *Ameghiniana* 45 (4), 27. Suplemento Resúmenes.
- Filippi, L.S., Canudo, J.I., Salgado, L., Garrido, A.C., García, R.A., Cerda, I.A., Otero, A., 2011a. A new sauropod titanosaur from the Plottier Formation (Upper Cretaceous) of Patagonia (Argentina). *Geologica Acta* 9, 1–12.
- Filippi, L.S., García, R.A., Garrido, A., 2011b. A new titanosaur sauropod dinosaur from Upper Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Acta Paleontologica Polonica* 56, 505–520.
- Filippi, L.S., Martinelli, A.G., Garrido, A.C., 2013. Registro de un dinosaurio Aeolosaurini (Sauropoda, Titanosauria) en el Cretácico Superior (Formación Plottier) del Norte de la Provincia de Neuquén, Argentina, y comentarios sobre los Aeolosaurini sudamericanos. *Revista Brasileira de Paleontología* 16 (1), 147–156.
- Gallina, P.A., Apesteguía, S., 2015. Postcranial anatomy of *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda, Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35. <https://doi.org/10.1080/02724634.2014.924957>.
- García, R., Paulina-Carabajal, A., Salgado, L., 2008. Un nuevo basicráneo de titanosaurio de la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano), Provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina. *Geobios* 41 (5), 625–633.
- Gilmore, C.W., 1922. A new sauropod dinosaur from the Ojo Alamo Formation of New Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 72, 1–9.
- Gilmore, C.W., 1933. Two new dinosaurian reptiles from Mongolia with notes on some fragmentary specimens. *American Museum Novitates* 679, 1–20.
- Gilmore, C.W., 1946. Reptilian fauna from the North Horn Formation of central Utah, vol. 210. *United States Geological Survey Professional Paper*, pp. 29–52.
- Goloboff, P.A., Catalano, S.A., 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morpho-metrics. *Cladistics* 32 (3), 221–238. <https://doi.org/10.1111/clad.12160>.
- Gomani, E.M., 2005. Sauropod dinosaur from the Early Cretaceous Malawi, Africa. *Paleontologia Electronica* 8, 1–37.
- González Riga, B.J., 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana* 40 (2), 155–172.
- González Riga, B.J., 2005. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* (Sauropoda: Titanosauridae) del Cretácico Tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 42, 535–538.
- González Riga, B.J., Calvo, J.O., Porfiri, J., 2008. An articulated titanosaur from Patagonia (Argentina): new evidence of neosauropod pedal evolution. *Palaeoworld* 17, 33–40.
- González Riga, B.J., Lamanna, M.C., Ortiz David, L.D., Calvo, J.O., Coria, J.P., 2016. A gigantic new dinosaur from Argentina and the evolution of the sauropod hind foot. *Nature* 6, 19165.
- González Riga, B.J., Mannion, P.D., Poropar, S.F., Ortiz David, L., 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*. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx103>.
- Gunga, H.-C., Suthau, T., Bellmann, A., Stoinski, S., Friedrich, A., Trippel, T., Kirsch, K., Hellwich, O., 2008. A new body mass estimation of *Brachiosaurus brancai* Janensch, 1914 mounted and exhibited at the Museum of Natural History (Berlin, Germany). *Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin. Fossil Record* 11 (1), 33–38.
- Harris, J.D., Dodson, P., 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Paleontologica Polonica* 49 (2), 197–210.
- Harris, J.D., 2006. The axial skeleton of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Paleontology* 49, 1091–1121.
- Holland, W.J., 1906. The osteology of *Diplodocus* Marsh, with special reference to the restoration of the skeleton of *Diplodocus carnegiei* Hatcher. *Memoirs of the Carnegie Museum* 2, 225–264.
- Huene, F., 1929. Los sauriscuicos y orniscuicos del Cretácico Argentino. *Anales del Museo de La Plata* 3, 1–196.
- Jacobs, L.L., Winkler, D.A., Downs, W.R., Gomani, E.M., 1993. New material of an early Cretaceous Titanosaurid Sauropod dinosaur from Malawi. *Paleontology* 36, 523–534.
- Janensch, W., 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguru-Schichten nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. *Archiv für Biontologie* 3, 81–110.
- Janensch, W., 1935. Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaentographica* 2 (Suppl. 7), 147–298.
- Juárez Valieri, R.D., Calvo, J.O., 2011. Revision of MUCPv 204, a Senonian basal titanosaur from northern Patagonia. In: *Paleontología y dinosaurios desde América Latina* (Calvo, Porfiri, González Riga y Dos Santos, editores). Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, pp. 143–152.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A., Trotta, M.N.F., 2005. Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional* 63 (3), 529–564.
- Ksepka, D.T., Norell, M.A., 2006. *Erketu ellisoni*, a long-necked sauropod from Bor Guvé (Dornogov Aimag, Mongolia). *American Museum Novitates* 3508, 1–16.
- Kurzanov, S.M., Bannikov, A.F., 1983. A new sauropod from the Upper Cretaceous of Mongolia [in Russian with English translation]. *Paleontologičeskij žurnal* 1983 (2), 90–97.
- Lacovara, K.J., Lamanna, M.C., Ibiricu, L.M., Poole, J.C., Schroeter, E.R., Ullmann, P.V., Voegelé, 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.P., Martínez, R.D., Novas, F.E., 2014. Gigantic, exceptionally complete titanosaurian sauropod dinosaur from southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports* 4, 6196.
- Leanza, H.A., Apesteguía, S., Novas, F.E., De la Fuente, M.S., 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25, 1–96.
- Lehman, T.M., Coulson, A.B., 2002. A juvenile specimen of the sauropod dinosaur *Alamosaurus sanjuanensis* from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 76, 156–172.
- Li, L.G., Li, D.Q., You, H.L., Dodson, P., 2014. A New Titanosaurian Sauropod from the Hekou Group (Lower Cretaceous) of the Lanzhou-Minhe Basin, Gansu Province, China. *En Butler, Richard J. PLoS One* 9, e85979.
- Lu, J., Xu, J., Jia, S., Zhang, X., Zhang, J., Yang, L., You, H., Ji, Q., 2009. A new gigantic sauropod dinosaur from the Cretaceous of Ruyang, Henan, China. *Geological Bulletin of China* 28, 1–10.
- Lydekker, R., 1893. The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de la Plata. Sección de Paleontología* 2, 1–14.
- Mannion, P.D., 2011. A reassessment of *Mongolosaurus haplodon* Gilmore, 1933, a titanosaurian sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Inner Mongolia, People's Republic of China. *Journal of Systematic Paleontology* 9, 355–378.
- Mannion, P.D., Otero, A., 2012. A reappraisal of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Argyrosaurus superbus*, with a description of a new titanosaur genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (3), 614–638.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Barnes, R.N., Mateus, O., 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society* 168, 98–206.
- Marpmann, J.S., Carballido, J.L., Martin Sander, P., Knötschke, N., 2014. Cranial anatomy of the Late Jurassic dwarf sauropod *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Camarasauromorpha): ontogenetic changes and size dimorphism. *Journal of Systematic Paleontology*. *Journal of Systematic Paleontology* 13, 221–263.
- Martinelli, A.G., Forasiepi, A.M., 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the

- description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 6, 257–305.
- Mateus, O., Mannion, P.D., 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.
- Nowiński, A., 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* nov. gen., nov. sp. (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 25, 57–81.
- Otero, A., 2010. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55 (3), 399–426.
- Otero, A., 2018. Forelimb musculature and osteological correlates in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia). *PLoS One* 13 (7), e0198988. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198988>.
- 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., 2012. Neuroanatomy of titanosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous of Patagonia, with comments on endocranial variability within Sauropoda. *Anatomical Record* 295, 2141–2156.
- Paulina Carabajal, A., Salgado, L., 2007. El basitráneo de un titanosaurio (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior del norte de Patagonia: descripción y aportes al conocimiento del oído interno de los dinosaurios. *Ameghiniana* 44, 109–120.
- Paulina Carabajal, A., Carballido, J.L., Currie, P.H., 2014. Braincase, neuroanatomy, and neck posture of *Amargasaurus cazaui* (Sauropoda, Dicraeosauridae) and its implications for understanding head posture in sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (4), 870–882.
- Paulina Carabajal, A., Coria, R.A., Chiappe, L.M., 2008. An incomplete Late Cretaceous braincase (Sauropoda: Titanosauria): new insights about the dinosaurian inner ear and endocranium. *Cretaceous Research* 29, 643–648.
- Poropat, S.F., Mannion, P.D., Upchurch, P., Hocknull, S.A., Kear, B.P., Elliott, D.A., 2014. Reassessment of the Non-Titanosaurian Somphospondylan Wintonotitan waltzi (Dinosauria: Sauropoda: Titanosauriformes) from the Mid-Cretaceous Winton Formation, Queensland, Australia. *Palaeontology* 1–48.
- Poropat, S.F., Upchurch, P., Mannion, P.D., Hocknull, S.A., Kear, B.P., Sloan, T., Sinapius, G.H.K., Elliott, D.A., 2015. Revision of the sauropod dinosaur *Diamantinasaurus matildae* Hocknull et al. 2009 from the middle Cretaceous of Australia: implications for Gondwanan titanosauriform dispersal. *Gondwana Research* 27, 995–1033.
- Poropat, S.F., Mannion, P.D., Upchurch, P., Hocknull, S.A., Kear, B.P., Kundrát, M., Tischler, T.R., Sloan, T., Sinapius, G.H.K., Elliott, J.A., Elliott, D.A., 2016. New Australian sauropods shed light on Cretaceous dinosaur palaeobiogeography. *Nature, Scientific Reports* 6, 34467.
- Powell, J.E., 1987. The Late Cretaceous Fauna from Los Alamos, Patagonia, Argentina. Part. VI. The titanosaurids. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales* 3 (3), 147–153.
- Powell, J.E., 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del Noroeste argentino. In: Sanz, J.L., Buscalioni, y A.D. (Eds.), *Los Dinosaurios y su entorno Biótico*. Instituto “Juan de Valdes”, Cuenca, pp. 165–230.
- Powell, J.E., 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum Launceston* 1–173.
- Rose, P.J., 2007. A titanosauriform (Dinosauria: Saurischia) from the Early Cretaceous of Central Texas and its phylogenetic relationships. *Palaeontologica Electronica* 10, 1–65.
- 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, 553–583.
- Salgado, L., Bonaparte, J.F., 1991. Un nuevo sauropod 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., Bonaparte, J.F., 2007. Sauropodomorpha. In: Gasparini, Z., Salgado, L., Coria, R.A. (Eds.), *Patagonian Mesozoic reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 188–228.
- Salgado, L., Calvo, J.O., 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazaui* Salgado & Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana* 29, 337–346.
- Salgado, L., Calvo, J.O., 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. II: the cranial evidence. *Ameghiniana* 34, 33–48.
- Salgado, L., Coria, R., Calvo, J.O., 1997. Presencia del genero *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Los Alamos, Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina. *Geociencias* 2 (6), 44–46.
- Salgado, L., Carvalho, I.S., 2008. *Uberabatian ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Palaeontology* 51 (4), 881–901.
- Sander, P.M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C.T., Griebeler, E.M., Gunga, H.C., Hummel, J., Mallison, H., Perry, S.F., Preuschof, T.H., Rauhut, O.W.M., Remes, K., Tütken, T., Wings, O., Witzel, U., 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 86, 117–155.
- Schwarz, D., Frey, E., Meyer, C.A., 2007. Pneumaticity and soft-tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Acta Palaeontologica Polonica* 52 (1), 167–188.
- Suteethorn, S., Le Loeuff, J., Buffetaut, E., Suteethorn, V., Talubmook, C., Chonglakmani, C., 2009. A new skeleton of *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Dinosauria, Sauropoda) from NE Thailand. *The Geological Society, London, Special Publications* 315, 189–215.
- Tschopp, et al., 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). *PeerJ* 3, e857. <https://doi.org/10.7717/peerj.857>.
- Tsuihiji, T., 2004. The ligament system in the neck of *Rhea americana* and its implications for the bifurcated neural spines of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 165–172.
- Upchurch, P., 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 349, 365–390.
- Upchurch, P., 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 124, 43–103.
- Upchurch, P., Barrett, P.M., Dodson, P., 2004. Sauropoda. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*, segunda edición. University of California Press, Berkeley, pp. 259–322.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L., Sanders, R.K., 2000. *Sauroposeidon proteles*, a new sauropod from the Early Cretaceous of Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20, 109–114.
- Wedel, M.J., Taylor, M.P., 2013. Neural Spine Bifurcation in Sauropod Dinosaurs of the Morrison Formation: Ontogenetic and Phylogenetic Implications. *Palarch's Journal of Vertebrate Paleontology* 10 (1), 1–34.
- Wilson, J.A., 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136, 217–276.
- Wilson, J.A., 2005. Redescription of the Mongolian Sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski (Dinosauria: Saurischia) and comments on Late Cretaceous Sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology* 3 (3), 283–318.
- Wilson, J.A., Curry Rogers, K., 2005. Monoliths of the Mesozoic. In: Curry Rogers, K., Wilson, J.A. (Eds.), *The sauropods: evolution and paleobiology*. University of California Press, Berkeley, pp. 1–40.
- Wilson, J.A., Sadiq Malkani, M., Gingerich, P.D., 2005. A Sauropod braincase from the Pab Formation (Upper Cretaceous, Maastrichtian) of Balochistan, Pakistan. *Gondwana Geological Magazine* 8, 101–109.
- Wilson, J.A., Sereno, P.C., 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 5, 1–68.
- Wilson, J.A., Upchurch, P., 2009. Redescription and reassessment of the phylogenetic affinities of *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Jurassic or Early Cretaceous of China. *Journal of Systematic Palaeontology* 7, 199–239.
- Wilson, J.A., D'Emic, M.D., Curry Rogers, K., Mohabey, D.M., Sen, S., 2009. Reassessment of the sauropod dinosaur *Jainosaurus* (“*Antarctosaurus*”) *septentrionalis* from the Upper Cretaceous of India. *Contributions from the University of Michigan Museum of Paleontology* 32, 17–40.
- Wilson, J.A., Barrett, P.M., Carrano, M.T., 2011a. An associated partial skeleton of *Jainosaurus* cf. *septentrionalis* (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of Chhota Simla, central India. *Palaeontology* 54, 981–998.
- Wilson, J.A., D'Emic, M.D., Ikejiri, T., Moacdieh, E.M., Whitlock, J.A., 2011b. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS One* 6, e17114.
- Wilson, J.A., 2012. New vertebral laminae and Patterns of Serial Variation in Vertebral Laminae of Sauropod Dinosaurs. *Contributions Museum of Paleontology, University of Michigan* 32 (7), 91–110.
- Wilson, J.A., Pol, D., Carvalho, A.B., 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.
- Yates, A.M., 2007. Solving a dinosaurian puzzle: the identity of *Aliwalia rex* Galton. *Historical Biology* 19 (1), 93–123.
- You, H., Tang, F., Luo, Z., 2003. A new basal titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of China. *Acta Geologica Sinica* 77, 424–429.
- Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A.B., Nascimento, P.M., Roccomini, C., Larson, P., Juarez-Valieri, R.D., Pires-Domingues, R., da Silva, N.J., Campos, D.A., 2011. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurs. *PLoS One* 6, e16663.

## Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.03.008>.

## Supplementary information

### **A new giant basal titanosaur sauropod in the Upper Cretaceous (Coniacian) of the Neuquen Basin, Argentina**

Leonardo S. Filippi<sup>1</sup>, Leonardo Salgado<sup>2,3</sup> and Alberto C. Garrido<sup>4,5</sup>

<sup>1</sup>Museo Municipal Argentino Urquiza, Jujuy y Chaco s/n, (8319) Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina.

*lsfilippi@gmail.com*

<sup>2</sup>CONICET

<sup>3</sup>Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro-Conicet, Av. Gral. J. A. Roca 1242, (8332) General Roca, Río Negro, Argentina.

<sup>4</sup>Museo Provincial de Ciencias Naturales “Profesor Dr. Juan A. Olsacher”,  
Dirección Provincial de Minería, Etcheluz y Ejército Argentino, (8340) Zapala, Neuquén, Argentina.

<sup>5</sup>Departamento Geología y Petróleo, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, Neuquén (8300), provincia del Neuquén, Argentina.

**Character sampling of *Kaijütitan* included in the phylogenetic analysis of Carballido et al (2017).**

*Kaijütitan\_maii*

????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????0?? ?0????????? ??????0?0 ?0?00111?0  
 ?0?1????? ?????????? ?????????? ?????????? ?110/113?10? 0??11201?? ??1????? 0?????????  
 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 101?????? ?1?????0?0 30?000?10?  
 0?0001010? ???0?????1 ?????????? ??1?????? ?0???100?0 000000???? ?????????11 10110?????  
 ?????????? ?????????? ?????????? ?021?1?1?? ?1000????? ?0100?01?? ?????????? ??????????  
 ??????

**Scoring modifications**

Based on recently published works, bibliographical queries and direct observations of several taxa of sauropods deposited in the collection of the Museum Municipal *Argentino Urquiza*, Rincón de los Sauces, Neuquén, several characters of the matrix used were coded or modified.

**Table SI1. Rescored characters of some of the taxa of the matrix of Carballido et al., 2017.**

Character	Taxon	Codificación	
		Carballido et al., 2017	This work
1	<i>Rapetosaurus</i>	0	?
2	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
3	<i>Rapetosaurus</i>	2	?
4	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
	<i>Rapetosaurus</i>	0	?
5	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
6	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
10		?	0
15	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
	<i>Nemegtosaurus</i>	?	0
18	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
29	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
37	<i>Muyelensaurus</i>	0	?
47	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
68	<i>Tapuiasaurus</i>	?	1
	<i>Malawisaurus</i>	?	1
69	<i>Malawisaurus</i>	?	1
70	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
	<i>Malawisaurus</i>	?	0
73	<i>Malawisaurus</i>	?	0
74		?	0
75	<i>Tapuiasaurus</i>	?	0
	<i>Rapetosaurus</i>	?	0

	<i>Malawisaurus</i>	?	0
	<i>Phuwiangosaurus</i>	?	0
76	<i>Tapuiasaurus</i>	?	1
	<i>Muyelensaurus</i>	?	1
	<i>Rapetosaurus</i>	?	1
	<i>Nemegtosaurus</i>	?	1
	<i>Malawisaurus</i>	?	1
77	<i>Tapuiasaurus</i>	?	1
	<i>Malawisaurus</i>	?	1
78	<i>Muyelensaurus</i>	?	1
	<i>Malawisaurus</i>	?	1
80	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
	<i>Phuwiangosaurus</i>	?	0
82	<i>Muyelensaurus</i>	?	0
	<i>Malawisaurus</i>	2	0
	<i>Phuwiangosaurus</i>	?	0
83	<i>Muyelensaurus</i>	?	1
84	<i>Muyelensaurus</i>	?	1
	<i>Rapetosaurus</i>	?	1
122	<i>Muyelensaurus</i>	2	1
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
123	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
124		?	1
125		?	1
126	<i>Rinconsaurus</i>	2	3
128	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
130	<i>Muyelensaurus</i>	0	?
	<i>Overosaurus</i>	?	1
131	<i>Overosaurus</i>	?	0
133	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
134		?	1
136		?	2
137	<i>Rapetosaurus</i>	1	?
143	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
144	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
145		?	0
146	<i>Overosaurus</i>	?	1
148	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
149	<i>Ligabuesaurus</i>	0	1
151	<i>Overosaurus</i>	1	0
160		?	1/3
167	<i>Puertasaurus</i>	0	?
168	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
169		?	0
179		?	1
183	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
	<i>Overosaurus</i>	?	1
186	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0



187	<i>Overosaurus</i>	?	1
188	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
	<i>Overosaurus</i>	?	0
189	<i>Overosaurus</i>	?	0
190	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
	<i>Overosaurus</i>	?	0
193	<i>Overosaurus</i>	?	1
195		?	1
196	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
201	<i>Overosaurus</i>	?	1
203		?	1
204	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
214		?	2
215		?	1
216		?	1
217		?	0
218		?	1
219	<i>Overosaurus</i>	?	0
233	<i>Muyelensaurus</i>	?	1
250	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
251		?	0
252		?	0
273	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
	<i>Overosaurus</i>	?	1
274	<i>Rinconsaurus</i>	?	1
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
275	<i>Rinconsaurus</i>	?	1
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
276	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
277		?	1
278	<i>Rinconsaurus</i>	?	0
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
279	<i>Rinconsaurus</i>	?	1
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
280	<i>Rinconsaurus</i>	?	0
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
282	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
283	<i>Rinconsaurus</i>	?	0
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
284	<i>Rinconsaurus</i>	?	0
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
285	<i>Rinconsaurus</i>	?	1
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
286	<i>Rinconsaurus</i>	?	1
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
287	<i>Rinconsaurus</i>	?	1
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
288	<i>Rinconsaurus</i>	?	1

	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
289	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
290	<i>Rinconsaurus</i>	?	1
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
291	<i>Rinconsaurus</i>	?	1
	<i>Ruyangosaurus</i>	?	1
298	<i>Ruyangosaurus</i>	?	0
299		?	0
300		?	2
301		?	1
302		?	0
303		?	1
304		?	1
305		?	0
306		?	0
307		?	1
327		?	1
329		?	1
330		?	0
331		?	1
332		?	0
333		?	0
350		?	0
351		?	0
352		?	0
357		?	0
359		?	1
360		?	0
361		?	1

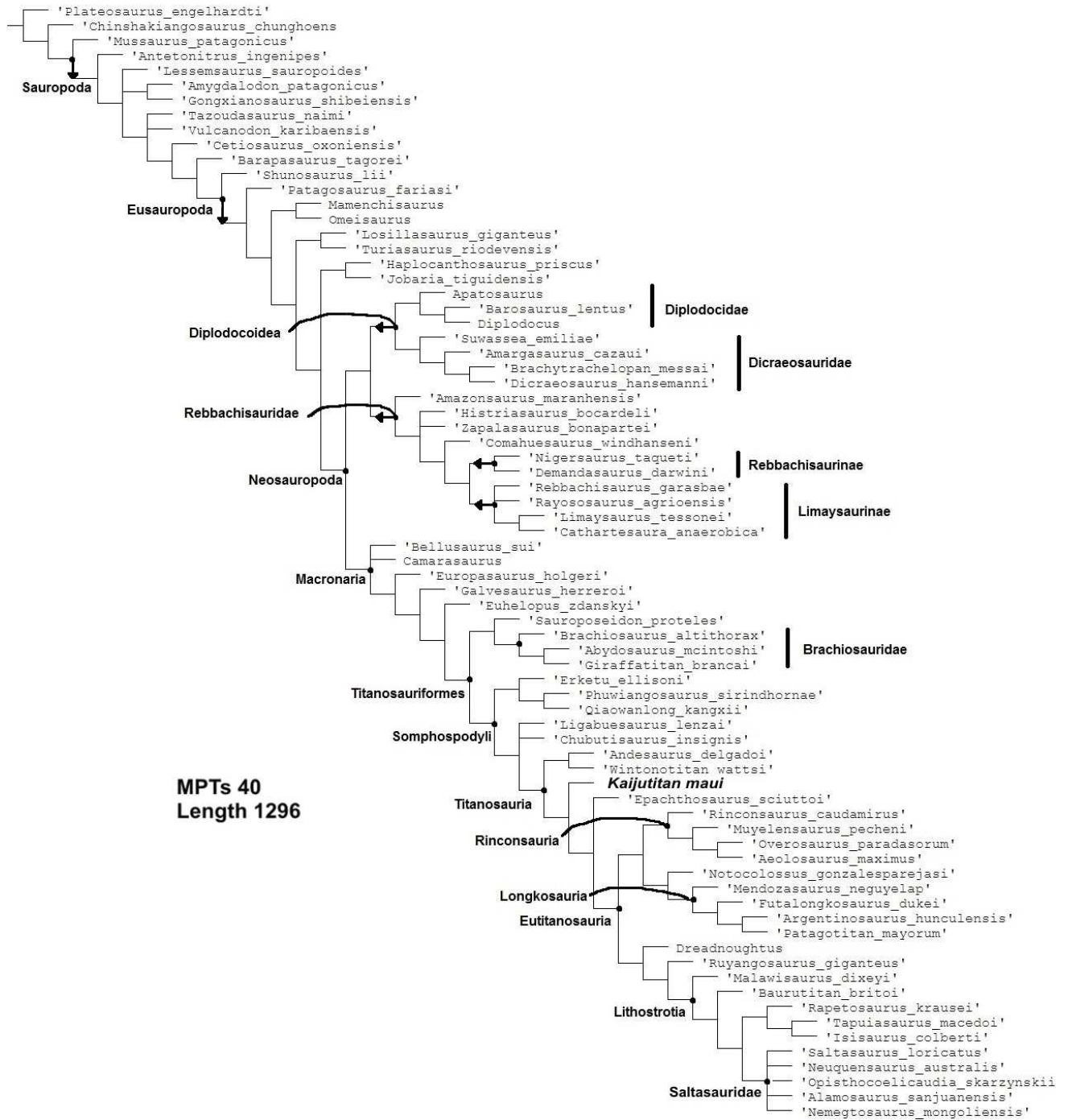


Fig. S11. Stric consensus tree obtained from the phylogenetic analysis.

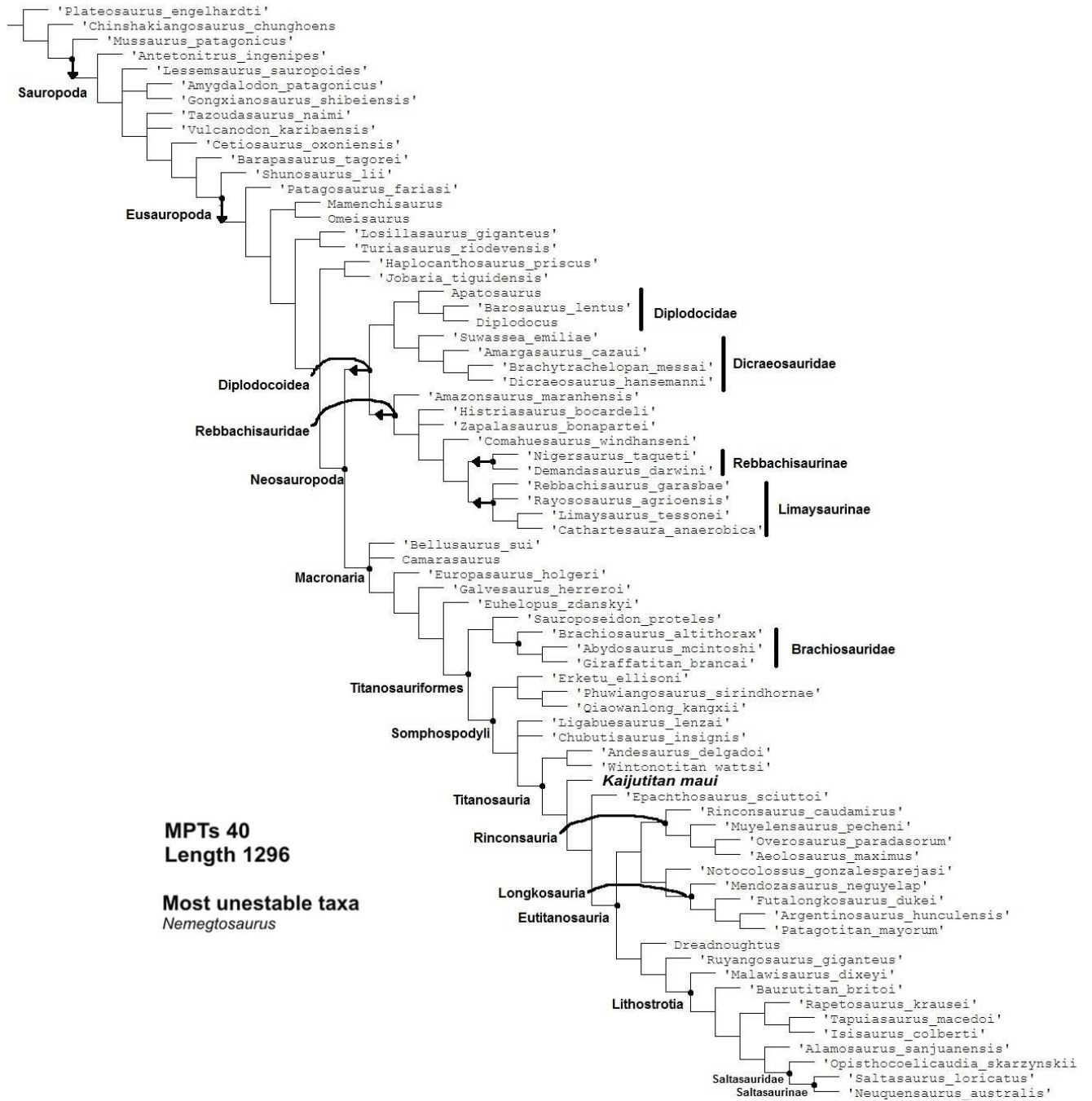


Fig. SI2. Reduced consensus tree showing the possible positions of unstable taxa that caused major polytomies.

**Table SI2. Measurements (cm) of skull elements in *Kaijutitan* and other titanosauriforms.**

Taxon	Width between			Occipital condyle		Foramen magnum		so
	eo-eo	ppo-ppo	tb-tb	Height	Wide	Height	Wide	Height
<i>Giraffatitan</i> HMN S66	21,50	29,30	7,20	6,70	6,90	NA	NA	NA
<i>Kaijutitan</i> MAU-Pv-CM-522	20,50	27,00**	13,28	5,54	6,38	3,58	3,59*	4,69
<i>Brachiosaurus</i> sp. USNM 5730	NA	29,30	NA	6,50	NA	NA	NA	NA
<i>Antactosaurus</i> MACN 6904	11,82	NA	7,45	4,00	4,06	3,61	2,57	3,66
<i>Sarmientosaurus</i> MDT-PV 2	NA	NA	NA	NA	NA	3,30	2,40	3,40
<i>Narambuenatitan</i> MAU-Pv-N-425	10,75	13,61*	7,79	2,98	3,15	2,50	2,12	3,27
<i>Pitekunsaurus</i> MAU-Pv-AG-446	9,54*	12,71*	5,94	2,11	2,39	2,71	2,21	2,33

**References:** **eo**, exoccipital; **ppo**, paraoccipital process; **so**, supraoccipital; **tb**, basal tuberosities. (\*), incomplete material; (\*\*), estimated measurements; **NA**, not available (i.e., element not preserved or measurement not reported).

**Table SI3. Longitudinal measurements (cm) of appendicular bones in *Kaijutitan* and other giant titanosauriforms.**

Taxon	Specimen	Pc	Co	Sp	Sc	Ul	H	F	T	Ast.
<i>Patagotitan</i>	MPEF PV 3400	NA	61	89	196	NA	NA	236	NA	NA
	MPEF PV 3397	NA	NA	NA	NA	NA	167	NA	NA	NA
	MPEF-PV 3399	59	NA	NA	NA	105	NA	238	NA	NA
<i>Giraffatitan</i>	HMN SII	89	NA	110	192	130	213	NA	NA	NA
<i>Brachiosaurus</i>	FMNH P25107	NA	87	NA	NA	NA	204	203	NA	NA
<i>Dreadnoughtus</i>	MPM-PV 1156	113	58	112	174	101	160	191	120	23
<i>Kaijutitan</i>	MAU-Pv-CM-522	70*	50*	90*	140*	98	150*	200*	105	25
<i>Sauroposeidon</i>	FWMSH 93B-10	83	35	58	143	83	NA	152	88	NA
	FWMSH 93B-7	NA	NA	NA	NA	NA	129	NA	NA	NA
<i>Ligabuesaurus</i>	MCF-PVPH-233	NA	NA	NA	144	NA	149	166*	104	NA
<i>Notocolossus</i>	UNCUYO-LD 302	NA	NA	NA	NA	NA	176	NA	NA	21
<i>Ruyangosaurus</i>	4 IIII-0002	120	NA	NA	NA	NA	NA	200*	127	NA
	KRL08-14-17	NA	60	NA	167	NA	NA	NA	NA	NA

**References:** **Pc**, posterior cervical vertebrae; **Co**, coracoid; **Sp**, sternal plate; **Sc**, scapula; **Ul**, ulna; **H**, humerus; **F**, femur; **T**, tibia; **Ast.**, astragalus. (\*), estimated measurements; **NA**, not available (i.e., element not preserved or measurement not reported).

**Table SI4. Measurements (cm) of axial skeleton and costal elements of *Kaijutitan*.**

Element	Dimension	Measurement
Anterior cervical (MAU-Pv-CM-522/2)	Vertebral height	21,5
	Centrum length include the condyle	33
	Centrum length exclude the condyle	28*
	Centrum height	9,5
	Centrum width	12
	Elongation index (EI)	1.3
	Distance between prezigapophysis (°)	12,5
	Distance between postzigapophysis (°)	16*
Posterior cervical (MAU-Pv-CM-522/9)	Vertebral height	NA
	Centrum length	70*
	Centrum height	NA
	Centrum width	25*
	Distance between prezigapophysis (°)	NA
	Distance between postzigapophysis (°)	NA
Anterior caudal (MAU-Pv-CM-522/35)	Vertebral height	50*
	Centrum length include the condyle	28,5*
	Centrum length exclude the condyle	16,5*
	Centrum height	17
	Centrum width	24
	Elongation index (EI)	0.8
2° Dorsal rib (MAU-Pv-CM-522/11)	Proximodistal length	180*
	Distance between tuberculum and capitulum	50
Dorsal rib (MAU-Pv-CM-522/27)	Proximodistal length	127
	Distance between tuberculum and capitulum	NA

**References:** (°), measure considered from the midpoint of the articular surface; (\*), estimated measurements (element incomplete o distorted); NA, not available (i.e., element not preserved or measurement not reported).

**Table SI5. Measurements (cm) of appendicular skeleton of *Kaijutitan*.**

Element	Dimension	Measurement
Scapula (MAU-Pv-CM-522/10)	Proximodistal length	140*
	Maximum dorsoventral height at proximal section	76*
	Minimum dorsoventral height at mid-shaft	32,5
	Maximum dorsoventral height at distal blade	NA
Coracoid (MAU-Pv-CM-522/19)	Dorsoventral length	60*
	Anteroposterior length	45*
Sternal plate (MAU-Pv-CM-522/17)	Proximodistal length	95*
	Maximum mediolateral width at midlength	35
Humerus (MAU-Pv-CM-522/34)	Proximodistal length	150*
	Proximal end maximum mediolateral width	NA
	Midshaft mediolateral width	20
	Distal end mediolateral width	46
Ulna (MAU-Pv-CM-522/12)	Proximodistal length	98
	Proximal end maximum mediolateral width	36
	Midshaft mediolateral width	11
	Distal end mediolateral width	25

Radio (MAU-Pv-CM-522/31)	Proximodistal length	NA
	Proximal end maximum mediolateral width	NA
	Midshaft mediolateral width	12,5
	Distal end mediolateral width	27
Metacarpal II (MAU-Pv-CM-522/32)	Maximun proximodistal length	49
	Proximal end maximum mediolateral width	18
	Midshaft mediolateral width	9,5
	Distal end mediolateral width	17
Metacarpal III (MAU-Pv-CM-522/33)	Maximun proximodistal length	52
	Proximal end maximum mediolateral width	18
	Midshaft mediolateral width	8,5
	Distal end mediolateral width	15
Femur (MAU-Pv-CM-522/29)	Proximodistal length	200*
	Proximal end maximum mediolateral width	37
	Midshaft mediolateral width	28
	Distal end mediolateral width	NA
Tibia (MAU-Pv-CM-522/28)	Proximodistal length	103
	Proximal end maximum mediolateral width	42
	Midshaft mediolateral width	18
	Distal end mediolateral width	28
	Robustness index (RI)	0,28
Astragalus (MAU-Pv-CM-522/13)	Mediolateral width	27*
	Anteroposterior length	19
	Height	16
Metatarsal II (MAU-Pv-CM-522/3)	Proximodistal length	NA
	Proximal end maximum mediolateral width	NA
	Midshaft mediolateral width	NA
	Distal end mediolateral width	17

**References:** (\*), estimated measurements (element incomplete o distorted); **NA**, not available (i.e., element not preserved or measurement not reported).