Universidad Nacional del Comahue Centro Regional Universitario Bariloche

OSTEOLOGÍA, DIVERSIDAD Y EVOLUCIÓN DE LOS DINOSAURIOS DICRAEOSAURIDAE (SAUROPODA, DIPLODOCOIDEA) DE LA PATAGONIA

Trabajo de Tesis para optar al Título de

Doctor en Biología

Lic. Windholz, Guillermo José

Dr. Coria, Rodolfo Aníbal

2020

Resumen

Dicraeosauridae es un taxón basado en el stem y definido como todos los Diplodocoidea más cercanamente relacionados con *Dicraeosaurus* que con *Diplodocus*. Los Dicraeosauridae presentan una serie de características anatómicas que los convierte en uno de los grupos más peculiares dentro de los Sauropoda. Posiblemente, el rasgo más evidente sea la presencia de espinas neurales bífidas en la serie vertebral presacra, carácter que ha evolucionado de manera convergente en varios grupos de saurópodos, pero con la particularidad de que en los dicraeosáuridos estas estructuras muestran sin dudas, un mayor grado de desarrollo. En la presente tesis de doctorado se comunican descripciones anatómicas y comparaciones de las cinco especies de dicraeosáuridos registradas hasta la fecha (*Amargasaurus*, *Amargatitanis*, *Bajadasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia*) en Argentina. Además, se brinda una diagnosis propuesta para *Amargasaurus*, *Amargatitanis*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* reconociéndolas como especies válidas. A su vez, se muestra el primer análisis filogenético efectuado codificando los ocho géneros de dicraeosáuridos conocidos hasta el presente. Los resultados obtenidos muestran las relaciones internas de la familia Dicraeosauridae resueltas, con la excepción de una politomía entre *Pilmatueia*, *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*; con *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan*, *Dicraeosaurus*, *Lingwulong* y *Suuwassea* como una secuencia sucesiva de taxones hermanos. *Amargatitanis macni*, puede tomar dos posiciones, por un lado, como grupo hermano de *Bajadasaurus pronuspinax*, y por otro, como grupo hermano de *Pilmatueia* + *Bajadasaurus*. Finalmente, se trataron aspectos vinculados a la paleobiología de los Dicraeosauridae. Por un lado, se estudió la evolución de la neumaticidad a través de correlatos osteológicos externos y tomografías computadas, realizadas en el ejemplar holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005) y especímenes referidos a esta última especie (MLL-Pv-002;004;016). Los resultados obtenidos confirman una reducción en el grado de neumaticidad en el esqueleto axial de los Dicraeosauridae, respecto a otros grupos de saurópodos y muestran que existe cierta variabilidad dentro del clado. A su vez, se estudió la microestructura ósea a través de cortes histológicos efectuados en los ejemplares holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Amargatitanis macni* (MACN Pv N53). En términos generales, la histología indica que los individuos correspondientes a los ejemplares holotipo de *Amargasaurus cazaui*

(MACN-N 15) y *Amargatitanis macni* (MACN Pv N53) no reflejan una maduración somática, aunque habrían alcanzado la madurez sexual. Se confirma en ejemplares de dicraeosáuridos lo propuesto previamente para otros grupos de saurópodos, donde las costillas dorsales son buenos elementos para realizar estimaciones de edad.

Abstract

The Dicraeosauridae is a stem-based clade and defined as all diplodocoid sauropods, closer to *Dicraeosaurus* than to *Diplodocus*. The Dicraeosauridae presents a set of anatomical characteristics that make it one of the most peculiar groups within Sauropoda. Probably, one of the most distinguished features is the presence of bifid neural spines in the presacral vertebral series. This feature, a convergent character in several groups of sauropods, shows in the dicraeosaurids, the highest degree of development. In this doctoral thesis, anatomical descriptions and comparisons of the five species of dicraeosaurids registered to date in Argentina (*Amargasaurus*, *Amargatitanis*, *Bajadasaurus*, *Brachytrachelopan* and *Pilmatueia*) are provided. *Amargasaurus*, *Amargatitanis*, *Brachytrachelopan* and *Pilmatueia*, are here recognized as valid species, supported by a proposed diagnosis. Furthermore, the first phylogenetic analysis of the eight dicraeosaurid genera known so far is carried out. The results obtained show the internal relationships of the Dicraeosauridae family resolved, with the exception of a polytomy between *Pilmatueia*, *Bajadasaurus* and *Amargatitanis*; and *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan*, *Dicraeosaurus*, *Lingwulong* and *Suuwassea* as a successive sequence of sister taxa. *Amargatitanis*, can take two positions, as a sister group to *Bajadasaurus*, and as a sister group to *Pilmatueia* + *Bajadasaurus*. Finally, some aspects related to the paleobiology of the Dicraeosauridae are discussed. The evolution of the pneumaticity was studied through external osteological correlates and computed tomographies, performed on the holotype specimen of *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) and *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005) and specimens referring to the latter species (MLL -Pv-002; 004; 016). The results obtained confirm a reduction in the degree of pneumaticity in the axial skeleton of the Dicraeosauridae compared to other groups of sauropods, and show that the evolution within this family was not necessarily linear, since there is some variability within the clade. In turn, bone microstructure was studied through histological sections made in the holotype specimens of *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) and *Amargatitanis macni* (MACN Pv N53). In general terms, the histology indicates that the individuals corresponding to the holotype specimens of *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) and *Amargatitanis macni* (MACN Pv N53) do not reflect somatic maturity, although they would have reached sexual maturity. As in previous studies in other sauropod taxa, the

dorsal ribs are confirmed as good elements for making age estimates in dicraeosaurid specimens.

ÍNDICE

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN 11
Dicraeosauridae 15
Objetivos 22
Materiales y métodos 23
Sistemática paleontológica 25
Bibliografía 26
CAPÍTULO II: OSTEOLOGÍA DE *BRACHYTRACHELOPAN MESAI* (Rauhut, Remes, Fechner, Cladera y Puerta, 2005) 34
Holotipo 34
Procedencia geográfica 34
Contexto geológico 34
Diagnosis original (Rauhut et al., 2005) 34
Diagnosis propuesta 35
Descripción ampliada 36
Comentarios 85
Bibliografía 88
CAPÍTULO III: OSTEOLOGÍA DE *PILMATUEIA FAUNDEZI* (Coria, Windholz, Ortega, y Currie, 2019) . 93
Holotipo 93
Paratipo 93
Materiales referidos 93
Diagnosis original (Coria et al., 2019) 94
Diagnosis propuesta 94
Descripción ampliada 95
Comentarios 138
Bibliografía 141
CAPÍTULO IV: OSTEOLOGÍA GENERAL DE *BAJADASAURUS PRONUSPINAX* (Gallina, Apesteguía, Canale y Haluza 2019) 145
Holotipo 145
Procedencia geográfica 145
Contexto geológico 145
Descripción general 146

Bibliografía 147
CAPÍTULO V: OSTEOLOGÍA DE *AMARGASAURUS CAZAUI* (Salgado y Bonaparte, 1991) 149
Holotipo 149
Materiales referidos 150
Procedencia geográfica 150
Contexto geológico 150
Diagnosis original (Salgado y Bonaparte, 1991) 150
Diagnosis revisada (Salgado y Bonaparte, 2007) 151
Diagnosis propuesta 151
Descripción ampliada 152
Comentarios 266
Bibliografía 271
CAPÍTULO VI: OSTEOLOGÍA DE *AMARGATITANIS MACNI* (Apesteguía, 2007) 277
Holotipo 277
Procedencia geográfica 277
Contexto geológico 277
Diagnosis original (Apesteguia, 2007) 278
Diagnosis revisada (Gallina, 2016) 279
Diagnosis propuesta 279
Descripción ampliada 279
Comentarios 294
Bibliografía 296
CAPÍTULO VII: ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LOS DICRAEOSAURIDAE 299
Introducción 299
Materiales y métodos 300
Analisis filogenético 302
Lista de sinapomorfías 304
Discusión 309
Consideraciones sobre posibles fenómenos heterocrónicos en los dicraeosáuridos 312
Bibliografía 317
CAPÍTULO VIII: ESTRUCTURAS NEUMÁTICAS EN EL ESQUELETO AXIAL DE LOS DICRAEOSAURIDAE 324

Introducción 324
Materiales y métodos 325
Descripción de las estructuras neumáticas en *Pilmatueia* 326
Descripción de las estructuras neumáticas en *Amargasaurus* 335
Discusión 339
Conclusiones 345
Bibliografía 346
CAPÍTULO IX: PALEOHISTOLOGÍA DE *AMARGASAURUS CAZAUI* Y *AMARGATITANIS MACNI.* IMPLICANCIAS PALEOBIOLÓGICAS Y METODOLÓGICAS 350
Introduccion 350
Materiales y métodos 353
Descripción histológica 360
Discusión 364
Conclusiones 368
Bibliografía 368
CAPÍTULO X: CONCLUSIONES GENERALES 371
Perspectivas futuras 374
Bibliografía 376
APÉNDICES 377
Apéndice 1: lista de caracteres 377
Apéndice 2: Listado de los cambios en la polarización de caracteres realizados sobre la matriz publicada de Tschopp y Mateus (2017). Ver lista de caracteres (Apéndice 1). 424
Apéndice 3: Se eliminaron los siguientes caracteres de la matriz de Tschopp y Mateus (2017):444
Apéndice 4: codificación de los estados de caracteres distribuidos en 39 taxones de dinosaurios saurópodos 454
Apéndice 5. Cladograma del consenso estricto mostrando las relaciones filogenéticas de los OTUs (unidades taxonómicas operativas) del presente estudio y producido por el programa TNT. 465
Apéndice 6. Cladograma del consenso estricto mostrando las relaciones filogenéticas de los OTUs (unidades taxonómicas operativas). Los números en los nodos muestran los valores del soporte de Bremer. 466
Apéndice 7. 1 de 10 árboles más parsimoniosos. 467
Apéndice 8. 2 de 10 árboles más parsimoniosos. 468
Apéndice 9. 3 de 10 árboles más parsimoniosos. 469

Apéndice 10. 4 de 10 árboles más parsimoniosos. 470
Apéndice 11. 5 de 10 árboles más parsimoniosos. 471
Apéndice 12. 6 de 10 árboles más parsimoniosos. 472
Apéndice 13. 7 de 10 árboles más parsimoniosos. 473
Apéndice 14. 8 de 10 árboles más parsimoniosos. 474
Apéndice 15. 9 de 10 árboles más parsimoniosos. 475
Apéndice 16. 10 de 10 árboles más parsimoniosos. 476
Bibliografía apéndices 476

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi director Rodolfo Coria por el seguimiento y supervisión durante toda la etapa de producción de mi Tesis. Al "Museo Municipal Carmen Funes" y a los compañeros que contribuyeron con trabajo de campo, preparación y traslado de piezas fósiles, entre otras actividades. A la Municipalidad de Plaza Huincul por subvencionar mis asistencias a cursos de postgrado, visitas de colecciones y congresos. Quiero agradecer también a mis amigos de la paleontología, especialmente Mattia Baiano, Flavio Bellardini, Jorge Meso, Romina González, Mateo Monferran y al King Arthur (Arturo Heredia).

Ignacio Cerda me ayudó generosamente con el capitulo de histología de la presente Tesis y Virginia Zurriaguz, revisó y aporto valisos comentarios en el capitulo referido a la neumaticidad. Tambien se le agradece a José F. Bonaparte, por recibirme en Mercedes y brindarme una rica discusión y sabios consejos. Además, Daniela Schwarz y Amy Campbell me compartieron información referida a *Dicraeosaurus*, trabajos, imágenes, etc. Así mismo, José Carballido me facilitó gentilmente información muy valiosa referida a *Dicraeosaurus* y algunos diplodócidos.

Se les agradece a Alberto Garrido (MOZ), Alejandro Kramarz (MACN), Juan Canale (MMCH), Juliana Sterli (MEF) y Martin Ezcurra (MACN), quienes abrieron generosamente las puertas de las colecciones a su cargo. Además, quiero agradecer al personal técnico de cada museo por su ayuda logística durante mi estadia en cada institución.

Agradezco los valiosos comentarios de José Carballido, Marcelo de la Fuente y Federico Degrange, quienes revisaron esta Tesis y aportaron muy amablemente, comentarios que enriquecieron la producción final. Kerri Kamra, revisó el inglés del resumen. Quiero agradecer también al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), a la Universidad Nacional del Comahue (UNCO) y a la Universidad Nacional de Río Negro (UNRN). Finalmente quiero expresar mi agradecimiento hacia mi familia y amigos que me acompañaron durante mi etapa de estudiante de postgrado.

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN

Los Dinosauria son un emblemático clado de arcosaurios, cuyos registros inequívocos más antiguos, tales como *Herrerasaurus ischigualastensis* y *Eoraptor lunensis* datan del Triásico Superior; hace aproximadamente 230 millones de años (Reig, 1963; Novas, 1993; Rogers *et al.*, 1993; Sereno et al., 1993; Brusatte et al., 2010). El taxón Dinosauria fue creado por el naturalista inglés Sir Richard Owen (1804-1892) en 1842, quien incluyó un número reducido de formas, entre las que se destacan *Megalosaurus* e *Iguanodon* (Buckland, 1824; Mantell, 1825). Poco tiempo después la cantidad de dinosaurios conocidos se incrementó sustancialmente, a través de numerosos hallazgos y descripciones científicas, cuyos representantes más conspícuos posiblemente sean *Triceratops*, *Camarasaurus*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Dicraeosaurus*, *Tyrannosaurus* y *Velociraptor* (Cope, 1877; Marsh, 1877; 1878; 1889; Osborn, 1905; Janensch, 1914; Osborn, 1924).

Hasta la actualidad se han identificado una gran cantidad de especies y se reconocieron caracteres derivados diagnósticos para el clado Dinosauria (Sereno, 1991; Langer y Benton, 2006; Yates, 2007; Ezcurra, 2010; Nesbitt, 2011). Así, Dinosauria fue definido como: *Triceratops*, Neornithes, sus más recientes ancestros comunes y todos los descendientes (Sereno, 1998). Los caracteres morfológicos que diagnostican a este clado son: la cresta deltopectoral del húmero elongada; el acetábulo abierto; la faceta articular de la fíbula ocupa menos del 30% de ancho transversal del astrágalo; y tres o más vértebras sacras (Currie y Padian, 1997; Weishampel et al., 2004; Novas, 2009; Brusatte et al., 2010; Nesbitt et al., 2010).

Por más de un siglo, el esquema de clasificación estándar dividió a los dinosaurios en dos grupos fundamentales, Saurischia (cadera de lagarto) y Ornithischia (cadera de ave) (Fig. 1.1.A) (Gauthier, 1986; Currie y Padian, 1997; Weishampel et al., 2004). Recientemente un nuevo análisis filogenético realizado por Baron et al. (2017) recuperó una topología diferente a la tradicional (Fig. 1.1.B). El análisis filogenético realizado por Baron et al. (2017) cambia el Cladograma de los Dinosauria, ubicando a Theropoda y Ornithischia como grupos hermanos, conformando un grupo monofilético denominado Ornithoscelida, con la exclusión de los Saurpodomorpha. Además, en dicha contribución, Saurischia desaparece como grupo monofilético y *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus* y

Sanjuansaurus (Tradicionalmente considerados saurisquios basales) son recuperados como sauropodomorfos basales.

Langer et al. (2017) respondieron al trabajo anteriormente citado, modificando la base de datos mediante un reescoreado de los caracteres e incluyendo un muestreo taxonómico más amplio, recuperando la topología consensuada por más de un siglo (Gauthier, 1986; Currie y Padian, 1997; Weishampel et al., 2004). De este modo, las relaciones de parentesco de Dinosauria son objeto de debate, no obstante, la hipótesis proporcionada por Langer et al. (2017) está mejor soportada ya que incluyeron en el análisis taxones importantes (ignorados por Baron et al., 2017) tales como *Scutellosaurus, Daemonosaurus, Ixalerpeton, Buriolestes*, y un amplio muestreo de teropodos Averostra; los cuales pueden tener un efecto sustancial en las optimizaciones de caracteres cercanos a la base de Dinosauria y por lo tanto en las relaciones de los dinosaurios tempranos.

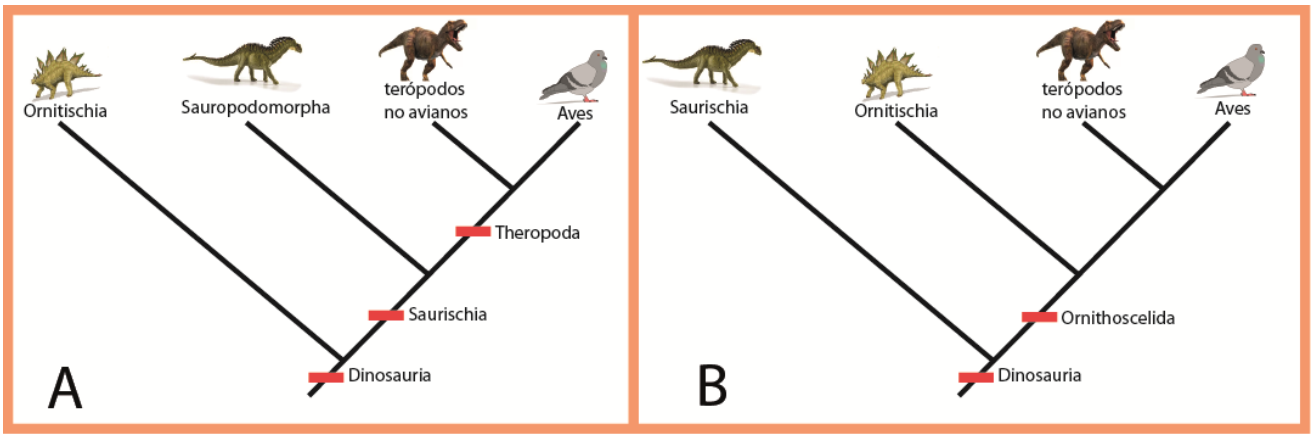


Figura 1.1. Cladograma simplificado de los Dinosauria. A, hipótesis filogenética consensuada por más de un siglo (Gauthier, 1986); B, hipótesis filogenética de Baron et al., 2017.

El objeto central de la presente Tesis de Doctorado son los dinosaurios dicraeosáuridos, una familia de dinosaurios saurópodos. Por tal motivo, en las siguientes líneas se expone una pequeña reseña del marco filogenético de este grupo, desde los

taxones más inclusivos, hasta los menos inclusivos, mencionando las definiciones filogenéticas de los clados más relevantes (Fig. 1.2).

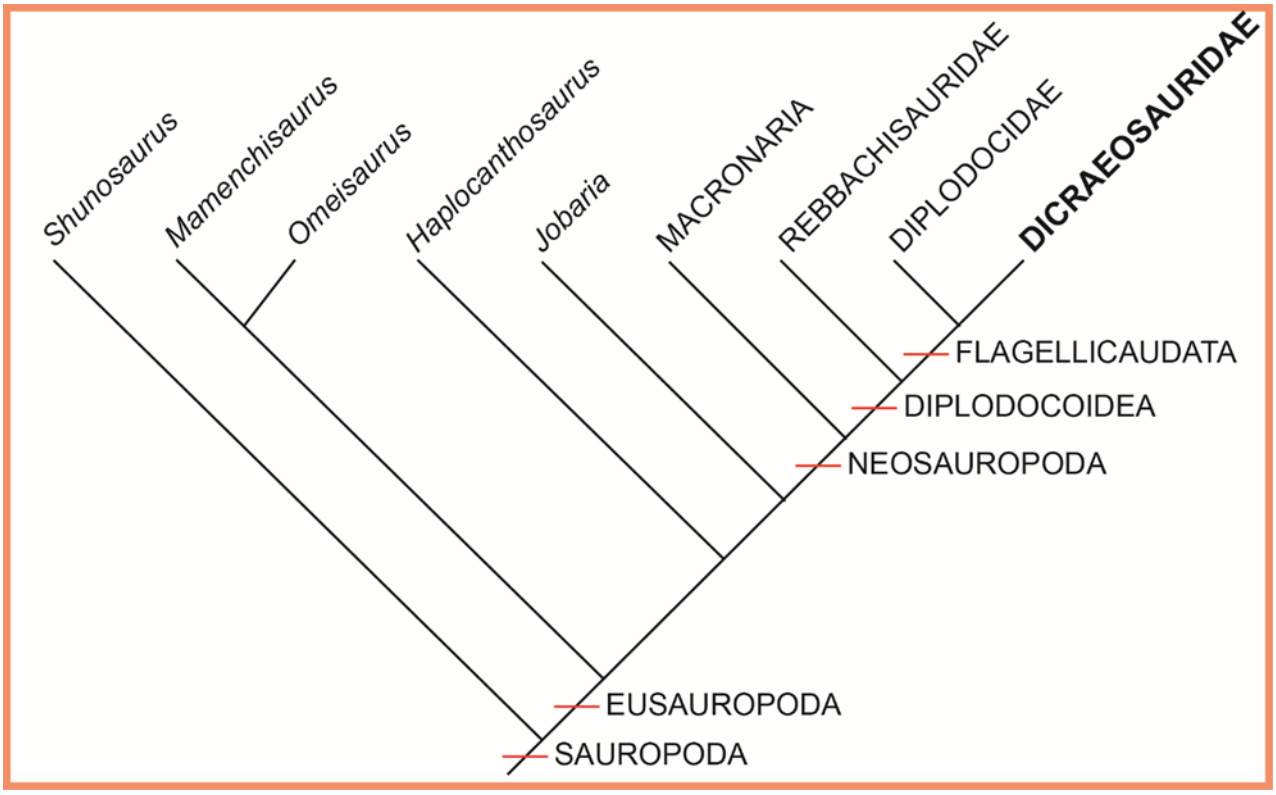


Figura 1.2. Cladograma simplificado de las relaciones filogenéticas de los grandes grupos de Sauropoda destacando la posición de los Dicraeosauridae.

Sauropodomorpha (Huene, 1932) incluían, por un lado, los tradicionalmente denominados prosaurópodos (actualmente llamado Sauropodomorpha basales), y por otro los Sauropoda (Yates et al., 2010; Pol et al., 2011). Prosauropoda fue considerado un grupo monofilético por largo tiempo. Sin embargo, en la última década pasó a considerarse como una asociación parafilética de sucesivos grupos hermanos a Sauropoda (Upchurch et al., 2004; Yates, 2007; Otero y Pol, 2013; Otero y Salgado, 2015).

Sauropoda es definido como el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus*, pero no a *Melanorosaurus* (Yates, 2007). Los saurópodos fueron un grupo de animales a los cuales se les atribuye locomoción cuadrúpeda y hábitos alimenticios herbívoros; además se caracterizan por tener un cráneo pequeño en relación con la longitud del postcráneo, con

cuellos largos y el esqueleto apendicular con extremidades robustas y columnares (Upchurch et al., 2004; Otero y Pol, 2013; Otero y Salgado, 2015). Este clado registra a los vertebrados terrestres más grandes del planeta, como las especies *Diplodocus longus*, *Brachiosaurus altithorax*, *Giraffatitan brancai*, *Supersaurus vivianae*, *Argentinosaurus huinculensis* y *Patagotitan mayorum* (Marsh, 1878; Riggs, 1903; Janensch, 1914; Jensen, 1985; Bonaparte y Coria, 1993; Carballido et al., 2017).

El registro más antiguo de los Sauropoda data de finales del Triásico, con formas como *Lessemsaurus sauropoides*, *Isanosaurus attavipachi* y *Antetonitrus ingenipes* (cercano al límite Triásico - Jurásico) (Bonaparte, 1999; Buffetaut et al., 2000; Yates y Kitching, 2003), y se extinguieron a finales del período Cretácico, con la mayoría de los dinosaurios existentes en ese momento (McIntosh, 1997; Upchurch et al., 2004). La distribución paleobiogeográfica de este grupo de animales es muy amplia, ya que se cuenta con registros en todos los continentes, incluyendo la Antártida (Upchurch et al., 2004; Cerda et al., 2011).

Eusauropoda es un clado definido en el stem, en donde lo definen como *Saltasaurus*, *Shunosaurus*, el ancestro común y todos los descendientes (Upchurch et al., 2004). De este modo, hay taxones de saurópodos que no son clasificados como eusaurópodos, tales como *Shunosaurus* (Ver capitulo VII) (Fig. 1.2).

Neosauropoda es definido como *Diplodocus*, *Saltasaurus*, su ancestro común y todos sus decendientes, incluyendo en esta definición Diplodocoidea y Macronaria (Fig. 1.2) (Wilson y Sereno, 1998). Ademas, existen formas clasificadas como eusaurópodos no-neosaurópodos, tales como *Jobaria*, *Haplocanthosaurus*, *Omeisaurus* y *Mamenchisaurus* (Ver capitulo VII) (Fig. 1.2).

Diplodocoidea es un taxón definido en el stem, como los neosaurópodos más cercanamente emparentados con *Diplodocus* que con *Saltasaurus* (Wilson y Sereno, 1998). Este citado clado comprende los Rebbachisauridae, y los Flagellicaudata. (Fig. 1.2).

Flagellicaudata es un taxón definido en el nodo por Harris y Dodson (2004), que incluye al ancestro común más reciente de *Dicraeosaurus* y *Diplodocus*, y todos sus

descendientes. De esta manera, este taxón involucra la familia Diplodocidae y a los Dicraeosauridae, los cuales son el objeto de la presente tesis (Fig. 1.2).

Dicraeosauridae

Dicraeosauridae es un taxón basado en el stem y definido como todos los Diplodocoidea más cercanamente relacionados con *Dicraeosaurus* que con *Diplodocus* (Sereno, 1998). Este peculiar clado incluye formas de tamaño pequeño a mediano (no habrían superado los 12 metros de longitud), tales como *Dicraeosaurus* (Janensch, 1914) y *Amargasaurus* (Salgado y Bonaparte, 1991). El biocrón de este clado corresponde a Jurásico Medio-Cretácico Inferior, y sus registros proceden de Asia (China), Norteamérica (Estados Unidos), África (Tanzania) y América del Sur (Argentina) (Janensch, 1914; Salgado y Bonaparte, 1991; Upchurch, 1995; Wilson, 2002; Harris y Dodson, 2004; Rauhut et al., 2005; Apesteguía, 2007; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015; Gallina, 2016; Gallina et al., 2019; Coria et al. 2019).

Los primeros hallazgos de dicraeosáuridos se remontan a los comienzos del siglo XX (entre los años 1909 y 1913), cuando se realizaron importantes expediciones alemanas a África oriental (actualmente Tanzania) (Heinrich, 1999); (Fig. 1.3A). Dichos trabajos realizados en la Formación Tendaguru (Jurásico Superior), permitieron el hallazgo de una enorme cantidad de materiales asignados a dinosaurios saurópodos, que en su mayoría se encuentran depositados actualmente en el Humboldt Museum für Naturkunde, situado en Berlín (Alemania) (Remes, 2009). En estas expediciones se extrajeron más de 250 toneladas de materiales fósiles, entre ellos taxones nuevos de mucha relevancia como *Dicraeosaurus hansemmani, D. sattleri, Giraffatitan brancai* y *Tornieria africana* (Remes, 2009). Janensch (1914) fue quien describió las dos especies del género *Dicraeosaurus* (*D. hansemanni* y *D. sattleri*). Sin embargo, el primero en brindar una diagnosis de la familia Dicraeosauridae fue Huene, (1927) quien los diagnosticó con los siguientes caracteres: 1, cráneo similar a *Camarasaurus;* 2, espinas neurales de las vértebras presacras profundamente divididas y más altas que en la familia Morosauridae; 3, vértebras diferentes y menos cavernosas que en la familia Morosauridae; 4, centros vertebrales sin pleurocelos; 5, cuellos cortos.

A finales del siglo XX, casi 90 años después del hallazgo de *Dicraeosaurus*, se dio a conocer el segundo género de Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) (Salgado y Bonaparte, 1991). Los materiales correspondientes a este taxón fueron rescatados en el paraje La Amarga, Formación La Amarga (Cretácico inferior), provincia del Neuquén, en una campaña liderada por el Dr. José F. Bonaparte del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" en marzo de 1984 (Fig. 1.3B y C) y depositados en dicha institución (Bonaparte, 1986; Salgado y Calvo, 1992). El ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) constituye el primer registro de Dicraeosauridae hallado en América del Sur, el segundo género reconocido en la historia del grupo; y a su vez, la primera forma cretácica descripta perteneciente a dicha familia (Salgado y Bonaparte, 1991). Posteriormente, el ejemplar MACN PV N53, fue rescatado en campañas paleontológicas lideradas por el doctor José F. Bonaparte, en el margen izquierdo del arroyo La Amarga a 2.5 Km al este de la ruta nacional 40, Formación La Amarga (Cretácico inferior). Estos materiales fueron inicialmente descritos una nueva especie de titanosaurio, *Amargatitanis macni* (Apesteguía, 2007). Posteriormente, Gallina (2016) realizó una redescripción de los materiales y los incluyó por primera vez a una matriz filogenética de datos, recuperando a *Amargatitanis macni* como un dicraeosáurido.

Más de una década después de la publicación de *A. cazaui*, fue dado a conocer *Brachytrachelopan mesai* (Rauhut et al., 2005), cuyo único ejemplar, representado por parte de un esqueleto postcraneano, fue hallado a unos 25 kilómetros al noroeste del pueblo Cerro Cóndor, provincia del Chubut, en rocas de la Formación Cañadón Calcáreo (Jurásico superior) (Fig. 1.3D) y constituyendo el único dicraeosáurido descrito para el Jurásico de América del Sur (Rauhut et al., 2005).

Entre los años 1999 y 2000 se realizaron campañas paleontológicas en la formación Morrison (Jurásico superior) de Estados Unidos, dando como resultado el hallazgo de restos fósiles que fueron asignados al ejemplar Holotipo de *Suuwassea emiliae* (Harris y Dodson, 2004). En el primer trabajo este taxón fue recuperado como un Flagellicaudata (i.e., Diplodocidae + Dicraeosauridae) con afinidades desconocidas (Harris y Dodson, 2004; Harris, 2006); aunque en contribuciones más recientes *S. emiliae* fue recuperado como una forma basal dentro de los Dicraeosauridae (Salgado et al., 2006; Whitlock y

Harris, 2010; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015), constituyendo de este modo, el primer registro Laurásico de esta familia (Harris y Dodson, 2004).

Recientemente, campañas paleontológicas lideradas por el director de la presente Tesis y efectuaras entre los años 2011-2014 en la Formación Mulichinco, dieron como resultado el hallazgo de restos fósiles pertenecientes a una posible nueva especie de dicraeosáurido (Fig. 1.3E y F). Estos hallazgos, han servido de inspiración para la formulación de la presente Tesis, ya que, hasta ese momento los únicos dicraeosauridos descriptos para el Cretácico de América del Sur provenían de la Formación La Amarga. Posteriormente, y en sincronía al desarrollo de esta Tesis, el registro fósil de dicraeosáuridos se ha incrementando sustancialmente, con los reportes que se mencionan a continuación.

Mcphee et al. (2016) identificaron una vertebra dorsal fragmentaria como Dicraeosauridae indet. ampliando el registro al Cretácico inferior de África. A partir de ese momento, los dicraeosauridos del Cretácico Inferior mostraron una distribución gondwanica.

Lingwulong shenqi (Xu et al., 2018) está representado por materiales procedentes de la Formación Yanan (Toarciano tardío – Bajociano) de la región autónoma Ningxia Hui, China, los cuales extendieron el biocrón de los Dicraeosauridae hasta el Jurásico Medio (Xu et al., 2018).

Pilmatueia faundezi (Coria et al., 2019) constituido por elementos postcraneanos procedentes de la Formación Mulichinco (Valanginiano, Cretácico Inferior). Los materiales publicados (MLL-Pv-002; 004; 005; 009; 014; 015; 016) brinda valiosa información completando una falta en el registro estratigráfico de los dicraeosáuridos del Cretácico Inferior.

Por último, Gallina et al. (2019) acuñaron una nueva especie de saurópodo dicraeosáurido, *Bajadasaurus pronuspinax*, a través de materiales procedentes de la localidad de Bajada Colorada, 40 Km al sur de Picún Leufú en proximidades de la ruta nacional 237. Las capas portadoras de los fósiles corresponden a Formación Bajada

Colorada, Cretácico Inferior (Barresiano-Valanginiano), Cuenca Neuquina, Patagonia, Argentina.

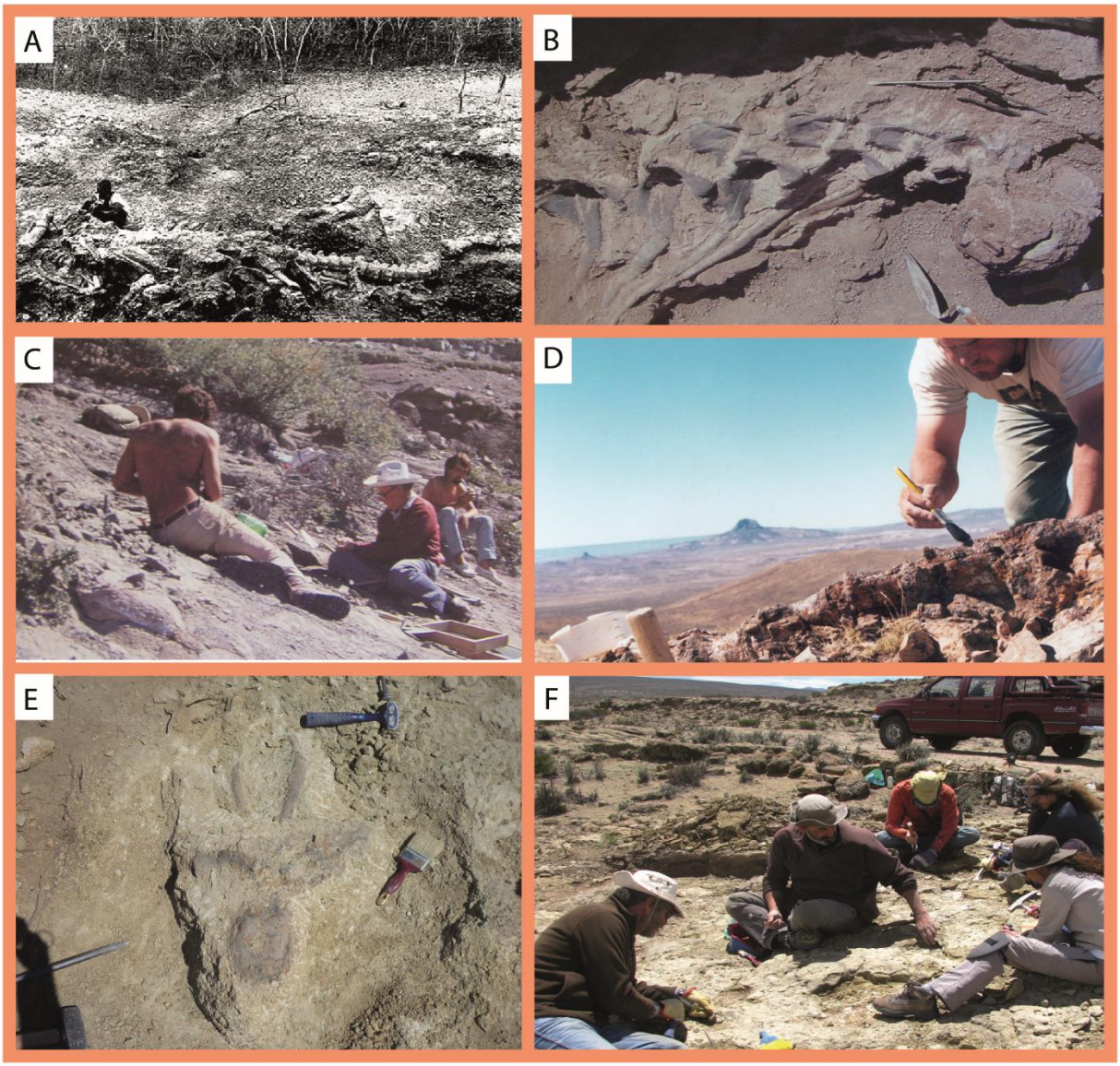


Figura 1.3. Fotos de campo de las excavaciones de diferentes dicraeosáuridos. A, espécimen tipo de *Dicraeosaurus hansemanni* del sitio "m" de la Formación Tendaguru, fotografía tomada por W. Janensch (modificado de Heinrich, 1999); B y C, excavación de *Amargasaurus cazaui* (fotos extraídas de Bonaparte, 2007); D, excavación de *Brachytrachelopan mesai* (cortesía de O. Rauhut); E y F, excavación de *Pilmatueia faundezi* (cortesía de R. Coria).

La presente tesis de doctorado expone información inédita sobre algunos saurópodos Dicraeosauridae, tal como la osteología detallada de las especies registradas en Argentina (Tab. 1.1) las cuales, hasta el momento, habían sido descriptas y figuradas de manera preliminar. Dichas descripciones osteológicas están ordenadas, en esta Tesis, siguiendo un orden geocronológico comenzando por el taxón más antiguo (Ver capítulos II, III, IV, V y VI).

Además, se analizan las relaciones filogenéticas internas de los Dicraeosauridae, incluyendo por primera vez, la totalidad de los géneros descriptos hasta el momento en una matriz de datos (Ver capítulo VII). Las hipótesis filogenéticas previas, involucraron únicamente algunos géneros (sesgando las interpretaciones de sus relaciones internas) (Harris, 2006c; Rauhut et al., 2005; Gallina, 2016; Coria et al., 2019; Gallina et al., 2019). Asimismo, se discuten las implicaciones sobre la diversidad y evolución de los Dicraeosauridae y su relación con otros saurópodos.

Finalmente, se dan a conocer aspectos relacionados con la paleobiología del clado (escasamente estudiadas en la literatura previa), por un lado, a través del estudio de la neumaticidad del esqueleto axial, con énfasis en los ejemplares Holotipos de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005) y materiales referidos al último taxón (MLL-Pv-002; 004; 009; 014; 015; 016) (Ver capítulo VIII) y, por otro, a travez de estudios paleohistológicos basados en los ejemplares Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Amargatitanis macni* (MACN- PV-N53) (Ver capítulo IX).

En los últimos años ha habido un gran incremento en los estudios paleohistológicos de dinosaurios no avianos, principalmente en sauropodomorfos (e.g. Sander, 2000; Klein y Sander, 2008; Hedrick et al., 2014; Waskow y Sander, 2014; Cerda et al., 2017). No obstante, la histología de la familia Dicraeosauridae es, hasta la fecha, pobremente conocida, limitada a un estudio sobre elementos apendiculares de *Dicraeosaurus* (Sander, 2000) y una tibia del ejemplar holotipo de *Suuwassea* (Hedrick et al., 2014). En este sentido, los cortes histológicos efectuados en los ejemplares Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Amargatitanis macni* (MACN- PV-N53) permitieron evaluar la correspondencia temporal de sucesos importantes de la historia de vida de los individuos,

tales como lo son la maduración sexual (momento en el que el individuo puede comenzar a reproducirse) y somática (momento en el cual el individuo deja de crecer) con cambios anatómicos tales como la fusión de suturas neurocentrales. En este sentido, el estudio paleohistológico permitió comprender la tasa de crecimiento de estos saurópodos y compararla con otros Neosauropoda.

Actualmente, las aves son el único grupo que presenta un esqueleto con neumaticidad postcraneal, esto implica la invasión del interior de los huesos por medio de divertículos de sacos aéreos. Entre las formas fósiles, estructuras neumáticas han sido registradas en varios grupos de arcosaurios (pterosaurios y dinosaurios saurisquios) entre los que se puede destacar los saurópodos (Wedel, 2005). La presencia de esta neumaticidad, además de colaborar en la disminución del peso del esqueleto es interpretada como evidencia de la presencia de sacos aéreos, brindando un aporte constante de oxígeno a los pulmones y siendo una de las principales ventajas energéticas relacionadas al gigantismo dentro de los saurópodos (Sander, 2013). En lo que respecta a la neumaticidad de los saurópodos, existe un gran número de investigaciones, aunque los trabajos referidos a dicraeosáuridos son escasos (Wedel, 2005; Schwartz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007; Wedel, 2007; Wilson et al., 2011; Taylor y Wedel, 2013; Ibiricu et al., 2017). La adquisición de tomografías de los ejemplares Holotipos de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005) y materiales referidos al último taxón (MLL-Pv-002; 004; 009; 014; 015; 016), permitieron caracterizar el grado de invasión de los divertículos neumáticos en el esqueleto presacro y compararlo con otros saurópodos.

	Amargasaurus	*Amargatitanis*	*Bajadasaurus*	*Brachytrachelopan*	*D. hansemanni*	*D. sattleri*	*Lingwulong*	*Pilmatueia*	*Suuwassea*
Cráneo	X		X		X		X		X
V. cervicales anteriores	X		X		X		X		X
V. cervicales medias	X		X	X	X	X	X	X	X
V. cervicales posteriores	X			X	X	X	X	X	
costillas cervicales	X			X	X	X	X	X	
V. dorsales anteriores	X			X	X		X	X	X
V. dorsales medias	X			X	X	X	X		X
V. dorsales posteriores	X			X	X	X	X	X	
Costillas dorsales	X			X	X	X	X		X
V. sacras	X			X	X	X	X		
V. caudales anteriores	X	X			X	X	X		X
V. caudales medias	X	X			X	X	X	X	X
V. caudales posteriores	X				X				X
Arcos hemales	X				X	X	X		
Escápula-coracoides	X				X	X	X		X
Húmero	X				X	X	X		X
Radio	X				X	X			
Ulna	X				X	X	X		
Carpo									
Metacarpo									
Falanges manuales									
Placa esternal									X
Íleon	X			X	X		X		
Pubis					X	X	X		
Isquion		X			X		X		
Fémur	X	X		X	X	X	X	X	X
Tibia	X	X		X	X		X		X
Fíbula	X	X			X				X
Astrágalo	X	X			X	X	X		
Calcáneo									X
Metatarsales	X	X			X				X
Falanges pedales									X

Tabla 1.1. Huesos preservados de las especies de dicraeosáuridos descriptas hasta la actualidad; siguiendo un ordenamiento alfabético y anatómico.

Objetivos

Objetivo general:

- Identificación de las relaciones filogenéticas de los saurópodos dicraeosáuridos de Argentina. Una hipótesis sobre la filogenia de los dicraeosáuridos de Argentina brinda el marco teórico para reconocer la evolución del grupo e interpretarlo dentro de un contexto biológico amplio (biogeográfico, paleoecológico, morfofuncional).

Objetivos específicos:

- Proporcionar información anatómica novedosa de representantes de los Dicraeosauridae a través del estudio anatómico detallado de nuevos materiales de dicraeosáuridos provenientes de la Formación Mulichinco (Valanginiano, Cretácico Temprano).
- Identificar taxonómicamente los dinosaurios dicraeosáuridos de la Formación Mulichinco.
- Aportar hipótesis filogenéticas sustentadas de las relaciones de parentesco de los dicraeosáuridos de Argentina, dentro de los Dicraeosauridae así como en niveles más inclusivos dentro de los Sauropoda.
- Las tres formas de dicraeosáuridos registradas hasta la fecha en la Argentina, *Amargasaurus*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan*, fueron publicadas en artículos científicos con descripciones parciales y estudios filogenéticos preliminares. La información proporcionada por los nuevos materiales permite poner a prueba las hipótesis generadas con la inclusión de esas tres únicas formas, mediante la confección de matrices de caracteres suficientemente informativas que permiten arribar a hipótesis filogenéticas sustentadas en un universo comparativo más amplio.
- Ampliar el conocimiento sobre la evolución de la neumaticidad del esqueleto axial en los Flagellicaudata (Dicraeosauridae + Diplodocidae). Para ello se planea la búsqueda de correlatos osteológicos de estructuras neumáticas tales como

forámenes en los materiales de *Pilmatueia faundezi* y se lo comparará con los otros dicraeosáuridos, con el objetivo de realizar inferencias morfofuncionales.

- Formular hipótesis sobre los mecanismos heterocrónicos ocurridos en la evolución de los Dicraeosauridae dentro de los Flagellicaudata, en especial aquellos relacionados con la reducción de la masa corporal relativa registrada en los primeros.

Por otra parte, las hipótesis contrastadas durante el desarrollo del doctorado son:

- H1: Los saurópodos dicraeosáuridos de la Formación Mulichinco representan un taxón nuevo más cercanamente relacionado con *Amargasaurus cazaui* que con otros miembros del clado.
- H2: Los dicraeosáuridos de la Formación Mulichinco, *Amargasaurus*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan* constituyen un grupo natural de naturaleza endémica.
- H3: Las formas más basales del grupo presentarán un mayor grado de neumaticidad y mayor masa corporal (volumen corporal).

Materiales y métodos

Criterios anatómicos

Las descripciones anatómicas siguen un orden estándar de anterior hacia posterior, y de axial hacia lateral. Así, primero se describieron los huesos craneanos, luego los elementos pertenecientes al **Esqueleto Axial** (vértebras cervicales, vértebras dorsales, vértebras sacras y vértebras caudales); y, finalmente los huesos pertenecientes al **Esqueleto Apendicular** (cintura escapular, miembros anteriores, cintura pélvica y miembros posteriores. En el caso puntual del cráneo, se orientó el techo del mismo horizontalmente y se describió cada elemento individualmente. Para la identificación topográfica de los elementos vertebrales se comparó la posición de la parapófisis con la serie vertebral presacra completa de *Dicraeosaurus hansemanni* y mediante observaciones personales en el ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (Janensch, 1929; MACN-N 15). En el caso

de las vértebras caudales, las comparaciones se efectuaron con *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929) y *Apatosaurus louisae* (Gilmore, 1936).

El criterio empleado en la presente tesis para identificar la transición cérvico-dorsal, fue considerar vértebras dorsales a aquellas donde la parapófisis se sitúa en la región anterodorsal del cuerpo vertebral, por encima de la depresión lateral. Por otra parte, se consideran vértebras sacras a aquellos elementos vertebrales que articulan con el ilion.

Para cada taxon descripto se propone una diagnosis actualizada, tanto por la observación de características autapomórficas únicas, como teniendo en cuenta los resultados del análisis filogenético llevada a cabo (Ver capitulo VII). En cada capitulo descriptivo se siguie la siguiente sistemática paleontológica.

Nomenclatura

La nomenclatura de láminas y fosas de saurópodos sigue lo establecido por Wilson, (1999; 2012) y Wilson et al. (2011), y el esquema de estructuras neumáticas propuesto por Wedel et al. (2000) y Wedel, (2003).

Confección de láminas y tablas de medidas

Se realizaron fotografías de los materiales en distintas vistas (anterior, posterior, lateral, dorsal y ventral) y luego las imágenes fueron editadas con los programas Adobe PhotoShop CS3 y Adobe Illustrator CS5. Las ediciones de las fotografías consistieron en indicar las ubicaciones de las distintas estructuras anatómicas (ej. apófisis, láminas, cavidades, etc.) y cuando se lo consideró pertinente, se redibujaron las partes faltantes por la erosión y meteorización mediante líneas de puntos, interpretando los sectores rotos de los huesos. Además, se efectuaron mediciones de las estructuras, mediante el uso de un calibre y una cinta métrica (para los elementos de mayor tamaño) y se confeccionaron tablas que exhiben dichos valores expresados en centímetros y aquellos recopilados de la bibliografía específica.

Abreviaturas institucionales

MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Provincia de Buenos Aires, Argentina; **MCF,** Museo Municipal Carmen Funes, Plaza Huincul,

Provincia del Neuquén, Argentina; **MLL,** Museo Municipal de Las Lajas, Las Lajas, Provincia del Neuquén, Argentina; **MMCH**, Museo Municipal Ernesto Bachmann, Villa El Chocón, Provincia del Neuquén, Argentina; **MOZ**, Museo Provincial de Ciencias Naturales Dr. Prof. Juan A. Olsacher, Zapala, Provincia del Neuquén, Argentina; **MPCA**, Museo Provincial Carlos Ameghino, Cipolletti, Provincia de Río Negro, Argentina; **MPEF**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Provincia del Chubut, Argentina.

Visita de colecciones

A los fines de cumplir con los objetivos anteriormente mencionados, se revisaron personalmente los siguientes ejemplares fósiles depositados en diferentes repositorios de la República Argentina:

Amargasaurus cazaui, ejemplar Holotipo MACN-N 15.

Amargatitanis macni, ejemplar Holotipo MACN PV N53.

Bajadasaurus pronuspinax, ejemplar Holotipo MMCH-Pv-75.

Brachytrachelopan mesai, ejemplar Holotipo MPEF-PV 1716.

Cathartesaura anaeróbica, ejemplar Holotipo MPCA- 232.

Comahuesaurus windhauseni, ejemplar Holotipo MOZ-PV 6722.

Diplodocidae indet. MPEF-PV 1324.

Lavocatisaurus agrioensis, ejemplar Holotipo MOZ-Pv1232.

Leinkupal laticauda, ejemplar Holotipo MMCh-Pv 63.

Ligabuesaurus leanzai, ejemplar Holotipo MCF-PHV-233.

Pilmatueia faundezi, ejemplar Holotipo MLL-Pv-005; ejemplar Paratipo MLL-Pv-002; materiales referidos MLL-Pv-004; 010; 012; 013; 014; 015; 016; 017.

Rebbachisauridae indet. MMCh-Pv 49.

Zapalasaurus bonapartei, ejemplar Holotipo Pv-6127-MOZ.

Sistemática paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842

SAURISCHIA Seeley, 1887

SAUROPODA Marsh, 1878

NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986

DIPLODOCOIDEA Marsh, 1884

FLAGELLICAUDATA Harris y Dodson, 2004

DICRAEOSAURIDAE Huene, 1927

Bibliografía

Apesteguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). Gondwana Research 12, 533-546.

Baron, M.G. Norman, D.B. y Barrett P.M. 2017. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. Nature 543, 501-506.

Bonaparte, J.F. 1986. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. Actas del 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 2, 63-95.

Bonaparte, J.F. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. Ameghiniana 36, 115-187.

Bonaparte, J. F. 2007. Dinosaurios y pterosaurios de América del Sur. Ed. Albatros.

Bonaparte, J.F. y Coria, R.A. 1993. Un nuevo y gigantesco sauropodo titanosaurio de la Formación Rio Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. Ameghiniana 30, 271-282.

Brusatte, S.L. Nesbitt, S.J. Irmis, R.B. Butler, R.J. Benton, M.J. y Norell, M.A. 2010. The origin and early radiation of dinosaurs. Earth-Science Reviews 101, 68-100.

Buckland, W. 1824. XXI.-Notice on the *Megalosaurus* or great Fossil Lizard of Stonesfield. Transactions of the Geological Society of London 2, 390-396.

Buffetaut, E. Suteethorn, V. Cuny, G. Tong, H. Le Loeuff, J. Khansubha, S. y Jongautchariyakul, S. 2000. The earliest known sauropod dinosaur. Nature 407, 72-74.

Carballido, J.L. Pol, D. Otero, A. Cerda, I.A. Salgado, L. Garrido, A.C. Ramezani, J. Cúneo, N.R. y Krause, J.M. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. Proc. R. Soc. B 284, 20171219.

Cerda, I.A. Chinsamy, A. Pol, D. Apaldetti, C. Otero, A. y Powell, J.E. 2017. Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs. PLoS ONE 12, e0179707.

Cerda, I.A. Paulina Carabajal, A., Salgado, L. Coria, R.A. Reguero, M.A. Tambussi, C.P. y Moly, J.J. 2011. The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. Naturwissenschaften 99, 83-87.

Cope, E.D. 1877. On a gigantic saurian from the Dakota eopoc of Colorado. Palaeontological Bulletin 25, 5-10.

Coria, R.A. Windholz, G.J. Ortega F. y Currie, P.J. 2019. A new dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Mulichinco Formation, Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina. Cretaceous Research 93, 33-48.

Currie, P.J. y Padian, K. (Eds.). 1997. Encyclopedia of dinosaurs. Elsevier 1-829.

Ezcurra, M.D. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. Journal of Systematic Palaeontology 8, 371-425.

Gallina, P.A. 2016. Reappraisal of the eaely Cretaceous sauropod dinosaur *Amargatitanis macni* (Apesteguía, 2007), from northwestern Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 64, 79-87.

Gallina, P.A. Apesteguia, S. Canale, J.I. y Haluza A. 2019. A new long-spined dinosaur from Patagonia sheds light on sauropod defense system. Scientific Reports volume 9, Article number: 1392.

Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. En: Padian, K. (Ed.) The origin of birds and the evolution of flight. San Francisco. California, Acad.Sci1 1-55.

Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*: with special reference to specimens in the Carnegie Museum. Memoirs of the Carnegie Museum 11, 175-300.

Harris, J. 2006. The significance of *Suuwassea emilieae* (Dinosauria: Sauropoda) for flagellicaudatan intrarelationships and evolution. Journal of Systematic Palaeontology 4, 185–198.

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

Hedrick, B.P. Tumarkin-Deratzian, A.R. y Dodson, P. 2014. Bone microstructure and relative age of the holotype specimen of the diplodocoid sauropod dinosaur Suuwassea emilieae. Acta Palaeontologica Polonica 59, 295-304.

Heinrich, W.D. 1999. The taphonomy of dinosaurs from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania) based on field sketches of the German Tendaguru expedition (1909-1913). Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe 2, 25-26.

Huene, M. 1927. Short review of the present knowledge of the Sauropoda. Memoirs of the Queensland museum 4, 1-164.

Huene, F. 1932. Die fossile Reptilordnung Saurischia: ihre Entwicklung und Geschichte. Borntraeger 1-113.

Ibiricu, L.M. Lamanna, M.C. Martínez, R.D., Casal, G.A. Cerda, I.A. Martínez, G. y Salgado, L. 2017. A novel form of postcranial skeletal pneumaticity in a sauropod dinosaur: Implications for the paleobiology of Rebbachisauridae. Acta Palaeontologica Polonica 62, 221-236.

Janensch, W. 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. Archiv für Biontologie 3, 81-110.

Janensch, W. 1929. Die Wirbelsaule Der Gattung *Dicraeosaurus*. Palaeontographica Supplement 7, 39-133.

Jensen, J.A. 1985. Three new sauropod dinosaurs from the Upper Jurassic of Colorado. Great Basin Naturalist 45, 697-709.

Klein, N. y Sander, M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. Paleobiology 34, 247-263.

Langer, M.C. y Benton, M.J. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. Journal of Systematic Palaeontology 4, 309-358.

Langer, M.C. Ezcurra, M.D. Rauhut, O.W. Benton, M.J. Knoll, F. McPhee, B.W. Novas, F.E. Pol, D. y Brusatte, S.L. 2017. Untangling the dinosaur family tree. Nature 551, 1-3.

Mantell, G.A. 1825. Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate Forest, in Sussex. Phil. Trans. Roy. Soc. London 115, 179-186.

Marsh, O.C. 1877. Notice of New Dinosaurian Reptiles from the Jurassic formation. American Journal of Science 14, 514-516.

Marsh, O.C. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Pt. I. American Journal of Science 16, 411-416.

Marsh, O.C. 1884. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VII. On the Diplodocidae, a new family of the Sauropoda. American Journal of Science 27, 160-168.

Marsh, O.C. 1889. Notice of new American Dinosauria. American Journal of Science 37, 331-336

McIntosh, J.S. 1997. Sauropoda. En: Currie, P.J. y Padian, K. (eds.) Encyclopedia of Dinosaurs, Academic Press 654-657.

Nesbitt S.J. 2011. The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades. Bulletin of the American Museum of Natural History 352, 1-292.

Nesbitt, S. J. Sidor, C.A. Irmis, R.B. Angielczyk, K.D. Smith, R.M.H. y Tsuji, L.A. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithodira. Nature 464, 95-98.

Novas, F.E., 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus iscshigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology 13, 400-423.

Novas, F.E. 2009. An overview of the anatomy and phylogenetic relationship of dinosaurus. En: Farlow, J.O. (eds.) The Age of Dinosaurs in South America, Indiana Univ Press. 11-13.

Osborn, H.F. 1905. *Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. Bulletin of the American Museum of Natural History 35, 733-771.

Osborn, H.F. 1924. Three new Theropoda, *Protoceratops* zone, central Mongolia. American Museum Novitates 144, 1-12.

Otero, A. y Pol, D. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). Journal of Vertebrate Paleontology 33, 1138-1168.

Otero, A. y Salgado, L. 2015. El registro de Sauropodomorpha (Dinosauria) de la Argentina. En: Fernández, M. y Herrera, Y. (eds.) Reptiles Extintos - Volumen en

Homenaje a Zulma Gasparini. *P*ublicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15, 69-89.

Owen, R. 1842. Report on British Fossil reptiles, Pt. II. Reports of the British Association for the Advancement of Science 11, 60–204.

Pol, D., Garrido, A.C. y Cerda, I.A. 2011. A new sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the origin and evolution of the sauropod-type sacrum. PLoS ONE 1-24. 6:e14572.

Rauhut, O.W.M. Remes, K. Fechner, R. Cladera, G. y Puerta, P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. Nature 435, 670-672.

Reig, O.A., 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los "Estratos de Ischigualasto" (Mesotriásico superior) de las Provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). Ameghiniana 3, 3-20.

Remes, K. 2009. Taxonomy of Late Jurassic diplodocid sauropods from Tendaguru (Tanzania). Fossil Record 12, 23-46.

Riggs, E.S. 1903. *Brachiosaurus altithorax*, the largest know dinosaur. American Journal of Science 4, 299-306.

Rogers, R.R. Swisher, C.C. Sereno, P.C. Moneta, A.M. Forster, C.A. y Martínez, R.N. 1993. The Ischigualasto Tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and 40Ar/39Ar dating of dinosaurs origins. Science 260, 794-797.

Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae *Amargasaurus cazaui* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. Ameghiniana 28, 333-346.

Salgado, L. y Calvo, J.O. 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazaui* Salgado and Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. Ameghiniana 29, 337-346.

Salgado, L. Souza Carvalho, I. y Garrido, A.C. 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.

Sander, P.M. 2000. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. Paleobiology 26, 466-488.

Sander, P.M. 2013. An evolutionary cascade model for sauropod dinosaur gigantism-overview, update and tests. PloS one 8, e78573.

Schwarz, D. y Fritsch, G. 2006: Pneumatic structures in the cervical vertebrae of the Late Jurassic Tendaguru sauropods Brachiosaurus brancai and Dicraeosaurus. Eclogae geol. Helv. 99, 65-78.

Seeley, H.G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. Proceedings of the Royal Society of London 43, 165-171.

Sereno, P.C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. Journal of Vertebrate Paleontology 10, 1-53.

Sereno, P.C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. Neues Jarhrbuch Für Geologie Und Palaontologie Abhandlungen 210, 41–83.

Sereno, P.C. Forster, C. A. Rogers, R.R. y Monetta, A.M. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. Nature 64.

Taylor, M.P. y Wedel, M.J. 2013. Why sauropods had long necks; and why giraffes have short necks PeerJ 1, e36.

Tschopp, E, Mateus, O. y Benson, R.B.J. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). PeerJ 3, e857.

Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. Philosophical Transactions of the Royal Society of LondonB 349, 365-390.

Upchurch, P. Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), The Dinosauria (segunda edición), University of California Press 259-322.

Waskow, K. y Sander, P.M. 2014. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus* sp. (Sauropoda), Journal of Vertebrate Paleontology 34, 852-869.

Wedel, M.J. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. J. Vertebrate Paleontology 23, 344–357.

Wedel, M.J. 2005. Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. En: Wilson, J.A. y Curry-Rogers, K. (eds.) The Sauropods: Evolution and Paleobiology. University of California Press 201–228

Wedel, M.J. 2007. What pneumaticity tells us about ‘‘prosauropods,’’ and vice versa. Spec. Pap. Palaeontology 77, 207-222.

Wedel, M.J. Cifelli R.L. y Sanders, R.K. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. Acta Palaeontologica Polonica 45, 343-388.

Weishampel, D. B. Dodson, P. Osmólska, H., y Hilton Richard, P. 2004. The Dinosauria. University of California Press. 861.

Whitlock, J.A. 2011. A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). Zoological Journal of the Linnean Society 161, 872-915.

Whitlock, J.A. y Harris, J.D. 2010. The dentary of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Diplodocoidea). Journal of Vertebrate Paleontology 30, 1637-1641.

Wilson, J.A. 1999: A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. Journal of vertebrate Paleontology 19, 639-653.

Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: and cladistic analysis. The Linnean Society of London, Zoological Journal of the Linnean Society 136, 217–276.

Wilson, J.A. 2012. New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan 32, 91-110.

Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 5, 1-68

Wilson, J.A. D’Emic, M.D. Ikejiri, T. Moacdieh, E.M. y Whitlock J.A. 2011. A Nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. PLoS ONE 6, e17114.

Xu, X. Upchurch, P. Mannion, P.D. Barrett, P.M. Regalado-Fernandez, O.R., Mo, J. y Liu, H. 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. Nature communications 9, 1-2700.

Yates, A.M. 2007. Solving a dinosaurian puzzle: the identity of *Aliwalia rex* Galton. Historical Biology 19, 93-123.

Yates, A.M. y Kitching, J.W. 2003. The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 270, 1753–1758.

Yates, A.M. Bonnan, M.F. Neveling, J. Chinsamy, A. y Blackbeard, M.G. 2010. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 277, 787-794.

CAPÍTULO II: OSTEOLOGÍA DE *BRACHYTRACHELOPAN MESAI* (Rauhut, Remes, Fechner, Cladera y Puerta, 2005)

Holotipo

MPEF-PV 1716 es un único individuo constituido por un esqueleto incompleto y articulado, compuesto por veinte vértebras presacras, distribuidas en siete vértebras cervicales y once vértebras dorsales, un sacro incompleto (con tres vértebras), un ilion derecho, el extremo proximal de una tibia izquierda y la parte distal de un fémur izquierdo.

Procedencia geográfica

Aproximadamente a 25 km al Noroeste de la localidad de Cerro Cóndor, provincia de Chubut, Patagonia Argentina (Fig. 2.1).

Contexto geológico

La Formación Cañadón Calcáreo aflora en el sector centro oriental de la Hoja 44e, Valle General Racedo, Provincia del Chubut. La misma, está constituida por capas muy potentes (superan los 700 metros de espesor), datadas como Tithoniano (Jurásico superior) y principalmente conformadas por conglomerados, areniscas y pelitas (Proserpio, 1987). El origen de esta unidad ha sido interpretado como continental, mas precisamente fluvial y su importancia en la presente Tesis radica en que, de allí procede *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716), el único dicraeosáurido Jurásico de América del Sur.

Diagnosis original (Rauhut et al., 2005)

Brachytrachelopan mesai difiere de otros saurópodos en su cuello corto, con vértebras cervicales individuales tan largas como altas, o más cortas que la altura posterior del respectivo cuerpo vertebral; láminas centropostzigapofisiales pronunciadas a modo de columnas en vértebras cervicales; espinas neurales de vértebras cervicales medias pronunciadamente inclinadas en sentido anterior, con la cúspide superando el extremo

anterior del respectivo centro vertebral; espina neural de las vértebras dorsales anteriores 1-6 con bases verticales y puntas flexionadas anteriormente.

Diagnosis propuesta

Brachytrachelopan mesai es un saurópodo distinguido por (caracteres autapomórficos únicos; + caracteres autapomórficos derivados del análisis filogenético [ver cap. VII]): 1-centros vertebrales cervicales tan largos como altos; 2-espinas neurales de las vértebras dorsales 2 y 3 con base recta y con el tercio proximal bruscamente inclinado hacia delante; 3-espinas neurales bífidas con forma de "V" en sección transversal a la altura media y base, desde la vértebra dorsal 2 hasta la vértebra dorsal 6; 4-vértebras dorsales anteriores con un prominente hipósfeno de contorno similar a "media luna"; 5-vértebras dorsales posteriores con espinas neurales de morfología sigmoidea en vista lateral; 6-la longitud del cuerpo vertebral de la vértebra dorsal 2 es mayor al de la vértebra dorsal 1 (además presente en *Apatosaurus louisae* y *Shunosaurus lii*, **carácter 245**); 7-ausencia de lámina centroparapofisial posterior, en vértebras dorsales medias y posteriores (además presente en *Lingwulong*, *Apatosaurus ajax*, algunos rebbachisáuridos y saurópodos basales, **carácter 263**).

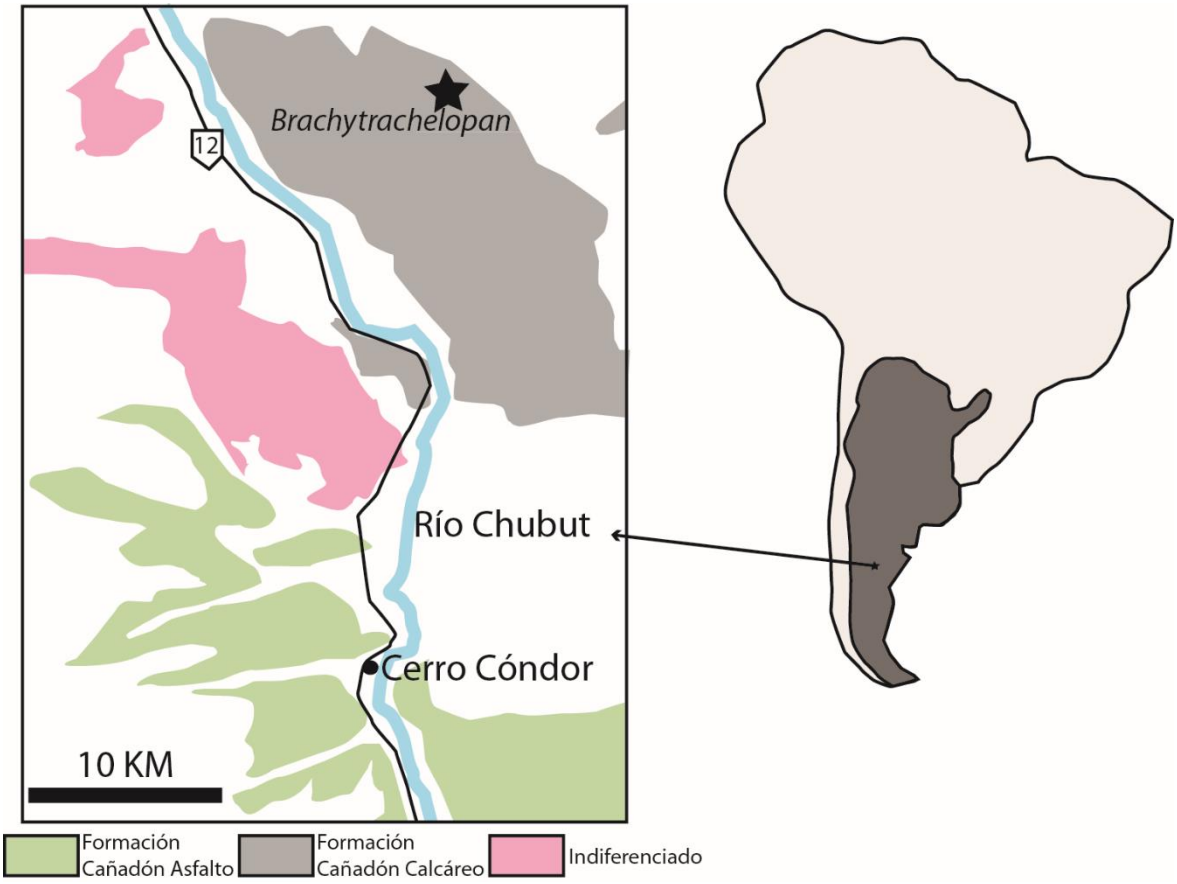


Figura 2.1. Mapa geológico que indica el sitio de procedencia del ejemplar Holotipo de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716) con una estrella. Modificado de Rauhut, 2006.

Descripción ampliada

El ejemplar Holotipo de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716) (único ejemplar conocido hasta el momento para esta especie), conservó la serie vertebral presacra articulada desde la quinta vértebra cervical hasta la vértebra dorsal número 11 (Tab. 2.1). La identificación de los elementos vertebrales fue basada en comparaciones con la serie vertebral presacra de *Dicraeosaurus hansemanni* y *Amargasaurus cazaui*, tomando en cuenta la posición relativa de la parapófisis (Janensch, 1929; MACN-N 15).

No ha sido posible revisar el extremo proximal de tibia en la colección del Museo Egidio Feruglio (MEF) ya que no se encontraba disponible al momento de efectuar la presente tesis. La totalidad de los fósiles aquí descritos fueron recuperados en un mismo

sitio y en asociación. Dado que los mismos presentan proporciones semejantes y no hay solapamiento de huesos, se interpreta que corresponden a un único individuo.

A continuación, se presentará una descripción ampliada de cada elemento preservado en el ejemplar Holotipo de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716), extendiendo así lo publicado por Rauhut et al. 2005.

	VC5?	VC6?	VC7?	VC8?	VC9?	VC10?	VC11?	VD1	VD2	VD3	VD4	VD5	VD6	VD7	VD8	VD9	VD10	VD11	VD12
Alt. vert.	28	x	40	40	43*	29	55*	60*	66	76	77	81,5	83	83	82	83	84	89	x
Long. arc.	x	x	16	16	17,5	17,5	x	18	18	17	17	18	23	23	23	x	x	x	x
Long. cuerp.	17	x	13, 5	11	13	14	x	11	12,5	11,5	12	13	16	16,5	17	14	14	15	x
Anch. cuerp.	x	x	x	x	x	8,5	x	8	11	8,5	7	7	7,5	8	8	8	8	8	8
Anch. ant. cuerp.	x	x	x	x	x	x	x	13	14	14	11	x	11,5	x	12	12	x	x	x
Alt. ant. cuerp.	x	x	x	x	x	x	x	11	10	13	12,5	x	13	x	15	16	x	x	x
Anch. post. cuerp.	x	x	x	x	x	x	16,5	16	15,5	14	x	11,5	x	14	14	x	x	x	x
Alt. post. cuerp.	x	x	x	x	x	x	12,5	12	13	12,5	x	14	x	15	17	x	x	x	x
Long. proc. tran.	x	x	12*	12,5*	x	13*		16	20	21	20	18*	18*	22	22	20	20	20	20
Alt. arc. neur.	10,5	x	11,5	12	18	15	17	22,5	21	22	21	22	21	21	24	24,5	24	24	24
Anch. int. prz.	x	x	x	x	x	x		12	10	10	3	x	1,5	x	x	x	x	x	x
Anch. ext. prz.	x	x	x	x	x	x	10,5	24	25	24	18	x	17,5	x	x	x	x	x	x
Anch. int. pz.	4,5	x	x	x	x	x		6	9	2	x	2	x	1	1,5	x	x	x	x
Anch. Ext. pz.	10	x	x	x	x	x	23	24	21	15,5	x	17	x	20	19	x	x	x	x
Anch. art. prz.	x	x	x	x	x	x	x	7	11	10	10	x	9,5	x	x	x	x	x	x
Long. art. prz.	x	x	x	x	x	x	x	5	4,5	4	4	x	4	x	x	x	x	x	x
Anch. art. pz.	7	x	x	x	x	x	8	6	10	10	x	9,5	x	9,5	9,5	x	x	x	x
Long. art. pz.	3,5	x	x	x	x	x	5,5	11	5	4	x	4,5	x	5	4,5	x	x	x	x
Alt. esp. neu.	18	x	23	25	27*	x	30*	43*	46	48	46	48	48	49	48	48	49	50	x
Long. esp. neu.	5	x	4,5	4	5	x	6	4,5	7	6	8	9	8	8	14	14	13	14	x
Anch. esp. neu	1,5	x	2	4	4,5	x	4,5	8	5	5	5	5	5	7	14	16	16	17	x

Tabla 2.1. Medidas de las vértebras presacras de *Brachytrachelopan mesai* expresadas en cm, *=preservado, x=desconocido. Abreviaturas: Alt. ant. cuerp, Altura de la cara articular anterior del cuerpo vertebral; Alt. arc. neu, altura desde la base del arco neural hasta el borde dorsal de las postzigapófisis; Alt. esp. neu, altura de la espina neural, tomada desde la base hasta el ápice; Alt. post. cuerp, altura de la cara articular posterior del cuerpo vertebral; Alt. vert, altura de la vértebra; Anch. Ant. cuerp, ancho de la cara articular anterior del cuerpo vertebral; Anch. art. prz, ancho de la carilla articular de la prezigapófisis; Anch. art. pz, Ancho de la carilla articular de la postzigapófisis; Anch. cuerp, ancho de la región media del cuerpo vertebral; Anch. esp. neu, ancho de la espina neural tomado en la altura media; Anch. ext. prz, ancho externo entre las prezigapófisis; Anch. ext. pz, ancho externo entre las postzigapófisis; Anch. int. prz, ancho interno entre las prezigapófisis; Anch. int. pz, ancho interno entre las postzigapófisis; Anch. Post. cuerp,

ancho de la cara articular posterior del cuerpo vertebral; Long. arc, longitud del arco neural (entre las prezigapófisis y las postzigapófisis); Long. art. prz, longitud de la carilla articular de la prezigapófisis; Long. art. pz, Longitud de la carilla articular de la postzigapófisis; Long. cuerp, longitud del cuerpo vertebral (sin cóndilo); Long. esp. neu, Espesor anteroposterior de la espina neural tomada a la altura media; Long. proc. tran, longitud de los procesos transversos desde el plano sagital; VC, vértebras cervicales; VD, vértebras dorsales.

Esqueleto axial

VÉRTEBRAS CERVICALES

Vértebra cervical 5? (Fig. 2.2): es un elemento fuertemente deformado en sentido transversal. Además, las carillas articulares de las prezigapófisis no están preservadas.

En vista lateral, el cuerpo vertebral es aproximadamente dos veces más largo que alto, y el arco neural se inserta en la región media del respectivo centro y ocupa casi toda la longitud del mismo. La parapófisis está situada en la región anteroventral del cuerpo vertebral (vértebra cervical media). A pesar de la mala preservación, este elemento tiene la típica configuración de láminas de las vértebras cervicales de otros saurópodos (Wilson, 1999, 2002, 2012); las láminas centrodiapofisial anterior, centrodiapofisial posterior, prezigodiapofisial y postzigodiapofisial están reducidas. Las mencionadas láminas, al igual que en otros saurópodos (Wilson et al., 2011) delimitan las fosas centrodiapofisial, prezigapofisial centrodiapofisial, postzigapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial respectivamente. Siendo dichas fosas mismas someras y pobremente desarrolladas. La diapófisis está situada en la región media del arco neural en vista lateral; la misma es robusta y está proyectada lateralmente. Las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias, aproximadamente dos veces más anchas que largas, de superficie plana y de contorno elíptico. La postzigapófisis derecha se ha conservado articulada con un fragmento de prezigapófisis de la vértebra subsiguiente. La vértebra cervical 5? presenta una espina neural bífida y fuertemente dirigida en dirección anterodorsal, al igual que en las cervicales medias de *Dicraeosaurus*, *Pilmatueia* y *Bajadasaurus* (Janensch, 1929; MLL-Pv-010; MMCh-PV 75). Los dicraeosáuridos *Suuwassea* y *Amargasaurus* presentan espinas

neurales dirigidas posterodorsalmente (Harris, 2006b; MACN N 15). Las espinas neurales bífidas en *Brachytrachelopan* son comprimidas transversalmente y sus extremos distales superan el borde anterior del respectivo cuerpo vertebral.

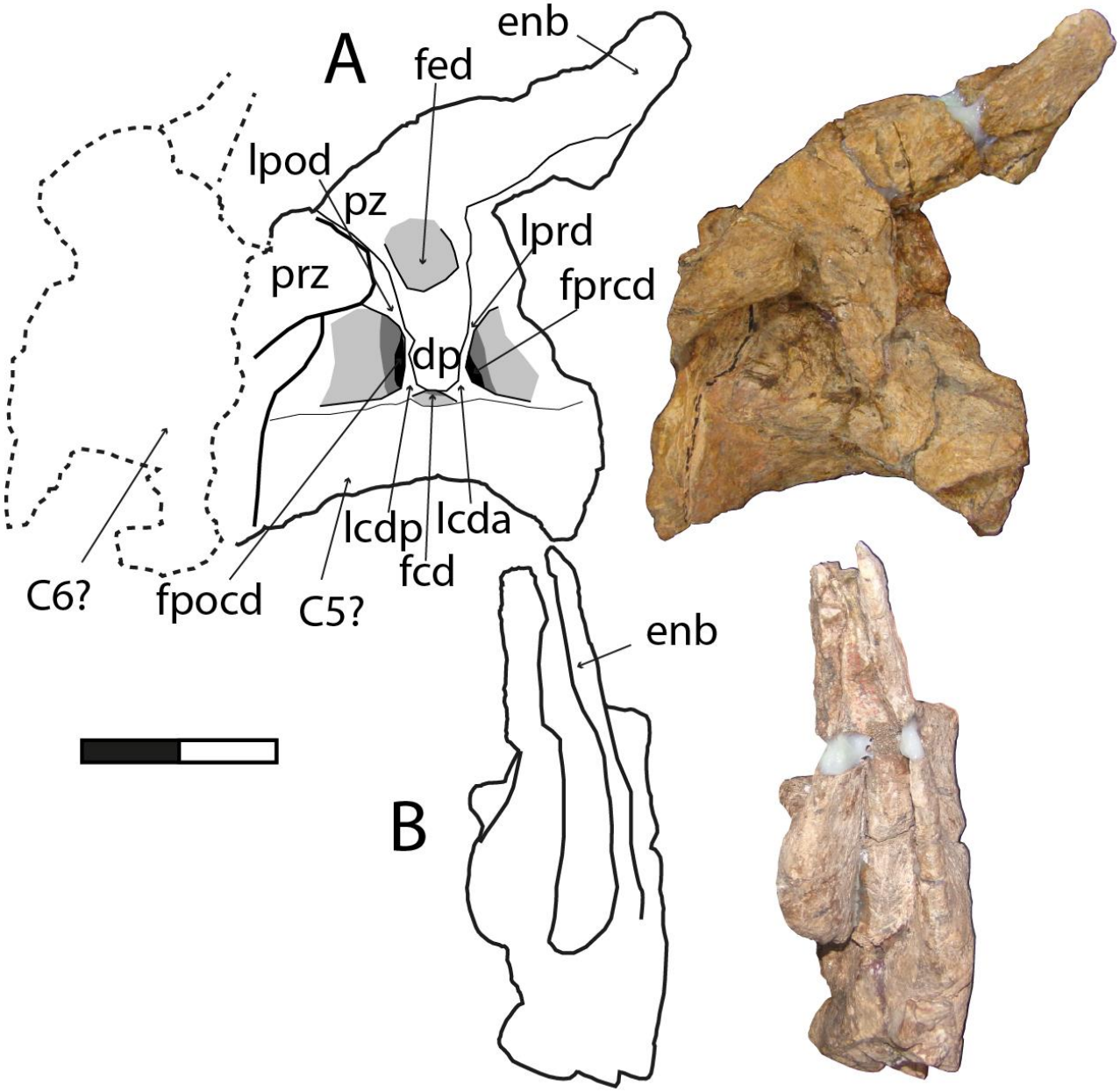


Figura 2.2. Vértebra cervical 5? de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, vista lateral derecha; B, vista dorsal. Abreviaturas: dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcd, fosa centrodiapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina

centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; prz, prezigapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

Vértebra cervical 6? (Fig. 2.3): este elemento vertebral está roto y fuertemente deformado en dirección dorsolateral-ventrolateral. Por un lado preservó las prezigapófisis y la región más anterior del centro vertebral articulada con la vértebra 5?, y por otro lado, el sector medio y posterior de la vértebra se conservó articulado con la vértebra 7?. Esta vértebra se conservó además con el extremo proximal de la costilla cervical derecha articulada, la cual es robusta. En vista lateral presenta la misma configuración de láminas y fosas que el elemento precedente.

Vértebra cervical 7? (Fig. 2.3): se ha conservado articulada con las vértebras precedente y subsiguiente. El cuerpo vertebral es levemente más largo que alto y su superficie lateral está excavada. La parapófisis está situada en la región anteroventral del cuerpo vertebral, y es robusta, de contorno ovoide y su superficie articular es sutilmente cóncava. El cuerpo vertebral presenta una fosa pequeña y larga en la región posteroventral, posterior a la parapófisis, carácter que comparte con las vértebras cervicales medias de algunos dicraeosáuridos como *Lingwulong*, *Amargasaurus* (MACN-N 15) y *Pilmatueia* (MLL-Pv004) (Janensch, 1929; Xu et al., 2018) y algunos diplodócidos tales como *Kaatedocus* y *Apatosaurus* (Tschopp et al., 2015).

En vista lateral, el arco neural se inserta en la región media del cuerpo vertebral. En este caso, las láminas centrodiapofisial anterior, centrodiapofisial posterior, prezigodiapofisial y postzigodiapofisial están mucho más desarrolladas que en las vértebras anteriormente descritas. Por su parte, las fosas centrodiapofisial, prezigapofisial centrodiapofisial, postzigapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial son considerablemente más profundas y de contorno triangular. Por otro lado, la carilla articular de la postzigapófisis es amplia, plana, de contorno elíptico y aproximadamente dos veces más ancha que larga. Las láminas centropostzigapofisiales son robustas, dispuestas

dorsoventralmente, a modo de columna, y las láminas centroprezigapofisiales son esbeltas aunque bien desarrolladas. Esta vértebra tiene una espina neural bífida fuertemente dirigida anterodorsalmente, como las cervicales medias de *Dicraeosaurus hansemanni*, *Pilmatueia* y *Bajadasaurus* (Janensch, 1929; MLL-Pv-010; MMCh-PV 75); las láminas espinoprezigapofisiales son esbeltas y amplias. La espina neural en su base es de aspecto laminar (aplanada transversalmente); mientras que en su sector medio y hacia el ápice presenta una sección transversal circular; condición que recuerda a las vértebras cervicales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-002).

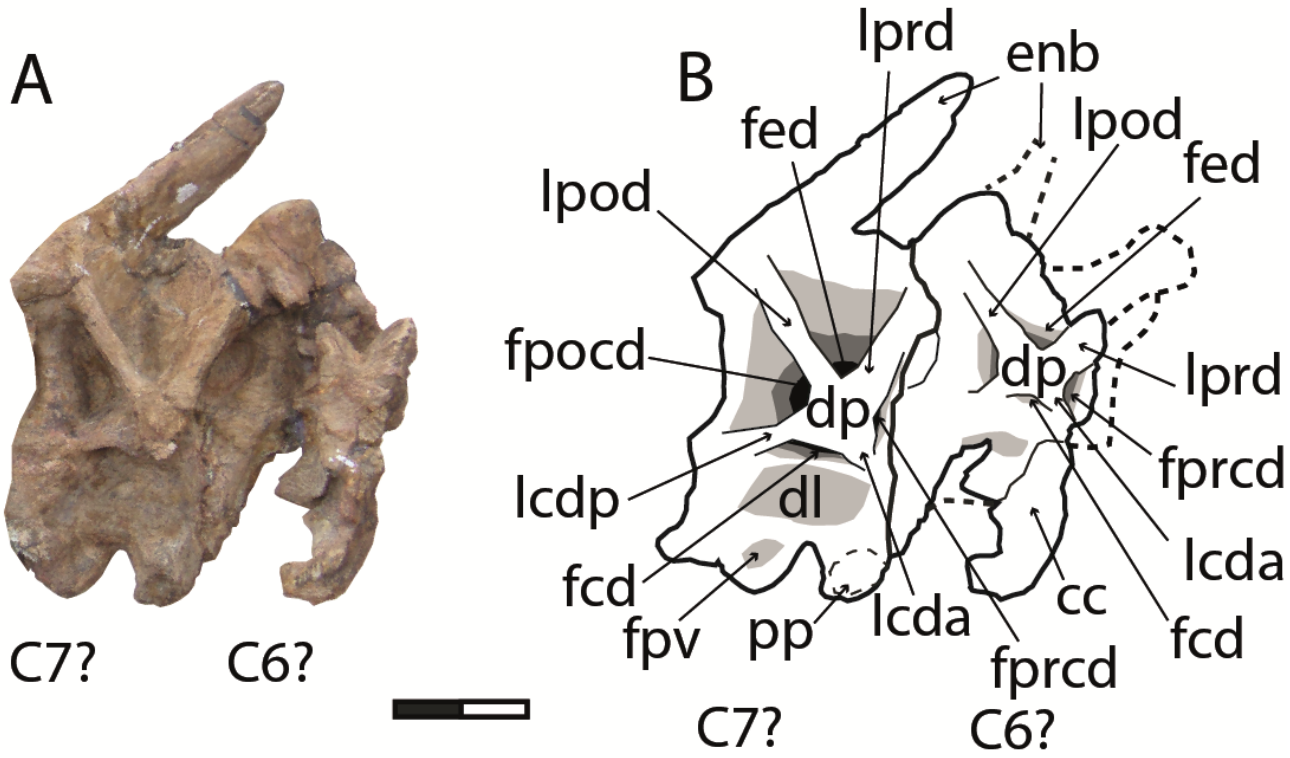


Figura 2.3. Vértebras cervicales 6? y 7? de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716) en vista lateral derecha. A, foto; B, dibujo esquemático. Abreviaturas: cc, costilla cervical; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcd, fosa centrodiapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; fpv, fosa posteroventral; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis. Escala: 10 cm.

Vértebra cervical 8? (Fig. 2.4): el elemento vertebral carece del extremo distal de la espina neural bífida. La superficie lateral del cuerpo vertebral presenta una depresión que se hace más pronunciada en la región anterior. En vista lateral el arco neural se inserta en la región media del cuerpo vertebral. La parapófisis es robusta y está situada en la región anteroventral del cuerpo vertebral. Al igual que otros saurópodos, esta vértebra tiene láminas centrodiapofisiales anteriores, centrodiapofisiales posteriores, prezigodiapofisiales y postzigodiapofisiales, las cuales presentan un gran desarrollo. Además, exhibe profundas y amplias fosas centrodiapofisial, prezigapofisial centrodiapofisial, postzigapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial; de contorno triangular. La lámina centropostzigapofisial es robusta y de aspecto columnar; esta condición recuerda las vértebras cervicales posteriores de otros flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y *Apatosaurus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936). La lámina centroprezigapofisial es esbelta y amplia. La espina neural bífida está fuertemente dirigida en dirección anterodorsal y es laminar en la base, tornándose de sección transversal circular a la altura media y el ápice.

Vértebra cervical 9? (Fig. 2.4): este elemento carece del extremo distal de la espina neural bífida. A diferencia de la mayoría de los saurópodos, el cuerpo vertebral es levemente más alto que largo (Janensch, 1950; McIntosh et al., 1996; Tschopp et al., 2015) y presenta una profunda excavación de contorno elíptico que ocupa la mayor parte de su superficie lateral. Esta depresión es más prominente que en las vértebras anteriormente descritas y se torna más profunda en su región anterior. La parapófisis está ubicada en la región anteroventral del cuerpo vertebral y se preservó articulada con el extremo proximal de una robusta costilla cervical. Nuevamente este elemento tiene la típica configuración de láminas y fosas presente en cervicales de otros saurópodos descripta para las vértebras precedentes (Wilson, 1999, 2012; 2002; Wilson et al., 2011); las cuales presentan las mismas características que la vértebra precedente. Presenta láminas centropostzigapofisiales robustas y columnares, y delicadas láminas centroprezigapofisiales bien desarrolladas. La espina neural bífida presenta un contorno elíptico en sección

transversal a la altura de la base y un contorno circular desde la altura media y hasta el ápice.

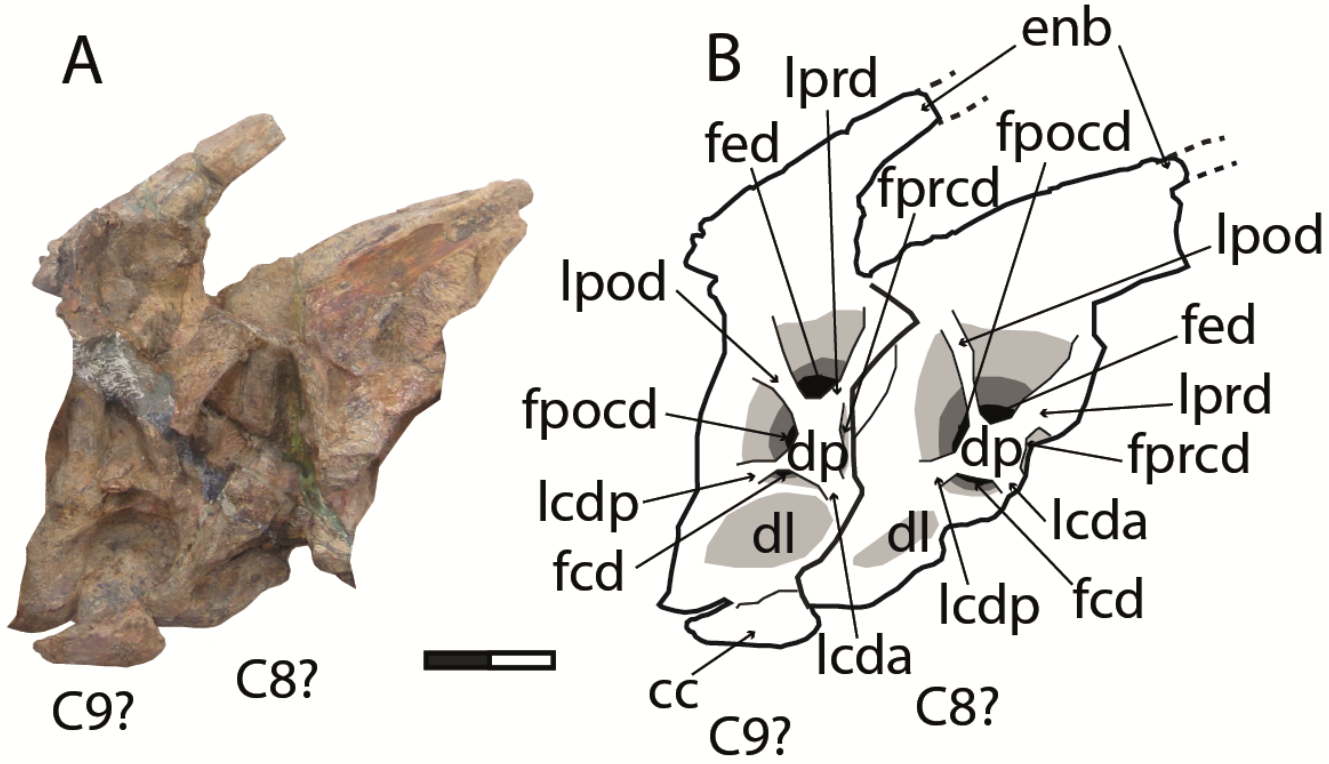


Figura 2.4. Vértebras cervicales 8? y 9? de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716) en vista lateral derecha. A, foto; B, dibujo esquemático. Abreviaturas: cc, costilla cervical; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcd, fosa centrodiapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina centrodiapofisial posterior; lprd, lámina prezigodiapofisial. Escala: 10 cm.

Vértebra cervical 10? (Fig. 2.5): está prácticamente completa, aunque carece de la espina neural. El cuerpo vertebral es distintivamente corto, levemente más largo que alto, condición contraria a la observada en las vértebras cervicales de otros saurópodos tales como *Amargasaurus*, *Diplodocus* y *Cathartesaura* (Janensch, 1950; McIntosh, 1997; Tschopp et al., 2015; MACN-N 15; MPCA- 232). La superficie lateral del cuerpo vertebral

está fuertemente excavada, y es más profunda en la región anterior. La parapófisis se sitúa en la región anterior del cuerpo vertebral, y a media altura. Se ha preservado la costilla cervical derecha articulada a la parapófisis que apenas supera el borde posterior del respectivo centro vertebral, condición compartida con otros diplodocoideos, aunque el extremo distal está roto (Wilson, 2002; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015; Tschopp y Mateus, 2017). La superficie ventral del cuerpo vertebral presenta una quilla media prominente sobre la región anterior que delimita lateralmente dos fosas amplias. Al igual que las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Lingwulong* y algunos diplodócidos (Janensch, 1929; Tschopp et al., 2015; Xu et al., 2018; MACN-N 15).

En vista lateral, el arco neural se inserta en la región media del cuerpo vertebral y presenta las láminas centrodiapofisial anterior, centrodiapofisial posterior, prezigodiapofisial y postzigodiapofisial; las cuales están bien desarrolladas y son levemente más robustas que en la vértebra cervical precedente. Las fosas centrodiapofisial, prezigapofisial centrodiapofisial, postzigapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial, son amplias, profundas y de contorno triangular. Esta vértebra presenta robustas láminas centropostzigapofisiales dispuestas dorsoventralmente a modo de columna; al igual que en las vértebras cervicales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-002). Se observa una lámina centroprezigapofisial bien desarrollada y de poco espesor. Se ha conservado una pequeña parte laminar de la base de la espina neural bífida.

Vértebra cervical 11? (Fig. 2.5): la parapófisis está situada a la misma altura de la depresión lateral del cuerpo vertebral. La vértebra se ha preservado en articulación con el elemento precedente y subsiguiente. La misma presenta un buen estado de preservación, careciendo únicamente del extremo distal de la espina neural bífida, y preservó el extremo proximal de una robusta costilla articulada con la parapófisis.

En vista lateral, el cuerpo vertebral es tan alto como largo y presenta una depresión profunda y elíptica a modo de pleurocelo que se profundiza anteriormente, como en *Dicraeosaurus hansemanni* y *Amargasaurus cazaui* (Janensch, 1929; MACN-N 15); y a diferencia de las vértebras cervicales de otros diplodocoideos que presentan un par de depresiones laterales separadas por un septo medio (Wedel, 2005; Schwartz y Fritsch 2006;

Schwartz et al., 2007; Wedel, 2007; Wilson et al., 2011; Taylor and Wedel, 2013; Windholz et al., 2019). En vista lateral, el arco neural se inserta en la región media del centro y presenta láminas centrodiapofisial anterior, centrodiapofisial posterior, prezigodiapofisial y postzigodiapofisial, bien desarrolladas. La lámina prezigodiapofisial es notablemente más robusta que en la vértebra precedente. Las carillas articulares de las postzigapófisis son de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más largas que anchas. En vista lateral, la espina neural está fuertemente proyectada en dirección anterodorsal, aunque la inclinación es menor que en las vértebras de posición más anterior.

En vista posterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava y más profundo en su región central. El mismo es de contorno elíptico, levemente más ancho que alto. El arco neural presenta profundas fosas centropostzigapofisiales de contorno triangular, delimitadas por robustas láminas centropostzigapofisiales, dispuestas dorsoventralmente a modo de columnas y una esbelta lámina intrapostzigapofisial a modo de columna (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936). El ángulo entre las superficies articulares de las postzigapófisis es de 95º.

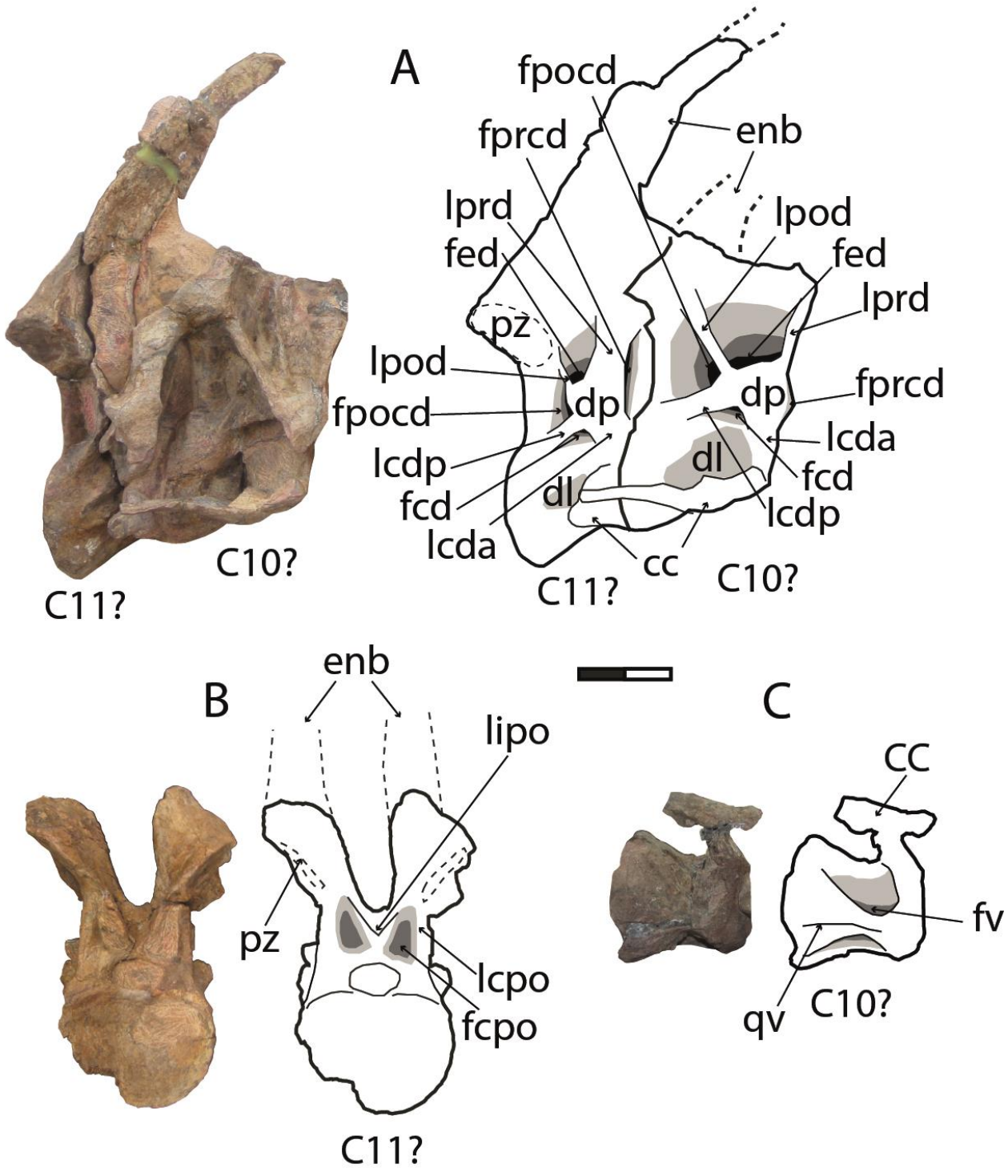


Figura 2.5. Vértebras cervicales 10? y 11? de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, en vista lateral derecha; B, vértebra cervical 11? en vista posterior; C, vértebra cervical 10? en vista ventral. Abreviaturas: cc, costilla cervical; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcd, fosa centrodiapofisial; fcpo, fosa centropostzigapofisial; fed,

fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; fv, fosa ventral; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

VÉRTEBRAS DORSALES

Vértebra dorsal 1 (Fig. 2.6), la parapófisis se sitúa en la región anterodorsal del centro vertebral. Este elemento vertebral es opistocélico y está casi completo. Solamente carece del extremo distal de los procesos transversos y de la espina neural bífida.

En vista anterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico levemente más ancho que alto. El acceso al canal neural es elíptico y deprimido dorsoventralmente. Los procesos transversos están fuertemente proyectados laterodorsalmente, formando un ángulo aproximadamente de 45º respecto al plano transversal. Este elemento vertebral tiene láminas centroprezigapofisiales robustas y una lámina intraprezigapofisial esbelta. Se observan dos someras y amplias fosas centroprezigapofisiales de contorno triangular. Las carillas articulares de las prezigapófisis se disponen dorsomedialmente, dispuestas en planos que forman un ángulo de 88º. La espina neural bífida está fuertemente proyectada en sentido dorsal, elemento que recuerda a las vértebras de *Dicraeosaurus, Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-005; MLL-Pv-014). La misma es laminar en toda su extensión, cuyo eje mayor es anteromedial-posterolateral y presentan una esbelta lámina preespinal.

En vista lateral el cuerpo vertebral es levemente más largo que alto y presenta una profunda fosa de contorno arriñonado en la región anterodorsal del elemento. La parapófisis es de contorno elíptico, más alta que larga y se sitúa anterodorsalmente respecto de la depresión lateral. Se observa una prominente sutura neurocentral, que se manifiesta claramente en la región localizada por encima de la parapófisis. El arco neural se inserta en la región media del centro y presenta las láminas paradiapofisial, centrodiapofisial posterior, prezigoparapofisial y centropostzigapofisial muy desarrolladas y delimitando las

fosas parapofisial centrodiapofisial, prezigapofisial centrodiapofisial, postzigapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial. Las citadas fosas son muy profundas, amplias y de contorno triangular. Por su parte, la lámina prezigoparapofisial está dirigida anterodorsalmente, mientras que la centropostzigapofisial lo está dorsoventralmente a modo de columna. Ambas láminas son robustas. La carilla articular de la postzigapófisis es amplia y de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más ancha que larga y su superficie articular es plana. La espina neural bífida está fuertemente dirigida en dirección anterodorsal, como en las vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores de *Suuwassea, Dicraeosaurus, Amargasaurus,* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; Harris 2006b; MACN-N 15; MLL-Pv-002).

En vista posterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava, cuya máxima profundidad se sitúa en la región central. El mismo es de contorno elíptico, levemente más ancho que alto y con el borde dorsal recto. El foramen de salida del canal neural es elíptico y deprimido dorsoventralmente. Las láminas centrodiapofisiales posteriores están bien desarrolladas y son de contorno cóncavo en dirección lateroventral. Las láminas centropostzigapofisiales son rectas, dispuestas dorsoventralmente a modo de columna; mientras que la lámina intrapostzigapofisial es esbelta y pobremente desarrollada. Las citadas láminas delimitan una fosa centropostzigapofisial profunda y de contorno triangular, como en *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929). Los procesos transversos se proyectan en dirección laterodorsal. La espina neural bífida se proyecta fuertemente en sentido dorsal, como en las vértebras cervicodorsales de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-002). Las carillas articulares de las postzigapófisis se disponen en dirección ventrolateral, en planos que forman un ángulo de 92º. No se observa la presencia de hipósfeno, al igual que en las vértebras cervicales y dorsales más anteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus hansemanni* y *Amargasaurus cazaui* (Janensch, 1929; MACN-N 15).

En vista ventral el cuerpo vertebral es convexo transversalmente y presenta una quilla muy sutil que recorre longitudinalmente toda su superficie. Los procesos transversos se proyectan lateralmente y levemente en sentido anterior.

La región media comprendida entre la espina neural bífida carece del típico tubérculo medio descrito en otros Flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus*, *Pilmatueia*, *Diplodocus* y *Apatosaurus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936); (en las restantes vértebras cervicales se trata de un carácter por ahora desconocido, ya que dicha región permanece sin ser preparada). En la región anterior de la espina neural bífida, la vértebra presenta una pequeña y somera fosa preespinal.

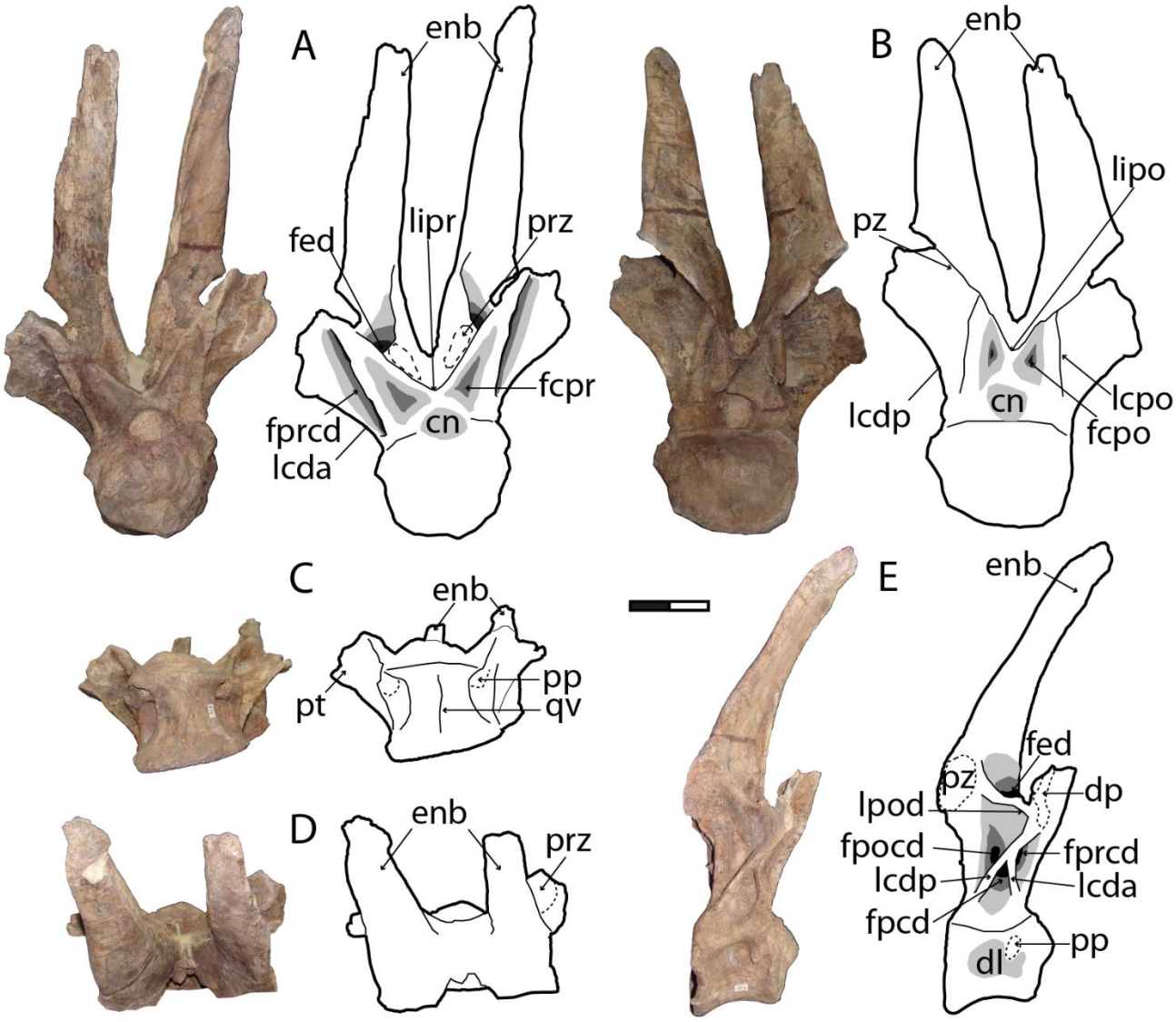


Figura 2.6. Vértebra dorsal 1 de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista ventral; D, vista dorsal; E, vista lateral derecha. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcpo, fosa centropostzigapofisial; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa

espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceos transverso; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

Vértebra dorsal 2 (Fig. 2.7). Esta identificación se basa en que la parapófisis está situada en la región anteroventral del arco neural. El elemento vertebral es fuertemente opistocélico.

En vista anterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es fuertemente convexa y de contorno elíptico, levemente más ancha que alta. Las parapófisis son estructuras robustas y están situadas en la región ventrolateral del arco neural a la altura del canal neural. El mismo es de contorno pentagonal con los vértices levemente redondeados. Al igual que las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Pilmatueia*, *Lingwulong* y *Suuwassea*, los procesos transversos están fuertemente proyectados en dirección laterodorsal (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv-005; MLL-Pv-014) y forman un ángulo de 45º respecto al plano transversal. El elemento vertebral presenta láminas prezigoparapofisial rectas que se disponen dorsolateralmente y una esbelta y amplia lámina intraprezigapofisial. Las mismas delimitan dos someras y amplias fosas centroprezigapofisiales de contorno triangular, carácter ausente en las vértebras dorsales anteriores de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), pero presente en *Amargasaurus* (MACN-N 15) y otros saurópodos, tales como *Camarasaurus* y *Mamenchisaurus* (Wilson et al., 2011). Por su parte, las láminas centrodiapofisiales posteriores presentan un gran desarrollo y son de contorno cóncavo ventrolateralmente. Las carillas articulares de las prezigapófisis se disponen en dirección dorsomedial, formando un ángulo de 92º. El elemento presenta una espina neural bífida fuertemente proyectada en sentido dorsal, como en las vértebras dorsales anteriores de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-014). La misma es laminar en toda su extensión y presenta una esbelta lámina preespinal.

En vista lateral el centro vertebral es casi tan largo como alto y presenta una profunda excavación de contorno arriñonado que ocupa casi toda la superficie lateral del elemento vertebral. La parapófisis es amplia, de contorno elíptico y se sitúa en la región anteroventral del arco neural. El arco neural se inserta en la región media del centro vertebral, donde se observa una prominente sutura neurocentral. La vértebra presenta láminas paradiapofisial, centrodiapofisial posterior, prezigoparapofisial y centropostzigapofisial; todas presentan un gran desarrollo y delimitan las fosas parapofisial centrodiapofisial, prezigapofisial paradiapofisial, postzigapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial. Las mismas son muy profundas, amplias y de contorno triangular. Por su parte, la lámina prezigoparapofisial está dirigida anterodorsalmente y la centropostzigapofisial dorsoventralmente a modo de columna; ambas son rectas y robustas. Las carillas articulares de la postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más anchas que largas. La espina neural bífida está fuertemente dirigida en sentido dorsal y arqueada fuertemente en sentido anterior; elemento que lo diferencia de las vértebras dorsales anteriores de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Pilmatueia, Lingwulong* y *Suuwassea* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv-005; MLL-Pv-014).

En vista posterior la superficie articular del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava, cuya máxima profundidad se da en su región central. Tanto el cuerpo vertebral, como el canal neural son de contorno elíptico, levemente más anchos que altos, con la diferencia de que el borde dorsal del cuerpo vertebral es recto. Las láminas centrodiapofisiales posteriores son amplias y forman un margen cóncavo en dirección ventrolateral. Al igual otros flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y *Apatosaurus*, las láminas centropostzigapofisiales son rectas y se disponen dorsoventralmente a modo de columna (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936). El elemento descrito presenta una esbelta y bien desarrollada lámina intrapostzigapofisial que delimitan dorsalmente, a modo de techo, una profunda fosa centropostzigapofisial de contorno triangular. Las carillas articulares de las postzigapófisis se disponen ventrolateralmente formando un ángulo de 88º. La presente vértebra carece de hipósfeno y los procesos transversos se proyectan laterodorsalmente, al igual que en las vértebras dorsales más anteriores de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Lingwulong* y *Suuwassea*

(Janensch; 1929; Harris, 2006b; Withlock, 2011; Xu et al., 2018; MACN-N 15). La espina neural bífida es recta en vista anteroposterior.

En vista ventral la superficie del cuerpo vertebral es convexa transversalmente y presenta una quilla simple que coincide con el plano sagital del elemento y recorre longitudinalmente la superficie media del cuerpo vertebral. Los procesos transversos se proyectan en sentido lateral y sutilmente en sentido anterior.

En vista dorsal el elemento presenta una robusta lámina que conecta medialmente la base de la espina neural bífida. Aunque carece del típico tubérculo medio presente en algunos flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus*, *Apatosaurus*, *Diplodocus* y *Leinkupal* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936; Gallina et al., 2014).

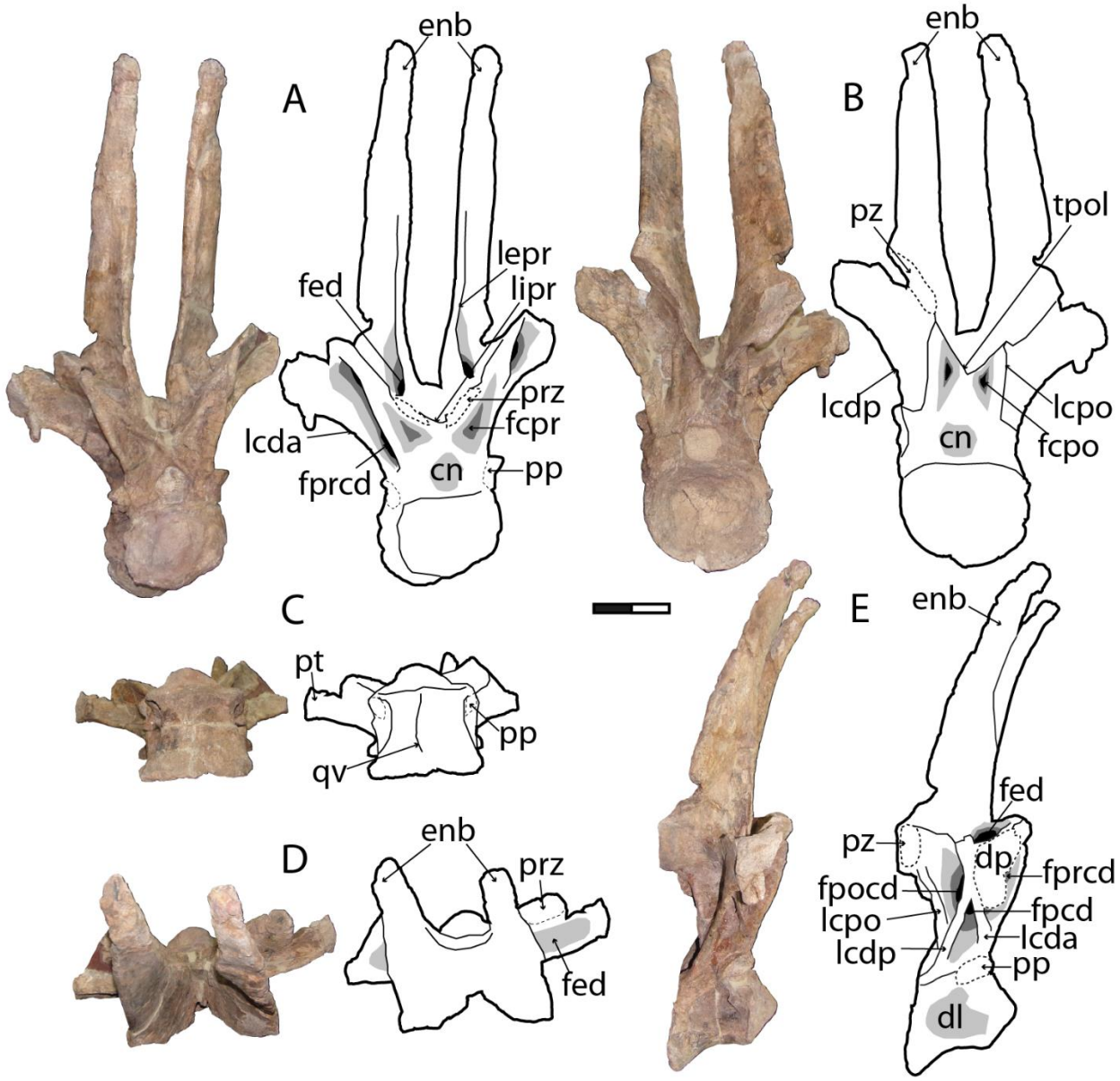


Figura 2.7. Vértebra dorsal 2 de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista ventral; D, vista dorsal; E, vista lateral derecha. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcpo, fosa centropostzigapofisial; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpcd, fosa parapofisial centrodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lepr, lámina intraprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial;

pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceos transverso; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

En la vértebra dorsal 3 (Fig. 2.8) la parapófisis está situada en la región anteroventral del arco neural. Este elemento presenta un alto grado de preservación, aunque exhibe deformación plástica en dirección dorsolateral-ventrolateral manifestada mayormente en el cuerpo vertebral. A pesar de que el centro vertebral es opistocélico, esta condición es notablemente menos acentuada que en las vértebras precedentes. Esta vértebra presenta la típica espina neural bífida muy desarrollada, que supera más de tres veces la altura del respectivo cuerpo vertebral. Condición que comparte con las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch; 1929; Withlock, 2011; Tschopp et al., 2015; MACN-N 15; MLL-Pv005; MLL-Pv014) y a diferencia de los dicraeosáuridos basales *Lingwulong* y *Suuwassea*, donde las espinas neurales son considerablemente más bajas (Harris, 2006b; Xu et al., 2018). En la vértebra dorsal 3 de MPEF-PV 1716, las mismas son de contorno en "V" en sección transversal a la altura media y base del elemento.

En vista anterior la superficie articular del centro vertebral es convexa, sutilmente más ancha que alta. El contorno del acceso al canal neural tiene forma de "8" posiblemente producto de la deformación dúctil. El límite entre el centro vertebral y el arco neural está marcado por una prominente sutura neurocentral. Las láminas centroparapofisial anterior y prezigoparapofisiales delimitan medialmente las someras fosas centroprezigapofisiales de contorno triangular. Las mismas están techadas por una esbelta lámina intraprezigapofisial. Las carillas articulares de las prezigapófisis se disponen dorsomedialmente formando un ángulo de 78º y la distancia que las separa una de la otra es levemente menor a la del ancho del centro vertebral. Los procesos transversos se proyectan laterodorsalmente como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus hansemanni*, *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15), *Suuwassea emiliae*, *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv005; MLL-Pv014), algunos rebbachisáuridos, tales como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y el Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35 y *Haplocanthosaurus priscus* (Hatcher, 1903; Janensch; 1929; Harris, 2006b). La vértebra presenta láminas espinodiapofisiales y

espinoprezigapofisiales esbeltas, que delimitan una fosa espinodiapofisial. La espina neural bífida se proyecta fuertemente en sentido dorsal, es vertical y presenta una cresta en su región medial.

En vista lateral el centro vertebral es aproximadamente tan largo como alto, el mismo es cóncavo anteroposteriormente y convexo dorsoventralmente. El mismo, presenta una amplia y profunda excavación lateral de contorno triangular, situada en su región dorsal, esta condición recuerda a la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv005). El elemento vertebral en cuestión presenta láminas centroparapofisiales (anterior y posterior) poco desarrolladas y una amplia parapófisis de contorno elíptico aproximadamente dos veces más alta que larga, cuya superficie articular es levemente cóncava. Las láminas centrodiapofisial posterior y prezigoparapofisial están muy desarrolladas, mientras que la lámina paradiapofisial presenta un menor desarrollo. Las citadas láminas delimitan una fosa parapofisial centrodiapofisial amplia y profunda; y una fosa prezigapofisial centrodiapofisial reducida. Por otra parte, la superficie articular de la diapófisis es levemente cóncava y su contorno es trapezoidal, con la base levemente más corta que el techo. La carilla articular de la postzigapófisis es de contorno elíptico aproximadamente dos veces más ancha que larga. La espina neural bífida es alta, condición que recuerda las vértebras dorsales anteriores de *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (Janensch; 1929; MACN-N 15). A diferencia de los citados taxones, esta estructura en *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716) está fuertemente arqueada en sentido anterior.

En vista posterior la superficie articular del centro vertebral es cóncava, cuya máxima profundidad se sitúa en el medio. La superficie posterior del cuerpo vertebral presenta un contorno elíptico, sutilmente más ancho que alto. El canal neural es de contorno circular y el área donde se inserta el arco neural está marcada por una sutura neurocentral. El elemento vertebral presenta un prominente hipósfeno de contorno similar a "media luna", con la base redondeada. El mismo presenta dos robustas láminas infrahiposfenales que se proyectan lateroventralmente, como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*. En *Brachytrachelopan mesai* el hipósfeno aparece a partir de la vértebra vértebra dorsal 3, como en otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus hansemanni*, *Amargasaurus cazaui*, *Lingwulong shenqi*, en algunos diplodócidos y macronario *Camarasaurus supremus*

(Osborn y Mook, 1921; Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MACN-N 15). Las carillas articulares de las postzigapófisis están próximas entre sí y forman un ángulo de 88º. Los procesos transversos se disponen en dirección laterodorsal y son considerablemente más verticales que en la vértebra precedente. La altura de la espina neural bífida supera al menos tres veces a la altura del respectivo centro vertebral, como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch; 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-005). Las mismas, en la vértebra dorsal 2 de *Brachytrachelopan* son verticales, a modo de columna, y presentan un profundo surco en su región media que recorre longitudinalmente la superficie posterior; de modo que la sección transversal de la espina presenta un contorno de "V" en su altura media.

En vista ventral el cuerpo vertebral es convexo transversalmente y presenta una quilla simple (no bifurcada), que coincide con el plano sagital del elemento, y recorre longitudinalmente toda su superficie ventral.

En vista dorsal, la vértebra presenta una prominente lámina que une medialmente la espina neural bífida. Los procesos transversos se proyectan fuertemente en sentido lateral y levemente en sentido anterior. La espina neural bífida está levemente inclinada en sentido anterior y su cúspide es de contorno triangular en sección transversal.

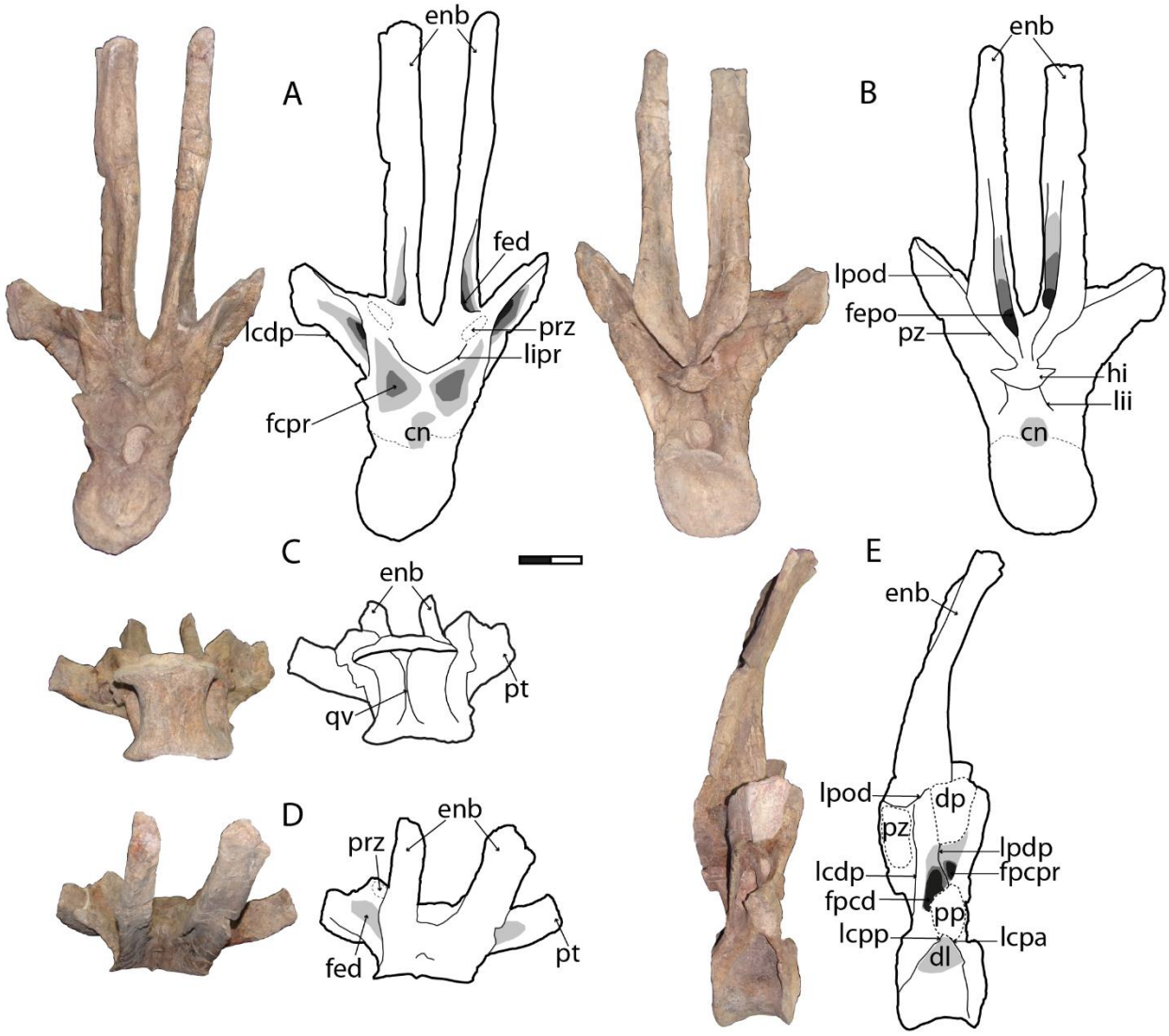


Figura 2.8. Vértebra dorsal 3 de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, vista anterior; B, vista posterior; C; vista ventral; D, vista dorsal; E, vista lateral derecha. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fepo, fosa espinopostzigapofisial; fpcd, fosa parapofisial centrodiapofisial; fpcpr, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; hi, hipósfeno; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpa, lámina centroparapofisial anterior; lcpp, lámina centroparapofisial posterior; lii, lámina infrahiposfenal; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpdp, lámina paradiapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 4 (Fig. 2.9) se preservó completa, aunque está fuertemente deformada en dirección dorsolateral-ventrolateral, manifestada especialmente en la región del centro vertebral. Este elemento aún permanece articulado con la vértebra subsiguiente. La espina neural bífida es muy alta y de contorno con forma de "V" en sección transversal, mucho más acentuado que en la vértebra precedente. Dicha morfología de la espina neural, está únicamente presente en *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716).

En vista anterior, la superficie articular del centro vertebral es sutilmente cóncava (a diferencia de los elementos vertebrales precedentes) y de contorno elíptico, levemente más alta que ancha. El canal neural es de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más alto que ancho. Las carillas articulares de las parapófisis son robustas y se disponen en dirección lateroventral. Este elemento vertebral presenta una amplia región profundamente excavada que corresponde a un hipantro, el primero en la secuencia presacra de *B. mesai*. Las carillas articulares de las prezigapófisis están orientadas dorsomedialmente, formando un ángulo de 80º. Las citadas estructuras articulares están situadas a 3 cm una de la otra, indicando una diferencia brusca respecto a la vértebra dorsal tres. Este elemento presenta una lámina prezigoparapofisial y una prezigodiapofisial bien desarrolladas y robustas. Los procesos transversos están orientados laterodorsalmente, como en las vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Pilmatueia*, *Lingwulong* y *Suuwassea*, y rebbachisáuridos, como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49, el Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35; y en *Haplocantosaurus* (Hatcher, 1903; Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv005; MLL-Pv014, MMCH-Pv-49; MACN-Pv-35). En contraposición, los procesos transversos en las vértebras dorsales de los Diplodocidae, tales como *Diplodocus* y *Apatosaurus*, se proyectan en dirección lateral o lateroventral (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936). La componente dorsolateral de las citadas estructuras, aquí es más evidente cuando se la compara con la vértebra precedente, formando un ángulo de 55º respecto al plano transversal. La espina neural está fuertemente proyectada en sentido dorsal, superando más de tres veces la altura del respectivo centro vertebral y presenta una lámina espinodiapofisial mucho más desarrollada que en la vértebra precedente.

En vista lateral el centro vertebral es casi tan alto como largo, su superficie lateral es convexa dorsoventralmente y cóncava anteroposteriormente. La superficie dorsal del cuerpo vertebral presenta una amplia y larga fosa de contorno elíptico, considerablemente menos profunda que en la vértebra precedente. El arco neural se inserta en la región anterior y media del centro vertebral, a diferencia de la vértebra precedente, donde se inserta únicamente en el sector medio. La parapófisis se ubica en la región anteroventral del arco neural y es de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más larga que alta. La superficie articular de dicha estructura es levemente cóncava, a diferencia de las vértebras dorsales medias de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-014). La lámina centroparapofisial anterior está poco desarrollada, mientras que lámina centrodiapofisial posterior es muy amplia. La vértebra presenta una profunda y amplia fosa parapofisial centrodiapofisial y una fosa postzigapofisial centrodiapofisial de contorno triangular. Los procesos transversos se proyectan dorsoanteriormente y la carilla articular de las diapófisis es amplia y de contorno triangular, con vértices redondeados. La altura de la espina neural bífida es aproximadamente cuatro veces la longitud del respectivo centro vertebral, al igual que las vértebras dorsales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-005). Las mismas están orientadas sutilmente hacia delante, con el tercio proximal bruscamente inclinado en sentido anterior, tratándose de un elemento únicamente presente en *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716).

En vista ventral el centro vertebral es convexo en dirección transversal y levemente cóncavo en dirección anteroposterior y carente de quillas. Los procesos transversos se proyectan lateralmente y levemente en sentido anterior.

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más anchas que altas. Los procesos transversos se proyectan levemente en sentido anterior. Las láminas espinodiapofisiales son esbeltas y bien desarrolladas. La fosa prezigapofisial espinodiapofisial y la fosa postzigapofisial espinodiapofisial son amplias, profundas y de contorno triangular.

La vértebra dorsal 5 (Fig. 2.9) se encuentra articulada con la vértebra precedente, por lo que imposibilita realizar una descripción de la vista anterior del elemento. La

vértebra dorsal 4 presenta un alto grado de deformación plástica en dirección dorsolateral-ventrolateral, observable principalmente en el cuerpo vertebral. Al igual que *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), *Amargasaurus* (MACN-N 15) y *Pilmatueia* (MLL-Pv-005), este elemento presenta una espina neural bífida fuertemente proyectada en sentido dorsal. La misma tiene un contorno con forma de "V" en sección transversal, con un surco o ranura que las recorre longitudinalmente en toda su extensión en la superficie posterior. Tratándose de un carácter únicamente presente en *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716).

En vista lateral el centro vertebral es casi tan alto como largo, su superficie lateral es convexa dorsoventralmente y cóncava anteroposteriormente. En la región dorsal de la superficie lateral el cuerpo vertebral presenta una fosa amplia y larga, de contorno elíptico. El arco neural se inserta en la región anterior y media del centro. La parapófisis se ubica en el sector anteroventral del arco neural, considerablemente más arriba que en la vértebra precedente. Esta estructura articular es de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más larga que alta y su superficie articular es levemente cóncava. La vértebra en cuestión presenta una lámina centroparapofisial anterior poco desarrollada y una lámina centrodiapofisial posterior muy desarrollada. Además, tiene una lámina prezigoparapofisial y una prezigodiapofisial reducidas. Las láminas citadas anteriormente delimitan una profunda y amplia fosa parapofisial centrodiapofisial y una pequeña fosa postzigapofisial centrodiapofisial de contorno triangular. Las carillas articulares de las diapófisis son amplias, robustas y de contorno triangular con los vértices redondeados. Las carillas articulares de las postzigapófisis son de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más anchas que largas. A diferencia de la vértebra precedente, la espina neural es recta. La misma es muy alta y está levemente inclinada anteriormente, a diferencia de las vértebras dorsales medias de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929) y *Amargasaurus* (MACN-N 15).

En vista posterior el centro vertebral es levemente más alto que ancho y su superficie articular es cóncava. Este elemento presenta un prominente hipósfeno de contorno triangular con dos láminas infrahiposfenales muy robustas. Las mismas se disponen ventrolateralmente como en las vértebras dorsales medias y posteriores de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). Las carillas articulares de las postzigapófisis están

próximas una de la otra (2 cm) y dispuestas en dirección ventrolateral, formando un ángulo de 110º. Los procesos transversos están fuertemente proyectados en dirección laterodorsal como en como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Pilmatueia*, *Suuwassea;* los rebbachisáuridos, tales como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y el Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35 y *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903; Janensch; 1929; Harris, 2006b; MACN-N 15; MLL-Pv005; MLL-Pv014). La espina neural bífida está fuertemente proyectada en sentido dorsal y presenta un surco en su superficie posterior que las recorre en toda su extensión. Dicha estructura está unida medialmente en el cuarto proximal por una lámina ósea, como en la vértebra dorsal 5 de *Dicraeosaurus hansemanni*; a diferencia de *Amargasaurus cazaui* cuyas vértebras dorsales medias son completamente bífidas (Janensch, 1929; MACN-N 15). El elemento vertebral presenta una robusta lámina postespinal, condición que recuerda las vértebras dorsales más posteriores de *Dicraeosaurus hansemanni* y *Amargasaurus cazaui* (Janensch, 1929; MACN-N 15).

En vista ventral el cuerpo vertebral es convexo transversalmente y cóncavo en dirección anteroposterior; el mismo carece de quillas. Los procesos transversos se proyectan lateralmente a diferencia de la vértebra precedente, donde se disponen en dirección anterolateral.

En vista dorsal se aprecian esbeltas láminas espinodiapofisiales bien desarrolladas y amplias fosas espinodiapofisiales muy profundas de contorno triangular. El extremo distal de la espina neural bífida es de contorno elíptico en sección transversal, aproximadamente dos veces más larga que ancha.

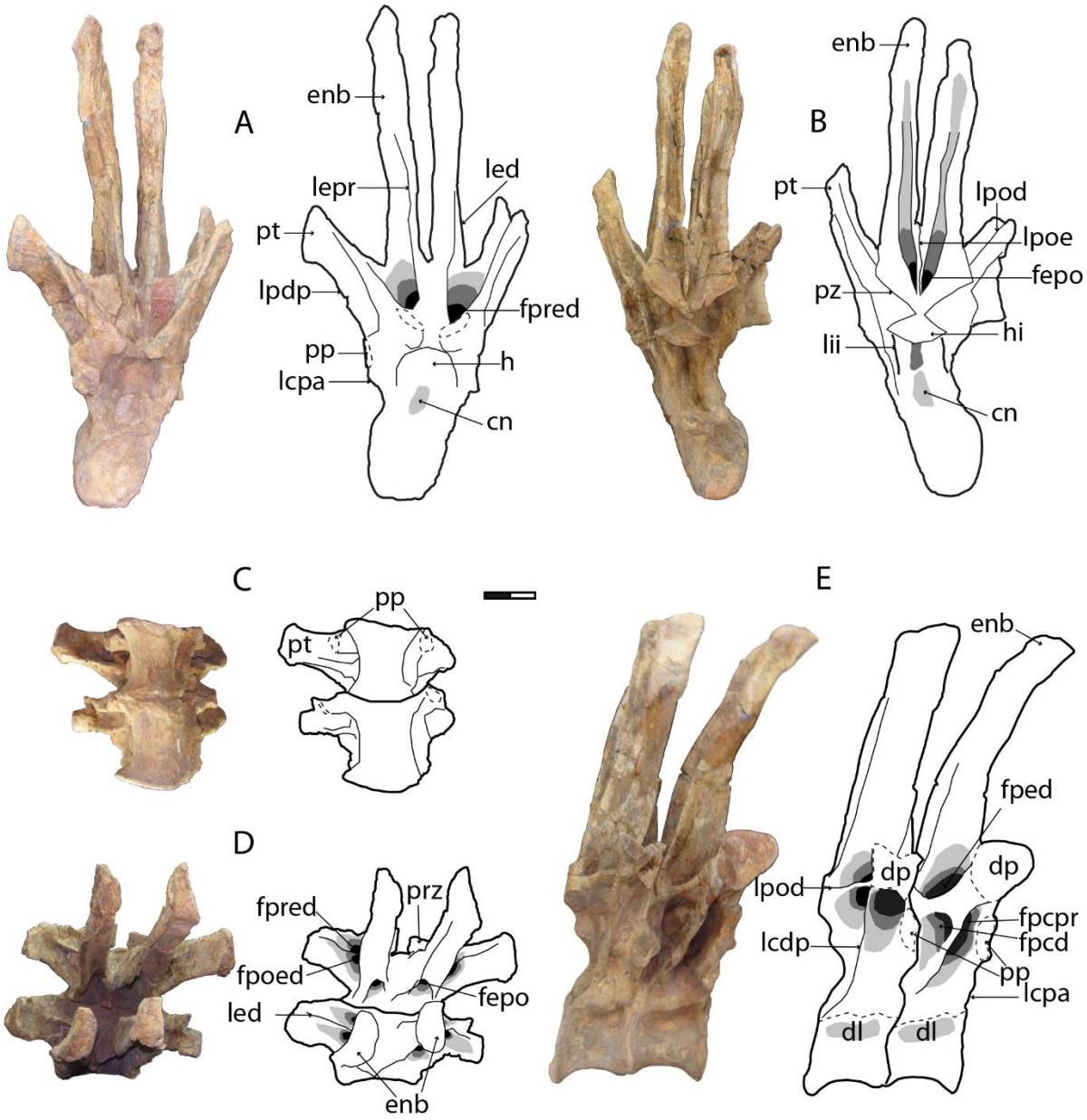


Figura 2.9. Vértebras dorsales 4 y 5 de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista ventral; D, vista dorsal; E, vista lateral derecha. Abreviaturas: dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fepo, fosa espinopostzigapofisial; fpcd, fosa parapofisial centrodiapofisial; fped, fosa postzigapofisial espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fpred, fosa prezigapofisial espinodiapofisial; h, hipántro; hi, hipósfeno; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpa, lámina centroparapofisial anterior; led, lámina espinodiapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lii, lámina infrahiposfenal; lpdp, lámina paradiapofisial; lpod, lámina

postzigodiapofisial; lpoe, lámina postespinal; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 6 (Fig. 2.10) está bien preservada y permanece aún articulada con el elemento vertebral precedente. Al igual que las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Pilmatueia* y algunos rebbachisáuridos, tales como *Rebbachisaurus* y el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv 49, el centro vertebral es muy bajo respecto al arco neural (Janensch, 1914; Calvo y Salgado, 1995; MACN-N 15; MLL-Pv-005). Las parapófisis son robustas y están dispuestas aproximadamente a la altura de las prezigapófisis (prácticamente a la altura media del arco, sin considerar la espina neural). La espina neural bífida nuevamente es muy alta y en su superficie posterior presentan un prominente surco. De este modo, la misma es de contorno con forma de "V" en sección transversal, elemento únicamente presente en *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716).

En vista anterior el centro vertebral presenta una superficie articular plana y de contorno elíptico, levemente más alta que ancha. El canal neural es muy pequeño y su contorno es muy difuso producto de la mala preservación en dicha región. El elemento presenta láminas centroparapofisiales anteriores bien desarrolladas, que delimitan medialmente un amplio y profundo hipántro. Las carillas articulares de las parapófisis se disponen lateroventralmente, mientras que las de las prezigapófisis se disponen en dirección dorsomedial, formando un ángulo de 115º. Las láminas paradiapofisiales son muy desarrolladas y al igual que en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* los procesos transversos se proyectan lateralmente y fuertemente en sentido dorsal. Estas estructuras en la vértebra dorsal 6 de *Brachytrachelopan*, forman un ángulo de 60º respecto al plano transversal. La espina neural bífida está fuertemente proyectada dorsalmente, es recta y ambas hemiespinas están unidas medialmente por una lámina que ocupa el tercio proximal de la estructura. Las mismas presentan láminas espinodiapofisiales poco desarrolladas.

En vista lateral el centro vertebral es aproximadamente tan largo como alto y su superficie lateral es convexa dorsoventralmente y levemente cóncava en dirección anteroposterior. La misma presenta una somera depresión de contorno elíptico en la región

dorsal y carece completamente de pleurocelos y forámenes; al igual que las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Windholz et al., 2019). En contraposición, la superficie lateral de los centros vertebrales en vértebras dorsales de otros diplodocoideos no-dicraeosáuridos, tales como *Apatosaurus*, *Diplodocus* y Rebbachisauridae indet. MMCHPv-49, presentan pleurocelos y forámenes (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936). En la vértebra dorsal 6 de *Brachytrachelopan* (MPEF-PV 1716), el arco neural se inserta en la región anterior y media del centro y presenta las láminas centroparapofisiales anteriores, paradiapofisiales y centrodiapofisiales posteriores, todas presentan un gran desarrollo y son delgadas. Las citadas láminas delimitan una amplia y profunda fosa parapofisial centrodiapofisial y una profunda fosa postzigapofisial centrodiapofisial de contorno triangular. Las carillas articulares de la diapófisis y la parapófisis son amplias y robustas. La espina neural bífida se proyecta fuertemente en sentido dorsal, es recta y está inclinada sutilmente en sentido anterior.

En vista ventral el centro carece de quillas y su superficie es convexa transversalmente y cóncava en dirección anteroposterior.

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más anchas que largas. Los procesos transversos se proyectan fuertemente en sentido lateral y sutilmente en sentido anterior. Las láminas espinodiapofisiales son esbeltas y delimita fosas espinodiapofisiales. El extremo distal de la espina neural bífida es de contorno elíptico, casi dos veces más largas que anchas.

La vértebra dorsal 7 (Fig. 2.10) se preservó completa y permanece articulada con la vértebra precedente. Las parapófisis son estructuras robustas y se sitúan en el sector anterior del arco neural a la altura de las prezigapófisis. La espina neural bífida es muy alta y, en este caso el proceso de unión en su superficie media casi alcanza la mitad de su altura.

En vista lateral el cuerpo vertebral es tan largo como alto, su superficie lateral es convexa dorsoventralmente y presenta una somera depresión de contorno elíptico en la región dorsal. El arco neural se inserta en la región anterior y media del respectivo centro. El mismo presenta láminas centroparapofisiales anteriores, paradiapofisiales y

centrodiapofisiales posteriores; las cuales son esbeltas y están muy desarrolladas. Estas delimitan una amplia y profunda fosa parapofisial centrodiapofisial y una fosa postzigapofisial centrodiapofisial. Las carillas articulares de la parapófisis son amplias, robustas y están situadas a la altura de las prezigapófisis. Las diapófisis son amplias y de contorno triangular, con los vértices redondeados. La espina neural bífida se proyecta fuertemente en sentido dorsal, y es considerablemente más corta anteroposteriormente que en la vértebra precedente. Las mismas presentan una pronunciada concavidad en sentido anterior, a diferencia de *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15).

En vista posterior la superficie articular del cuerpo vertebral es levemente cóncava y de contorno elíptico, levemente más alta que ancha. El límite entre el cuerpo vertebral y el arco neural está delimitado por una sobresaliente sutura neurocentral. El elemento presenta un prominente hipósfeno de contorno triangular con dos láminas infrahiposfenales muy robustas, dispuestas ventrolateralmente; condición que recuerda las vértebras dorsales medias y posteriores de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). Las carillas articulares de las postzigapófisis están separadas a 1 cm de distancia y se disponen ventrolateralmente formando un ángulo de 115º. Los procesos transversos están fuertemente proyectados en dirección dorsolateral, formando un ángulo de 60º respecto al plano transversal. La espina neural bífida está fuertemente proyectada en sentido dorsal y cada hemiespina presenta una forma sutilmente sigmoidea, como en la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005), aunque en la especie cretácica es más acentuada. La espina neural bífida de la vértebra dorsal 7 de *Brachytrachelopan* está fusionada medialmente casi hasta la mitad. La base de la misma presenta una amplia fosa en su superficie posterior, y una prominente lámina postespinal, al igual que las vértebras dorsales 5 y 6 de *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929).

En vista ventral la superficie del centro vertebral carece de quillas, es convexa transversalmente y cóncava en dirección anteroposterior.

En vista dorsal los procesos transversos se proyectan en sentido lateral y sutilmente en sentido anterior. Este elemento vertebral conservó láminas espinodiapofisiales esbeltas; las cuales delimitan una fosa prezigapofisial espinodiapofisial y una postzigapofisial

espinodiapofisial, ambas fosas son amplias y someras. El extremo distal de la espina neural bífida posee sección transversal de contorno elíptico, levemente más larga que ancha.

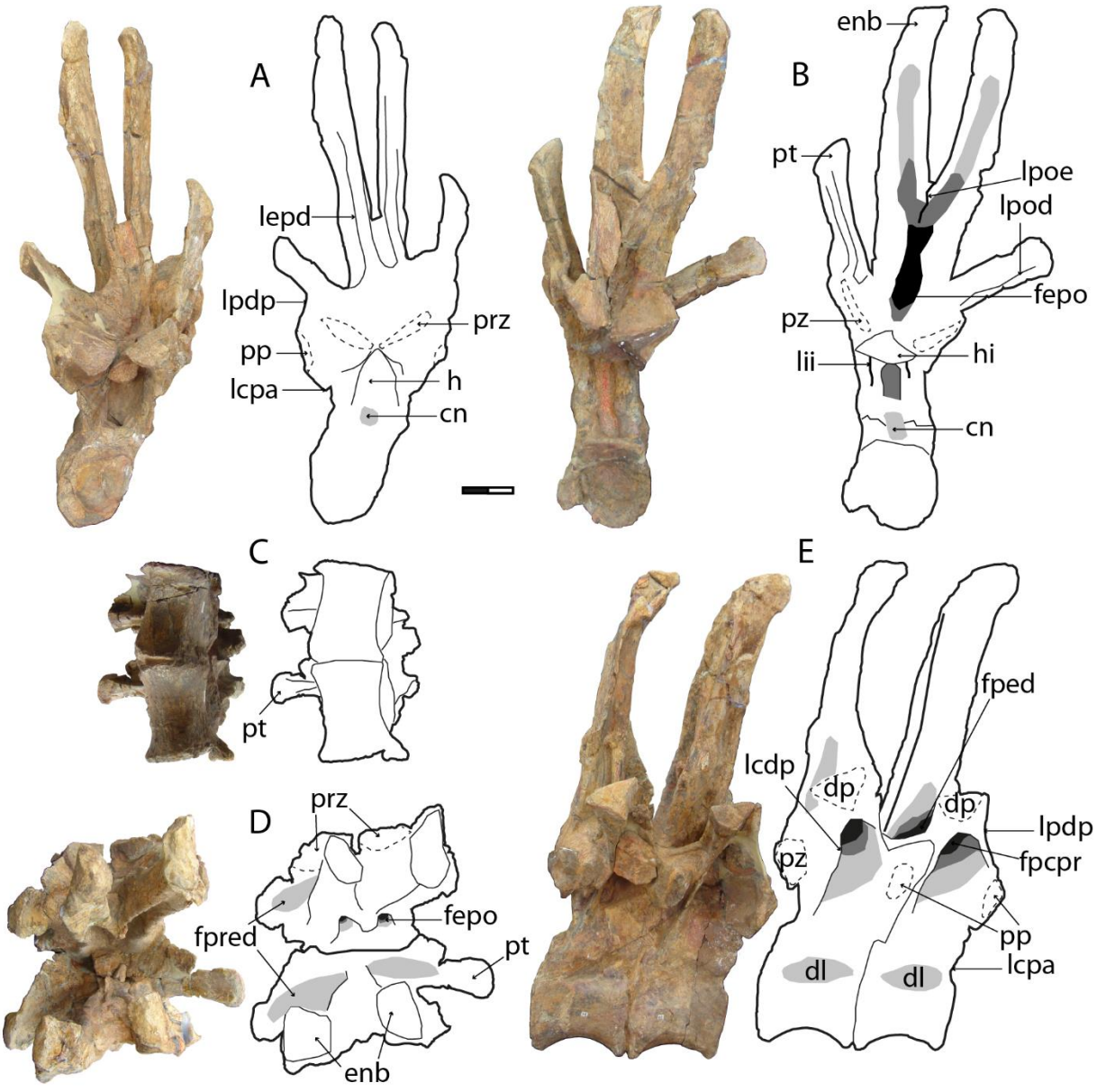


Figura 2.10. Vértebras dorsales 6 y 7 de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista ventral; D, vista dorsal; E, vista lateral derecha. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fepo, fosa espinopostzigapofisial; fpcpr, fosa parapofisial centroprezigapofisial; fped, fosa postzigapofisial espinodiapofisial; fpred, fosa prezigapofisial espinodiapofisial;

h, hipántro; hi, hipósfeno; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpa, lámina centroparapofisial anterior; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lii, lámina infrahiposfenal; lpdp, lámina paradiapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lpoe, lámina postespinal; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 8 (Fig. 2.11) carece de la carilla articular de la prezigapófisis derecha y de todo el proceso transverso del mismo lado. La parapófisis de este elemento vertebral se ubica a la altura de la carilla articular de la prezigapófisis y la supera levemente en sentido dorsal. La espina neural es la primera de la secuencia dorsal en ser totalmente simple (no dividida), condición comparable a *Dicraeosaurus hansemanni*, cuya primera espina neural simple ocurre en la vértebra dorsal 8 (Janensch, 1929). En *Lingwulong* las espinas simples están presentes antes en la secuencia, mientras que en *Amargasaurus* y posiblemente *Pilmatueia*, ocurre más posteriormente (Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv-005).

En vista anterior la superficie articular del centro vertebral es levemente cóncava y de contorno elíptico, más alta que ancha. El canal neural es pequeño y sus límites son difusos producto de la mala preservación de esa región. Además, este elemento vertebral presenta un amplio hipantro, que por el momento carece de preparación mecánica. Los procesos transversos se proyectan lateralmente y fuertemente en sentido dorsal, como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Pilmatueia*, *Suuwassea*, *Lingwulong*, y los Rebbachisauridae, tales como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y el Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35 y *Haplocanthosaurus priscus* (Hatcher, 1903; Janensch; 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv-005; MLL-Pv-014, MMCH-Pv-49; MACN-Pv-35). Dichas estructuras, en la vértebra dorsal 8 de *Brachytrachelopan* forman un ángulo aproximadamente de 70º respecto al plano transversal. Este elemento vertebral presenta esbeltas láminas paradiapofisiales muy desarrolladas. La espina neural es aproximadamente tres veces más alta que la longitud del respectivo centro vertebral, como en *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch; 1929; Harris, 2006b; MACN-N 15; MLL-Pv-005). A diferencia de las vértebras precedentes en la secuencia de *B. mesai*, la espina neural es simple y es de contorno

lobulado. Presenta una robusta lámina preespinal y al igual que las vértebras dorsales posteriores de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929); *Amargasaurus* (MACN-N 15) las láminas espinopostzigapofisiales están ampliamente desarrolladas.

En vista lateral el centro vertebral es casi tan largo como alto, su superficie es convexa dorsoventralmente y cóncava en dirección anteroposterior. La región dorsal del cuerpo presenta una sutil depresión lateral larga anteroposteriormente. Las láminas centroparapofisial anterior, paradiapofisial, centrodiapofisial posterior y postzigodiapofisial son esbeltas, bien desarrollada y delimitan una amplia fosa parapofisial centrodiapofisial y una amplia fosa postzigapofisial centrodiapofisial, respectivamente. La carilla articular de las postzigapófisis es amplia y de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más ancha que larga. Los procesos transversos se proyectan fuertemente en sentido dorsal y sutilmente en sencido posterior. La espina neural es recta y se proyecta fuertemente en sentido dorsal y levemente en sentido posterior. Esta presenta una lámina espinopostzigapofisial muy delgada y bien desarrollada, como en las vértebras dorsales más posteriores de *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15).

En vista posterior la superficie articular del centro vertebral es fuertemente cóncava y de contorno elíptico (más alta que ancha). El contorno del acceso al canal neural es elíptico, aproximadamente dos veces más alto que ancho. Este elemento vertebral presenta un hipósfeno robusto de contorno triangular, con dos láminas infrahiposfenales dispuestas ventrolateralmente; al igual que las vértebras dorsales medias y posteriores de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929) y posiblemente *Amargasaurus* (MACN-N 15). Ventralmente al hipósfeno, la vértebra presenta una prominente fosa centropostzigapofisial, como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929). Las carillas articulares de las postzigapófisis se encuentran próximas entre sí y se disponen ventrolateralmente formando un ángulo de 110º. El proceso transverso conservado se dispone dorsolateralmente. Al igual que las vértebras dorsales más posteriores de *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15), la espina neural es simple, proyectada dorsalmente, es de contorno lobulada y presenta una robusta y bien desarrollada lámina postespinal, acompañada por dos pequeñas fosas espinopostzigapofisiales.

En vista ventral la superficie del centro es convexa en sentido transversal y cóncava anteroposteriormente. La carilla articular de la postzigapófisis es amplia, de contorno elíptico, dos veces más ancha que larga.

En vista dorsal el proceso transverso se proyecta en sentido lateral y sutilmente en sentido posterior. La espina neural es muy robusta y de contorno triangular con los vértices redondeados. Esta estructura presenta dos láminas espinopostzigapofisiales bien desarrolladas. La carilla articular de la prezigapófisis conservada es amplia y de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más ancha que larga.

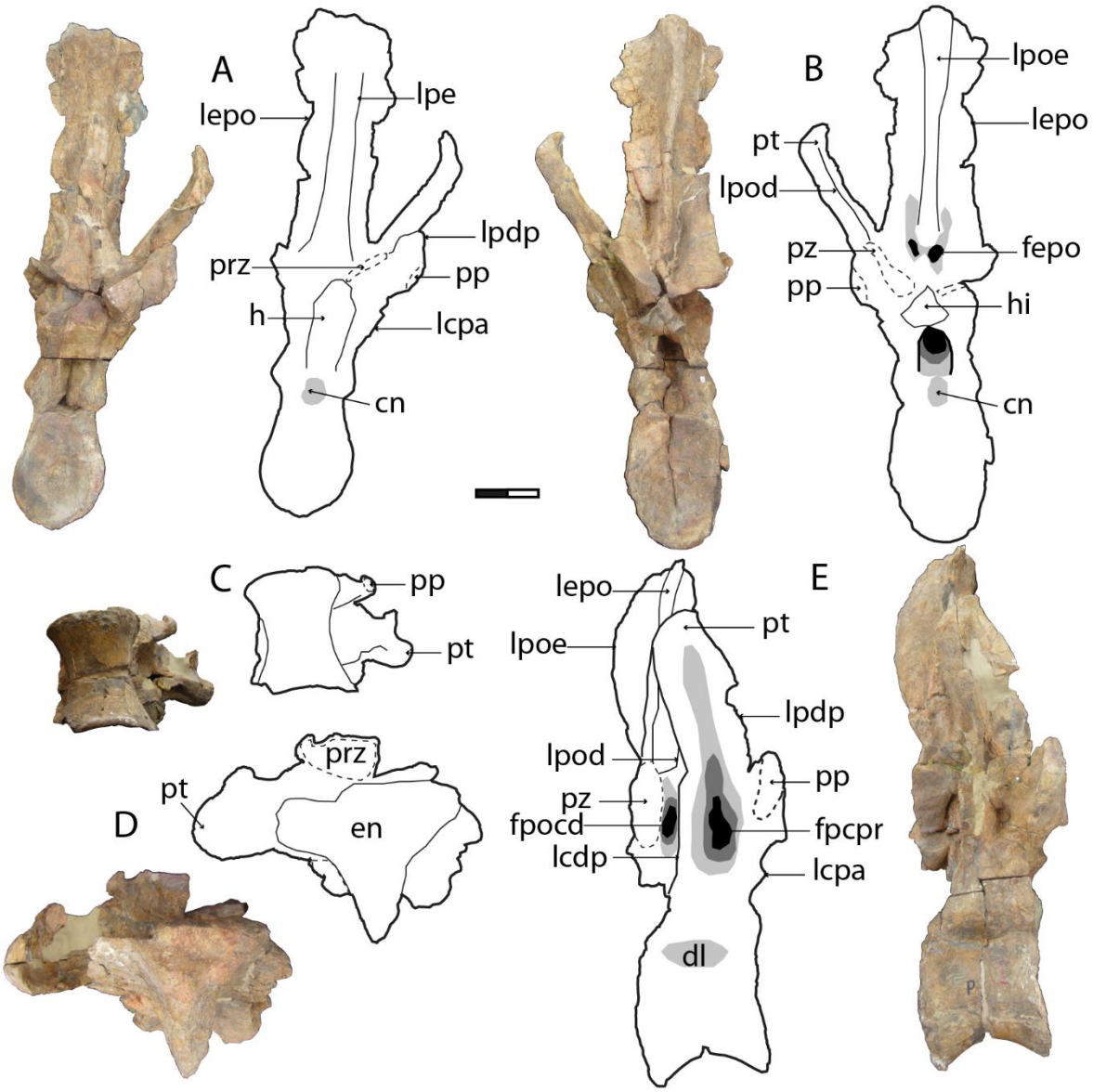


Figura 2.11. Vértebra dorsal 8 de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista ventral; D, vista dorsal; E, vista lateral derecha. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; en, espina neural; fepo, fosa espinopostzigapofisial; fpcpr, fosa parapofisial centroprezigapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; h, hipántro; hi, hipósfeno; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpa, lámina centroparapofisial anterior; lepo, lámina espinopostzigapofisial; lpdp, lámina paradiapofisial; lpe, lámina preespinal; lpod, lámina postzigodiapofisial; lpoe, lámina postespinal; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 9 (Fig. 2.12) presenta un buen estado de preservación, aunque carece del proceso transverso izquierdo y las carillas articulares de la parapófisis están rotas. Este elemento vertebral permanece articulado con la vértebra subsiguiente de la secuencia. Las carillas articulares de las parapófisis se encuentran próximas a las diapófisis y están situadas dorsalmente respecto a las carillas articulares de las prezigapófisis.

En vista anterior, la superficie articular del centro vertebral es sutilmente cóncava y de contorno elíptico, levemente más alta que ancha. Este elemento presenta láminas centroparapofisiales anteriores bien desarrolladas que delimitan medialmente un profundo y prominente hipántro. Los procesos transversos se proyectan laterodorsalmente como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Suuwassea*, *Pilmatueia* y los Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y MACN-Pv-35, y *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903; Janensch; 1929; Calvo y Salgado, 1995; Harris, 2006b; Salgado et al., 2006; MACN-N 15; MLL-Pv005; MLL-Pv014). La carilla articular de la prezigapófisis mejor conservada (derecha) es de contorno elíptico, más ancha que larga y se dispone dorsomedialmente. La espina neural es simple, fuertemente proyectada en sentido dorsal y de contorno lobulado, cuyo sector distal es el más amplio transversalmente. Esta estructura presenta además una amplia y robusta lámina preespinal que recorre el elemento en toda su longitud. Sendas condiciones recuerdan las vértebras dorsales posteriores de *Dicraeosaurus hansemanni*, y las dos últimas vértebras dorsales de *Amargasaurus cazaui* (Janensch, 1929; MACN-N 15).

En vista lateral el centro vertebral es aproximadamente tan largo como alto, su superficie lateral es levemente convexa en dirección dorsoventral y cóncava anteroposteriormente. Al igual que las vértebras dorsales medias y posteriores de dicraeosáuridos derivados, tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia*, el centro vertebral carece de forámenes neumáticos, no obstante, la región dorsal del cuerpo vertebral presenta una fosa somera de contorno elíptico, larga anteroposteriormente (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-005). La base del arco neural ocupa toda la longitud del centro y presenta una prominente sutura neurocentral. El elemento vertebral presenta láminas centroparapofisial anterior, paradiapofisial y centrodiapofisial posterior delgadas y bien desarrolladas. Las mismas delimitan una fosa parapofisial centrodiapofisial y postzigapofisial centrodiapofisial; ambas son amplias y profundas. La diapófisis son estructuras amplias, robustas y de contorno elíptico. Los procesos transversos se proyectan anterodorsalmente. Las espinas neurales se proyectan dorsalmente y presentan una morfología fuertemente sigmoidea, con el extremo distal apuntando anterodorsalmente. Estas estructuras presentan láminas espinopostzigapofisiales muy delgadas y de gran desarrollo.

En vista posterior la espina neural es simple, alta y con una lámina postespinal prominente que la recorre en toda su extensión; al igual que las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15).

En vista ventral el centro vertebral es convexo transversalmente y cóncavo en dirección anteroposterior. La superficie ventral carece de quillas. Los procesos transversos se proyectan lateralmente.

En vista dorsal, el contorno de la espina neural tiene forma de “X”. La vértebra presenta láminas espinodiapofisiales reducidas y delgadas y fosas prezigapofisial espinodiapofisial y una postzigapofisial espinodiapofisial.

La vertebra dorsal 10 (Fig. 2.12) se encuentra articulada con la vértebra precedente y subsiguiente. Las carillas articulares de las parapófisis se ubican en la región anterior del

elemento, por encima de las carillas articulares de las prezigapófisis y próximas a las diapófisis.

Al igual que los elementos vertebrales dorsales de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus*, el centro vertebral es corto anteroposteriormente (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-005); con la particularidad de que en la vértebra dorsal 9 de *Brachytrachelopan* los mismos son aproximadamente tan largos como altos. La superficie lateral es convexa dorsoventralmente y cóncava anteroposteriormente y presenta una fosa larga y de contorno elíptico, situada en la región dorsal. Este elemento vertebral presenta una prominente sutura neurocentral. La base del arco neural es tan corta anteroposteriormente como el respectivo centro y se inserta dorsalmente. Los procesos transversos se proyectan anterodorsalmente en vista lateral. Las carillas articulares de la parapófisis y diapófisis son robustas y de contorno elíptico. El elemento tiene amplias láminas centroparapofisial anterior, paradiapofisial y centrodiapofisial posterior. Las cuales son esbeltas y delimitan las profundas fosas parapofisial centrodiapofisial y postzigapofisial centrodiapofisial. En vista lateral, las espinas neurales se proyectan en sentido dorsal y presentan una morfología sigmoidea, menos pronunciada que en la precedente. Las citadas estructuras tienen amplias láminas espinopostzigapofisiales muy esbeltas y una lámina preespinal y postespinal muy amplia.

En vista posterior la espina neural es simple, alta y con una prominente lámina postespinal que la recorre dorsoventralmente en toda su extensión.

La superficie ventral del centro vertebral es convexo transversalmente y cóncavo en dirección anteroposterior. La lámina centrodiapofisial posterior es amplia y se proyecta en dirección anterolateral en vista ventral.

En vista dorsal, la espina neural presenta un contorno con forma de “X” producto de la intersección de las láminas espinopostzigapofisiales, preespinal y postespinal. Los procesos transversos están dirigidos en sentido lateral y sutilmente en sentido anterior. Este elemento vertebral tiene láminas espinodiapofisiales reducidas y delgadas. Además presenta fosas prezigapofisial espinodiapofisial y postzigapofisial espinodiapofisial.

La vértebra dorsal 11 (Fig. 2.12) permanece articulada con la vértebra precedente y subsiguiente. Este elemento vertebral presenta una espina neural simple, cuya altura supera más de tres veces la longitud del respectivo centro vertebral; esta condición es compartida con las vértebras dorsales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-005).

La superficie lateral del centro vertebral es levemente convexa en dirección dorsoventral y cóncava anteroposteriormente. El mismo, es tan alto como largo aproximadamente y presenta una fosa somera de contorno elíptico en la región dorsal, al igual que las vértebras dorsales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-005). El límite entre el centro vertebral y el arco neural está marcado por una prominente sutura neurocentral indicando que el individuo no habría alcanzado la maduración somática. El arco neural se inserta en la región media del respectivo centro vertebral. El mismo presenta láminas centroparapofisial anterior, paradiapofisial y centrodiapofisial posterior bien desarrolladas. Dichas láminas delimitan las fosas parapofisial centrodiapofisial y postzigapofisial centrodiapofisial; las cuales son amplias y profundas. En vista lateral, los procesos transversos se proyectan anterodorsalmente. La espina neural se proyecta en sentido dorsal y presenta una morfología sigmoidea más pronunciada que en la vértebra precedente. La misma presenta láminas espinopostzigapofisiales muy esbeltas y de gran desarrollo.

En vista posterior la espina neural es simple, alta y con una lámina postespinal prominente que la recorre en dirección dorsoventral.

La superficie ventral del centro vertebral es convexa transversalmente y cóncava en dirección anteroposterior. La misma carece de quillas ventrales.

En vista dorsal los procesos transversos están dispuestos en sentido lateral y levemente en sentido anterior. Al igual que la vértebra precedente y subsiguiente, la espina neural presenta un contorno con forma de “X”.

La vértebra dorsal 12 (Fig. 2.12) carece de la espina neural y de la parte posterior del centro vertebral. Este elemento se encuentra articulado con la vértebra precedente y una parte del arco neural de la vértebra subsiguiente.

El centro vertebral es significativamente más corto en dirección anteroposterior que el de la vértebra precedente, su superficie lateral es levemente convexa dorsoventralmente y cóncava en dirección anteroposterior. La región dorsal del centro presenta una depresión lateral somera y de contorno elíptico, elongada anteroposteriormente. El elemento vertebral presente una distintiva sutura neurocentral. El arco neural presenta láminas centroparapofisial anterior, paradiapofisial y centrodiapofisial posterior bien desarrolladas y fosas parapofisial centrodiapofisial y postzigapofisial centrodiapofisial amplias y profundas. En vista lateral los procesos transversos se proyectan anterodorsalmente.

En vista posterior, la preservación es pobre, el centro es de contorno elíptico, más alto que ancho, aunque no conservó su cara articular. Los procesos transversos están fuertemente proyectados en dirección laterodorsal como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Pilmatueia*, *Suuwassea*, y los Rebbachisauridae, tales como Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35 y *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903; Janensch; 1929; Harris, 2006b; MACN-N 15; MLL-Pv005; MLL-Pv014).

En vista ventral el centro vertebral es convexo transversalmente y cóncavo en dirección anteroposterior. El mismo carece de quillas ventrales.

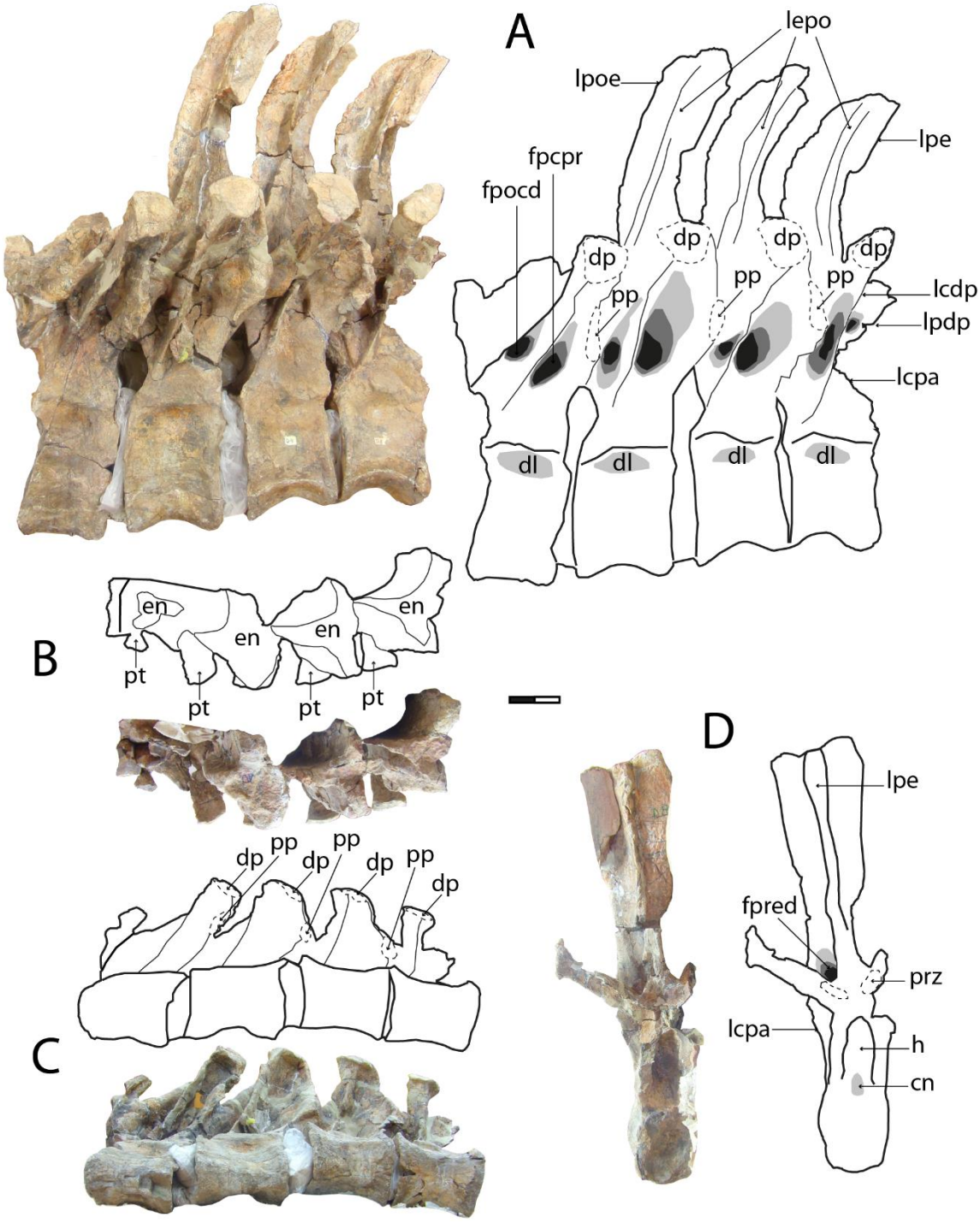


Figura 2.12. Vértebras dorsales posteriores de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, en vista lateral derecha; B, en vista dorsal; C, en vista ventral; D, vértebra dorsal 9 en vista anterior. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; fpcpr: fosa parapofisial centroprezigapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fpred,

fosa prezigapofisial espinodiapofisial; h, hipántro; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpa, lámina centroparapofisial anterior; lpdp, lámina paradiapofisial; lpe, lámina preespinal; lpoe, lámina postespinal; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso. Escala: 10 cm.

La última vértebra dorsal (D13) presenta las prezigapófisis y una pequeña parte anterior del arco neural articulada con la vértebra precedente, mientras que el centro vertebral y la base del arco neural se conservó articulada con las vértebras sacras (Fig. 2.13).

El centro vertebral es corto anteroposteriormente, condición que recuerda las vértebras dorsales posteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929, MACN-N 15; MLL-Pv-005). Con la diferencia de que en la vértebra D13 de *Brachytrachelopan* el centro vertebral es más corto que alto. La superficie lateral del mismo es cóncava anteroposteriormente y convexa en dirección dorsoventral. La misma presenta una depresión lateral poco profunda y de contorno elíptico en dirección anteroposterior en la región dorsal del centro vertebral. Al igual que los elementos descritos anteriormente, el límite entre el centro y el arco neural está fuertemente delimitado por una sutura neurocentral. Al igual que la vértebra precedente, el arco neural presenta láminas centroparapofisial anterior, paradiapofisial y centrodiapofisial posterior bien desarrolladas y fosas parapofisial centrodiapofisial y postzigapofisial centrodiapofisial amplias y profundas. La superficie ventral del cuerpo vertebral es convexa en sentido transversal y sutilmente cóncava en dirección anteroposterior. La misma carece de quillas ventrales.

VÉRTEBRAS SACRAS

Se conservaron tres vertebras sacras anteriores (Fig. 2.13) incompletas con los centros vertebrales cortos anteroposteriormente y fusionados, por lo que resulta imposible determinar la forma de las superficies articulares de los centros vertebrales. La vértebra sacra 3 solo conservó la mitad anterior del respectivo cuerpo vertebral y carece del extremo

distal de la espina neural. A pesar de que el número de elementos sacros es variable dentro de Neosauropoda, es posible que en *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716) haya sido de 5, como en otros dicraeosáuridos *Dicraeosaurus hansemanni*, *D. sattleri*, *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Lingwulong shenqi* (Janensch, 1929; Rauhut et al., 2005; Wilson y Allain, 2015; Xu et al., 2018). La altura máxima conservada del sacro es 93 cm, mediciones tomadas en las vértebras sacras 1 y 2. Los cuerpos vertebrales carecen de estructuras neumáticas, como forámenes, fosas y pleurocelos, como en otros dicraeosáuridos tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Lingwulong* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MACN-N 15). En contraste a Diplodocoideos no-dicraeosáuridos, tales como *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Tataouinea hannibalis*, *Rebbachisaurus garasbae* y *Haplocanthosaurus*, y, a macronarios tales como *Saltasaurus* y *Rocasaurus*; cuyos sacros presentan profundas áreas neumáticas (Wedel, 2005; 2009; Cerda et al., 2012; Fanti et al., 2013; Taylor y Wedel, 2013; Fanti et al., 2015; Wilson y Allain, 2015; Zurriaguz y Cerda, 2017; Windholz et al., 2019). El sector donde articulaba el ilion tiene costillas sacras muy robustas. Las espinas neurales presentan un contorno lobulado o como "gota" en vista anteroposterior, cuya superficie distal es aproximadamente dos veces más ancha que su base, al igual que en el sacro de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Lingwulong* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MACN-N 15). Estas estructuras son muy altas, superan más de tres veces la longitud del respectivo cuerpo vertebral, y son simples (no bifurcadas). Las mismas presentan aproximadamente la misma longitud y ancho que el respectivo cuerpo vertebral.

En vista lateral las tres espinas neurales conservadas (1-3), están completamente fusionadas entre sí por medio de prominentes láminas preespinales y postespinales, formando una estrecha y continua lámina ósea; al igual que en *Tataouinea*, *Haplocanthosaurus* y *Giraffatitan* (Hatcher, 1903; Janensch, 1950; Fanti et al., 2013). Las citadas estructuras se proyectan fuertemente en sentido dorsal y sutilmente en sentido anterior. Además, este elemento tiene amplias láminas espinodiapofisiales y espinopostzigapofisiales. En vista ventral los cuerpos vertebrales conservados son convexos en sentido transversal, sutilmente cóncavos en dirección anteroposterior y carecen de quillas ventrales.

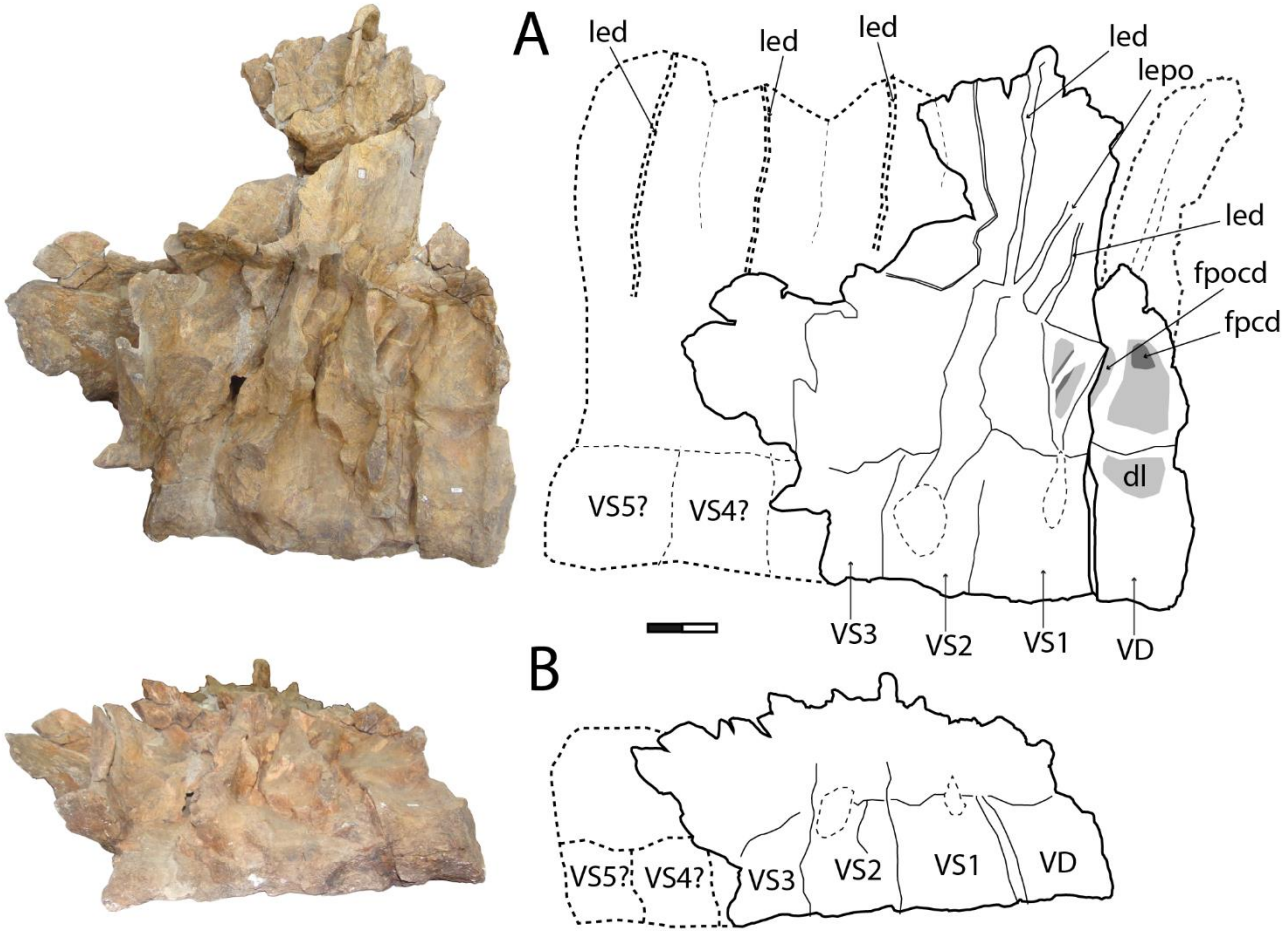


Figura 2.13. Última vértebra dorsal y sacro incompleto de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, en vista lateral derecha; B, en vista ventrolateral. Abreviaturas: dl, depresión lateral; fpcd, fosa parapofisial centrodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; led, lámina espinodiapofisial; lepo, lámina espinopostzigapofisial; VD, vértebra dorsal; VS, vértebra sacra. Escala: 10 cm.

Comparación

Los cuerpos vertebrales cervicales de *Brachytrachelopan* son cortos comparados con las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-004) y sus márgenes ventrales son cóncavos en vista lateral (Fig. 2.14). Todas las vértebras cervicales conservadas presentan una evidente opistocelia y depresiones laterales a modo de

pleurocelo en la superficie lateral de los respectivos cuerpos vertebrales. Esta condición se torna más evidente a medida que se avanza posteriormente en la secuencia vertebral. A diferencia de las vértebras cervicales de la mayoría de los diplodocoideos (tales como *Diplodocus* y *Cathartesaura*), hay dos profundas depresiones laterales (Fig. 2.14C). En *Brachytrachelopan*, hasta el momento, la secuencia de vértebras cervicales no ha sido desarticulada, por lo que no es posible realizar descripciones de las vistas anteriores y posteriores en dichos elementos. Las vértebras cervicales medias de *Brachytrachelopan* (MPEF-PV 1716) presentan espinas neurales bífidas proyectadas fuertemente en dirección anterodorsal, presentando los extremos distales en una posición que supera el borde anterior del cuerpo vertebral, al igual que en las vértebras cervicales medias de *Dicraeosaurus* y *Bajadasaurus* (Janensch, 1929; MMCH-Pv 75).

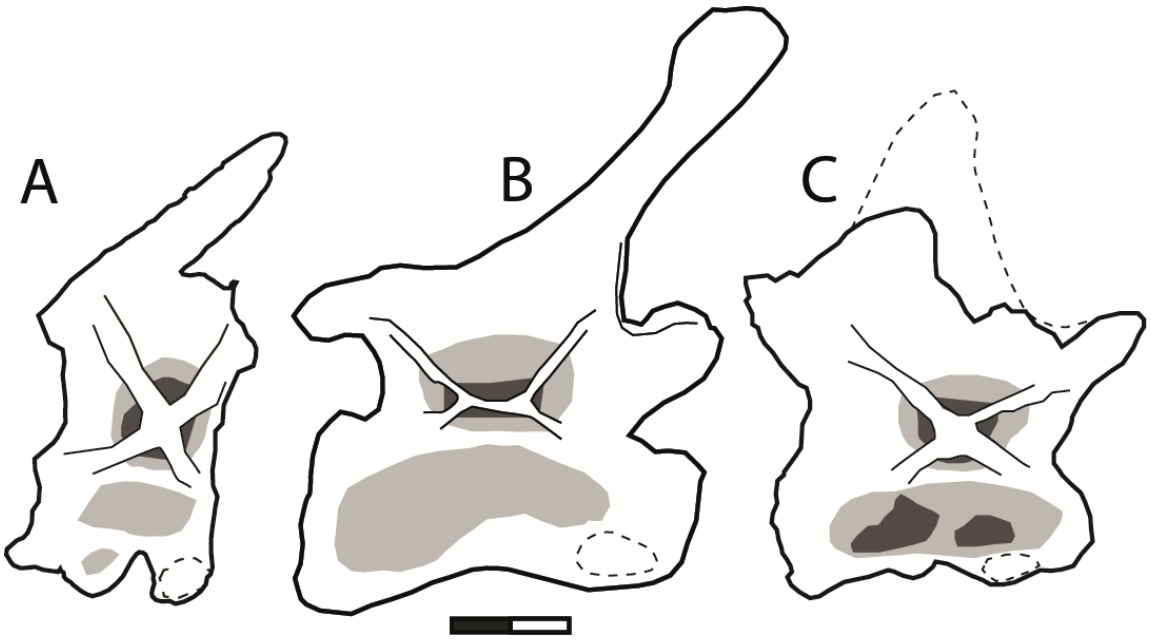


Figura 2.14. Vértebra cervical 7? de flagellicaudados en vista lateral derecha. A, *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716); B, *Dicraeosaurus hansemanni*, editado de Janensch, (1929); C, *Cathartesaura anaeróbica* (MPCA- 232). Escala: 10 cm.

Las vértebras dorsales anteriores de *Brachytrachelopan* (MPEF-PV 1716) presentan centros vertebrales opistocélicos, mientras que las vértebras dorsales medias y posteriores son platicélicas, condición que comparte con la mayoría de los diplodocoideos tales como

Apatosaurus, *Diplodocus* y *Nigersaurus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936; Sereno et al., 1999; Xu et al., 2018; MACN-N 15). Los cuerpos vertebrales de la serie presacra son bajos, mientras que los arcos neurales son altos, a diferencia de *Diplodocus* y *Apatosaurus* (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936). Las espinas neurales superan tres veces en altura a la longitud anteroposterior del respectivo cuerpo vertebral; los procesos transversos se proyectan en dirección laterodorsal y se tornan cada vez más verticales en sentido posterior en la secuencia de vértebras dorsales. Dichas condiciones son compartidas con otros dicraeosáuridos tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch; 1929; Whitlock, 2011; MACN-N 15; MLL-Pv005; MLL-Pv014) y lo diferencian de los diplodócidos, tales como *Diplodocus* y *Apatosaurus* (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936) (Fig. 2.15). Las vértebras dorsales más anteriores de *Brachytrachelopan* presentan fosas centroprezigapofisiales y centropostzigapofisiales, al igual que en *Amargasaurus* (MACN-N 15). En contraposición, las vértebras dorsales más anteriores de *Dicraeosaurus* carecen de fosas centroprezigapofisiales (Janensch, 1929). El hipósfeno está presente a partir de la vértebra dorsal 3, como en los dicraeosáuridos *Dicraeosaurus hansemanni*, *Lingwulong shenqi*, algunos diplodócidos y *Camarasaurus supremus* (Osborn y Mook, 1921; Janensch, 1929; Tschopp et al., 2015; Xu et al., 2018; MACN-N 15). Un rasgo destacable de las vértebras dorsales de *Brachytrachelopan* (MPEF-PV 1716) reside en la presencia de suturas neurocentrales claramente observables, lo que indica que el individuo no habría alcanzado la madurez somática. Al igual que otros Flagellicaudata las espinas neurales de la serie presacra presentan una profunda partición, excepto en las vértebras dorsales posteriores (Janensch, 1929; Salgado y Bonaparte, 1991; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015; Tschopp y Mateus, 2017; Xu et al., 2018; Coria et al., 2019). Cuando se avanza posteriormente en la serie dorsal de vértebras, se observa el desarrollo de un proceso de unión media entre las citadas espinas neurales bífidas. En *Brachytrachelopan mesai*, dicho proceso comienza en la vértebra dorsal 4 como una incipiente lámina media; en la vértebra dorsal 6 dicha lámina alcanza la altura medial de la espina neural bífida, y a partir de la vértebra dorsal 7 las espinas neurales son simples (no divididas). *Brachytrachelopan* comparte esta condición con *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929), a diferencia de *Amargasaurus cazaui* MACN-N 15 donde ocurre más posteriormente.

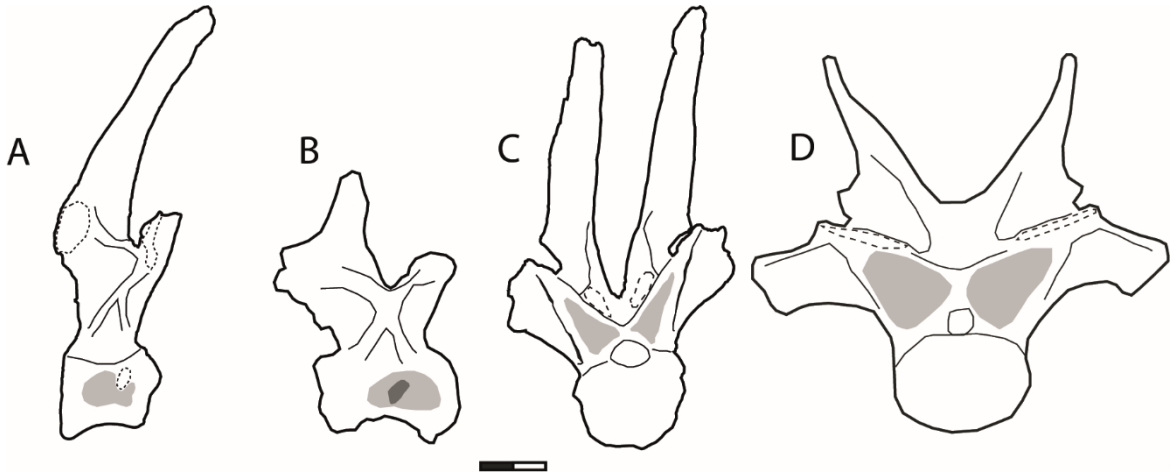


Figura 2.15. Vértebras dorsales 1? de flagellicaudados. A, *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716) en vista lateral derecha; B, *Leinkupal laticuada* (MMCH-Pv 63) en vista lateral derecha; C, *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716) en vista anterior; D, *Apatosaurus louisae* en vista anterior, editado de Gilmore (1936). Escala: 10 cm.

ESQUELETO APENDICULAR:

ILION

El ilion derecho está incompleto (Fig. 2.16), ya que carece del pedúnculo púbico y, tanto el borde ventral del proceso preacetabular, como una pequeña parte del proceso postacetabular, están levemente erosionados. Al igual que en la mayoría de los saurópodos, el pedúnculo isquiático está reducido (Wilson, 2002; Taylor et al., 2011; Filippini et al., 2016). La longitud máxima de este hueso es de 70 cm. El margen anterior y posterior del ilion presentan un contorno en punta o acuminado en vista lateromedial, y al igual que muchos eusaurópodos (Filippini et al., 2016) el margen dorsal es de contorno semicircular. La superficie lateral del elemento es cóncava y su máxima depresión se ubica dorsalmente a la región acetabular. En vista lateral el proceso preacetabular es corto anteroposteriormente, respecto a los iliones de otros saurópodos (Fig. 2.17). El proceso postacetabular es amplio cuando se la compara con iliones de otros flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Diplodocus* (Fig. 2.17) (Janensch, 1961; Tschopp et al., 2015; Xu et al., 2018; MACN-N 15). No se observan estructuras relacionadas con neumaticidad, tales como neumatoporos, pleurocelos y/o aberturas neumáticas, al igual que en otros dicraeosáuridos

como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Lingwulong* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MACN-N 15); a diferencia de otros diplodocoideos tales como *Katepensaurus*, *Diplodocus* y *Tataouinea* y titanosaurios derivados como *Saltasaurus* y *Rocasaurus* (Salgado y Azpilicueta, 2000; Cerda et al., 2012; Fanti et al., 2013; 2015; Tschopp et al., 2015; Ibiricu et al., 2017). En vista medial, la región donde articulaban las costillas y los procesos transversos son superficies amplias y es posible contar un número de 3 articulaciones. Como en *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15), el pedúnculo isquiático presenta un contorno subcuadrangular en vista ventral (levemente más ancha que larga), con una superficie articular rugosa. Por el contrario, en *Dicraeosaurus* el pedúnculo isquiático es de contorno subtriangular en vista ventral. En vista lateromedial, el punto más alto del margen dorsal del ilion se sitúa posteriormente a la base del pedúnculo púbico, coincidiendo aproximadamente a la altura del acetábulo. En vista dorsal el ilion es esbelto y cóncavo lateralmente, con su extremo anterior dirigido fuertemente en dirección anterolateral.

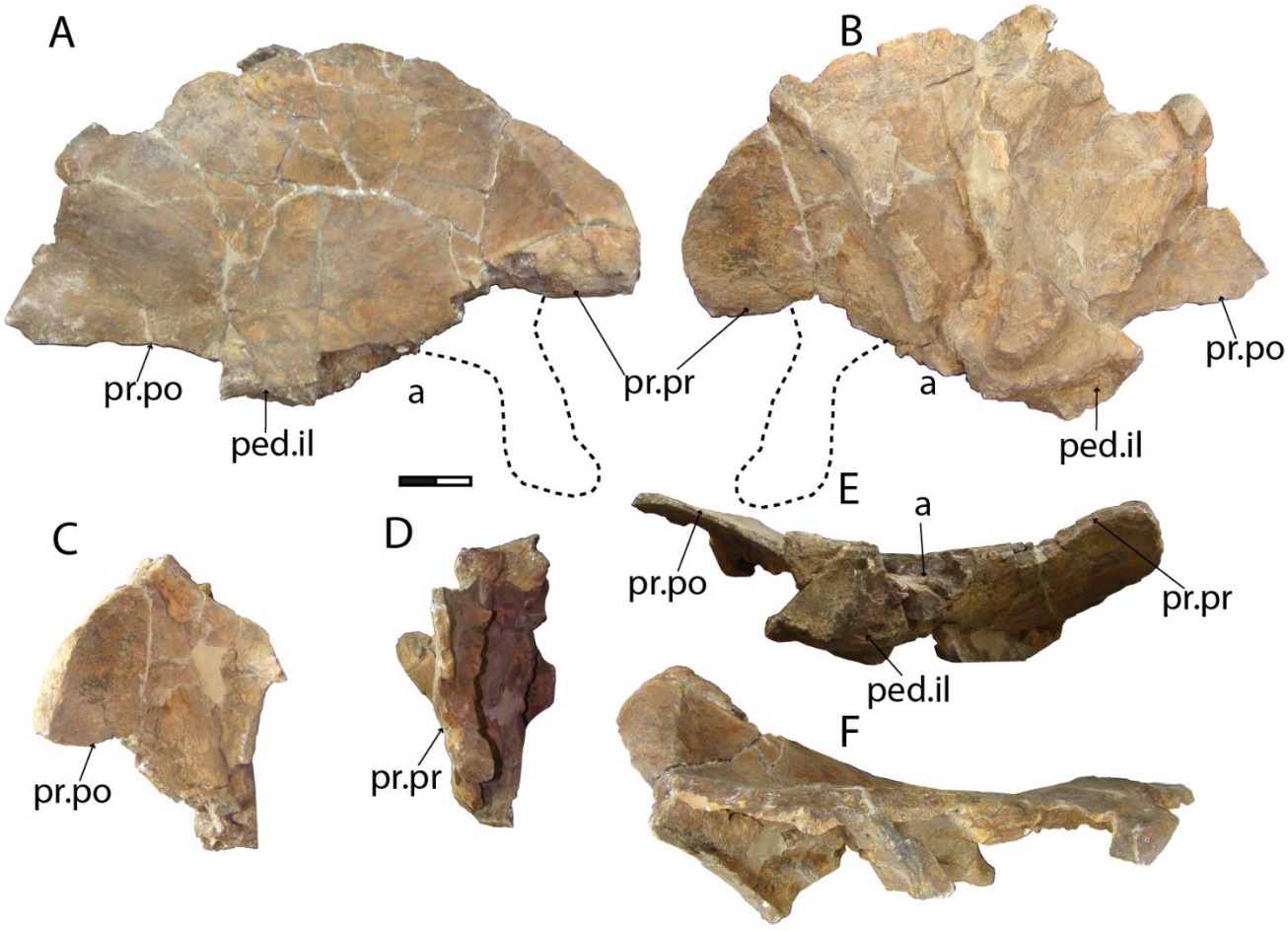


Figura 2.16. Ilion derecho de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, en vista lateral; B, en vista medial; C, en vista anterior; D, en vista posterior; E, en vista ventral; F, en vista dorsal. Abreviaturas: a, acetábulo; ped.il, pedúnculo iliaco; pr.po, proceso postacetabular; pr.pr, proceso preacetabular. Escala: 10 cm.

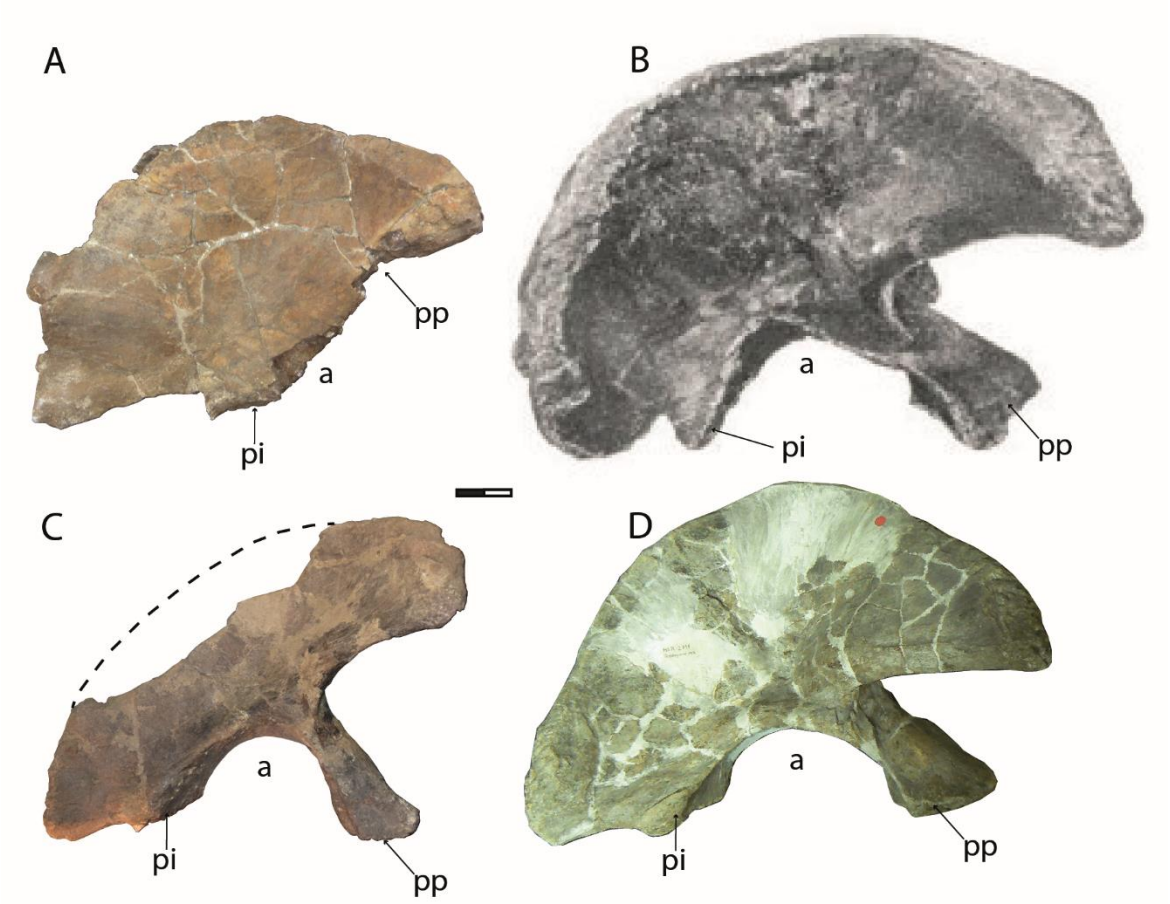


Figura 2.17. Iliones de Flagellicaudados en vista lateral. A, ilion derecho de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716); B, ilion derecho de *Diplodocus carnegii* (editado de Hatcher, 1901); C, ilion izquierdo invertido de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15); D, ilion derecho de *Dicraeosaurus sattleri* (MB.R. 2711). Abreviaturas: Abreviaturas: a, acetábulo; ped.il, pedúnculo iliaco; ped.p, pedúnculo púbico. Escala: 10 cm.

FÉMUR

Solamente se ha conservado el extremo distal de un fémur izquierdo (Fig. 2.18), cuya superficie lateral está erosionada. El hueso es robusto comparado con los fémures de otros saurópodos dicraeosáuridos tales como *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15), *Amargatitanis macni* (MACN PV N53) y el fémur referido a *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-009). Los cóndilos distales son robustos, casi tres veces más largos que anchos y presentan superficies articulares fuertemente rugosas. La porción conservada es de contorno elíptico en sección transversal, con un perímetro de 58 cm. El largo anteroposterior máximo de la superficie articular distal es de 24.5 cm y el ancho lateromedial máximo es de 30 cm. En vista ventral, el cóndilo fibular está levemente dañado por la erosión en su sector lateral. Ambos cóndilos distales (tibial y fibular) son de contorno elíptico y al menos dos veces más largos que anchos.

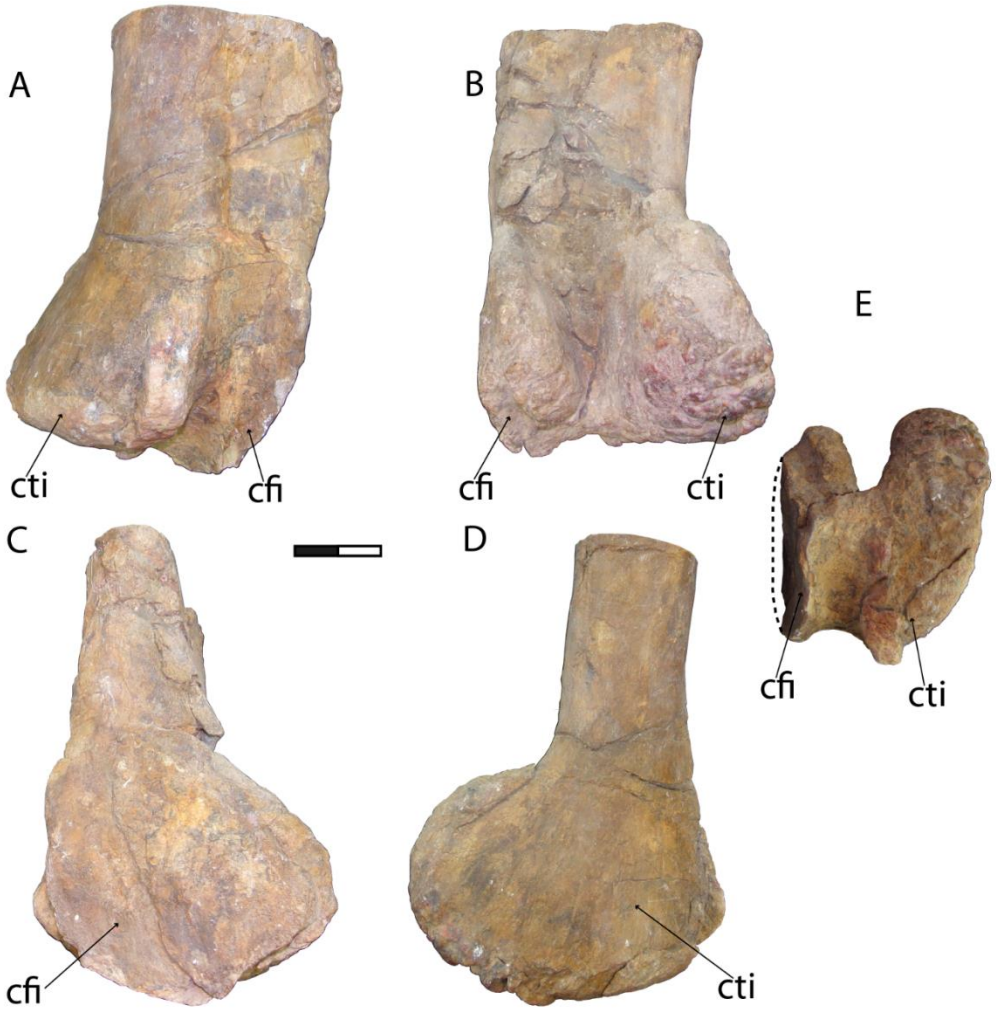


Figura 2.18. Extremo distal del fémur izquierdo de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, en vista anterior; B, en vista posterior; C, en vista lateral; D, en vista medial; E, en vista distal. Abreviaturas: cfi, cóndilo fibular; cti, cóndilo tibial. Escala: 10 cm.

Comentarios

En la publicación de Rauhut et al. (2005) reconocieron cuatro caracteres que diferencian a *Brachytrachelopan mesai* de otros saurópodos (autapomorfías). Los mismos fueron: **1-** vértebras cervicales individuales tan largas como altas, o más cortas que la altura de la altura posterior; **2-** láminas centropostzigapofisiales pronunciadas a modo de columnas en vértebras cervicales; **3-** espinas neurales de vértebras cervicales medias pronunciadamente inclinadas en sentido anterior, con la cúspide superando el extremo anterior del respectivo centro vertebral; **4-** espina neural de las vértebras dorsales anteriores 1-6 con bases verticales y puntas flexionadas anteriormente.

El estudio del ejemplar Holotipo de *Brachytrachelopan mesai*, en el marco de la presente tesis doctoral, permitió reevaluar la diagnosis propuesta por Rauhut et al. (2005), eliminando, modificando, y agregando caracteres únicos de esta especie.

Autapomorfías identificadas por Rauhut et al. (2005) eliminadas:

La presencia de láminas centropostzigapofisiales dispuesta dorsoventralmente a modo de columna en vértebras cervicales (autapomorfía 2 en Rauhut et al., 2005), es un elemento ampliamente distribuido entre los diplodocoideos, tales como, *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y Rebbachisauridae indet. MMCh-Pv-49 (Janensch, 1929; Hatcher, 1901), por lo que, en la presente contribución pierde el estatus de autapomorfía. La presencia de espinas neurales bífidas dirigidas anterodorsalmente, cuyo extremo distal supera el borde anterior del respectivo centro vertebral (autapomorfía 3 en Rauhut et al., 2005), es un carácter presente en las vértebras cervicales medias de la mayoría de los dicraeosáuridos como *Dicraeosaurus* y *Bajadasaurus* (Janensch, 1929; MMCH-Pv 75); por lo que, en la presente tesis, no es considerado una autapomorfía de *Brachytrachelopan*.

Autapomorfías identificadas por Rauhut et al. (2005) modificadas:

La autapomorfia 1 propuesta por Rauhut et al. (2005) ha sido re-escrita de una forma más precisa, haciendo referencia a que los cuerpos vertebrales de las vértebras cervicales son tan largos como altos (identificada como autapomorfía 1 en la presente tesis, ver Diagnosis enmendada) (Fig. 2.19A), diferenciándolos de otros dicraeosáuridos, como *Amargasaurus* (MACN-N 15) y *Pilmatueia* (MLL-Pv-004), cuyos cuerpos vertebrales cervicales son más largos que altos. La autapomorfía 4 propuesta por Rauhut et al. (2005) ha sido modificada, ya que la presencia de espinas neurales con bases rectas y el tercio distal bruscamente inclinado hacia delante (identificada como autapomorfía 2 en la presente tesis, ver Diagnosis enmendada) únicamente fue identificada en las espinas neurales de las vértebras dorsales 2 y 3 (Fig. 2.19B). Dicha morfología de las espinas neurales bífidas en vista lateral, es notoriamente diferente a la observada en las vértebras dorsales anteriores de otros dicraeosáuridos como *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15) cuyas bases son rectas.

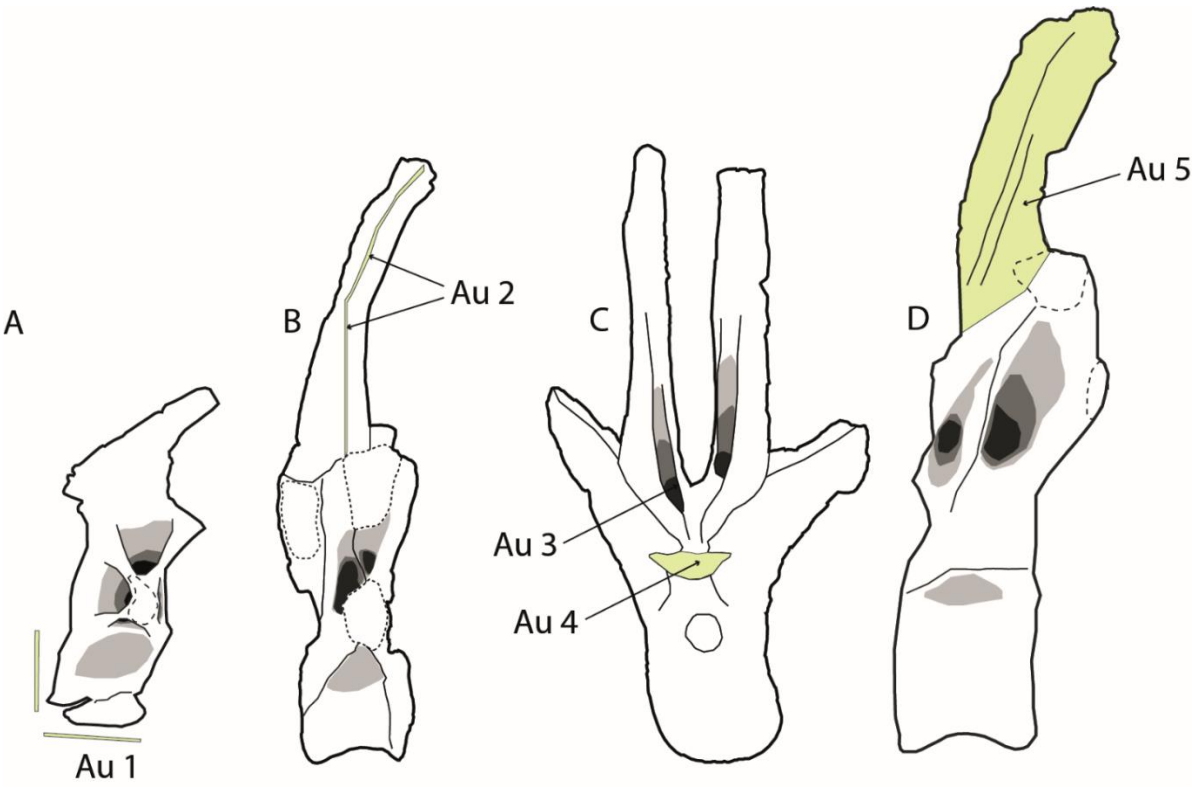


Figura 2.19. Vértebras presacras del ejemplar Holotipo de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716). A, vértebra cervical media en vista lateral; B, vértebra dorsal anterior, en

vista lateral; C, vértebra dorsal anterior, en vista posterior; D, vértebra dorsal posterior, en vista lateral. Abreviaturas: Au, autapomorfía. Imagen fuera de escala.

Se agregaron las siguientes autapomorfías:

La presencia de espinas neurales bífidas con forma de "V" en sección transversal a la altura media y base, desde la vértebra dorsal 2 hasta la vértebra dorsal 6 (identificada como autapomorfía 3 en la presente tesis, ver Diagnosis enmendada) (Fig. 2.19C); es un carácter que diferencia *Brachytrachelopan* de otros dicraeosáuridos, como *Amargasaurus* (MACN-N 15) y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), cuyas espinas neurales bífidas de las vértebras dorsales anteriores carecen de surco en la superficie posterior. Las vértebras dorsales anteriores de *Brachytrachelopan* presentan un prominente hipósfeno de contorno similar a "media luna" (identificada como autapomorfía 4 en la presente tesis, ver Diagnosis enmendada) (Fig. 2.19); los mismos difieren considerablemente del contorno observado en los hipósfenos de las vértebras dorsales de otras formas de Diplodocoideos, como el contorno triangular presente en *Dicraeosaurus*, romboidal presente en *Apatosaurus louisae* (Gilmore, 1936); y laminar presente en *Demandasaurus darwini* (Torcida et al., 2011). Por otro lado, vértebras dorsales posteriores con espinas neurales de morfología sigmoidea en vista lateral (identificado como autapomorfía 5 en la presente tesis, ver Diagnosis enmendada) (Fig. 2.19D); es un carácter que diferencia *Brachytrachelopan* de otros dicraeosáuridos, como *Amargasaurus, Pilmatueia* y *Dicraeosaurus*, cuyas espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores son rectas en vista lateral (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-005).

Como resultado del análisis filogenético efectuado en la presente tesis (Ver capitulo VII) se obtuvieron los caracteres diagnosticos para *Brachytrachelopan mesai*:

La longitud del cuerpo vertebral de la vértebra dorsal 2 es mayor al de la vértebra dorsal 1 (además presente en *Apatosaurus louisae* y *Shunosaurus lii*), es un carácter que diferencia *Brachytrachelopan* de otros dicraeosáuridos, como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus*, cuya longitud del cuerpo vertebral en la vértebra dorsal 2 es menor a la del

cuerpo vertebral en la vértebra dorsal 1 (identificada como autapomorfía 6 en la presente tesis). Además, la ausencia de lámina centroparapofisial posterior, en vértebras dorsales medias y posteriores (además presente en *Lingwulong*, *Apatosaurus ajax*, algunos rebbachisáuridos y saurópodos basales) diferencia *Brachytrachelopan* de los otros dicraeosáuridos, cuyas vértebras dorsales medias y posteriores presentan prominentes láminas centroparapofisiales posterior (identificada como autapomorfía 7 en la presente tesis).

Bibliografía

Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian–Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of Diplodocidae. Gaia 11, 13-33.

Cerda, I.A. Salgado, L. y Powell, J.E. 2012. Extreme postcranial pneumaticity in sauropod dinosaurs from South America. Paläontologische Zeitschrift 86, 441-449.

Coria, R.A. Windholz, G.J. Ortega, F. y Currie, P.J. 2019. A new dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Mulichinco Formation, Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina. Cretaceous Research 93, 33-48.

Fanti, f. Cau, A. Hassine, M. y Contessi, M. 2013. A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. Nat. Commun 4, 2080.

Fanti, F. Cau, A. Cantelli, L. Hassine, M. y Auditore, M. 2015. New information on *Tataouinea hannibalis* from the Early Cretaceous of Tunisia and implications for the tempo and mode of rebbachisaurid sauropod evolution. PLoS One 10, e0123475.

Filippini, F.S. Otero, A. y Gasparini, Z. 2016. The phylogenetic relevance of the sacrum among macronarian sauropods: insights from a pelvis from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology 41, 69-78.

Gallina, P.A. Apesteguía, S. Haluza, A. y Canale, J.I. 2014. A diplodocid sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. PLoS ONE 9(5): e97128.

Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*: with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum* 11, 175-300.

Harris, J.D. 2006. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the upper Jurassic Morrison formation of Montana, USA. Palaeontology 49, 1091-1121.

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

Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. Memoirs of the Carnegie Museum 1, 1-63.

Hatcher, J. B. 1903. Osteology of *Haplocanthosaurus*, with description of a new species, and remarks on the probable habits of the Sauropoda and the age and origin of the Atlantosaurus beds. Memoirs of the Carnegie Museum 2, 1-75.

Ibiricu, L.M. Lamanna, M.C. Martínez, R.D.F. Casal, G.A. Cerda, I.A. Martínez, G. y Salgado, L. 2017. A novel form of postcranial skeletal pneumaticity in a sauropod dinosaur: Implications for the paleobiology of Rebbachisauridae. Acta Palaeontologica Polonica 62, 221-236.

Janensch, W. 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. Archiv für Biontologie 3, 81-110.

Janensch, W. 1929. Die Wirbelsaule Der Gattung *Dicraeosaurus*. Palaeontographica Supplement 7, 39-133.

Janensch, W. 1950. Die Wirbelsäule von *Brachiosaurus brancai*. Palaeontographica Supplement 7, 27-93.

McIntosh, J.S. 1997. Sauropoda. En: Currie, P.J. y Padian, K. (eds.), Encyclopedia of Dinosaurs, Academic Press 654-657.

McIntosh, J. S. Miles, C.A. Cloward, K.C. y Parker, J.R. 1996. A new nearly complete skeleton of *Camarasaurus*. Bulletin of Gunma Museum of Natural History 1, 1-87.

Osborn, H.F. y Mook, C.C. 1921. *Camarasaurus*, *Anphicoelias* and other sauropods of Cope. Memoirs of the American Museum of Natural History 3, 251-387.

Proserpio. C.A. 1987. Descripción geológica de la Hoja 44e, Valle General Racedo, Provincia del Chubut. Dirección General de Minería y Geología Boletin 201, 1-102.

Rauhut, O.W.M. Remes, K. Fechner, R. Cladera, G. y Puerta, P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. Nature 435, 670-672.

Salgado, L., y Azpilicueta, C.V. 2000. A new saltasaurine dinosaur (Sauropoda, Titanosauridae) from the Rio Negro Province (Allen Formation, Upper Cretaceous), Patagonia, Argentina. Ameghiniana 37, 259-264.

Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae *Amargasaurus cazaui* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. Ameghiniana 28, 333-346.

Salgado, L. Souza Carvalho, I. y Garrido, A.C. 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.

Schwarz, D. y Fritsch, G. 2006: Pneumatic structures in the cervical vertebrae of the Late Jurassic Tendaguru sauropods *Brachiosaurus brancai* and *Dicraeosaurus*. Eclogae geol. Helv. 99, 65-78.

Schwarz, D. Frey, E. y Meyer, C.A. 2007. Pneumaticity and soft−tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. Acta Palaeontologica Polonica 52, 167-188.

Sereno, P.C. Beck, A.B. Dutheil, D.B. Larsson, H.C.E. Lyon, G.H. Moussa, B. Sadleir, R.W. Sidor, C.A. Varricchio, D.J. Wilson, G.P. y Wilson, J.A. 1999. Cretaceous Sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. Science 286, 1342-1347.

Taylor, M.P. y Wedel, M.J. 2013. Why sauropods had long necks; and why giraffes have short necks, PeerJ 1, e36.

Taylor, M.P. Wedel, M.J. y Cifelli, R.L. 2011. A new sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation, Utah, USA. Acta Palaeontologica Polonica 56, 75-99.

Torcida, F. Canudo, J.I. Huerta, P. Montero, D. Pereda, S. y Salgado, L. 2011. *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. Acta Palaeontologica Polonica 56, 535-552.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2017. Osteology of *Galeamopus pabsti* sp. nov. (Sauropoda: Diplodocidae), with implications for neurocentral closure timing, and the cervico-dorsal transition in diplodocids. PeerJ 5, e3179.

Tschopp, E, Mateus, O. y Benson, R.B.J. 2015: A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). PeerJ 3, e857.

Wedel, M.J. 2005. Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates; 201-228. En: Wilson, J.A. y Curry-Rogers, K. (eds.) The Sauropods: Evolution and Paleobiology. University of California Press, Berkeley.

Wedel, M.J. 2007. What pneumaticity tells us about ‘‘prosauropods,’’ and vice versa. Spec. Pap. Palaeontol. 77, 207-222.

Wedel, M.J. 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology 311, 611-628.

Whitlock, J.A. 2011. A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). Zoological Journal of the Linnean Society 161, 872-915.

Wilson, J.A., 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. Journal of vertebrate Paleontology 19, 639-653.

Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: and cladistic analysis. The Linnean Society of London, Zoological Journal of the Linnean Society 136, 217-276.

Wilson, J.A. 2012. New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan 32, 91-110.

Wilson, J.A. D’Emic, M.D. Ikejiri, T. Moacdieh, E.M. y Whitlock J.A. 2011. A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. PLoS ONE 6, e17114.

Windholz, G.J. Coria, R.A. y Zurriaguz, V.L. 2019. Vertebral pneumatic structures in the Early Cretaceous sauropod dinosaur *Pilmatueia faundezi* from northwestern Patagonia, Argentina. Lethaia 1-13.

Xu, X. Upchurch, P. Mannion, P.D. Barrett, P.M. Regalado-Fernandez, O.R. Mo, J. y Liu, H. 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. Nature communications 9, 1-2700.

Zurriaguz, V.L. y Cerda, I.A. 2017. Caudal pneumaticity in derived titanosaurs (Dinosauria: Sauropoda). Cretaceous Research 73, 14-24.

CAPÍTULO III: OSTEOLOGÍA DE *PILMATUEIA FAUNDEZI* (Coria, Windholz, Ortega, y Currie, 2019)

Holotipo

MLL-Pv-005, vértebra dorsal posterior.

Paratipo

MLL-Pv-002 vértebra cervical posterior.

Materiales referidos

Constituido por: MLL-Pv-004, una vértebra cervical media; MLL-Pv-014, una vértebra dorsal anterior; MLL-Pv-012, tres cuerpos vertebrales dorsales articulados; MLL-Pv-015 y MLL-Pv-016, dos vértebras caudales medias; MLL-Pv-017, una escápulo-coracoides izquierdo y, MLL-Pv-009, un fémur derecho. Además, el material referido incluye un ejemplar semiarticulado y asociado, MLL-Pv-010, conformado por: tres dientes aislados, tres vértebras cervicales medias articuladas (con sus respectivas costillas en posición y una cuarta asociada), siete vértebras cervicales medio-posteriores articuladas (actualmente en preparación), una vértebra caudal distal, una escápula izquierda y el extremo distal de una escápula derecha.

Procedencia geográfica: Pilmatué, 9 kilómetros al noroeste de Las Lajas, provincia del Neuquén (Fig. 3.1).

Contexto geológico: La Formación Mulichinco aflora en el sector centro-oeste de la Cuenca Neuquina, desde Río Agrio hasta el sur de Mendoza. Esta unidad geológica fue datada como Valanginiano, (Cretácico Inferior) y está compuesta por depósitos continentales, de transición y marinos, respectivamente (Zavala, 1999, 2000; Schwarz et al., 2011). Los fósiles aquí descriptos, preoceden de conglomerados finos y areniscas de grano grueso con estratos tangenciales cruzados.

Diagnosis original (Coria et al., 2019)

Pilmatueia faundezi es único en presentar las vértebras cérvico-dorsales con crestas orientadas dorsoventralmente sobre la superficie anterior de la lámina centrodiapofisial anterior; la vértebra dorsal posterior presenta un par de profundas fosas, localizadas posteriormente a la base de la espina neural bífida, separadas por una delgada lámina sagital. Además, posteriormente a realizar un análisis filogenético con el software TNT, *Pilmatueia* muestra la presencia de vértebras cervicales medias con quillas ventrales bífidas, que conectan posterolateralmente a los bordes ventrolaterales del cuerpo vertebral (además presente en *Barosaurus*); espinas neurales verticales en vértebras caudales medias (además presente en algunos diplodócidos derivados); arcos neurales de las vértebras caudales medias ubicados en la mitad anterior del cuerpo vertebral (*Suuwassea* muestra la condición primitiva, desconocido en *Brachytrachelopan*, además presente en muchos diplodócidos derivados); cúspide de la espina neural en vértebras caudales medias y posteriores no supera el borde posterior del respectivo cuerpo vertebral.

Diagnosis propuesta

Pilmatueia faundezi es un saurópodo distinguido por (caracteres autapomórficos únicos; + caracteres autapomórficos derivados del análisis filogenético [ver cap. VII]):

1-las vértebras cérvico-dorsales tienen crestas orientadas dorsoventralmente sobre la superficie anterior de la lámina centrodiapofisial anterior; 2- la vértebra dorsal posterior presenta un par de profundas fosas, localizadas posteriormente a la base de la espina neural bífida, separadas por una delgada lámina sagital; 3-vértebras cervicales medias con carillas articulares de las prezigapófisis pequeñas y divergentes dorsolateralmente en vista anterior; 4-lámina horizontal interna en la fosa prezigapofisial centrodiapofisial de las vértebras cervicales; 5-presencia de un forámen y una prominente lámina en la superficie medial de las costillas cervicales medias; 6-quilla ventral en vértebras cervicales medias bífida, en sentido anterior y posterior, formando una "X"; 7-presencia de una lámina accesoria entre las láminas centrodiapofisial posterior y centroparapofisial posterior, en vértebras dorsales medias y posteriores (además presente en algunos diplodócidos, **carácter 265**); 8-tres

láminas infrahiposfenales, dos con disposición ventrolateral y una sagital, en vértebras dorsales medias y posteriores (además presente en *A. ajax*, **carácter 292**).

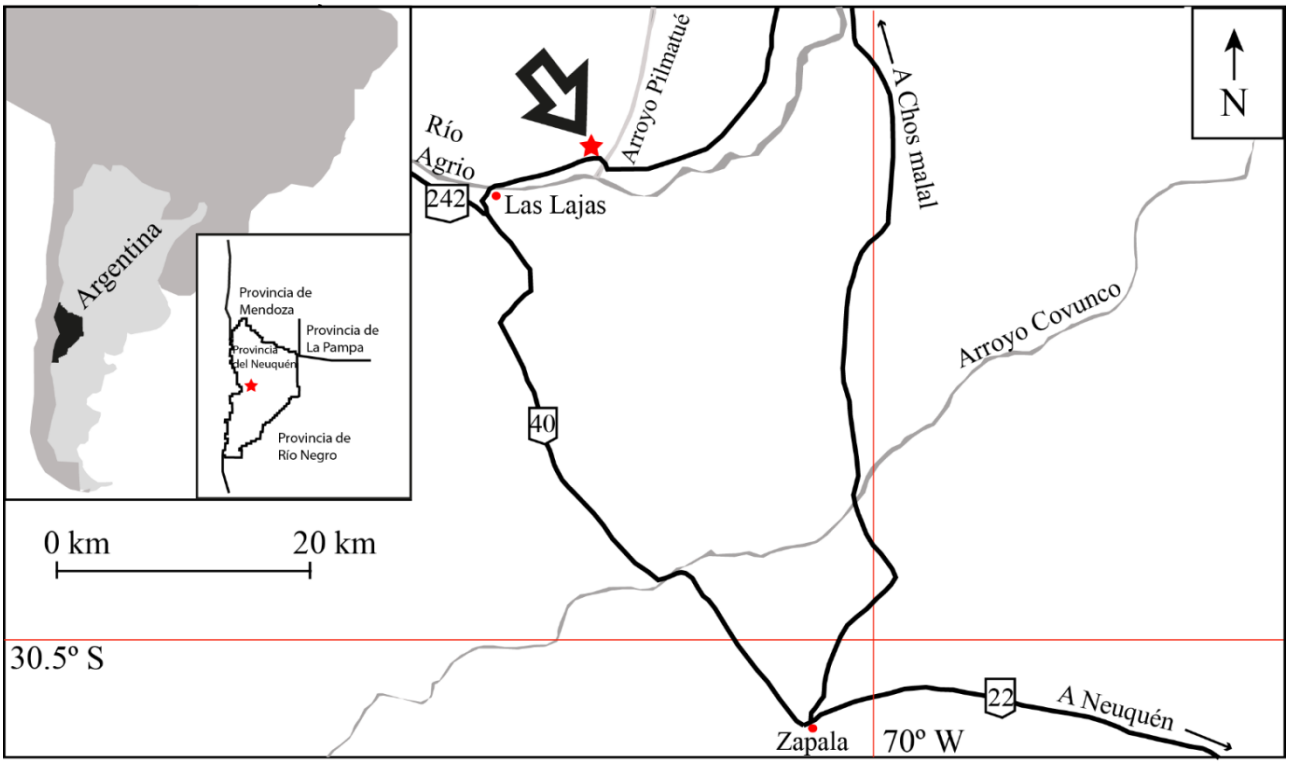


Figura 3.1. Mapa geográfico que indica el sitio de procedencia de los restos asignados a *Pilmatueia faundezi* con una estrella. Modificado de Coria et al., 2019.

Descripción ampliada

En términos generales, los huesos asignados a *Pilmatueia faundezi* revisten un excelente estado de preservación. En su mayoría, se trata de elementos desarticulados y correspondientes a diferentes individuos, que representan diferentes estadios ontogenéticos. Los únicos casos en los que se hallaron elementos articulados, corresponden a: tres cuerpos vertebrales dorsales MLL-Pv-012 y aquellos procedentes de la excavación "Sauro 3" (MLL-Pv-010), que consta de un ejemplar que conservó tres vértebras cervicales anteriores-medias articuladas (con sus respectivas costillas en posición y una cuarta asociada), y 7 vértebras cervicales medio-posteriores (actualmente en preparación)

articuladas con una escapula izquierda, y numerosos elementos asociados. Las medidas de todos los elementos vertebrales disponibles asignados a *Pilmatueia* se muestran en la Tabla 3.1, excepto aquellos cuya preservación o estado de preparación no permitió realizar mediciones fiables.

La anatomía de los elementos asociados, presentan afinidades con los Dicraeosauridae; especialmente *Pilmatueia faundezi*. Las vértebras cervicales (aunque corresponden a una posición más anterior en el cuello) presentan una depresión lateral simple y un patrón de laminación en el arco neural comparable con la vértebra cervical media MLL-Pv-004 asignada a *Pilmatueia*. Además, en la escápula MLL-Pv-10 y MLL-Pv-017, la longitud del acromion es menor a la mitad de la longitud de la hoja escapular.

DIENTES

La localidad Pilmatué ha provisto tres dientes aislados, asociados a un esqueleto de saurópodo dicraeosáurido parcialmente articulado "excavación Sauro 3" (MLL-Pv-010) (Fig. 3.2).

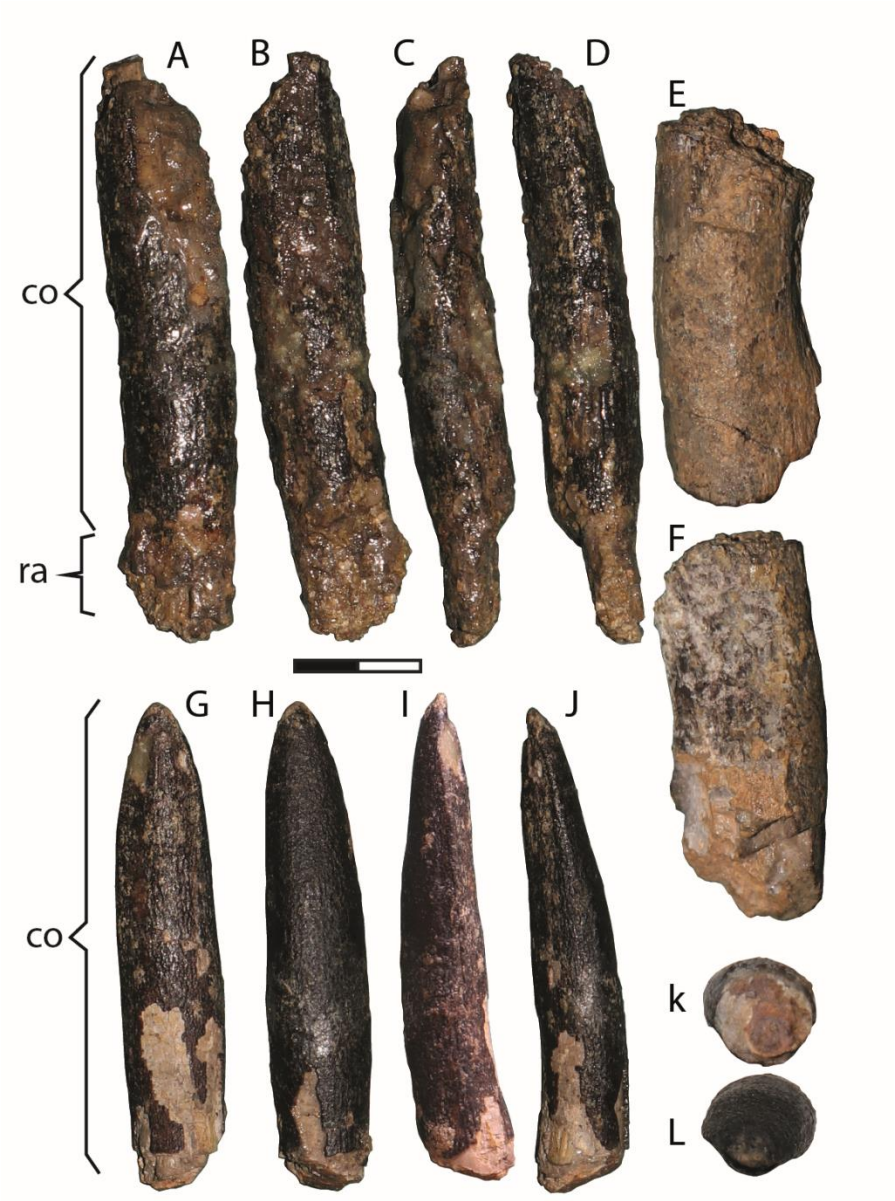


Figura 3.2. Dientes de *Pilmatueia faundezi* procedentes de Fm. Mulichinco. MLL-Pv-010/1 (A-D) en vista labial; lingual; lateral; medial. MLL-Pv-010/2 (E y F) en vista lateral y medial. MLL-Pv-010/3 (G-L) en vista labial; lingual; lateral; medial; basal; apical. Abreviaturas: co, corona; ra, raíz. Escala: 10 mm.

El espécimen MLL-Pv-010/1 es un diente largo y cilíndrico que ha conservado la corona casi completa con su respectivo esmalte y dentina y una pequeña parte de la raíz. La

longitud de este elemento es de 4.6 cm, aunque carece de una pequeña fracción de su cúspide. El mismo es robusto, levemente arqueado lingualmente; su contorno es elíptico en sección transversal y comprimido labiolingualmente, con 0.9 cm lateromedialmente y 0.8 en dirección labiolingual a la altura media del diente. La superficie externa del presente diente, es completamente suave, a diferencia de algunos rebbachisáuridos, como *Nigersaurus* y el Rebbachisauridae indet. MACN PV N101 que presenta surcos longitudinales (Sereno et al., 1999; Sereno y Wilson, 2005; Apesteguía, 2007).

El espécimen MLL-Pv-010/2 ha conservado solamente su región media, careciendo completamente de la raíz y de la cúspide de la corona del diente. El fragmento conservado mide 3 cm de longitud, es cilíndrico y de sección transversal elíptica, sutilmente mayor en sentido transversal (es comprimido labiolingualmente). Lateromedialmente mide 1.2 cm, mientras que en dirección labiolingual mide 1.1 cm. El elemento es robusto y curvo, al igual que el diente anteriormente descripto, aunque en este caso carece de esmalte.

MLL-Pv-010/3 es un diente largo (3.9 cm de longitud) y cilíndrico que ha conservado la corona casi completa con su respectivo esmalte y dentina. El elemento presenta una forma de tipo clavija, como en otros diplodocoideos, tales como *Nigersaurus*, *Diplodocus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935-36; Sereno et al., 1999; Sereno y Wilson, 2005; Tschopp et al., 2015; Tschopp y Mateus, 2017). El elemento en cuestión es robusto comparado con algunos rebbachisáuridos (Apesteguía, 2007) y está levemente curvado en sentido lingual, de manera que dicha superficie es cóncava y la superficie labial es convexa. Este diente presenta una sección cruzada de contorno circular en la base, mientras que en la cúspide y el sector medio es de contorno elíptico. Es comprimido labiolingualmente, con 0.8 cm lateromedialmente y 0.6 en dirección labiolingual a la altura media del diente. En este caso, la cúspide de la corona es delgada y carece de facetas de desgaste. El espesor del esmalte es asimétrico, con la superficie labial más delgada, como en los dientes de otros flagellicaudados, tales como *Diplodocus* y *Dicraeosaurus* (D'Emic et al., 2013; Schwarz et al., 2015). Por el contrario, en rebbachisáuridos, como *Nigersaurus*, la superficie labial presenta un mayor espesor del esmalte (Sereno et al., 1999; Sereno y Wilson, 2005). A diferencia de algunos rebbachisáuridos, tales como el Rebbachisauridae indet. MACN PV N101, este diente carece de surcos longitudinales en su superficie lingual, siendo la misma

completamente suave. El grado de curvatura del elemento y la presencia de crestas laterales en la corona, recuerda a algunos de los dientes de *Dicraeosaurus hansemanni* descritos por Janensch, (1935-36) (Fig. 3.3).

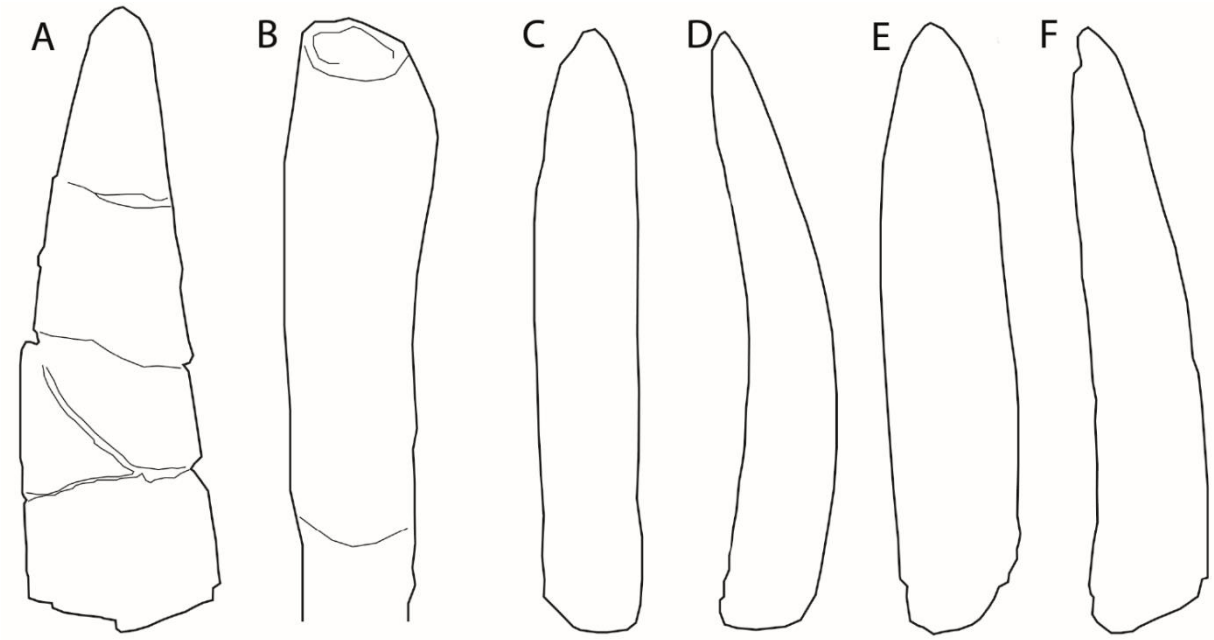


Figura 3.3. Dientes de Diplodocoideos. A, Rebbachisáurido *Demandasaurus darwini* en vista lingual (editado de Torcida et al., 2011); B, Diplodocidae indet. en vista lingual (editado de Tschopp et al., 2015); C y D, *Dicraeosaurus hansemanni* en vista labial y medial (editado de Janensch, 1936); E y F, MLL-Pv-010/3 en vista labial y medial. Imagen fuera de escala.

Esqueleto axial

	V. cervical MLL-Pv-004	V. cervical MLL-Pv-002	V. cervical 4? MLL-Pv-010	V. cervical 6? MLL-Pv-010	V. dorsal MLL-Pv-005	V. dorsal MLL-Pv-014	V. caudal MLL-Pv-015	V. caudal MLL-Pv-016	V. caudal MLL-Pv-010
Altura total	16	41	30*	36*	76,5	xxx	24,5	xxx	4,5
Longitud centro	26	11,5	14,5	xxx	14,4	xxx	10,5	9	6
Altura anterior del centro	88	7	6	6	14,2	xxx	13,5	13,5	3,5
Ancho anterior del centro	11	9,1	xxx	xxx	15,4	xxx	15	xxx	3,5
Altura posterior del centro	11,6	8,1	5.5	xxx	15	xxx	xxx	13,5	3,5
Ancho posterior del centro	14,5	10,1	xxx	xxx	18	xxx	xxx	xxx	3,5
Ancho ventral mínimo del centro	8,7	5,7	5	xxx	1	xxx	14	xxx	2
Ancho externo entre las prezigapófisis	xxx	19	xxx	xxx	xxx	xxx	5,5	xxx	xxx
Ancho interno entre las prezigapófisis	12	6	xxx	xxx	xxx	5	2	xxx	0,5
Ancho externo entre las postzigapófisis	xxx	18,5	xxx	xxx	19	xxx	xxx	xxx	xxx
Ancho interno entre las postzigapófisis	xxx	4,2	xxx	xxx	0.5	xxx	xxx	xxx	xxx
Altura de la espina neural	xxx	25	15	15	43,5	19,5	xxx	xxx	xxx

Tabla 3.1. Medidas de elementos vertebrales del ejemplar Holotipo, paratipo y especímenes referidos a *Pilmatueia faundezi*. Abreviaturas: *=preservado; XXX, desconocido. Medidas en cm.

VÉRTEBRAS CERVICALES

MLL-Pv-010 incluye tres vértebras cervicales anteriores-medias articuladas (vértebra cervical 4?, 5? y 6?), con sus respectivas costillas (Fig. 3.4). Además, se conservó una costilla cervical del lado izquierdo, posiblemente de una vértebra subsiguiente (Fig. 3.5). Los cuerpos vertebrales son fuertemente opistocélicos, como en las vértebras cervicales de otros saurópodos, tales como *Amargasaurus, Leinkupal* y *Lovocatisaurus* (MACN-N 15; MOZ-Pv1232; MMCH-Pv 63). Los mismos son levemente más largos que altos, y presentan una amplia depresión lateral. En la región anterior de los mismos, hay una profunda cavidad, a modo de pleurocelo, que recuerda a las presentes en las vértebras cervicales de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Las láminas centroprezigapofisiales son amplias, robustas y se disponen anterodorsalmente en vista lateral; mientras que las láminas centropostzigapofisiales se disponen dorsoventralmente, a modo de columnas. El arco neural presenta la típica configuración de láminas como en las vértebras cervicales medias de otros saurópodos, con láminas centrodiapofisial anterior; centrodiapofisial posterior, prezigodiapofisial y postzigodiapofisial, bien desarrolladas. Las mismas delimitan profundas fosas centrodiapofisial; prezigapofisial centrodiapofisial; postzigapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial, todas de contorno triangular. La espina neural de la vértebra 5? (MLL-Pv-010), es casi dos veces más alta que el respectivo centro vertebral, aunque está rota en su extremo distal. La misma se dirige anterodorsalmente, como en las vértebras cervicales medias de *Bajadasaurus, Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MMCH-Pv-75; MPEF-PV 1716). Por el contrario, las espinas neurales bífidas de las vértebras cervicales medias en *Amargasaurus*, se proyectan posterodorsalmente (MACN-N 15).

Las costillas cervicales son robustas y presentan un buen estado de preservación, aunque les falta una parte del vástago (Figs. 3.4 y 3.5), con la excepción de la costilla cervical mostrada en la Figura 3.5. La misma es corta como las costillas de otros

saurópodos diplodocoideos, tales como *Amargasaurus*, *Dicraeosaurus*, *Suuwassea*, *Apatosaurus*, *Diplodocus*, *Leinkupal*, *Lavocatisaurus* y el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49, (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Harris, 2006b; MACN-N 15; MOZ-Pv1232; MMCH-Pv 63). La anatomía de la costilla cervical mostrada en la Figura 3.5, es particular, ya que difiere de la de otros dicraeosáuridos, en que el capítulo presenta una superficie articular extremadamente reducida. El presente elemento carece del proceso anterior observado en las costillas cervicales de *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15). La superficie medial de la costilla, presenta una prominente lámina que recorre todo el elemento longitudinalmente. Como resultado, el hueso presenta un contorno triangular en toda su extensión. El tubérculo es robusto y de contorno arriñonado, mientras que la superficie articular del capítulo presenta un contorno elíptico. El extremo proximal de la costilla presenta un foramen, próximo al capítulo, a diferencia de las costillas cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus*, cuyas costillas cervicales carecen de forámenes (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). En vista lateral, la costilla presenta una amplia y somera fosa en su sector proximal, donde se sitúa la salida del foramen anteriormente descripto.

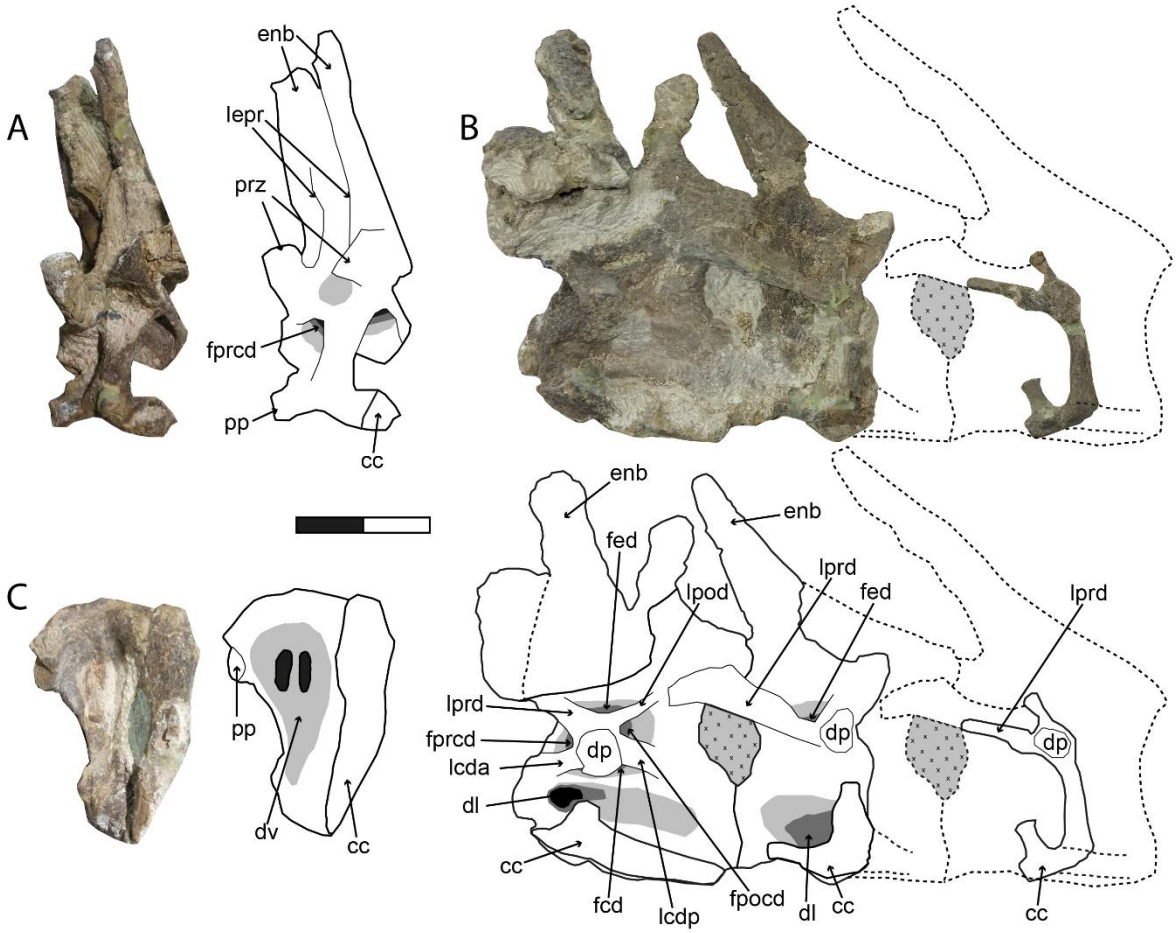


Figura 3.4. Vértebras cervicales 4?, 5? y 6? articuladas MLL-Pv-010 de *Pilmatueia*. A, vértebra cervical 4? en vista anterior; B, Vértebras cervicales 4?, 5? y 6? En vista lateral izquierda; C, vértebra cervical 4? en vista ventral. Abreviaturas: cc, costilla cervical; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcd, fosa centrodiapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial. Escala: 10 cm.

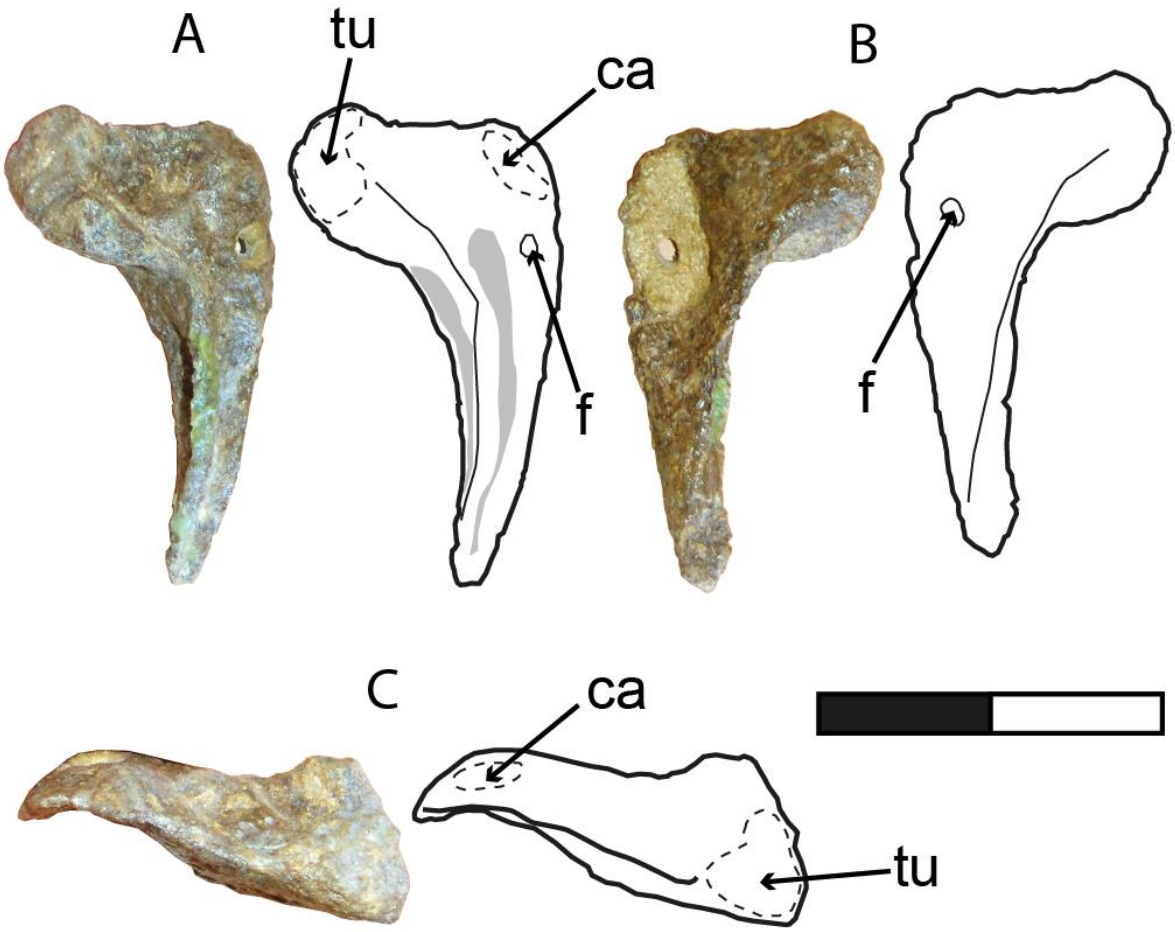


Figura 3.5. Costilla cervical media MLL-Pv-010 de *Pilmatueia*. A, en vista medial; B, en vistal lateral; C, en vista proximal. Abreviaturas: ca, capítulo; f, foramen; tu, tubérculo. Escala: 10 cm.

MLL-Pv-004 es una vértebra cervical media, probablemente la 7a u 8a vértebra presacra (Fig. 3.6). Su identificación en la serie vertebral está basada en la posición relativa de la parapófisis, comparada con la serie vertebral presacra de *Dicraeosaurus hansemanni* y observaciones directas en *Amargasaurus cazaui* (Janensch, 1929; Salgado y Bonaparte, 1991; MACN-N 15). La vértebra presenta un alto grado de deformación plástica en dirección dorsolateral-ventrolateral. Asi mismo, no se han preservado las postzigapófisis, la lámina intrapostzigapofisial, la espina neural bífida y la carilla articular de la prezigapófisis izquierda. Como en las vértebras cervicales de otros dinosaurios saurópodos, tales como

Dicraeosaurus, *Camarasaurus* y *Patagotitan* posee un cuerpo vertebral opistocélico y un arco neural con láminas laterales bien desarrolladas (Cope, 1877; Janensch, 1929; Wilson, 1999; Upchurch et al., 2004; Wilson, 2012; Carballido et al., 2017).

La superficie articular anterior del cuerpo vertebral es convexa, levemente más ancha que alta y su contorno cuadrangular. La entrada del canal neural es amplia y presenta un contorno elíptico, siendo este más ancho que alto. El elemento vertebral presenta un par de fosas centroprezigapofisiales, como en las vértebras cervicales de otros diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv 49 (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). En MLL-Pv-004, las mismas aparentemente son ciegas y presentan un contorno elíptico, cuyo eje mayor es el dorsolateral. Las fosas centroprezigapofisiales están limitadas lateralmente por robustas láminas centroprezigapofisiales, las cuales se proyectan en dirección dorsolateral. Dorsalmente, dichas fosas están delimitadas por una lámina intraprezigapofisial a modo de techo, la cual es muy delgada y presenta una leve concavidad en sentido dorsal. En vista anterior, ambas prezigapófisis divergen en dirección dorsolateral en sí. La presencia de la base de inserción de una espina neural bífida, permite inferir su presencia en el ejemplar MLL-Pv-004, como es típico de otros flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). El sector preservado indica que la base de las citadas estructuras es muy laminar, similar a *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). La vértebra cervical media MLL-Pv-004 presenta un tubérculo medio, al igual que en las vértebras cervicales de otros flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus* y *Leinkupal* (Janensch, 1929; MMCH-Pv 63). El mismo, en *Pilmatueia* es bajo, apenas elevado en el techo del arco neural en su sector medio, y al igual que en *Dicraeosaurus* es robusto (Janensch, 1929).

En vista lateral el cuerpo vertebral es casi dos veces más largo que alto, como en las vértebras cervicales medias de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15) y a diferencia de *Brachytrachelopan mesai*, el cual presenta vértebras cervicales cortas anteroposteriormente (MPEF-PV 1716). El borde ventral del cuerpo vertebral es cóncavo, siendo dicha concavidad más pronunciada en la región anterior del mismo. Las parapófisis son estructuras esbeltas y al igual que en las vértebras presacras 7 y 8 de *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus*, están ubicadas en el sector anteroventral del cuerpo vertebral (Janensch, 1929; MACN-N 15). Las láminas

centroparapofisiales son robustas y largas anteroposteriormente. El elemento vertebral presenta una pequeña fosa de contorno elíptico en la región posteroventral del cuerpo vertebral, como en las vértebras cervicales medias de algunos flagellicaudados, tales como *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan*, *Lingwulong*, *Apatosaurus*, y *Kaatedocus* (Janensch, 1929; Gilmore, 1936; Tschopp et al., 2015; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). La superficie lateral del centro vertebral es excavada, más profunda en la región anterior, como en las vértebras cervicales medias de *Brachytrachelopan* (MPEF-PV 1716). En *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus*, las vértebras cervicales medias presentan una profunda fosa de contorno elíptico situada en la región anterior del centro vertebral (Janensch, 1929; MACN-N 15). Las formas basales de los dicraeosáuridos (*Suuwassea* y *Lingwulong*) presentan un par de fosas a modo de pleurocelo, como en otros diplodocoideos, tales como *Lavocatisaurus*, *Cathartesaura*, *Apatosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MOZ-Pv1232; MPCA-232). La depresión lateral del centro vertebral en MLL-Pv-004 presenta tres forámenes de contorno elíptico, los mismos no comunican con cámaras internas (Windholz et al., 2019). Al igual que en las vértebras cervicales medias de otros saurópodos, el arco neural presenta las fosas centrodiapofisial, prezigodiapofisial centrodiapofisial y postzigodiapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial; todas son amplias, profundas y de contorno triangular (una particularidad es que la fosa prezigapofisial centrodiapofisial del lado izquierdo presenta un tabique óseo interno dispuesto horizontalmente). La diapófisis es una estructura esbelta, cuya faceta articular es pequeña, cuando se la compara con aquellas presentes en vértebras cervicales medias de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15). Posteriormente a la diapófisis, la vértebra posee una pequeña fosa accesoria de contorno triangular. Las fosas descritas anteriormente están delimitadas por las láminas centrodiapofisial anterior, centrodiapofisial posterior, prezigodiapofisial y postzigodiapofisial; las cuales presentan un gran desarrollo. La lámina centrodiapofisial posterior es doble, como en las vértebras cervicales medias de *Amargasaurus* (MACN-N 15). Particularmente, la vértebra cervical media de *Pilmatueia* (MLL-Pv-004) presenta una lámina espinodiapofisial que se fusiona ventralmente con la lámina postzigodiapofisial, formando una lámina muy prominente. Las citadas láminas delimitan medialmente una pequeña y somera fosa accesoria. En este caso, este hueso difiere respecto a las vértebras

cervicales medias de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus, Bajadasaurus, Brachytrachelopan, Dicraeosaurus Lingwulong* y *Suuwassea,* las cuales carecen de lámina espinodiapofisiales y de lámina accesoria (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MPEF-PV 1716; MMCh-PV 75). En vista lateral, la prezigapófisis se proyecta anterodorsalmente y en su base presenta una pequeña y somera fosa, a diferencia de otros dicraeosáuridos. Las bases de inserción de las espinas neurales bífidas son laminares, condición que recuerda a las vértebras cervicales medias de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15).

En vista posterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava, su contorno es elíptico, levemente más ancha que alta y su borde dorsal es suavemente cóncavo dorsalmente. El canal neural es amplio y presenta un contorno elíptico, casi dos veces más ancho que alto. La vértebra presenta dos profundas fosas centropostzigapofisiales, al igual que en las vértebras cervicales medias y posteriores de otros diplodocoideos, tales como Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv 49, *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). Las mismas, presentan un contorno triangular y están limitadas ventromedialmente por el techo del canal neural, lateralmente por las láminas centropostzigapofisiales, las cuales son robustas y se proyectan en dirección dorsolateral, y dorsalmente por la lámina intrapostzigapofisial, siendo la misma delgada y cóncava en sentido dorsal, con planos que convergen en la línea media. El tubérculo medio se observa como un proceso bajo y robusto, como en *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929).

En vista ventral, la superficie del cuerpo vertebral es cóncava en dirección anteroposterior y transversal. La misma exhibe una quilla ventral, como en las vértebras cervicales de, *Amargasaurus, Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Dicha estructura está situada en la región anterior del centro vertebral y se bifurca en sentido anterior y posterior. Las quillas, delimitan lateralmente un par de profundas depresiones de contorno elíptico, alargadas anteroposteriormente; como en las vértebras cervicales de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Por otra parte, la región anterior del cuerpo vertebral es levemente más angosta en sentido transversal que la región posterior. Los extremos distales de las parapófisis se proyectan transversalmente casi coincidiendo con los bordes anterior y posterior del cuerpo

vertebral. Las parapófisis están situadas en la región anterior del centro y las láminas centroparapofisial anterior y centroparapofisial posterior, presentan un contorno cóncavo lateralmente.

En vista dorsal la vértebra presenta un tubérculo medio, como en las vértebras cervicales de muchos flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus, Leinkupal* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; MMCH-Pv 63). Dicha estructura se sitúa en la región media-posterior del elemento vertebral, es robusta y aproximadamente dos veces más larga que ancha, como en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). La base de la espina neural es laminar, larga y estrecha, similar a las presentes en las vértebras cervicales de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Las láminas espinoprezigapofisiales presentan un gran desarrollo y son muy esbeltas. Las citadas láminas medialmente delimitan una amplia fosa, cuyo interior está dividido por una reducida lámina de disposición sagital. Las prezigapófisis presentan carillas articulares extremadamente reducidas, cuando se las compara con vértebras cervicales medias de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15), y se proyectan lateroanteriormente, superando el borde anterior y los bordes laterales del cuerpo vertebral. Las citadas carillas articulares están muy separadas, a diferencia de otros dicraeosáuridos. Las láminas intraprezigapofisiales e intrapostzigapofisiales, están bien desarrolladas, son delgadas y son suavemente cóncavas en sentido anterior y posterior respectivamente. La extensión anteroposterior del arco neural al nivel de la línea media, es sustancialmente más corto que la extensión anteroposterior del cuerpo vertebral.

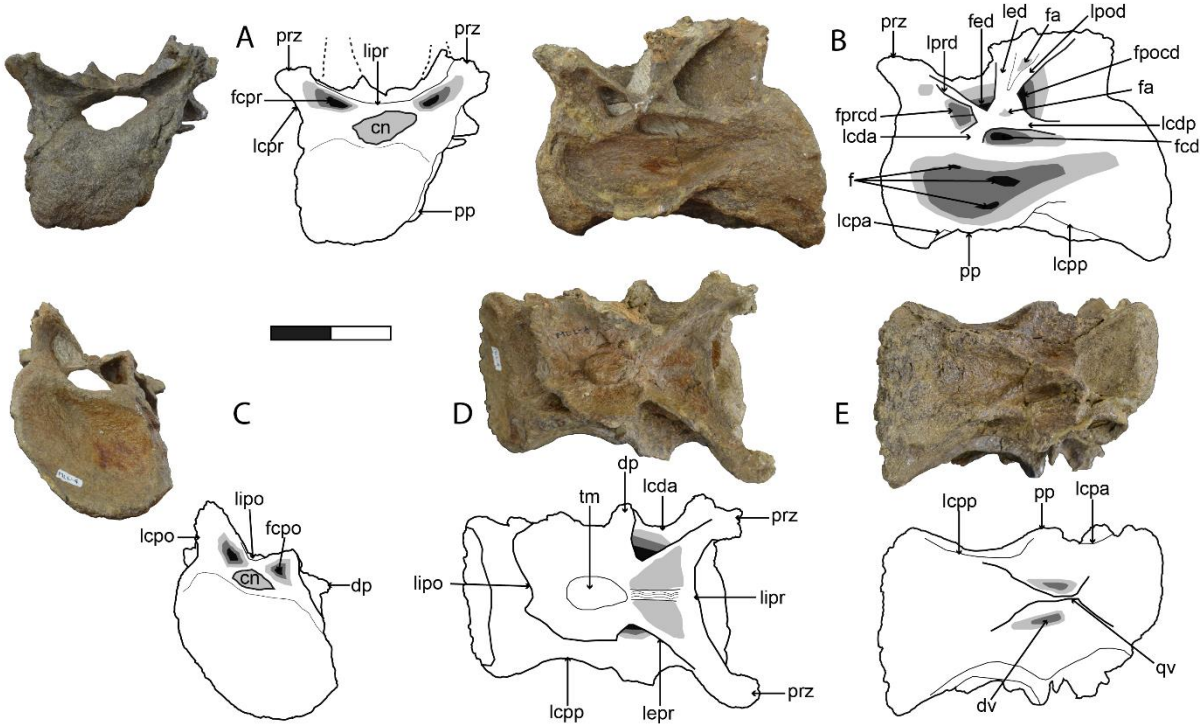


Figura 3.6. Vértebra cervical media de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-004). A, vista anterior; B, vista lateral izquierda; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn canal neural; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; f, forámen; fa, fosa accesoria; fcd, fosa centrodiapofisial; fcpo, fosa centropostzigapofisial; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpa, lámina centroparapofisial anterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpp, lámina centroparapofisial posterior; lcpr, lámina centroprezigapofisial; led, lámina espinodiapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; qv, quilla ventral; tm, tubérculo medio. Escala: 10 cm.

MLL-Pv-002 es una vértebra cervical posterior (Fig. 3.7), posiblemente este elemento corresponde topográficamente a la vértebra 11 de la serie presacra. Esta inferencia se realiza en base a que la parapófisis está ubicada debajo del pleurocelo, en la región anteroventral del cuerpo vertebral, como en la vértebra 11 de *Amargasaurus cazaui*

y *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929; MACN-N 15). El cuerpo vertebral es fuertemente opistocélico, y al igual que en las vértebras cervicales posteriores de *Amargasaurus, Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus*, el cuerpo vertebral supera más de cuatro veces la altura del respectivo arco neural (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Únicamente está rota una pequeña parte de las láminas centrodiapofisiales en el sector ventral de la vértebra, una ligera parte del sector lateral derecho de la lámina intrapostzigapofisial y el extremo distal de la espina neural (parece ser que el fragmento faltante es pequeño). La vértebra es considerablemente pequeña comparada con vértebras cervicales posteriores de otros dicraeosáuridos (Tab. 3.1), como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15) y presenta una prominente sutura neurocentral, por lo que es altamente probable que se correlacione con un individuo cuya maduración somática no haya sido alcanzada.

En vista anterior el cuerpo vertebral presenta un contorno elíptico, es más ancho que alto y su superficie articular es marcadamente convexa. La región dorsal del cóndilo articular presenta una leve depresión. La base del arco neural es robusta y está constituida por la intersección de la lámina centroprezigapofisial y centrodiapofisial anterior. Estas láminas están muy desarrolladas y son levemente cóncavas en dirección lateroventral. Las láminas centroprezigapofisiales delimitan medialmente una zona excavada, techada dorsalmente, por una amplia y delgada lámina intraprezigapofisial, de contorno cóncavo dorsalmente. El contorno del ingreso al canal neural tiene forma de pentágono invertido y posee un abultamiento óseo en la superficie laterodorsal interna del mismo. Los procesos transversos son amplios, se proyectan lateralmente y presentan una pronunciada curvatura ventralmente, como en las vértebras cervicales posteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15). La superficie anterior de las láminas centrodiapofisiales anteriores, presentan un borde óseo proyectado dorsoventralmente, reconocido como autapomorfía de *Pilmatueia* por Coria et al. (2019). Las caras articulares de las prezigapófisis están dispuestas dorsomedialmente, ubicadas en planos que convergen ventralmente formando un ángulo de 110º y al igual que en *Amargasaurus, Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus*, se encuentran separadas una de la otra por un ancho similar al del cuerpo vertebral (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Contrariamente, las vértebras cervicales de *Lingwulong* y *Suuwassea*, presentan las

carillas articulares de las prezigapófisis más próximas entre sí (Harris, 2006b; Xu et al., 2018). La vértebra exhibe una espina neural bífida, como las vértebras cervicales posteriores de otros flagellicaudados, cuyo gran estado de desarrollo es comparable con *Amargasaurus, Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan*, ya que esta estructura supera más de tres veces a la altura del respectivo cuerpo vertebral (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Las vértebras cervicales de *Lingwulong* y *Suuwassea* presentan un menor estado de desarrollo, comparado con dicraeosáuridos más derivados. Las bases de inserción de la espina neural en MLL-Pv-002 son laminares, anchas transversalmente y, ambas hemiespinas convergen entre sí hacia la línea media distalmente, ya que son estructuras curvas que presentan un borde interno pronunciadamente cóncavo y un borde externo convexo. Las láminas espinoprezigapofisiales son delgadas, amplias y delimitan una fosa espinoprezigapofisial de contorno triangular.

En vista lateral el cuerpo vertebral es fuertemente opistocélico, con un prominente cóndilo anterior. El mismo es sutilmente más largo que alto, su borde ventral es levemente cóncavo y al igual que en las vértebras cervicales posteriores de *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus*, presenta una depresión lateral a modo de pleurocelo (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). La citada depresión es de contorno elíptico, más larga que alta y ocupa la mayor parte de la superficie lateral del centro vertebral. En el interior del pleurocelo derecho, presenta dos cámaras muy profundas separadas por un tabique óseo, de las cuales una supera más de dos veces el tamaño de la otra. La parapófisis es amplia, (un cuarto de la longitud del cuerpo vertebral), su contorno es arriñonado y al igual que en el elemento vertebral presacro 11 de *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15), está situada debajo del pleurocelo en la región anterior del cuerpo, a la altura de la diapófisis. El arco neural se inserta dorsalmente sobre el cuerpo vertebral y es sutilmente más corto (sin considerar el cóndilo anterior), en dirección anteroposterior que el cuerpo vertebral. El arco neural presenta amplias láminas centrodiapofisial anterior y posterior, y láminas prezigodiapofisial y postzigodiapofisial poco desarrolladas. Las mismas delimitan amplias y profundas fosas de contorno triangular (centrodiapofisial, prezigapofisial centrodiapofisial, postzigapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial). La diapófisis es una estructura pequeña, robusta y de contorno subtriangular. La lámina centroprezigapofisial se proyecta dorsoanteriormente, es robusta y

su espesor es constante, mientras que la lámina centropostzigapofisial se dispone dorsoventralmente, es robusta y se ensancha dorsalmente. El borde anterior de las prezigapófisis está a la misma altura que el borde anterior del cóndilo articular del cuerpo, mientras que el borde posterior de las postzigapófisis supera el borde posterior del cuerpo vertebral. La espina neural bífida es recta, como en las vértebras cérvico-dorsales de *Amargasaurus* (MACN-N 15) y se proyecta dorsoanteriormente, al igual que en *Amargasaurus, Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). La espina neural bífida de MLL-Pv-002, la longitud anteroposterior se reduce sutilmente en sentido dorsal, siendo su base la de mayor longitud.

En vista posterior la superficie articular del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava y de contorno elíptico, casi dos veces más ancha que alta. La base del arco neural es robusta, conformada por la intersección de las láminas centropostzigapofisiales y centrodiapofisiales posteriores. Siendo las primeras láminas, estructuras columnares muy robustas y dispuestas dorsoventralmente, a modo de columnas, como en *Amargasaurus, Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716), mientras que las segundas láminas, son delgadas, amplias y presentan una concavidad en dirección ventrolateral. El canal neural presenta las mismas características que en vista anterior. La vértebra presenta dos profundas fosas centropostzigapofisiales de contorno triangular, como en las vértebras cervicales posteriores de otros diplodocoideos., tales como *Dicraeosaurus, Diplodocus* y Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv 49 (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). Las mencionadas fosas están delimitadas lateralmente por las láminas centropostzigapofisiales y dorsalmente, a modo de techo, por una esbelta lámina intrapostzigapofisial. Las carillas articulares de las postzigapófisis están dispuestas ventrolateralmente, en planos que convergen ventralmente en el sector medio, formando un ángulo de 110º. Las postzigapófisis superan lateralmente los bordes laterales del respectivo cuerpo vertebral. La lámina intrapostzigapofisial es estrecha y cóncava dorsalmente. Las láminas postzigodiapofisiales presentan un gran desarrollo y tienen una pequeña fosa de contorno elíptico en su superficie posterior. Láminas espinopostzigapofisiales son robustas y muy reducidas. La superficie posterior de la espina neural bífida presenta un surco, que la recorre longitudinalmente.

En vista ventral, la menor distancia transversal se ubica en la región central del cuerpo vertebral, ensanchándose gradualmente hacia los extremos anterior y posterior (con similares dimensiones transversales). La superficie ventral del cuerpo vertebral es convexa transversalmente, sutilmente cóncava en dirección anteroposterior, y presenta una quilla ventral en su superficie anterior. El borde posterior del cuerpo vertebral es fuertemente cóncavo. Las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias, de contorno ovalado y se proyectan posterolateralmente. Los procesos transversos están situados en la región anterior de la vértebra, a la altura del cóndilo articular. Los mismos se proyectan en dirección lateroanterior.

En vista dorsal, la lámina prezigodiapofisial es corta y robusta, y la lámina postzigodiapofisial es esbelta y bien desarrollada. Ambas láminas, delimitan medialmente una profunda fosa espinodiapofisial de contorno elíptico, cuyo eje mayor está orientado en sentido transversal. MLL-Pv-002 carece del tubérculo medio presente en la vértebra cervical media MLL-Pv-004 y en las vértebras cervicales de algunos flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). Las caras articulares de las prezigapófisis son amplias, de contorno ovalado con su eje mayor orientado anteromedialmente. Los procesos transversos están situados en el sector anterior del elemento vertebral, más cercanos a las prezigapófisis que a las postzigapófisis. Las carillas articulares de las prezigapófisis y postzigapófisis se proyectan lateralmente hasta el mismo nivel entre ellas. Las láminas intraprezigapofisial e intrapostzigapofisial son pronunciadamente cóncavas en sentido anterior y posterior respectivamente.

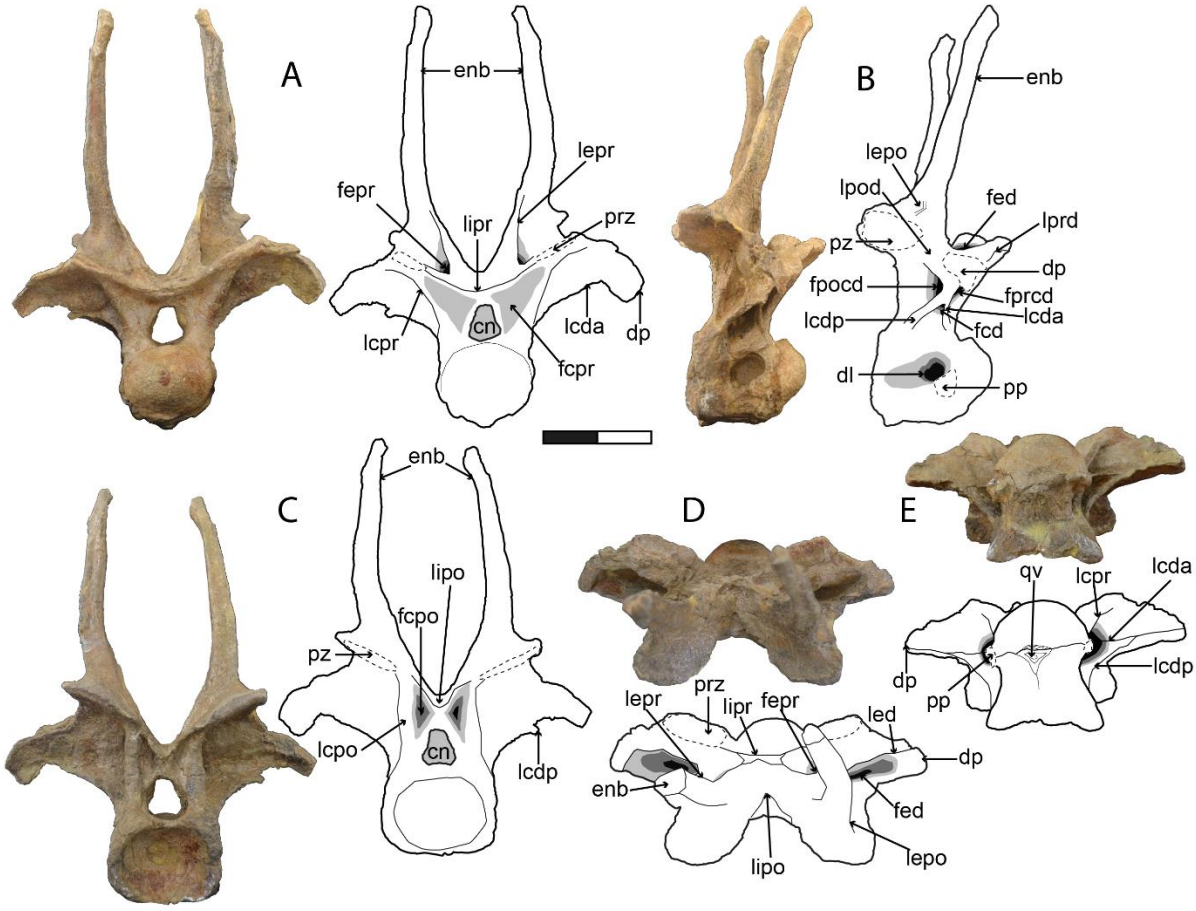


Figura 3.7. Vértebra cervical posterior de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-002). A, vista anterior; B, vista lateral izquierda; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcd, fosa centrodiapofisial; fcpo, fosa centropostzigapofisial; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fepr, fosa espinoprezigapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepo, lámina espinopostzigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

VÉRTEBRAS DORSALES

MLL-Pv-014 es una vértebra dorsal media (Fig. 3.8), posiblemente corresponda topográficamente a la 16ª o 17ª de la serie vertebral presacra. Esta inferencia se basa en la posición relativa de la parapófisis, comparada con la serie vertebral de *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929) y observaciones directas en el ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (Salgado y Bonaparte, 1991; MACN-N 15); en los cuales la parapófisis está situada en un plano inferior a la diapófisis y están conectados por una lámina diapoparapofisial. El espécimen MLL-Pv-014 conservó únicamente el arco neural, careciendo completamente del respectivo cuerpo vertebral. La carilla articular izquierda de la prezigapófisis está rota y la superficie posterior de la vértebra está erosionada, careciendo de las carillas articulares de las postzigapófisis y el hipósfeno. MLL-Pv-014 presenta un tamaño llamativamente pequeño, comparado con las vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos conocidos, tales como *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan*, *Dicraeosaurus*, *Lingwulong* y *Suuwassea* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MPEF-PV 1716); además su base de inserción con el centro vertebral no presenta signos evidentes de ruptura, y es fuertemente rugosa, lo que indica que se trata de un individuo inmaduro somáticamente. El arco neural es considerablemente corto anteroposteriormente y presenta las prezigapófisis muy alejadas entre sí, a diferencia de las vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos tales como *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan*, *Dicraeosaurus*, *Lingwulong* y *Suuwassea* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Es posible que estas diferencias puedan responder a un artefacto de la ontogenia y no tratarse de elementos con valor taxonómico.

En vista anterior el margen dorsal del canal neural, indica que el mismo habría sido de tamaño pequeño, comparado con las vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus* y *Brachytrachelopan* (MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Las láminas centroparapofisiales y prezigoparapofisiales presentan un buen desarrollo y son de contorno convexo lateroventralmente. El elemento vertebral presenta un hipantro, como en las vértebras dorsales medias y posteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). Las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias y están dispuestas dorsomedialmente en planos que convergen formando un ángulo de 120º. Las mismas se encuentran muy alejadas entre

sí, a diferencia las vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos conocidos, tales como *Amargasaurus*, *Dicraeosaurus* y *Suuwassea* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; MACN-N 15). Parece ser que esta vértebra poseía láminas espinoprezigapofisiales pudiéndose observar un relicto muy superficial de las mismas, posiblemente rotas. Las láminas espinodiapofisiales presentan un gran desarrollo y son cóncavas dorsolateralmente. Los procesos transversos se proyectan laterodorsalmente, con un ángulo mayor a 30º desde el eje horizontal, como en las vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos tales como, *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan*, *Dicraeosaurus*, *Lingwulong* y *Suuwassea* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MPEF-PV 1716); y presenta una espina neural bífida fuertemente proyectada en sentido dorsal, como en las vértebras dorsales anteriores de *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). En las formas de dicraeosáuridos Laurásicos *Suuwassea* y *Lingwulong*, las espinas neurales de las vértebras dorsales son considerablemente bajas dorsoventralmente (Janensch, 1929; Salgado y Bonaparte, 1991; Rauhut et al., 2005; Harris, 2006b). Cada hemiespina, presenta bordes sutilmente cóncavos en su región medial y sutilmente convexos en su sector lateral, dando como resultado una forma ligeramente sigmoidea y convergiendo distalmente ambas hemiespinas entre sí; al igual que en la vértebra dorsal posterior MLL-Pv-005.

En vista lateral, un rasgo muy llamativo de MLL-Pv-014, es que se trata de un elemento notablemente corto anteroposteriormente, comparado con vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos, posiblemente producto de que es un espécimen inmaduro ontogénicamente. La vértebra presenta parapófisis pequeñas y diapófisis robustas. Ambas estructuras articulares están conectadas a través de una delgada lámina diapoparapofisial. El elemento vertebral, presenta además amplias y profundas fosas centrodiapofisial y parapofisial centrodiapofisial, de contorno triangular. Las mismas, están delimitadas por las desarrolladas láminas centroparapofisial anterior, diapoparapofisial, prezigodiapofisial y centrodiapofisial posterior. La espina neural bífida presenta un gran desarrollo, es recta y está inclinada muy sutilmente en sentido posterior, como en las vértebras dorsales medias de *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15). Esta estructura, es laminar en toda su extensión, a diferencia de *Amargasaurus* (MACN-N 15). Las láminas

espinodiapofisial y espinopostzigapofisial son amplias, siendo la primera considerablemente más delgada que la segunda. Ambas láminas delimitan una profunda fosa postzigapofisial espinodiapofisial, que está excavada en la superficie lateral de la base de la espina neural bífida.

En vista posterior, el elemento vertebral presenta tres láminas infrahiposfenales. Dos de ellas dispuestas ventrolateralmente, como en las vértebras dorsales de *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716); y una tercera lámina, proyectada ventralmente hasta alcanzar el techo del canal neural, también presente en el ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005), tratándose de un elemento únicamente descrito para la citada especie. En el presente ejemplar, tanto el hipósfeno, como las postzigapófisis no se han conservado. Las láminas centrodiapofisiales posteriores son muy amplias y presentan un contorno cóncavo en dirección ventrolateral. Las láminas postzigodiapofisiales son amplias, la izquierda es considerablemente más robusta que la derecha. Las láminas mencionadas anteriormente, delimitan someras fosas postzigapofisial centrodiapofisial. Por otro lado, las láminas espinopostzigapofisiales presentan un gran desarrollo y, junto con las láminas postzigodiapofisiales, delimitan amplias fosas postzigapofisial espinodiapofisial de contorno triangular. La espina neural bífida está fuertemente proyectada en sentido dorsal, como en las vértebras dorsales medias de *Amargasaurus, Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716) y, a diferencia de ellos es laminar en toda su extensión (en los otros dicraeosáuridos son cilíndricas). Las hemiespinas divergen distalmente; cada una presenta un contorno sutilmente cóncavo en sentido medial y sutilmente convexo lateralmente.

En vista ventral, la superficie de articulación del arco neural con el cuerpo vertebral es fuertemente rugosa, indicando que se trata de un espécimen inmaduro. La base del arco neural es esbelta, conformada por la lámina centroparapofisial anterior y centrodiapofisial posterior. En la región interna del techo del canal neural hay dos pequeñas y profundas fosas de contorno elíptico; las mismas se sitúan en la región anterior del arco neural. Las mismas, no han sido descritas en otros taxones de dicraeosáuridos, y posiblemente correspondan a la inmadurez del especimen. Los procesos transversos se disponen en sentido lateral, con una sutil componente en sentido posterior.

En vista dorsal, las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias y de contorno oval, con su eje mayor dispuesto transversalmente. La prezigapófisis derecha está completa, mientras que la del lado izquierdo está rota en su mitad lateral. La vértebra presenta una somera fosa prezigapofisial espinodiapofisial, que transcurre desde las diapófisis casi hasta el plano axial, al igual que en las vértebras dorsales de *Amargasaurus*, *Dicraeosaurus* y en el ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MLL-Pv-005). Cada hemiespina diverge distalmente y su superficie medial es suave.

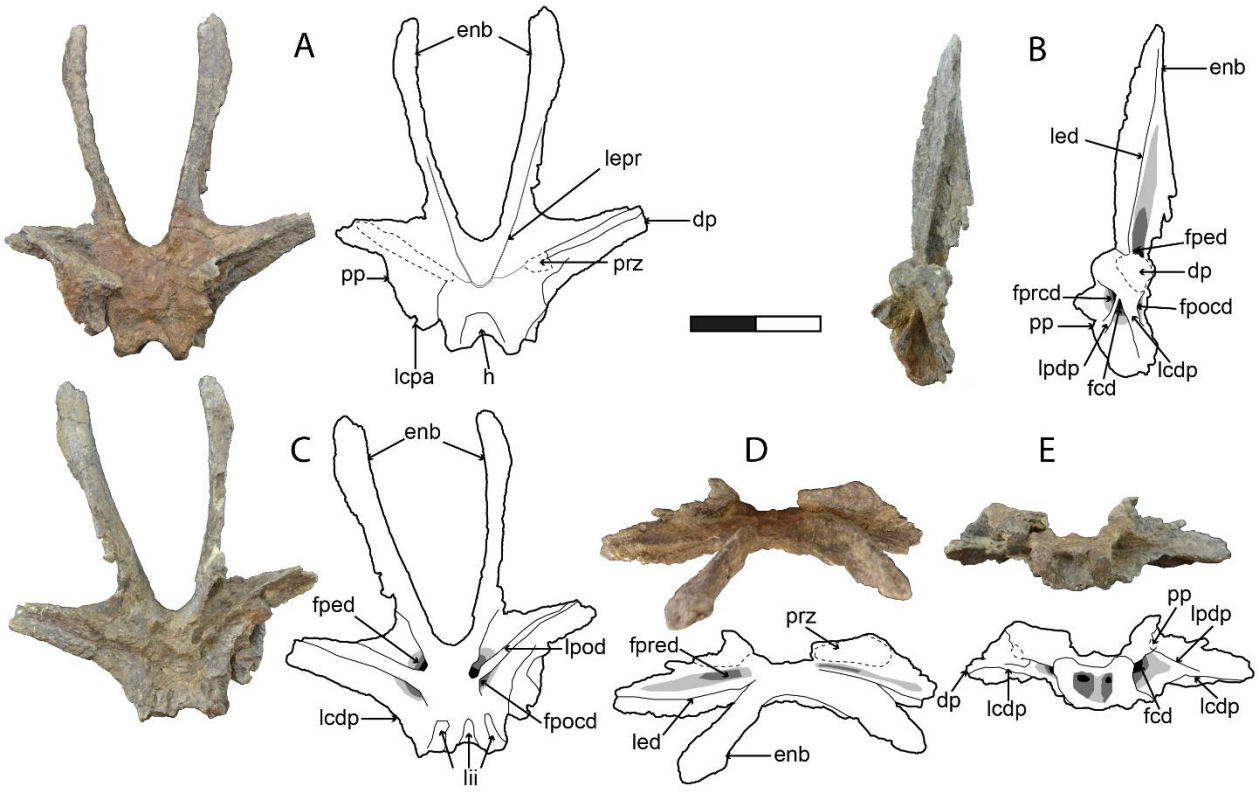


Figura 3.8. Arco neural de vértebra dorsal media de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-002). A, vista anterior; B, vista lateral izquierda; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcd, fosa centrodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fposd, fosa postzigapofisial espinodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; h, hipántro; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpa, lámina centroparapofisial anterior; led, lámina espinodiapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lii, lámina infrahiposfenal; lpdp, lámina paradiapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis. Escala: 10 cm.

MLL-Pv-012 son tres cuerpos vertebrales articulados (Fig. 3.9). Los mismos carecen de parapófisis, por lo que posiblemente correspondan a vértebras dorsales medias o posteriores. La superficie lateral izquierda está erosionada y los cuerpos vertebrales están deformados transversalmente. Los mismos son cortos, aproximadamente tan largos como altos y platicélicos, como en la vértebra dorsal posterior MLL-Pv-005. Las superficies laterales son convexas dorsoventralmente y carecen de depresiones, con la excepción del centro vertebral más distal. Éste, presenta una depresión lateral de contorno elíptico, más larga que alta, como en MLL-Pv-005 y las vértebras dorsales más posteriores de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) (Fig. 3.9). Las fracturas naturales muestran que los cuerpos vertebrales son masivos internamente, como en MLL-Pv-005 y las vértebras dorsales medias y posteriores de otros dicraeosáuridos, como *Dicraeosaurus* (Janensch, 1947; Schwarz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007; Windholz et al., 2019). En contraste, los cuerpos vertebrales de las vértebras dorsales de los diplodocoideos no-dicraeosáuridos, tales como Diplodocidae indet. MPEF-Pv-1324 y Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv 49, presentan forámenes que comunican con cavidades internas.

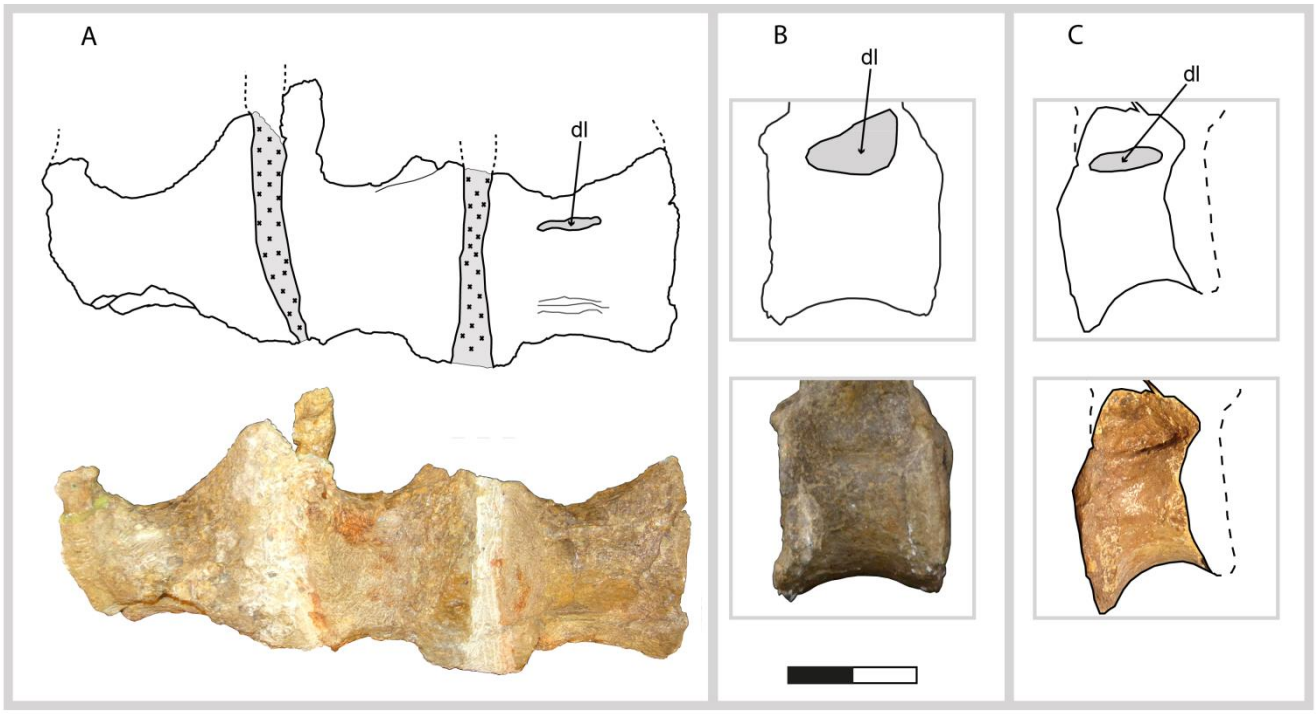


Figura 3.9. Cuerpos vertebrales dorsales en vista lateral izquierda. A, *Pilmatueia* (MLL-Pv-012); B, ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005); C, vértebra dorsal

posterior de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Abreviaturas: dl, depresión lateral. Escala: 10 cm.

MLL-Pv-005, es una vértebra dorsal posterior, posiblemente la 20a o 21a de la serie vertebral presacra (Fig. 3.10). Esta inferencia se basa en la posición relativa de la parapófisis, comparada con la serie vertebral presacra completa de *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929) y observaciones directas en el ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). La parapófisis está situada próxima a la diapófisis, conectadas a través de una robusta lámina diapoparapofisial. La vértebra está casi completa, ya que se ha conservado el centro vertebral y gran parte del arco neural. El sector más deteriorado es el arco neural, ya que carece de gran parte del proceso transverso izquierdo, falta la prezigapófisis izquierda y una pequeña fracción distal de la hemiespina del mismo lado en su sector distal. La vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005) presenta un centro vertebral de tipo platicélico; mientras que en las vértebras dorsales posteriores de *Dicraeosaurus* son opistocélicos y en *Brachytrachelopan* son anfiplaticélicos (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). El elemento vertebral presenta una espina neural bífida, como en otros flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). La misma supera más de 4 veces la altura del respectivo cuerpo vertebral, como en las vértebras dorsales posteriores de *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). En *Dicraeosaurus*, la espina neural bífida alcanza la vértebra 16 de la serie vertebral presacra (Janensch, 1929), en *Brachytrachelopan* dicha bifurcación alcanza la vértebra 18? presacra (MPEF-PV 1716), mientras que en *Amargasaurus* esta característica se extiende hasta la vértebra 20 presacra (MACN-N 15). En este aspecto, *Pilmatueia* es más similar a *Amargasaurus*, ya que la bifurcación alcanzaría al menos la vértebra 20 o 21? de la serie vertebral presacra (MLL-Pv-005).

En vista anterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es plana y su contorno es elíptico, ligeramente más ancho que alto. Las láminas centroparapofisiales anteriores son amplias, presentan un contorno ligeramente elíptico lateroventralmente. Medialmente a estas láminas hay una amplia zona profundamente excavada, delimitada dorsalmente, a modo de techo, por reducidas láminas centroprezigapofisiales y las prezigapófisis. El canal

neural presenta un contorno con forma ovoide y, al igual que las vértebras dorsales medias y posteriores de otros diplodocoideos, como *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv 49 (Hatcher, 1901; Janensch, 1929), presenta un prominente hipantro. La lamina centroparapofisial anterior y la lámina centroprezigapofisial, delimitan una pequeña y profunda fosa parapofisial centroprezigapofisial. La prezigapófisis derecha es amplia y está dispuesta dorsomedialmente; mientras que la izquierda está rota. La parapófisis y diapófisis son robustas y están conectadas mediante una breve lámina paradiapofisial. Los procesos transversos están fuertemente proyectados en dirección laterodorsal, como en los dicraeosáuridos *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan*, *Dicraeosaurus* y *Suuwassea*; algunos rebbachisáuridos, tales como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y el Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35, y *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903; Janensch; 1929; Harris, 2006b; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). La espina neural bífida supera al menos 3 veces la altura del respectivo cuerpo vertebral, como en las vértebras dorsales posteriores de *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch; 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Ambas hemiespinas presentan una forma pronunciadamente sigmoidea, convergiendo distalmente entre sí; cuyos bordes mediales son cóncavos y laterales convexos. Las láminas espinoprezigapofisiales son delgadas y amplias. Éstas, delimitan lateralmente profundas fosas prezigapofisial espinodiapofisial y medialmente, reducidas fosas espinoprezigapofisiales de contorno elíptico.

En vista lateral, el cuerpo vertebral es sutilmente más alto que largo. El borde ventral del cuerpo es cóncavo y la superficie lateral del mismo es convexa en dirección dorsoventral. El extremo posterior de la superficie lateral derecha del cuerpo vertebral, presentan un reborde óseo (similar a un osteofíto) que se extiende en dirección dorsoventral. La superficie lateral del cuerpo vertebral presenta una somera depresión, carente de forámenes, al igual que en las vértebras dorsales posteriores de *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Dicha fosa en MLL-Pv-005. La misma es somera, de contorno triangular (a diferencia de los dicraeosáuridos anteriormente citados, donde las depresiones son elípticas), y está situada en la región dorsal del mismo. La parapófisis y diapófisis presentan amplias y robustas superficies articulares. La lámina centroparapofisial posterior es robusta, muy

desarrollada, y proyectada dorsoanteriormente; mientras que la lámina centroparapofisial anterior presenta un gran desarrollo, pero es considerablemente más delgada y se dispone dorsoventralmente. Las láminas centrodiapofisial posterior y paradiapofisial, son amplias y delimitan medialmente una gran fosa parapofisial centrodiapofisial. La misma presenta un contorno elíptico, cuyo eje mayor es dorsoanterior-posteroventral y en su interior presenta una robusta lámina ósea. Lateralmente el hipósfeno es prominente y alto en dirección dorsoventral. Las caras articulares de las postzigapófisis son amplias, de contorno elíptico siendo su eje mayor de sentido transversal. Ventralmente a la carilla articular de las postzigapófisis, el elemento vertebral presenta una robusta lámina ósea que se proyecta anteroventralmente. La altura de la espina neural bífida supera aproximadamente tres veces la longitud anteroposterior del respectivo centro vertebral, como en otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Esta estructura está dispuesta dorsoposteriormente, como en las vértebras dorsales posteriores de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). La lámina espinodiapofisial es amplia, delgada y delimita anteriormente una fosa prezigapofisial espinodiapofisial y posteriormente una fosa postzigapofisial espinodiapofisial. La primera es modestamente visible en vista lateral, mientras que la segunda está excavada en la superficie lateral de la base la espina neural bífida y se proyecta dorsalmente sobre la superficie posterior, merced la torsión sufrida por dicho elemento, la cual es en sentido de las agujas del reloj en vista lateral izquierda y a la inversa en vista lateral derecha.

En vista posterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es levemente cóncava y de contorno subcircular, levemente más ancha que alta. El ingreso del canal neural es pequeño y de contorno subcircular. Las láminas centrodiapofisiales posteriores están muy bien desarrolladas y su contorno es levemente cóncavo ventrolateralmente. El elemento vertebral presenta un prominente hipósfeno de contorno triangular, como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus* (a partir de la tercera vértebra dorsal) (Janensch, 1929). MLL-Pv-005 presenta tres láminas infrahiposfenales, dos de ellas se disponen ventrolateralmente como en *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y posiblemente *Amargasaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15; MPEF-PV 1716) y la tercera, se dispone axialmente y se proyecta ventralmente hasta alcanzar el techo del canal neural. Ésta última únicamente presente en *P. faundezi*. Las postzigapófisis son estructuras amplias y se disponen en sentido ventral,

con una leve componente en sentido lateral. Las mismas se disponen formando un ángulo de 145º, en planos que convergen medialmente. Ventralmente a estas estructuras articulares se ubican dos reducidas láminas accesorias orientadas dorsoventralmente. La espina neural bífida presenta las mismas características que en vista anterior. Las láminas espinopostzigapofisiales son muy robustas y delimitan medialmente un par de fosas espinopostzigapofisiales, como en las vértebras dorsales posteriores de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716).

En vista ventral el cuerpo vertebral es convexo transversalmente y de contorno similar a un reloj de arena, con un ancho sutilmente mayor en extremo posterior respecto al extremo anterior. Los procesos transversos se proyectan lateralmente y están situados en la región anterior del elemento vertebral.

En vista dorsal la carilla articular de la prezigapófisis conservada (derecha) es amplia y de contorno elíptico, cuyo eje mayor es anterolateral-posterolateral. Estas estructuras articulares se proyectan lateralmente al mismo nivel que las postzigapófisis. Las fosas espinoprezigapofisiales son pequeñas y de contorno elíptico, alargadas anteroposteriormente. Los procesos transversos se proyectan lateralmente y la fosa prezigapofisial espinodiapofisial es profunda y amplia transversalmente, casi alcanzando la diapófisis. El extremo distal de la espina neural bífida es de contorno elíptico, cuyo eje mayor es transversal.

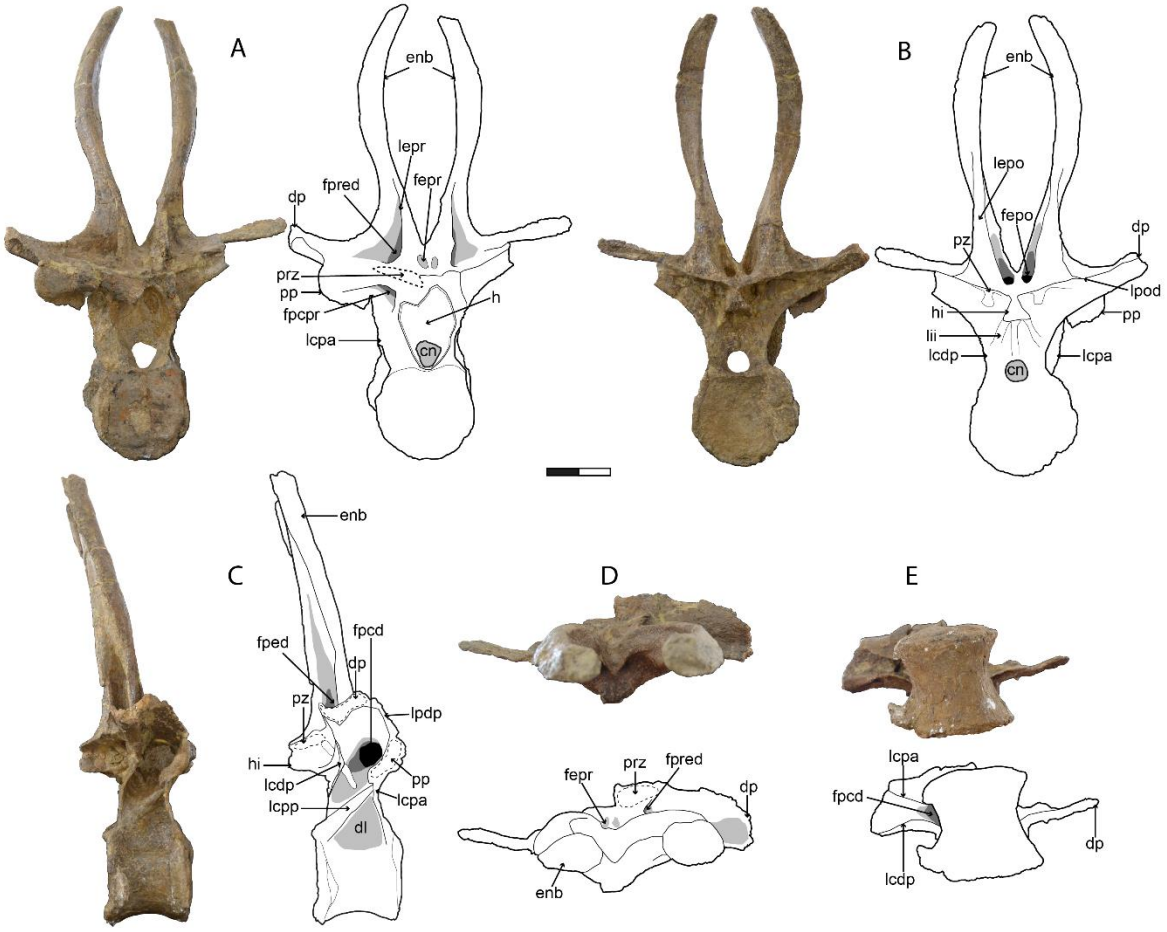


Figura 3.10. Ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005). Vértebra dorsal posterior en A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral derecha; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fepo, fosa espinopostzigapofisial; fepr, fosa espinoprezigapofisial; fpcd, fosa parapofisial centrodiapofisial; fpcpr, fosa parapofisial centroprezigapofisial; fped, fosa postzigapofisial espinodiapofisial; fpred, fosa prezigapofisial espinodiapofisial; h, hipantro; hi, hipósfeno; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpa, lámina centroparapofisial anterior; lcpp, lámina centroparapofisial posterior; lepo, lámina espinopostzigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lii, lámina infrahiposfenal; lpdp, lámina paradiapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

VÉRTEBRAS CAUDALES

MLL-Pv-015, es una vértebra caudal media que posiblemente corresponde a una vértebra caudal 10? (Fig. 3.11). El elemento vertebral carece de un fragmento de cuerpo vertebral en su región ventrolateral izquierda, de las prezigapófisis, las postzigapófisis y la espina neural. Además, los extremos distales de los procesos transversos han sido afectados por la meteorización. El elemento presenta un cuerpo vertebral corto, aproximadamente dos veces más alto que largo y carece de forámenes laterales, como las vértebras caudales medias de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus*, *Amargatitanis*, *Dicraeosaurus* y *Suuwassea* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; MACN-N 15; MACN Pv N53). El cuerpo vertebral es fuertemente procélico, con una superficie articular posterior virtualmente plana, como en otros flagellicaudados, como *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Leinkupal laticauda* (MMCH-Pv 63).

En vista anterior el cuerpo vertebral presenta un contorno de forma de elíptica, levemente más ancho que alto y con la superficie articular fuertemente cóncava, cuya región central es la más profunda. Los procesos transversos son cortos, robustos y se proyectan en sentido lateral. El canal neural presenta un contorno elíptico, más ancho que alto.

En vista lateral, el cuerpo vertebral corto, aproximadamente dos veces más alto que largo. Las superficies laterales son convexas dorsoventralmente y carecen de depresiones, forámenes y/o pleurocelos, como en las vértebras caudales medias de otros dicraeosáuridos, como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15). El arco neural se inserta en el extremo anterior del respectivo centro vertebral. Los procesos transversos son reducidos y de contorno elíptico, más largos que altos.

En vista posterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es virtualmente plana. El mismo presenta un contorno elíptico, y es levemente más ancho que alto. El canal neural es de contorno subcircular, sutilmente más ancho que alto.

En vista ventral, el cuerpo vertebral carece de quillas ventrales y de forámenes, como en las vértebras caudales de *Amargasaurus* y *Amargatitanis* (MACN-N 15; MACN Pv N53). Por el contrario, las superficies ventrales de las vértebras caudales de *Dicraeosaurus* y *Suuwassea*, presentan forámenes distribuidos irregularmente (Janensch, 1929; Harris, 2006b).

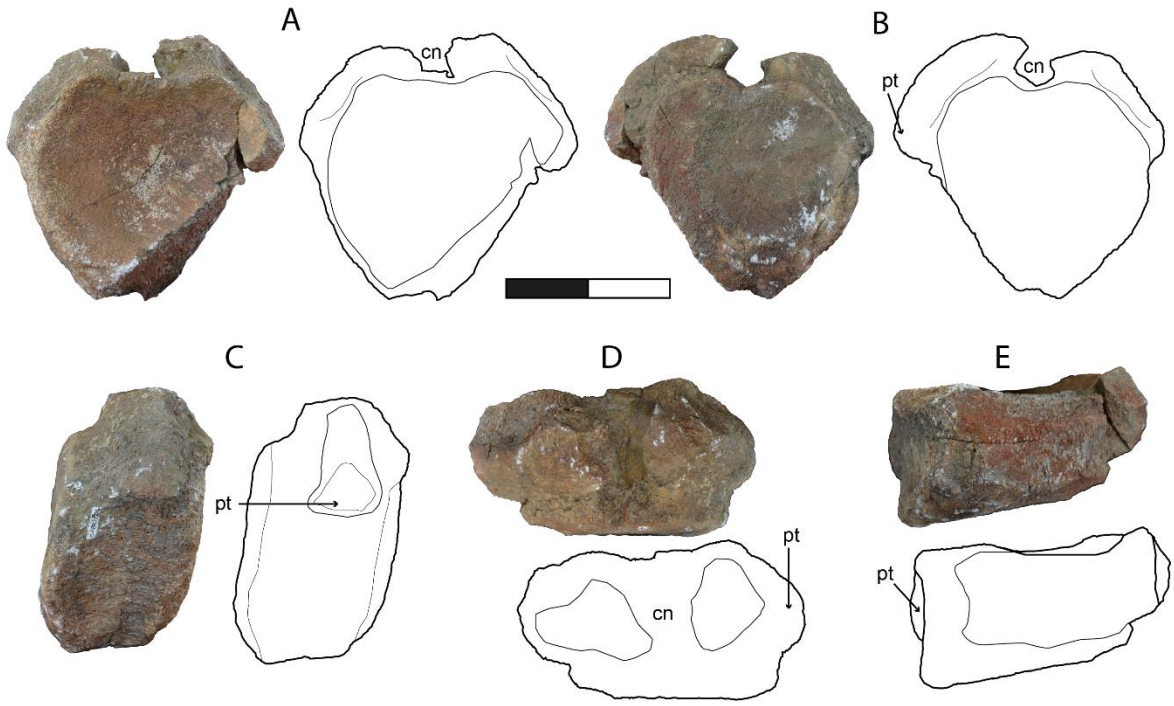


Figura 3.11. Vértebra caudal media MLL-Pv-015. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral izquierda; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; pt, proceso transverso. Escala: 10 cm.

MLL-Pv-016 es una vértebra caudal media, posiblemente correspondiente topográficamente a la vértebra caudal 15? (Fig. 3.12). La misma, presenta un excelente estado de preservación, únicamente la región posteroventral izquierda del cuerpo vertebral ha sido afectada por la meteorización. El cuerpo vertebral es corto, aproximadamente dos veces más alto que largo y carece de forámenes laterales, al igual que en las vértebras caudales medias de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus*, *Amargatitanis*, *Dicraeosaurus* y *Suuwassea* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; MACN-N 15; MACN Pv N53). El elemento vertebral es fuertemente procélico, con una superficie articular posterior virtualmente plana, al igual que en las vértebras caudales medias de otros flagellicaudados, tales como *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Leinkupal laticauda* (MMCH-Pv 63). El cuerpo vertebral de MLL-Pv-016, es significativamente más largo anteroposteriormente que el de MLL-Pv-015, indicando una posición más posterior en la secuencia de vértebras caudales.

En vista anterior el centro vertebral presenta un contorno de forma de elíptica, levemente más ancho que alto. La superficie articular del mismo es fuertemente cóncava, cuya región central es la más profunda. Los procesos transversos son cortos, robustos y se proyectan en sentido lateral. El canal neural presenta un contorno elíptico, siendo más ancho que alto. Las carillas articulares de las prezigapófisis se disponen dorsomedialmente, en planos imaginarios que convergen en la línea media, formando un ángulo de 35º. La espina neural es simple, como en las vértebras caudales de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15), robusta y presenta una prominente lámina preespinal de textura fuertemente rugosa.

En vista lateral, el cuerpo vertebral es corto, aproximadamente dos veces más alto que largo y sus superficies laterales son convexas dorsoventralmente. El arco neural se inserta en el extremo anterior del respectivo centro vertebral. Los procesos transversos son reducidos y de contorno elíptico, más largos que altos. Las prezigapófisis se proyectan anterodorsalmente, superando levemente el borde anterior del cuerpo vertebral; mientras que las carillas articulares de las postzigapófisis no superan el borde posterior del centro vertebral. La espina neural es robusta, corta y considerablemente más baja que el cuerpo vertebral. La misma se proyecta posterodorsalmente como en las vértebras caudales medias de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), aunque con una pendiente significativamente menor.

En vista posterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es plana. El mismo presenta un contorno elíptico, siendo más ancho que alto. El canal neural es de contorno subcircular, sutilmente más ancho que alto. Las postzigapófisis están reducidas a carillas articulares sobre la base de la espina neural, dispuestas ventrolateralmente, en planos que convergen formando un ángulo de 45º. La espina neural presenta las mismas características que en vista anterior, con una prominente lámina postespinal de textura rugosa.

En vista ventral, el cuerpo vertebral carece de quillas ventrales y de forámenes, como en las vértebras caudales de *Amargasaurus* y *Amargatitanis* (MACN-N 15; MACN Pv N53). Por el contrario, las superficies ventrales de las vértebras caudales medias de *Dicraeosaurus* y *Suuwassea*, presentan forámenes distribuidos irregularmente (Janensch, 1929; Harris, 2006).

En vista dorsal, el extremo distal de la espina neural es de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más largo que ancho; y supera levemente el borde posterior del

centro vertebral. Los procesos transversos están ubicados en el sector medio de la vertebral y se proyectan sutilmente en sentido anterior. Las prezigapófisis delimitan medialmente una profunda fosa sagital, larga anteroposteriormente, a modo de ranura, dispuesta anteriormente a la espina neural.

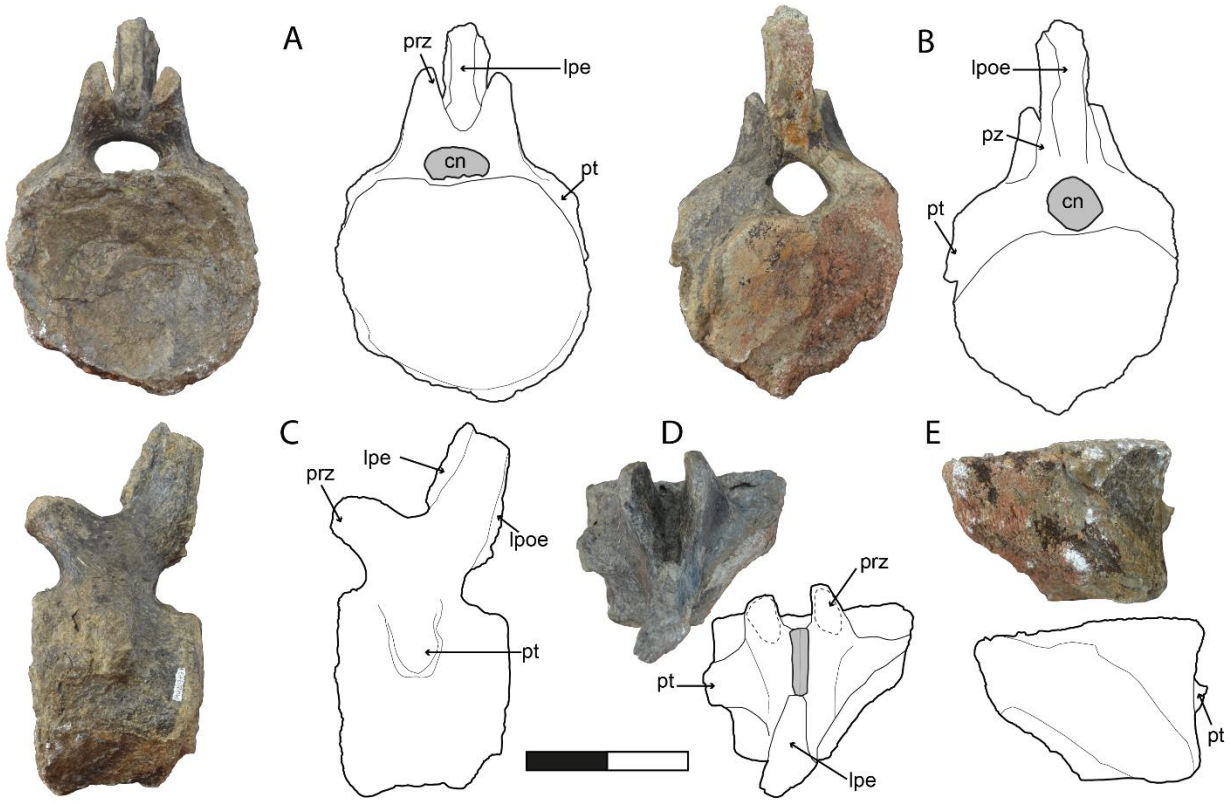


Figura 3.12. Vértebra caudal media MLL-Pv-016. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral izquierda; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; lpe, lámina preespinal; lpoe, lámina postespinal; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

MLL-Pv-019 es un arco neural fragmentario (Fig. 3.13) cuyo tamaño y proporciones indican una posición posterior a MLL-Pv-016. El mismo conservó la mitad anterior de la espina neural, la región proximal de las prezigapófisis y un pequeño fragmento del proceso transverso derecho.

En vista anterior, el fragmento conservado indica que los procesos transversos habrían sido reducidos. El canal neural presenta un contorno elíptico, sutilmente más ancho que alto. La espina neural es simple, como en las vértebras caudales de otros

dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15) y robusta.

En vista lateral, el proceso transverso es reducido y de contorno elíptico. Las prezigapófisis se proyectan anterodorsalmente, como en MLL-Pv-016. La espina neural es robusta y se proyecta posterodorsalmente como en las vértebras caudales medias de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), aunque con una pendiente menor.

En vista posterior, el canal neural es de contorno subcircular, sutilmente más ancho que alto y la espina neural presenta las mismas características que en vista anterior.

En vista dorsal, las prezigapófisis delimitan medialmente una profunda fosa sagital, larga anteroposteriormente y a modo de ranura, como la descripta en MLL-Pv-016.

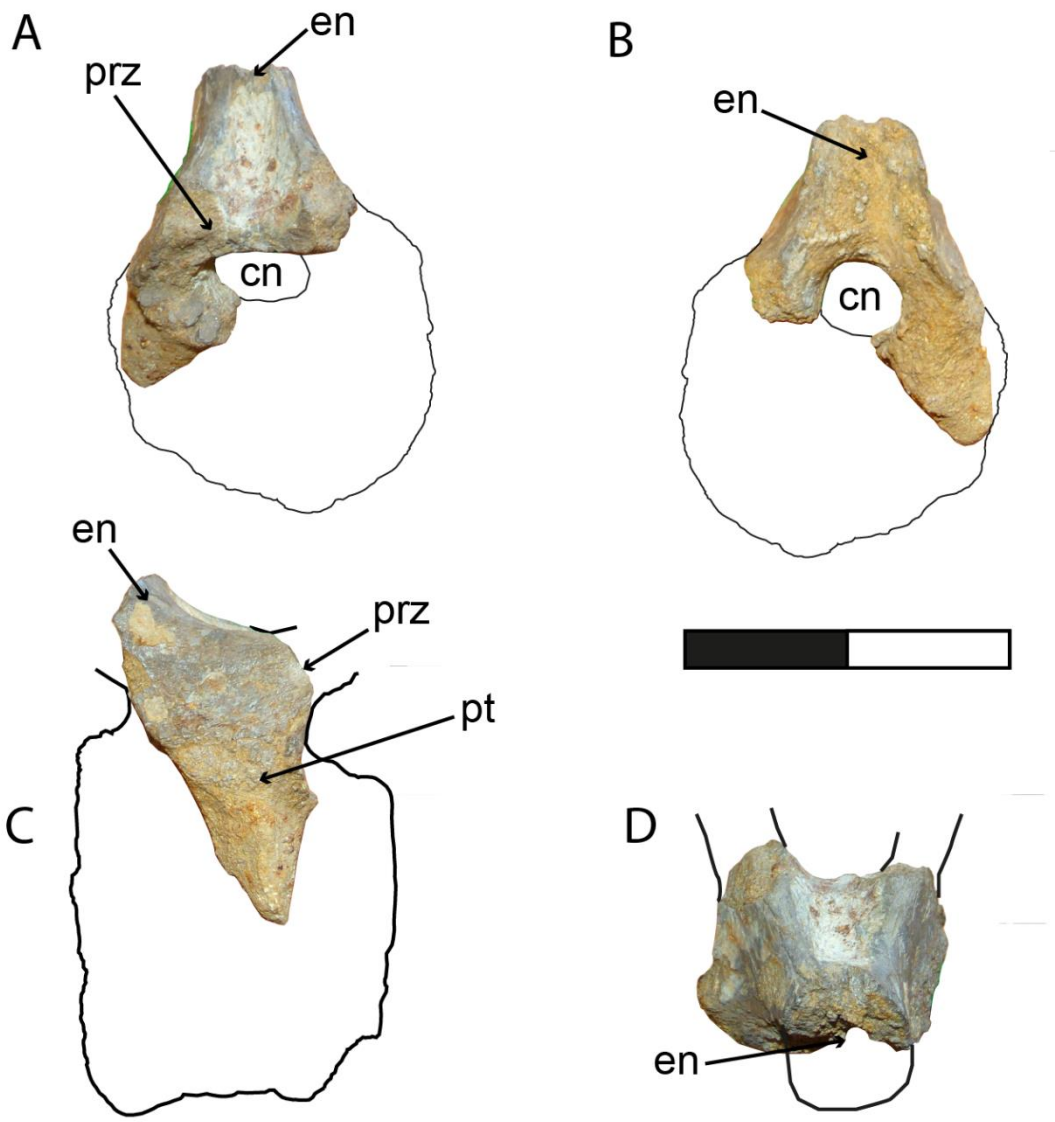


Figura 3.13. Arco neural de vértebra caudal media del Dicraeosauridae indet. MLL-Pv-019. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral derecha; D, vista dorsal. Abreviaturas: cn, canal neural; en, espina neural; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso. Escala: 10 cm.

MLL-Pv-020 es una vértebra caudal distal, cuya carilla articular anterior del cuerpo vertebral y la mitad ventroanterior del cuerpo vertebral está fuertemente erosionada; además, el elemento vertebral carece del arco neural (Fig. 3.14).

En vista lateral, cuerpo vertebral es tan largo como alto, su superficie es convexa dorsoventralmente y carece de depresiones laterales y forámenes, como las vértebras caudales de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MACN-N 15). En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno subcuadrangular, aproximadamente tan ancho, como alto; y su superficie articular es sutilmente cóncava. La superficie ventral del centro vertebral presenta un par de quillas, que recuerdan las vértebras caudales de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). Dorsalmente, la base del arco neural muestra una superficie rota, indicando al menos, cierto grado de fusión con el arco neural. Las fracturas naturales muestran una estructura interna completamente sólida, como la que se ha descripto para vértebras caudales de dicraeosáuridos, como *Dicraeosaurus* e incluso otros elementos vertebrales de *Pilmatueia* (Janensch, 1947; Windholz et al., 2019).

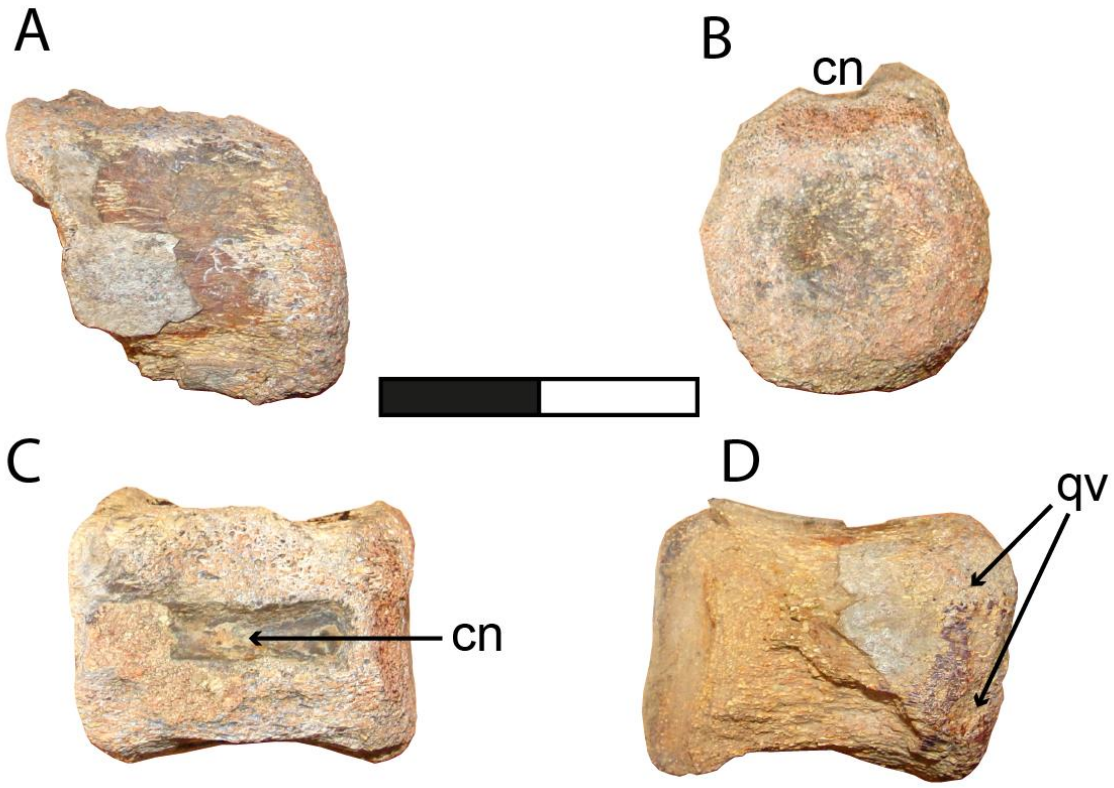


Figura 3.14. Vértebra caudal medio-distal del Dicraeosauridae indet. MLL-Pv-020. A, vista lateral izquierda; B, vista posterior; C, vista dorsal; D, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

MLL-Pv-010 es una vértebra caudal distal (Fig. 3.15).

En vista anterior el centro vertebral es de contorno subcuadrangular, aproximadamente tan ancho como alto. El canal neural es de contorno elíptico, más ancho que alto. El arco neural es considerablemente bajo, respecto al centro vertebral y la espina neural es muy reducida. Las prezigapófisis se proyectan dorsolateralmente.

En vista lateral, el cuerpo vertebral es aproximadamente dos veces más largo que alto. Su superficie lateral carece de fosas y forámenes, y es cóncavo anteroposteriormente. El sector dorsal del mismo, presenta una prominente cresta, larga que recorre casi toda la superficie lateral del elemento, como en las vértebras caudales distales de los flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). El arco neural es bajo y más corto que el respectivo cuerpo vertebral, con una espina neural muy baja y larga anteroposteriormente, como en la vértebra caudal distal de *Amargasaurus* (MACN-N 15).

En vista posterior el centro vertebral es de contorno subcuadrangular, aproximadamente tan ancho, como alto. El canal neural es de contorno elíptico, más ancho que alto. Las postzigapófisis están reducidas a carillas articulares sobre la base de la espina neural, dispuestas ventrolateralmente.

En vista dorsal, las prezigapófisis son estructuras prominentes y divergen anterolateralmente. La espina neural es reducida y larga anteroposteriormente. Las postzigapófisis están reducidas en la superficie posterior de la espina neural.

En vista ventral, el cuerpo vertebral presenta un contorno similar a un reloj de arena, y su superficie ventral es levemente cóncava anteroposteriormente y transversalmente, como en las vértebras caudales distales de otros flagellicaudados, tales como *Amargasaurus*, *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; MACN-N 15).

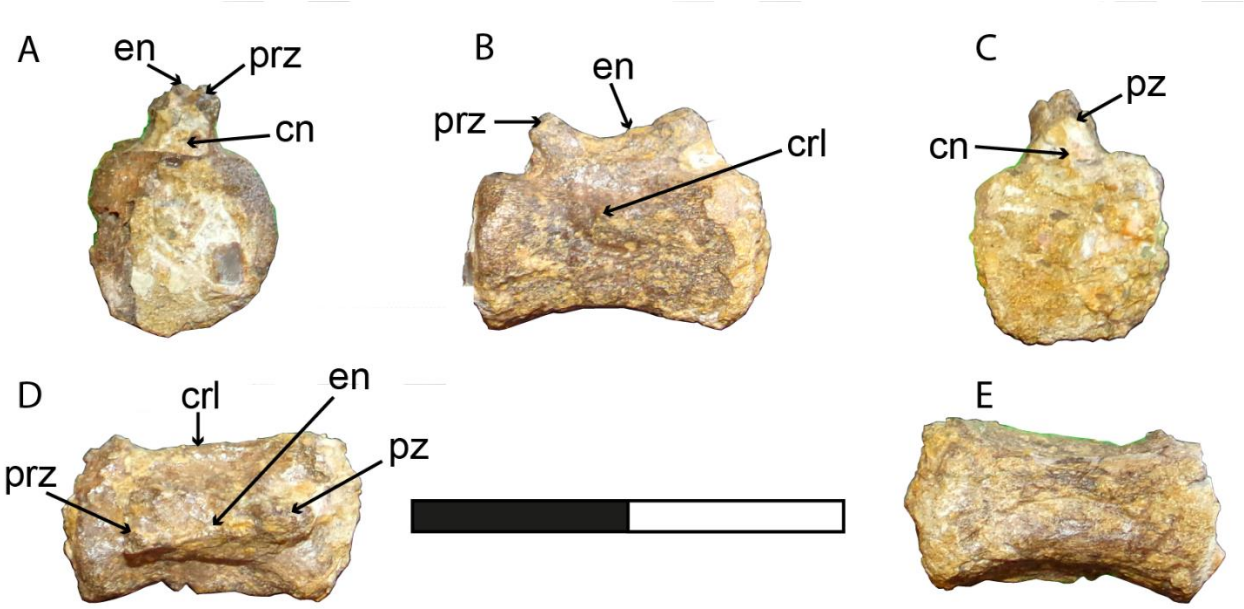


Figura 3.15. Vértebra caudal distal MLL-Pv-010. A, vista anterior; B, vista lateral izquierda; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; crl, cresta lateral; en, espina neural; prz, prezigapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

Esqueleto apendicular:

ESCÁPULO-CORACOIDES

Se han conservado ambas escapulas del ejemplar MLL-Pv-010 (Fig. 3.16). La superficie posterior de la escápula izquierda ha sido fuertemente afectada por la meteorización, especialmente en su sector medio y distal. Este elemento carece del extremo distal y es plano, producto de la deformación plástica; mientras que, la escápula derecha únicamente conservó su extremo más proximal y es curvo. La escápula izquierda se conservó apoyada sobre las vértebras cervicales medias; mientras que la escápula derecha fue hallada en proximidad de la escapula izquierda. El contorno del borde dorsal del proceso acromial en la escápula izquierda es sutilmente convexo, al igual que en las escápulas de otros flagellicaudados, tales como *Diplodocus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1961; Harris, 2007 Tschopp et al., 2015) y, a diferencia de los rebbachisáuridos, como *Limaysaurus tessonei, Cathartesaura anaeróbica* y *Nigersaurus taqueti*, que es cóncavo (Calvo y Salgado, 1995; Sereno et al., 2007; MPCA-232). El proceso acromial está situado en proximidad al nivel glenoideo, como en las escápulas de otros dicraeosáuridos, tales como *Suuwassea, Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (Janensch, 1961; Harris, 2007; MACN-

N 15). El borde proximal de ambas escápulas presenta un contorno sigmoideo, al igual que en la escápula de *Suuwassea* (Harris, 2007). Medialmente, la escápula izquierda presenta una prominente cresta ósea, próxima al proceso acromial, cuya disposición es longitudinal al eje principal del elemento. Por el contrario, las escapulas de otros dicraeosáuridos, tales como *Lingwulong*, *Suuwassea*, *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus*, carecen de la citada cresta (Janensch, 1961; Harris, 2007; Xu et al., 2018; MACN-N 15). En vista proximal, la escápula derecha es fuertemente curva medialmente, como en MLL-Pv-017, y las escápulas de otros dicraeosáuridos, como *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Por el contrario, la escápula izquierda es completamente plana, producto de la deformación plástica.

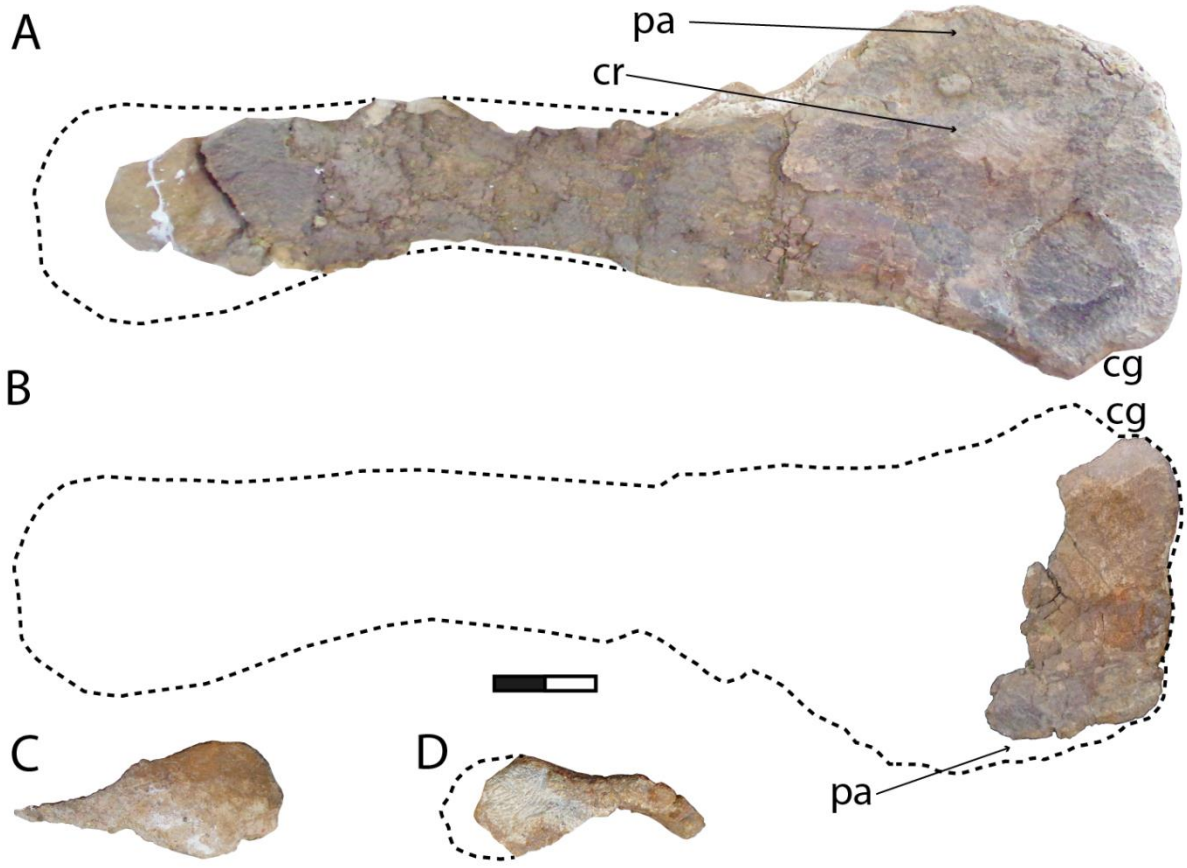


Figura 3.16. Escápulas de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-010). A, escápula izquierda en vista medial; B, escápula derecha en vista medial; C, escápula izquierda en vista proximal; D, escápula derecha en vista proximal. Abreviaturas: cr, cresta; cg, cavidad glenoidea; pa, proceso acromial. Escala: 10 cm.

MLL-Pv-017 es una escápulo-coracoides izquierda (Fig. 3.17). Ambos elementos están fuertemente fusionados y su longitud total es de 120 cm y el ancho mínimo es de 20 cm (la escápula sola mide 92 cm, mientras que el coracoides mide 28 cm de longitud). El contorno del margen dorsal del proceso acromial, es sutilmente convexo en el elemento aquí descrito, como en otros flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Janensch, 1961; Harris, 2007; Tschopp et al., 2015), a diferencia de los rebbachisáuridos, como *Limaysaurus tessonei*, *Cathartesaura anaeróbica* y *Nigersaurus taqueti*, que es cóncavo (Calvo y Salgado, 1995; Gallina y Apesteguía, 2005; Sereno et al., 2007; MPCA-232). Además, al igual que en los dicraeosáuridos, *Amargasaurus, Dicraeosaurus* y *Suuwassea* el proceso acromial se ubica cerca del nivel glenoideo (Janensch, 1961; Harris, 2007; MACN-N 15); contrariamente a lo observado en mayoría de los no-dicraeosáuridos, que está cerca del punto medio de la escápula (Marsh, 1878; Gilmore, 1936; Calvo y Salgado, 1995; Gallina y Apesteguía, 2005; Tschopp et al., 2015). Asimismo, la longitud del acromion es menor a la mitad de la longitud de la escápula como en *Dicraeosaurus* y *Suuwassea* (Janensch, 1961; Harris, 2007). Cabe destacar que la escápula-coracoides aquí descrita, presenta una morfología general muy similar a *Suuwassea*; un elemento que vincula a estos taxones es la presencia de una fosa glenoidea muy desarrollada y la sutura escápulo-coracoides es levemente sigmoidal (Harris, 2007). Por otro lado, el extremo distal de la escápula se expande levemente, como en los flagellicaudados *Dicraeosaurus*, *Suuwassea*, *Apatosaurus* y *Diplodocus* (Marsh, 1877; 1878; Janensch, 1961; Harris, 2007); opuesto a los rebbachisáuridos *Nigersaurus* y *Rayososaurus* (Bonaparte, 1996; Sereno et al., 1999). Como en el escápulo-coracoides de *Amargasaurus* (MACN-N 15), *Pilmatueia* presenta una muesca en el borde dorsal del contacto escápulo-coracoides, sugiriendo que la fusión es menos extensa que en otros diplodocoideos (Fig. 3.18). Un elemento que destaca a la escápula aquí descrita es que el foramen coracoideo está situado en contacto con la sutura escápulo-coracoides.

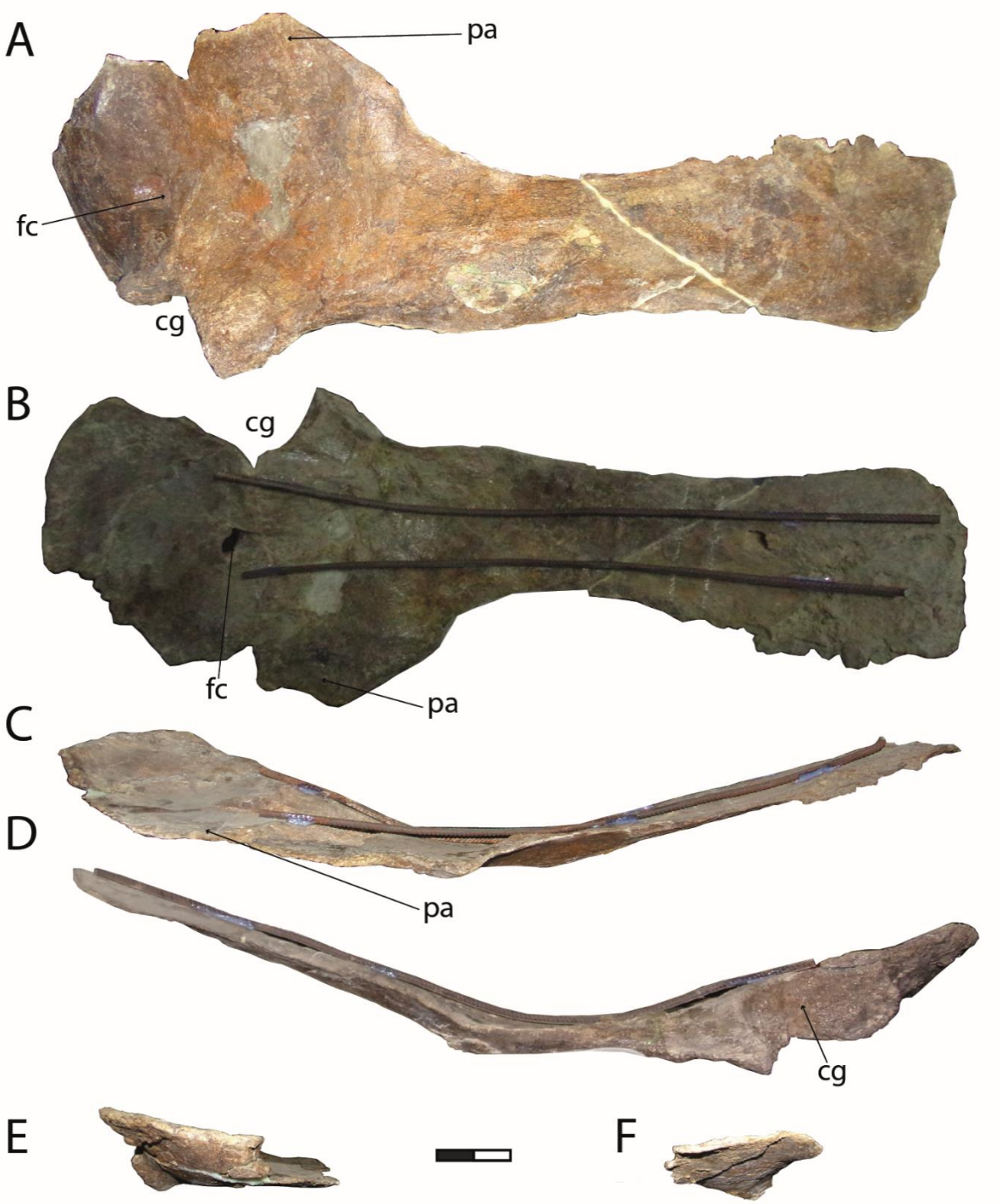


Figura 3.17. Escápulo-coracoides izquierdo de *Pilmatueia* (MLL-Pv-017). A, vista lateral; B, vista medial; C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista proximal; F, vista distal. Abreviaturas: cg, cavidad glenoidea; fc, foramen coracoideo; pa, proceso acromial. Escala: 10 cm.

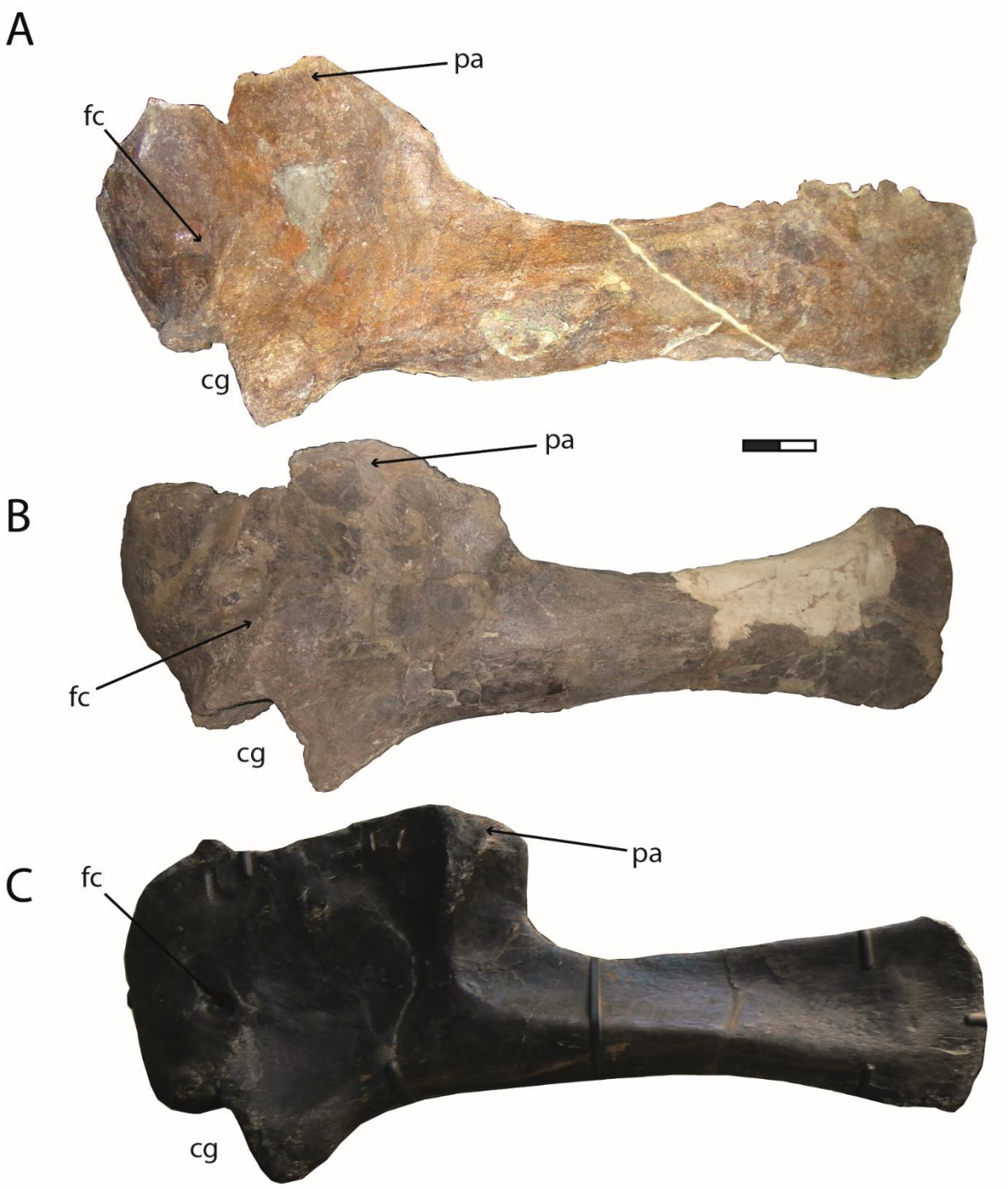


Figura 3.18. Cintura escapular de flagellicaudados en vista lateral. A, escápulo-coracoides izquierdo referido a *Pilmatueia* (MLL-Pv-017); B, escápulo-coracoides derecho (invertido) de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15); C, escápulo-coracoides izquierdo de *Diplodocus* (CM 94) (fotografía aportada por el Dr. Carballido). Abreviaturas: cg, cavidad glenoidea; fc, foramen coracoideo; pa, proceso acromial. Escala: 10 cm.

FÉMUR

MLL-Pv-009 es un fémur derecho, recuperado en proximidad a los especímenes referidos a *Pilmatueia faundezi* y en el mismo estrato (MLL-Pv-002; 004; 005; 010; 014; 015; 016). Ambos extremos (proximal y distal) fueron afectados por la meteorización, especialmente el extremo proximal (Fig. 3.19). Tanto la cabeza femoral como el trocánter mayor están rotos, aunque puede verse que la primera superaba proximalmente al trocánter mayor, como en otros dicraeosáuridos. El fémur MLL-Pv-009 es robusto y recto, como los fémures de otros saurópodos y su tamaño y proporciones (longitud de 91cm proximodistalmente) se asemejan estrechamente con la de otros dicraeosáuridos, como *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (Janensch, 1961; MACN-N 15). Ventralmente a la cabeza femoral se halla el ancho mediolateral máximo, siendo el mismo de 25 cm. El tercio proximal del fémur se proyecta muy levemente en sentido medial. Los márgenes lateral y medial del hueso se ensanchan proximalmente a la altura de la diáfisis. La mitad proximal de la misma es más amplia que la mitad distal y el espesor anteroposterior en el medio de la diáfisis es de 10.5 cm, siendo el mismo, mayor al espesor del extremo proximal del fémur (7.5 cm) y menor al espesor del extremo distal (12 cm). La superficie medial presenta una prominente cresta a la altura de la diáfisis (visible en vista anteroposterior). El fémur carece de protuberancia lateral, como en otros diplodocoideos, tales como *Amargasaurus*, *Diplodocus* y *Zapalasaurus* (Hatcher, 1901; MACN-N 15; Pv-6127-MOZ); a diferencia de los titanosauriformes que presentan protuberancia lateral (Salgado et al., 1997; Tschopp et al., 2015). El fémur a la altura media de la diáfisis presenta forma elíptica en sección transversal, siendo la superficie anterior de dicho elemento casi plana y la posterior convexa. El cuarto trocánter es prominente y se sitúa a la altura media de la diáfisis, como en otros flagellicaudados, tales como *Amargasaurus* y *Amargatitanis* (MACN-N 15; MACN Pv N53). Ventralmente al sector de inserción del cuarto trocánter se halla el ancho mínimo mediolateral, siendo el mismo de 15 cm y la circunferencia mínima 42.5 cm. Ambos cóndilos distales (tibial y fibular) están restringidos a la porción distal del hueso, son robustos, poseen similar tamaño y disposición espacial, desafortunadamente dichos cóndilos están rotos. El espécimen carece del foramen descrito para en el fémur de *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1961).

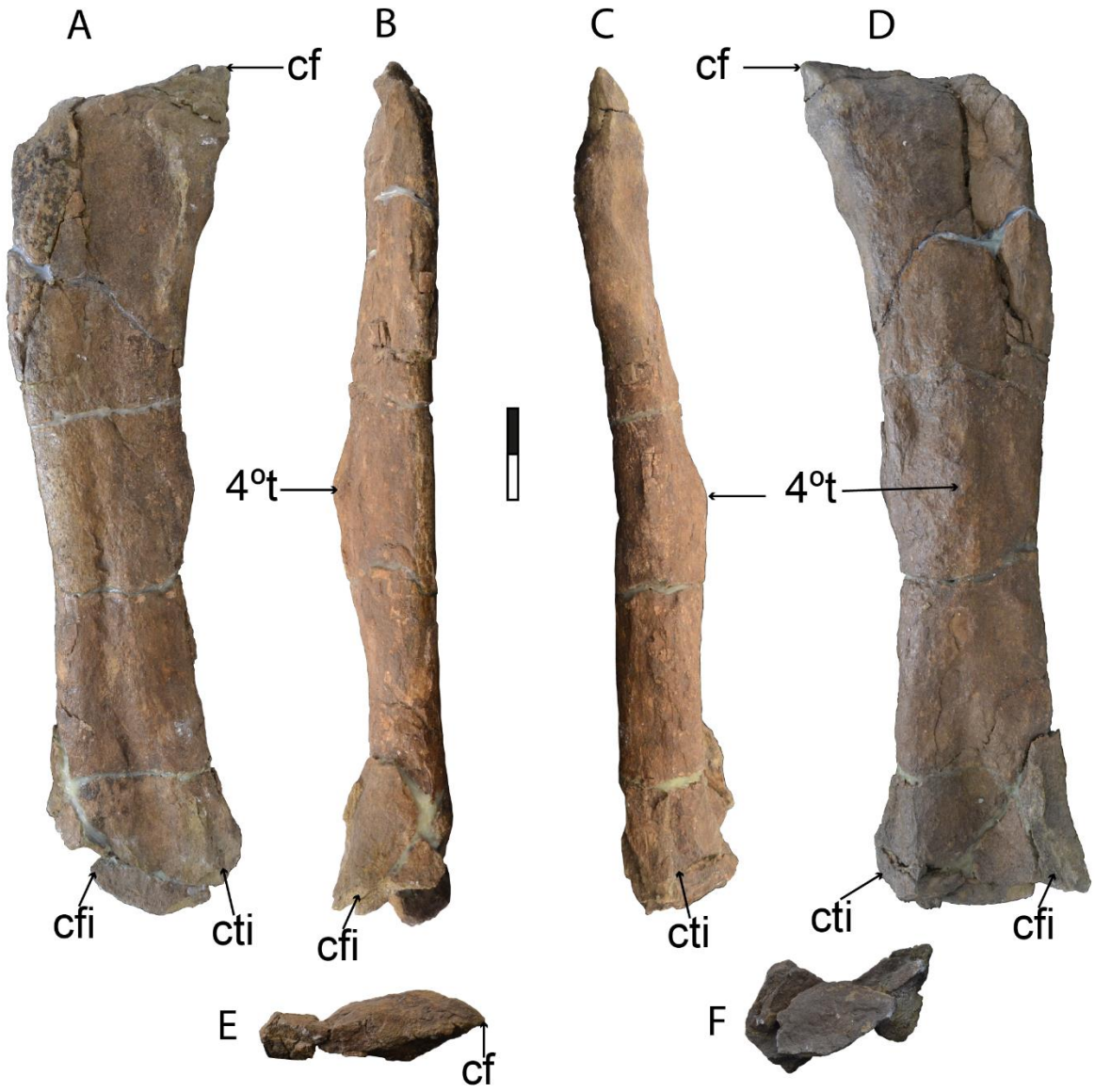


Figura 3.19. Fémur derecho de *Pilmatueia* MLL-Pv-009 (modificado de Coria et al., 2019). A, en vista anterior; B, en vista lateral; C, en vista medial; D, en vista posterior; E, en vista proximal; F, en vista distal. Abreviaturas: 4ºt, cuarto trocánter; cf, cabeza femoral; cfi, cóndilo fibular; cti, cóndilo tibial. Escala: 10 cm.

Comentarios

En la publicación de Coria et al. (2019) se propone una diagnosis de *Pilmatueia faundezi* basada en las siguientes autapomorfías: 1- las vértebras cérvico-dorsales tienen bordes orientados dorsoventralmente sobre la superficie anterior de la lámina

centrodiapofisial anterior (Fig. 3.20A); 2- la vértebra dorsal posterior presenta un par de profundas fosas, localizadas posteriormente a la base de la espina neural bífida, separadas por una delgada lámina sagital (Fig. 3.20B); 3- las vértebras cervicales medias presentan quillas ventrales bífidas, que conectan posterolateralmente a los bordes ventrolaterales del cuerpo vertebral (además presente en *Barosaurus*); 4- espinas neurales verticales en vértebras caudales medias (además presente en algunos diplodócidos derivados); 5- arcos neurales de las vértebras caudales medias ubicados en la mitad anterior del cuerpo vertebral (*Suuwassea* muestra la condición primitiva, desconocido en *Brachytrachelopan*, además presente en muchos diplodócidos derivados); 6- cúspide de la espina neural en vértebras caudales medias y posteriores no supera el borde posterior del respectivo cuerpo vertebral.

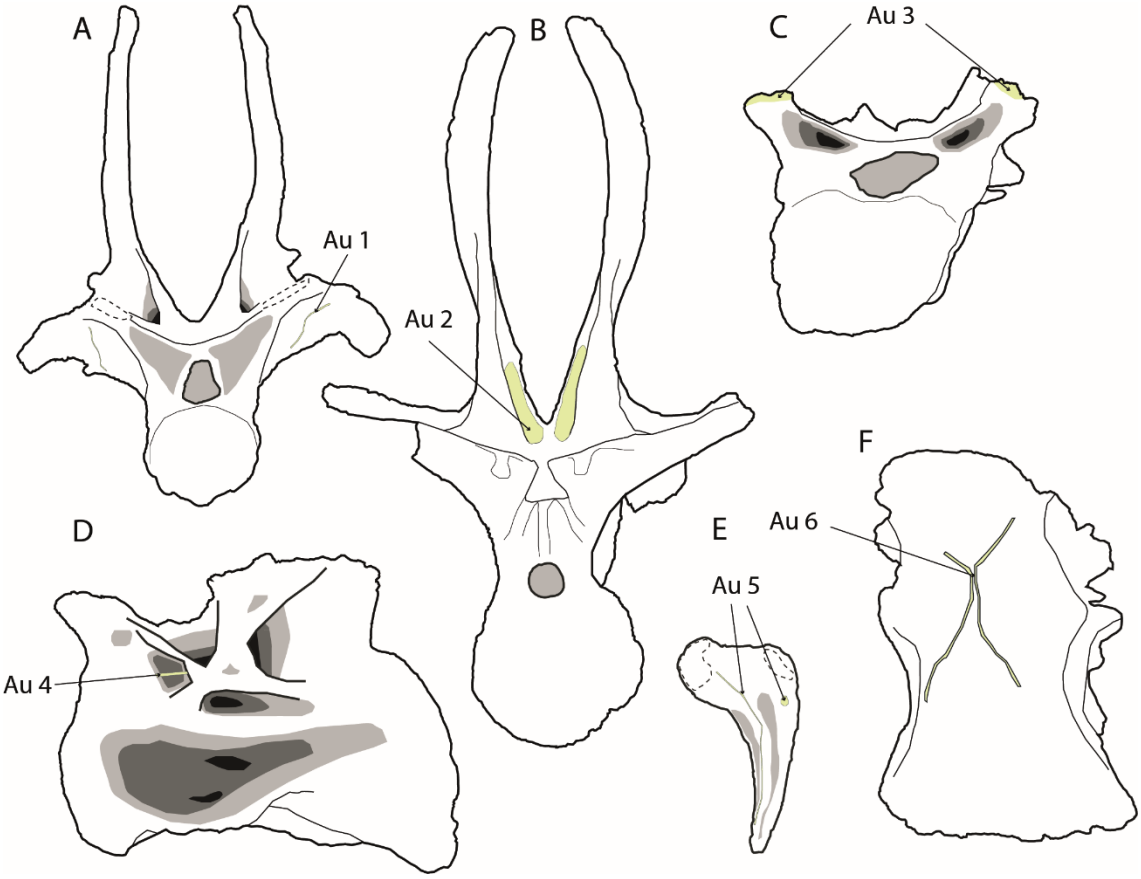


Figura 3.20. Elementos óseos de *Pilmatueia faundezi* mostrando los caracteres que diferencian esta especie de otros saurópodos. A, vértebra cervical posterior en vista anterior; B, vértebra dorsal posterior en vista posterior; C, vértebra cervical media en vista anterior; D, vértebra cervical media en vista lateral; E, costilla cervical en vista medial; F,

vértebra cervical media en vista ventral. Abreviaturas: Au, autapomorfía. Imagen fuera de escala.

El estudio del ejemplar Holotipo, paratipo y materiales referidos a *Pilmatueia faundezi*, en el marco de la presente tesis doctoral, permitió ampliar la diagnosis propuesta por Coria et al. (2019), agregando caracteres nuevos. Los mismos son:

Las vértebras cervicales medias presentan carillas articulares de las prezigapófisis pequeñas y divergentes dorsolateralmente en vista anterior (Fig. 3.20C), a diferencia de otros Diplodocoideos, como *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49, cuyas carillas articulares de las prezigapófisis presentan un mayor desarrollo y se disponen dorsomedialmente (Hatcher, 1901; Janensch, 1929).

Las vértebras cervicales medias presentan una lámina horizontal en el interior de la fosa prezigapofisial centrodiapofisial (Fig. 3.20D); este carácter diferencia a *Pilmatueia* de otros dicraeosáuridos como *Amargasaurus* (MACN-N 15) y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929) cuyas fosas prezigapofisial centrodiapofisial carecen de una lámina interna.

La superficie medial de las costillas cervicales medias de *Pilmatueia* presentan un forámen y una prominente lámina (Fig. 3.20E); este carácter no ha sido registrado en las costillas de otro dicraeosáuridos.

Las vértebras cervicales medias presentan una quilla ventral bífida en sentido anterior y posterior, formando una "X" en vista ventral (Fig. 3.20F). La presencia de quillas ventrales es un elemento ampliamente distribuido dentro de Sauropoda; particularmente los diplodocoideos suelen presentar quillas simples, como ocurre en *Kaatedocus* (Tschopp y Mateus, 2017) o bien, bífidas posteriormente como ocurre en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929); de este modo la presencia de quillas ventrales bifurcadas anterior y posteriormente únicamente ocurre en *Pilmatueia* (Fig. 3.20F).

Como resultado del análisis filogenético efectuado en la presente tesis (Ver capitulo VII) se obtuvieron los caracteres diagnosticos para *Pilmatueia faundezi*:

La presencia de una lámina accesoria entre las láminas centrodiapofisial posterior y centroparapofisial posterior, en vértebras dorsales medias y posteriores únicamente ocurre en *Pilmatueia* dentro de los dicraeosáuridos y es convergente con algunos diplodócidos (**carácter 265**). La presencia de tres láminas infrahiposfenales (dos con disposición ventrolateral y una sagital) ocurre en las vértebras dorsales medias y posteriores de *Pilmatueia* y es convergente con *Apatosaurus ajax* (**carácter 292**). Las vértebras dorsales medias y posteriores de otros taxones diplodocoideos presentan láminas infrahiposfenales simples como *Apatosaurus louisae* (Gilmore, 1936) o bien presentan un par de láminas dispuestas ventrolateralmente como ocurre en *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929).

Bibliografía

Apesteguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). Gondwana Research 12, 533-546.

Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods from Argentina. Munchner Geowiss-enschaftliche Abhandlungen. Reihe A, Geologie und Palaontologie 30, 73-130.

Calvo J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of Diplodocidae. Gaia 11, 13-33.

Carballido, J.L. Pol, D. Otero, A. Cerda, I.A. Salgado, L. Garrido, A.C. Ramezani, J., Cúneo, N.R. y Krause, J.M. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. Proc. R. Soc. B 284, 20171219.

Cope, E.D. 1877. On a dinosaurian from the Trias of Utah. Proceedings of the American Philosophical Society 16, 579-584.

Coria, R.A., Windholz, G.J., Ortega, F. y Currie, P.J. 2019. A new dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Mulichinco Formation, Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina. Cretaceous Research 93, 33-48.

D'Emic, M. Whitlock, J. Smith, K. Fisher, D. y Wilson, J.A. 2013. Evolution of high tooth replacement rates in sauropod dinosaurs. PLoS ONE 8: e69235

Gallina, P. y Apesteguía, S. 2005. *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina. *Re*vista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie 7, 153-166.

Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*: with special reference to specimens in the Carnegie Museum. Memoirs of the Carnegie Museum 11, 175-300.

Harris, J.D. 2006. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the upper Jurassic Morrison formation of Montana, USA. Palaeontology 49, 1091-1121.

Harris, J.D. 2007. The appendicular skeleton of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana (USA). Geobios 40, 501-522.

Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. Memoirs of the Carnegie Museum 1, 1-63.

Hatcher, J.B. 1903. Osteology of *Haplocanthosaurus*, with description of a new species, and remarks on the probable habits of the Sauropoda and the age and origin of the Atlantosaurus beds. Memoirs of the Carnegie Museum 2, 1-75.

Janensch, W. 1929. Die Wirbelsaule Der Gattung *Dicraeosaurus*. *Palaeontographica* Supplement 7, 39-133.

Janensch, W. 1935. Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas (Anfang). Palaeontographica-Supplementbände, 145-248.

Janensch, W. 1947. Pneumatizität bei Wirbeln von Sauropoden und anderen Saurischiern. Palaeontographica Supplement 7, 1–25.

Janensch, W. 1961. Die Gliedmaszen und Gliedmaszengurtel der Sauropoden der Tendaguru-Schichten. Palaeontographica supplement 7, 177-235.

Marsh, O.C. 1877. Notice of New Dinosaurian Reptiles from the Jurassic formation. American Journal of Science 14, 514-516.

Marsh, O.C. 1878. Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. American Journal of Science 16, 412-414.

Rauhut, O.W.M. Remes, K. Fechner, R. Cladera, G. y Puerta, P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. Nature 435, 670-672.

Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. A new dicraeosaurid sauropod, *Amargasaurus cazaui* gen. et. sp. nov., from the La Amarga Formation, Neocomian of Neuquen Province, Argentina. Ameghiniana 28, 333-346.

Schwarz, D. y Fritsch, G. 2006, Pneumatic structures in the cervical vertebrae of the Late Jurassic Tendaguru sauropods *Brachiosaurus brancai* and *Dicraeosaurus*. Eclogae Geologicae Helvetiae 99, 65-78.

Schwarz, D., Frey, E. y Meyer, C.A. 2007: Pneumaticity and soft−tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. Acta Palaeontologica Polonica 52, 167-188.

Schwarz, E. Spalletti, L.A. Veiga, G.D. 2011. La Formacion Mulichinco (Cretácico temprano) en la Cuenca Neuquina. En: Relatorio del XVIII Congreso Geologico argentino 131e144.

Schwarz, D. Kosch, J.C. Fritsch, G. y Hildebrandt, T. 2015. Dentition and tooth replacement of *Dicraeosaurus hansemanni* (Dinosauria, Sauropoda, Diplodocoidea) from the Tendaguru Formation of Tanzania. Journal of Vertebrate Paleontology 35, e1008134.

Sereno, P.C. y Wilson, J.A. 2005. Structure and evolution of a sauropod tooth battery. In: Curry Rogers, K.A. y Wilson, J.A. (eds.) The sauropods: evolution and paleobiology. Berkeley: University of California Press 157-177.

Sereno, P.C. Beck, A.L. Dutheil, D.B. Larsson, H.C. Lyon, G.H. Moussa, B. y Wilson, J.A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. Science 286, 1342-1347.

Sereno, P.C. Wilson, J.A. Witmer, M. Whitlock, J.A. Maga, A. Ide, O. y Rowe, T.A. 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. Plos ONE 2: e1230.

Torcida, F. Canudo, J.I. Huerta, P. Montero, D. Pereda, S. y Salgado, L. 2011. *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. Acta Palaeontologica Polonica 56, 535-552.

Tschopp, E. Mateus, O. y Benson, R. B. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). PeerJ 3, e857.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2017. Osteology of *Galeamopus pabsti* sp. nov. (Sauropoda: Diplodocidae), with implications for neurocentral closure timing, and the cervico-dorsal transition in diplodocids. PeerJ 5, e3179.

Upchurch, P. Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: Weishampel, D.B. Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.) The Dinosauria (segunda edición), University of California Press 259-322.

Wilson, J.A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 19, 639-653.

Wilson, J.A. 2012. New vertebral laminae and Patterns of Serial Variation in Vertebral Laminae of Sauropod Dinosaurs. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan 32, 91-110.

Windholz, G.J. Coria, R.A. y Zurriaguz, V.L. 2019. Vertebral pneumatic structures in the Early Cretaceous sauropod dinosaur *Pilmatueia faundezi* from northwestern Patagonia, Argentina. Lethaia 1-13.

Xu, X. Upchurch, P. Mannion, P.D. Barrett, P.M. Regalado-Fernandez, O.R. Mo, J. y Liu, H. 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. Nature communications 9, 1-2700.

Zavala, C.A. 1999. Analisis estratigráfico de la Formacion Mulichinco (Valanginiano) en el centro-oeste de la Cuenca Neuquina, Provincia del Neuquen. En: XIV Congreso Geologico Argentino, 1, 7.

Zavala, C.A., 2000. Nuevos avances en la sedimentología y estratigrafía secuencial de la Formacion Mulichinco (Valanginiano) en la Cuenca Neuquina. Boletín de Informaciones Petroleras. Tercera Epoca, ano XVII, 40-54.

CAPÍTULO IV: OSTEOLOGÍA GENERAL DE *BAJADASAURUS PRONUSPINAX* (Gallina, Apesteguía, Canale y Haluza 2019)

Holotipo

El ejemplar Holotipo de *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCh-PV 75) está constituido por un cráneo casi completo, cuyos huesos preservados son: maxilar izquierdo, lagrimal izquierdo, ambos prefrontales, frontales, parietales, postorbitales y escamosales, pterigoides y cuadrados, supraoccipital, complejo exoccipital-opistótico, basioccipital, basiesfenoides, ambos proóticos, lateroesfenoides, orbitoesfenoides y dentarios, ambos angulares y espleniales, prearticular, surangular y articular izquierdo, y dientes. Además, *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCh-PV 75) esta representado por ambos proatlas, neurapófisis del atlas, axis y una vértebra cervical 5?.

Procedencia geográfica

Localidad Bajada Colorada, 40km al sur de Picún Leufú, en la Ruta Nacional Nº 40, Provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 4.1) (Gallina et al., 2019).

Contexto geológico

La Formación Bajada Colorada esta datada como Barriasiano-Valanginiano (Cretácico inferior) y su litologia esta compuesta principalmente por conglomerados, areniscas gruesas, limolitas y arcillas (Leanza et al., 2011). La misma, tiene un espesor variable que puede alcanzar los 480 metros y presenta una amplia distribución geográfica, especialmente aflorando al sur del arroyo Picun Leufú. La génesis de las sedimentitas que conforman la Formación Bajada Colorada ha sido interpretada como continental de tipo fluvial, con ríos meandrosos, cuyas energias fluctuaron de altas a moderadas (Leanza y Hugo, 1997; Leanza, 1999; Leanza et al., 2011). Ademas de *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCh-PV 75), el contenido fosilífero de esta unidad está constituido por el diplodócido *Leinkupal laticuada* y restos de troncos silicificados (Gallina et al., 2014; MMCH-Pv 63).

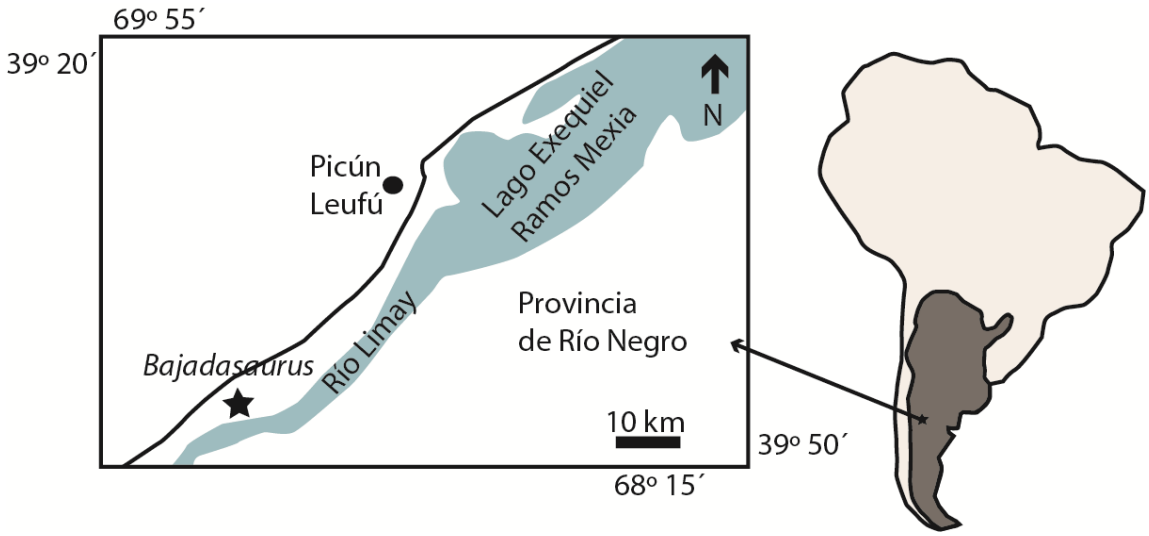


Figura 4.1. Ubicación de la localidad de procedencia de *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCh-PV 75) indiacada con una estrella. Modificado de Gallina et al. (2019).

Descripción general

El ejemplar Holotipo de *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCh-PV 75) ha sido profusamente descrito por Gallina et al. (2019). El mismo, representa uno de los pocos saurópodos dicraeosáuridos que conservaron restos craneanos en el mundo. Posiblemente, su cráneo sea el más completo dentro de la citada familia, aunque las suturas entre los huesos son difusas y presenta deformación plástica (visible especialmente en la región subcondilar y los procesos basipterigoideos). Una particularidad de la citada especie, es que los procesos basipterigoideos son incluso más desarrollados que en los otros dicraeosáuridos, como *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935). En cuanto al postcráneo, *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCh-PV 75) es muy particular cuando se lo compara con otros saurópodos dicraeosáuridos. Si bien, las espinas neurales se dirigen anterodorsalmente (Fig. 4.2), como ocurre en las vértebras cervicales anteriores y medias de la mayoría de los dicraeosáuridos, su grado de desarrollo es únicamente comparable con el de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15), diferenciándose en este aspecto de cualquier dicraeosáuridos, incluso *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-010).

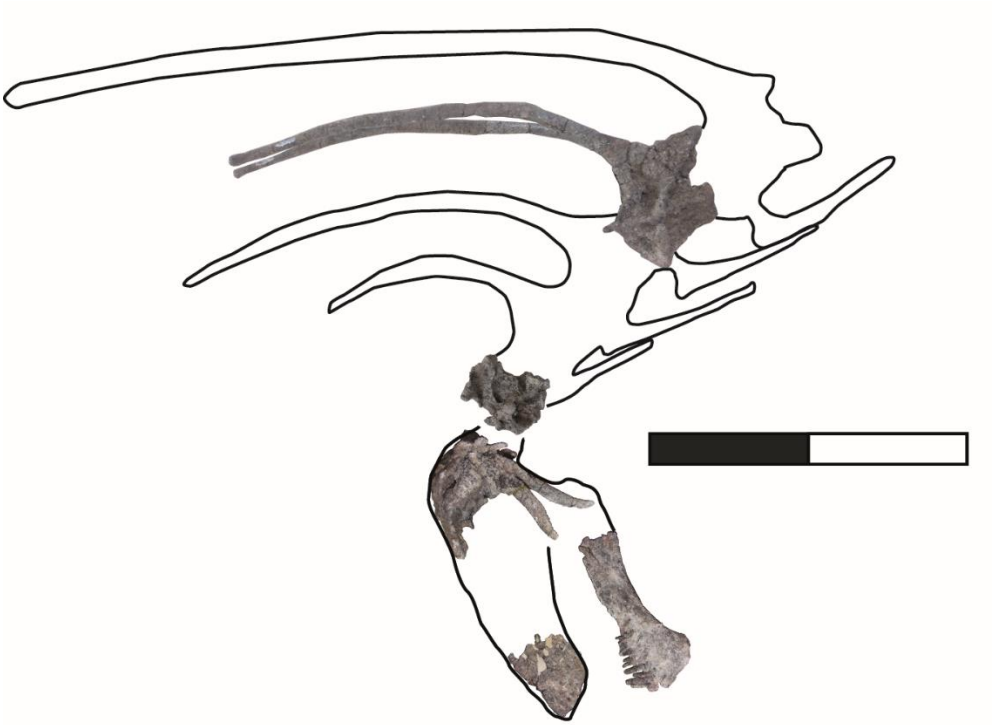


Figura 4.2. Reconstrucción del esqueleto perteneciente al ejemplar Holotipo de *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCh-PV 75) en vista lateral izquierda (modificado de Gallina et al., 2019). Escala: 50 cm.

Bibliografía

Gallina, P.A. Apesteguía, S. Haluza, A. y Canale, J.I. 2014. A diplodocid sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. PLoS ONE 9, e97128.

Gallina, P.A. Apesteguía, S. Canale, J.I. y Haluza, A. 2019. A new long-spined dinosaur from Patagonia sheds light on sauropod defense system. Scientific Reports 9. 10.1038/s41598-018-37943-3.

Janensch, W. 1935. Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas (Anfang). Palaeontographica-Supplementbände, 145-248.

Leanza, H.A. 1999. Te Jurassic and Cretaceous terrestrial beds from Southern Neuquen Basin, Argentina. Field Guide. Instituto Superior de Correlación Geológica. INSUGEO Serie Misc. 4, 1-30.

Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 1997. Hoja Geológica 3969-III - Picún Leufú, provincias del Neuquén y Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Naturales. SEGEMAR Boletín 218, 1-135.

Leanza, H.A. Sattler, F. Martínez, R.S. y Carbone, O. 2011. La Formación Vaca Muerta y equivalentes (Jurásico tardío-Cretácico temprano) en la Cuenca Neuquina. En: Leanza, H. Arregui, C. Carbone, O. Danieli, J.C. y Vallés, J. (eds.) Geología y Recursos Naturales de la provincia del Neuquén. Congreso Geológico Argentino 18, 113-129.

CAPÍTULO V: OSTEOLOGÍA DE *AMARGASAURUS CAZAUI* (Salgado y Bonaparte, 1991)

El ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) fue colectado en marzo de 1984 durante una campaña organizada por el Dr. José F. Bonaparte del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Bonaparte, 1986; Salgado y Calvo, 1992). En ese momento, este material constituyó el primer registro perteneciente a los Dicraeosauridae en el continente americano y el segundo género en el mundo de la citada familia de saurópodos. *A. cazaui* inicialmente fue dado a conocer en un trabajo muy preliminar publicado en la revista *Ameghiniana*, donde se brindó una primera descripción anatómica de los elementos rescatados (Salgado y Bonaparte, 1991). Al año siguiente Salgado y Calvo (1992), realizaron un importante estudio sobre la osteología craneal de dicho taxón. Salgado y Bonaparte, (2007) realizaron una revisión en la que se involucró *Amargasaurus cazaui*. Varios años más tarde, Paulina Carabajal et al. (2014), realizaron un estudio sobre la paleoneurología y sus implicancias en la postura del cuello.

No obstante, aunque el esqueleto de *A. cazaui* (MACN-N 15) ha sido objeto de varios estudios, su anatomía ósea de detalle es pobremente conocida. En el presente capítulo se brindan descripciones osteológicas ampliadas del citado taxón procedente del Cretácico inferior de la provincia del Neuquén.

Holotipo

MACN-N 15 corresponde a un único ejemplar del cual se ha preservado el neurocráneo, el postorbital derecho, el escamoso derecho y un fragmento del yugal del mismo lado (no mencionado en la literatura previa), el supraoccipital, exoccipital y basioccipital, los lateroesfenoides, orbitoesfenoides y un paraesfeniodes casi completo, el basiesfenoides con ambos procesos basipterigoideos y los huesos proóticos y opistóticos. El postcráneo de MACN-N 15 está constituido por 23 vértebras presacras, el cual originalmente había sido descripto como compuesto por 22 (Salgado y Bonaparte (1991). Además, se preservó un sacro fragmentario, constituido por cinco vértebras; tres vértebras

caudales medio-anteriores, una vértebra caudal posterior y numerosos cuerpos vertebrales caudales fragmentarios, tres arcos hemales, el extremo proximal de una costilla cervical y dos costillas dorsales incompletas. El esqueleto apendicular preservado está constituido por una escápula y coracoides derechos fusionados, y por un ilion, fémur, tibia, fíbula, húmero, radio y ulna izquierdos; un astrágalo y dos metatarsianos izquierdos.

Materiales referidos

MOZ-Pv 6126-1 y MOZ-Pv 6126-2 son dos vértebras dorsales anteriores, procedentes de la misma unidad, localidad y horizonte litoestratigráfico que el ejemplar Holotipo de *A. cazaui* (MACN-N 15). Las mismas fueron recuperadas en proximidad a la escavacion de la especie anteriormente citada (Pol com. pers., 2020).

Procedencia geográfica

2.5 km al Sureste del puente del Arroyo La Amarga en la Ruta Nacional Nº 40, Departamento de Picún Leufú, provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 5.1) (Salgado y Bonaparte, 1991).

Contexto geológico

La Formación La Amarga ha sido datada como Barremiano-Aptiano Inferior (Cretácico inferior) (Leanza et al., 2004). Esta unidad geológica presenta un espesor máximo de 159 metros y ha sido divida en tres subunidades. El miembro Puesto Antigual es de mayor relevancia en esta Tesis, ya que ha aportado una gran diversidad de vertebrados fósiles, entre los que se destacan los dicraeosáuridos *Amargasaurus cazaui* y *Amargatitanis macni*. El sector inferior de la Formación La Amarga (miembro Puesto Antigual), está compuesto por arenas depositadas en cauces fluviales de ríos entrelazados, con paleosuelos bien desarrollados (Leanza et al., 2004).

Diagnosis original (Salgado y Bonaparte, 1991)

Dicraeosauridae de tamaño comparable a *Dicraeosaurus hansemanni* con vértebras presacras más altas que en *Dicraeosaurus*; el proceso de partición en las espinas neurales es

más acentuado que en este género, alcanzando hasta la penúltima presacra; espinas neurales cervicales sensiblemente más largas que en *Dicraeosaurus* y de sección subcilíndrica; pleurocelos secundariamente obliterados como en *Dicraeosaurus*; 5 sacras fusionadas; pelvis y huesos apendiculares comparables a los de *Dicraeosaurus*; región temporal del cráneo con fenestras parietal y postparietal como en *Dicraeosaurus*; toberas del basioccipital fusionadas; posición y formas de las narinas externas comparable a *Dicraeosaurus hansemanni*; orbitoesfenoides robusto con la abertura del nervio olfativo grande, bordeada por un proceso óseo.

En el año 2007, los autores originales de la publicación de *Amargasaurus cazaui*, realizaron una revisión del citado taxón.

Diagnosis revisada (Salgado y Bonaparte, 2007)

Dicraeosauridae de tamaño comparable a *Dicraeosaurus hansemanni*, la porción temporal del cráneo con una fenestra parietal y postparietal, como en *Dicraeosaurus hansemanni;* posición y forma de las narinas comparable a *Dicraeosaurus hansemanni;* toberas del basioccipital fusionadas; robusto orbitoesfenoides con una gran abertura para los nervios olfatorios, bordeados por un proceso óseo; vértebras presacras más altas que en *Dicraeosaurus hansemanni;* bifurcación de la espina neural más acentuada que en la forma africana y extendiéndose hasta la penúltima vértebra dorsal; espinas neurales de vértebras cervicales más largas que en *Dicraeosaurus*, y de sección transversal subcilindrica; pleurocelo secundariamente obliterado como en *Dicraeosaurus;* cinco vértebras sacras fusionadas; huesos apendiculares comparables con *Dicraeosaurus.*

Diagnosis propuesta

Amargasaurus cazaui (MACN-N 15) es un saurópodo distinguido por (caracteres autapomórficos únicos; + caracteres autapomórficos derivados del análisis filogenético [ver cap. VII]): 1-presencia de un surco estrecho que comunica las fosas parietal y postparietal, en el supraoccipital; 2-fosa postparietal al menos cinco veces más corta que la fosa parietal y visible dorsalmente; 3-toberas del basioccipital fusionadas; 4-vértebras cervicales anteriores con una espina neural bífida dirigida posteriormente, cuya altura supera al menos una vez la longitud del respectivo centro vertebral; 5-vértebras cervicales medias con una

fosa lateral de contorno elíptico, con una robusta lámina ósea dispuesta en dirección anteroventral-posterodorsal, que divide la cavidad en dos partes, una anterior más amplia y otra posterior más pequeña; 6- primer espina neural simple ocurre en la vértebra dorsal 10, mucho más posteriormente que en otros dicraeosáuridos; 7-fosa pequeña y somera de contorno triangular en la superficie lateral de la base del pedúnculo púbico del ilion; 8- Procesos basipterigoideos paralelos, en vista posteroventral (**carácter 99**); 9-espinas neurales bífidas, dispuestas posterodorsalmente en vértebras cervicales medias (**carácter 172**); 10-presencia de una lámina espinal accesoria en vértebras cervicales posteriores (además presente en algunos diplodócidos, **carácter 208**).

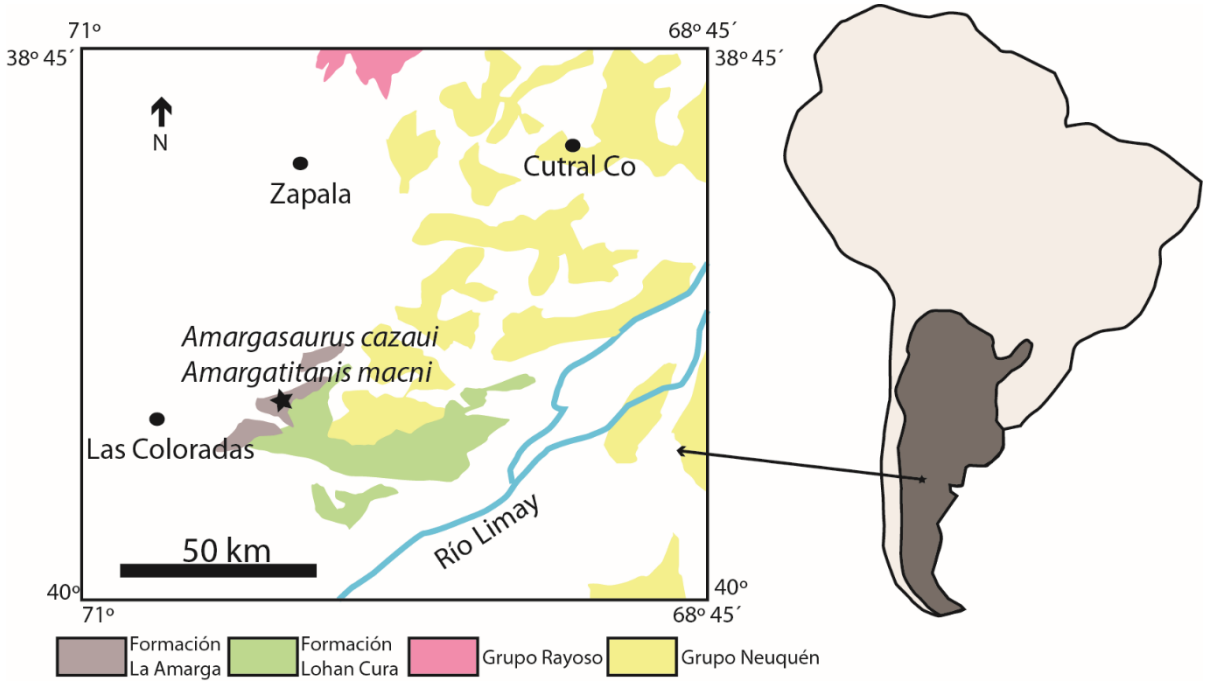


Figura 5.1. Mapa que indica la localidad de procedencia de *Amargasaurus cazaui* y *Amargatitanis macni* con un asterisco. Modificado de Apesteguía, (2007).

Descripción ampliada

CRÁNEO

El cráneo incompleto del ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) presenta órbitas amplias, como en la mayoría de los diplodocoideos tales como *Bajadasaurus*, *Dicraeosaurus*, *Kaatedocus*, *Galeamopus*, *Diplodocus* y *Limaysaurus* (Fig. 5.2) (Hatcher, 1901; Janensch, 1935; Calvo y Salgado, 1995; Tschopp y Mateus, 2013, 2016; Tschopp et al., 2015; MMCh-PV 75). En vista lateral, las mismas están delimitadas dorsalmente, a modo de techo, por amplios prefrontales que son aproximadamente tres veces más largos que altos como en *Bajadasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935; MMCh-PV 75); aunque en el taxón africano, estos huesos son considerablemente más robustos.

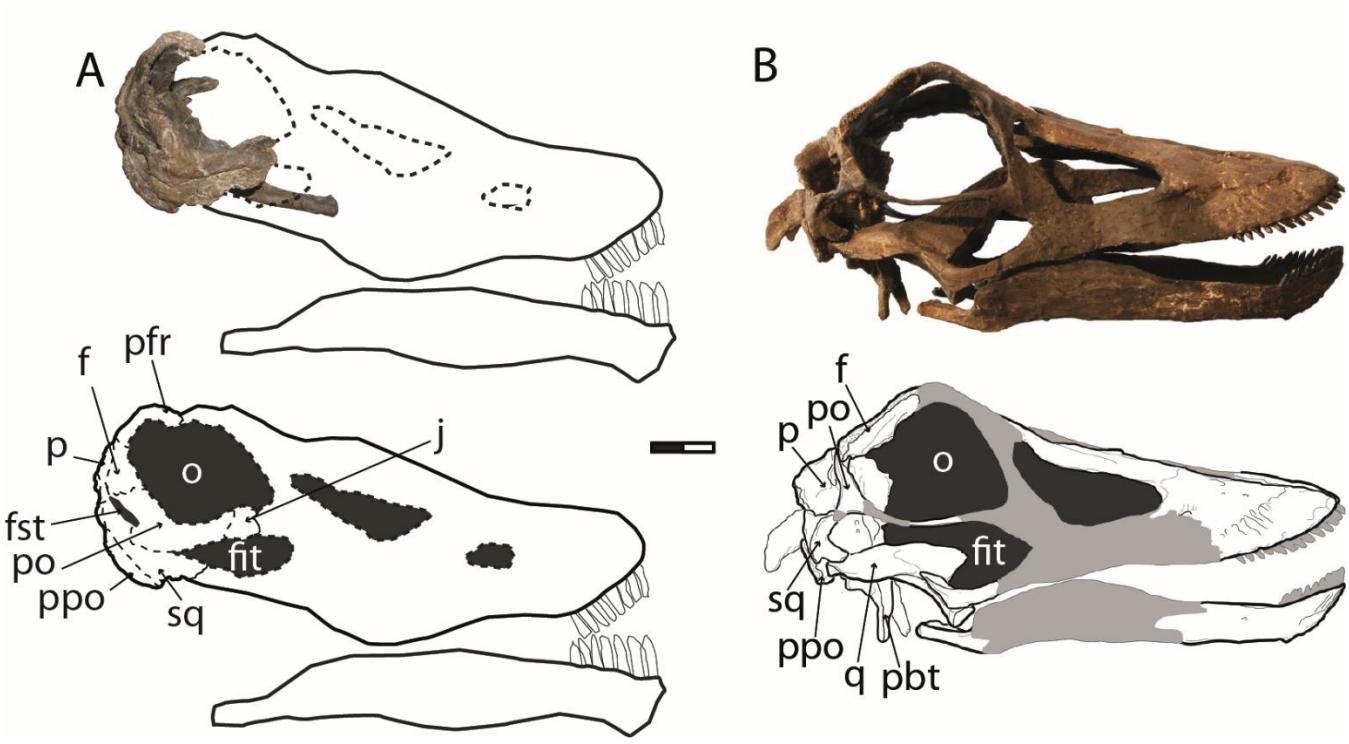


Figura 5.2. Cráneos de flagellicaudados en vista lateral. A, *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15); B, *Kaatedocus siberi* (Tschopp y Mateus, 2013). Abreviaturas: f, frontal; fit, fenestra infratemporal; fst, fenestra supratemporal; j, jugal; o, órbita; p, parietal; pbt, procesos basipterigoideos; po, postorbital; ppo, proceso paraoccipital; prf, prefrontal; q, cuadrado; sq, escamosal. Escala: 10 cm.

En *Amargasaurus*, los prefrontales en vista lateral son aproximadamente tres veces más largos que altos, al igual que en *Dicraeosaurus* y *Bajadasaurus* (Janensch, 1935; MMCH-Pv-75), aunque en las especies patagónicas este elemento es más esbelto (Fig. 5.2). Los prefrontales son curvos, cóncavos ventralmente y convexos dorsalmente, rasgo menos evidente en *Bajadasaurus*, *Dicraeosaurus*, *Lingwulong*, y *Suuwassea* (Fig. 5.2) (Janensch, 1935; Harris, 2006a; Xu et al., 2018; MMCH-Pv-75). En vista dorsal, los prefrontales son robustos y su contorno presenta una forma de "gancho", como en otros flagellicaudados, tales como *Apatosaurus*, *Kaatedocus* y *Diplodocus* (Fig. 5.3) (Marsh, 1877; 1878; Tschopp y Mateus, 2013), con una sutil concavidad posteriormente y una sutil convexidad en sentido anterior. Estos huesos se sitúan en la región anterolateral conservada del cráneo y presentan una pequeña superficie articular con los frontales anteriormente.

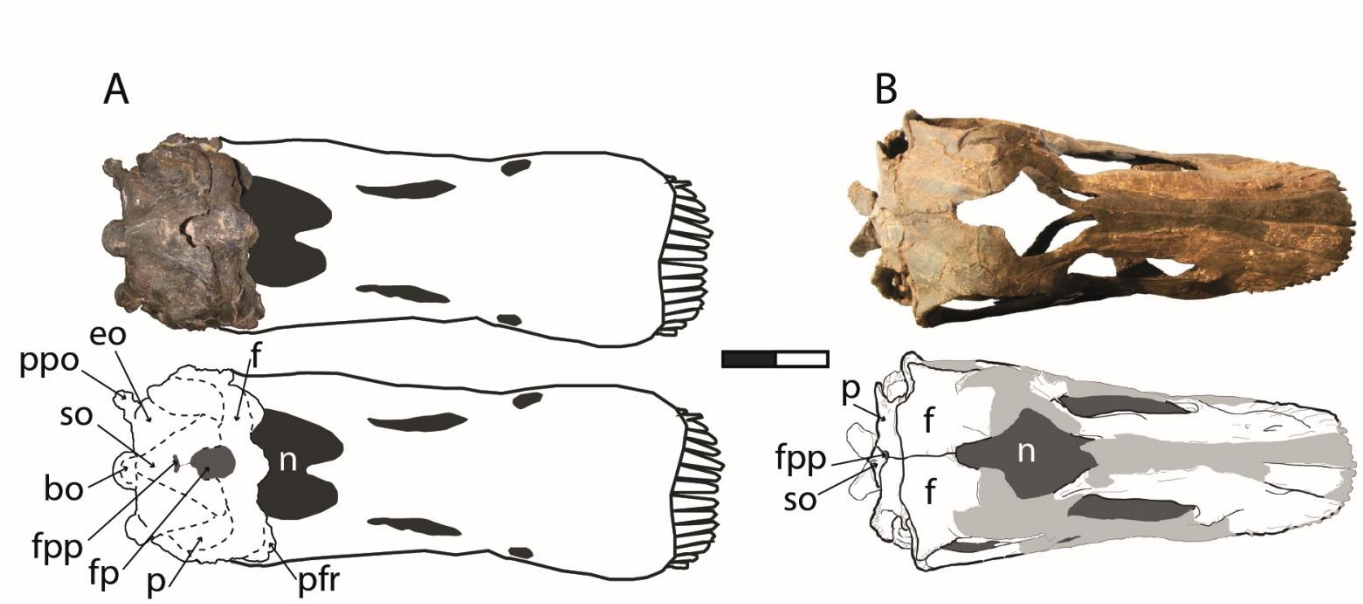


Figura 5.3. Cráneos de flagellicaudados en vista dorsal. A, *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15); B, *Kaatedocus siberi* (Tschopp y Mateus, 2013). Abreviaturas: bo, basioccipital; eo, exoccipital; f, frontal; fp, fosa parietal; fpp, fosa postparietal; n, narinas; p, parietal; pfr, prefrontal; ppo, proceso paraoccipital; prf, prefrontal; so, supraoccipital. Escala: 10 cm.

En vista lateral, los frontales son amplios, de contorno subtriangular y delimitan la parte dorsal del borde posterior de la órbita. Los frontales presentan un breve contacto con los prefrontales anteriormente y un amplio contacto con los postorbitales ventralmente y

con los parietales posteriormente. Dorsalmente, los frontales presentan un gran desarrollo y están fuertemente fusionados entre sí, como en *Bajadasaurus*, *Dicraeosaurus* y *Lingwulong* (Fig. 5.3); a diferencia del dicraeosáurido basal *Suuwassea* y los diplodocoideos no-dicraeosáuridos, cuyos frontales presentan una prominente sutura visible en la línea media (Janensch, 1935; Harris, 2006a; Tschopp et al., 2015; Xu et al., 2018; MMCH-Pv-75). Los frontales en *Amargasaurus* son más anchos que largos en vista dorsal. Estos elementos delimitan el borde anterior de una amplia fosa parietal de contorno elíptico (levemente más larga que ancha), al igual que en *Bajadasaurus*, *Dicraeosaurus*, *Lingwulong* y *Suuwassea* (Fig. 5.3) (Janensch, 1935; Harris, 2006a; Xu et al., 2018; MMCH-Pv-75).

Los parietales son modestamente visibles en vista lateral y, junto con los frontales, participan del borde dorsal de la fenestra supratemporal (Fig. 5.2). Dorsalmente los parietales son muy desarrollados, levemente más largos que anchos. Estos huesos, presentan una amplia superficie articular anterior con los frontales, delimitando los bordes laterales de la fosa parietal, como en otros dicraeosáuridos, tales como *Bajadasaurus*, *Dicraeosaurus*, *Lingwulong* y *Suuwassea* (Fig. 5.3) (Janensch, 1935; Harris, 2006a; Xu et al., 2018; MMCH-Pv-75).

En vista lateral, el postorbital es amplio y curvo. El mismo, delimita el borde posteroventral de la órbita, el borde posterior de la fenestra supratemporal y una pequeña parte del borde posterodorsal de la fenestra infratemporal. El postorbital presenta un amplio contacto con el escamoso.

En vista lateral, el escamoso es un elemento curvo, que reviste un gran desarrollo y participa en los bordes posteriores de las fenestras supratemporal e infratemporal. El margen posteroventral del escamoso presenta una proyección ósea, a modo de espolón, como en *Bajadasaurus*, *Dicraeosaurus* y *Kaatedocus* (Tschopp y Mateus, 2012).

La fenestra supratemporal es extremadamente reducida, al igual que en los cráneos de algunos dicraeosáuridos y rebbachisáuridos como *Bajadasaurus*, *Dicraeosaurus* y *Limaysaurus* (Janensch, 1935; Calvo y Salgado, 1995; MMCH-Pv-75). En los dicraeosáuridos basales *Suuwassea emiliae* y *Lingwulong shenqi*; y otros diplodocoideos, tales como *Kaatedocus* y *Diplodocus*, la citada fenestra es más amplia (Fig. 5.2) (Tschopp y Mateus, 2012; Tschopp et al., 2015). En vista lateral, la fenestra supratemporal en

Amargasaurus es de contorno elíptico y está orientada en dirección dorsoposterior-ventroanterior, cuyo eje más largo supera casi cuatro veces el más corto. La citada fenestra está delimitada posteriormente por el escamoso ventralmente, anteriormente por el postorbital, y dorsalmente, a modo de techo, por el parietal y el frontal, al igual que en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935).

Se ha conservado únicamente la región más posterior de la fenestra infratemporal, la cual es de contorno elíptico y su eje mayor se dispone en dirección posterodorsal-anteroventral, en vista lateral. La fenestra infratemporal no supera el límite posterior de la órbita (Salgado y Calvo, 1992), al igual que en otros representantes de Diplodocimorpha, tales como *Diplodocus*, *Limaysaurus* y *Nigersaurus* (Calvo y Salgado, 1995; Salgado, 1999; Sereno, et al., 1999; Wilson, 2002; Whitlock, 2011; Carballido y Sander, 2013; Tschopp et al., 2015).

En vista posterior, el cráneo de *Amargasaurus* presenta un supraoccipital amplio, cuyo contorno es romboidal. Este elemento presenta una cresta nucal de disposición sagital, con un prominente borde afilado, al igual que en los dicraeosáuridos *Bajadasaurus*, *Dicraeosaurus*, *Lingwulong* y *Suuwassea*, y en ciertos diplodócidos, tales como *Kaatedocus* y *Diplodocus* (Fig. 5.4) (Holland, 1906; Janensch, 1935; Harris, 2006a; Tschopp y Mateus, 2012; Xu et al., 2018; MMCH-Pv-75). Dorsalmente, el supraoccipital es un elemento amplio, cuyo contorno recuerda un trapecio isósceles (el supraoccipital presenta una prominente cresta de textura rugosa, larga y estrecha). Este hueso delimita el borde posterior de una pequeña fosa postparietal de contorno elíptico, casi dos veces más ancha que larga. La citada fosa, también está presente en los cráneos de los flagellicaudados *Dicraeosaurus*, *Suuwassea*, *Kaatedocus* y *Apatosaurus* y el eusaurópodo basal *Spinophorosaurus* (Janensch, 1935; Harris, 2006a; Balanoff et al., 2010; Knoll et al., 2012; Tschopp y Mateus, 2012). En *Amargasaurus* la fosa postparietal es aproximadamente cinco veces más corta que la fosa parietal y es visible dorsalmente. Los dicraeosáuridos *Bajadasaurus* y *Lingwulong* carecen de fosa postparietal (Janensch, 1935; Harris, 2006a; Xu et al., 2018; MMCH-Pv-75).

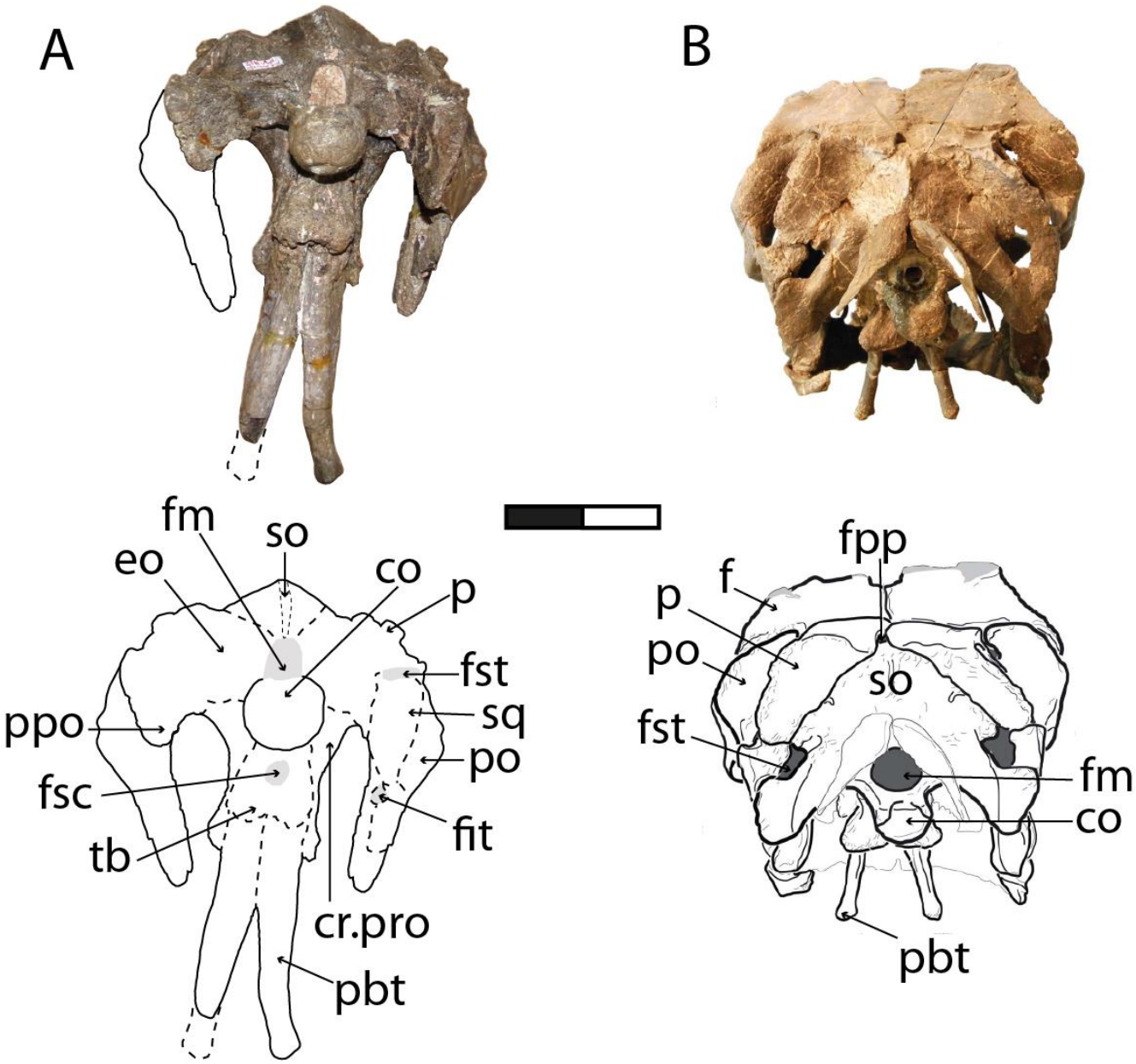


Figura 5.4. Cráneos de flagellicaudados en vista posterior. A, *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15); B, *Kaatedocus siberi* (Tschopp y Mateus, 2013). Abreviaturas: co, cóndilo occipital; cr.pro, crista proótica; eo, exoccipital; fit, fenestra infratemporal; fm, foramen magnum; fsc, fosa subcondilar; fst, fenestra supratemporal; p, parietal; pbt, procesos basipterigoideos; po, postorbital; ppo, proceso paraoccipital; so, supraoccipital; sq, escamosal; tb, toberas del basioccipital. Escala: 10 cm.

Los exoccipitales presentan un amplio contacto con los supraoccipitales y parietales. Los exoccipitales presentan cuatro depresiones con superficies rugosas, indicando la existencia de robustos músculos. Estos elementos son claramente visibles dorsalmente, como en otros dicraeosáuridos, tales como *Bajadasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935; MMCH-Pv-75); a diferencia de diplodócidos, tales como *Kaatedocus* (Tschopp y Mateus, 2012), donde los mencionados huesos son modestamente visibles dorsalmente.

Los procesos paraoccipitales en vista dorsal son prominentes, comparado con otros diplodocoideos, como *Diplodocus* y *Rebbachisaurus* (Hatcher, 1901; Calvo y Salgado, 1995); y se proyectan posterolateralmente. En *Amargasaaurus* el estado de desarrollo de los procesos basipterigoideos es comparable con el cráneo de *Bajadasaurus* (MMCH-Pv-75) en vista dorsal. Estos elementos, en *Dicraeosaurus* son considerablemente más desarrollados.

En vista posterior, el foramen magnum es amplio y de contorno oval, con la base recta. El mismo está delimitado lateralmente por los exoccipitales y dorsalmente por el supraoccipital a modo de techo.

Los procesos basipterigoideos presentan un gran desarrollo, ya que superan más de tres veces la altura del cóndilo occipital, al igual que en los cráneos de *Bajadasaurus* y *Dicraeosaurus* (Figs. 5.4 y 5.6) (Janensch, 1935-36; MMCH-Pv-75). Estas estructuras se proyectan fuertemente en sentido ventral, con ambas ramas levemente divergentes en sentido lateral. Los procesos basipterigoideos están orientados anteroventralmente en vista lateral, como en la mayoría de los diplodocoideos, tales como *Diplodocus*, *Kaatedocus*, *Limaysaurus* y *Nigersaurus* (Calvo y Salgado, 1995; Salgado, 1999; Sereno et al., 1999; Wilson, 2002; Whitlock, 2011; Tschopp y Mateus, 2012; Tschopp et al., 2015). Los procesos basipterigoideos en *Amargasaurus* forman un ángulo de 45º en vista lateral.

En vista posterior, el basioccipital es robusto y de contorno circular, a diferencia de otros flagellicaudados, tales como *Bajadasaurus*, *Lingwulong*, *Suuwassea*, *Diplodocus* y *Apatosaurus*, los cuales presenta un contorno de "arriñonado", cuyo borde dorsal es cóncavo y ventral convexo (Marsh, 1877; 1878; Harris, 2006a; Balanoff et al., 2010; MMCH-Pv-75).

El basioccipital es una estructura prominente, con una superficie dorsal fuertemente cóncava y de contorno semicircular en vista dorsal, como en los cráneos de *Bajadasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935; MMCH-Pv-75), en el caso de los dicraeosáuridos basales *Lingwulong* y *Suuwassea* el basioccipital es pobremente visible en vista dorsal (Harris, 2006a; Xu et al., 2018).

Amargasaurus presenta un foramen subcondilar amplio y profundo al igual que el cráneo de *Apatosaurus ajax*, *Limaysaurus tessonei* y *Nigersaurus taqueti*. Dicho elemento no es observable en los cráneos de *Diplodocus*, *Suuwassea*, *Dicraeosaurus* y *Bajadasaurus* (Janensch, 1935; Calvo y Salgado, 1995; Harris, 2006a; Balanoff et al., 2010; Tschopp et al., 2015; MMCH-Pv-75).

En vista anterior el orbitosfenoides es amplio, de contorno subtriangular y presenta un par de forámenes ópticos (nervio II) (Fig. 5.5), como en *Bajadasaurus pronuspinax*, *Dicraeosaurus hansemanni*, *Lingwulong shenqi*, *Tornieria africana*, *Nigersaurus taqueti* y *Limaysaurus tessonei* (Janensch, 1935; Calvo y Salgado, 1995; Tschopp y Mateus, 2012; Tschopp et al., 2015; Xu et al., 2018; MMCH-Pv-75). Por el contrario, los orbitosfenoides del dicraeosáurido basal *Suuwassea emiliae* y el diplodócido *Kaatedocus siberi*, presentan un foramen único óptico (relacionado al nervio II), que está situado en la línea media del cráneo (Harris, 2006a; Tschopp y Mateus, 2012).

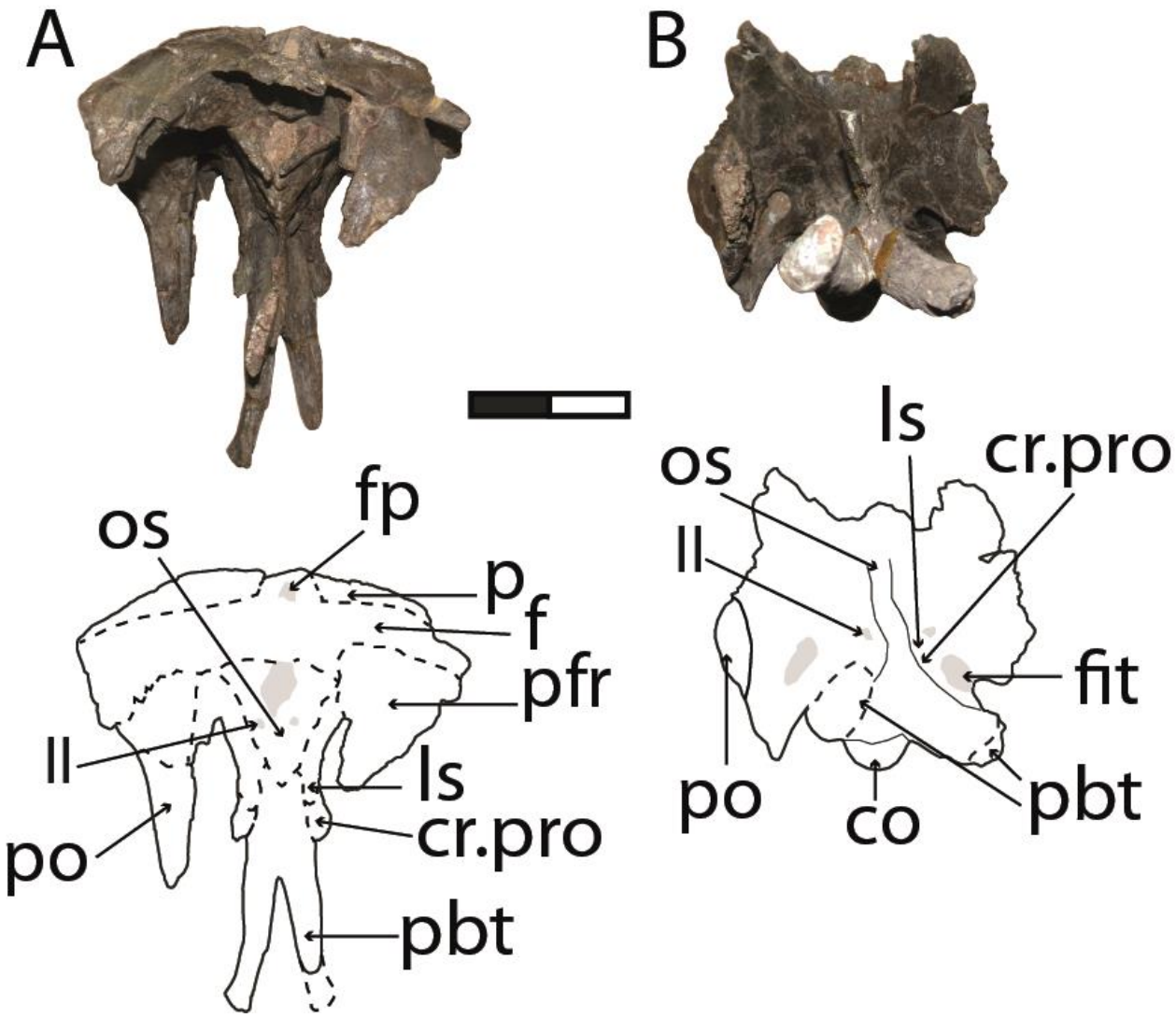


Figura 5.5. Cráneo perteneciente al ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, en vista anterior; B, en vista ventral. Aberviaturas: co, cóndilo occipital; cr.pro, crista proótica; f, frontal; fit, fenestra infratemporal; fp, fenestra parietal; II, forámen óptico; ls, laterosfenoides; os, orbitoesfenoides; p, parietal; pbt, procesos basipterigoideos; pfr, prefrontal; po, postorbital. Escala: 10 cm.

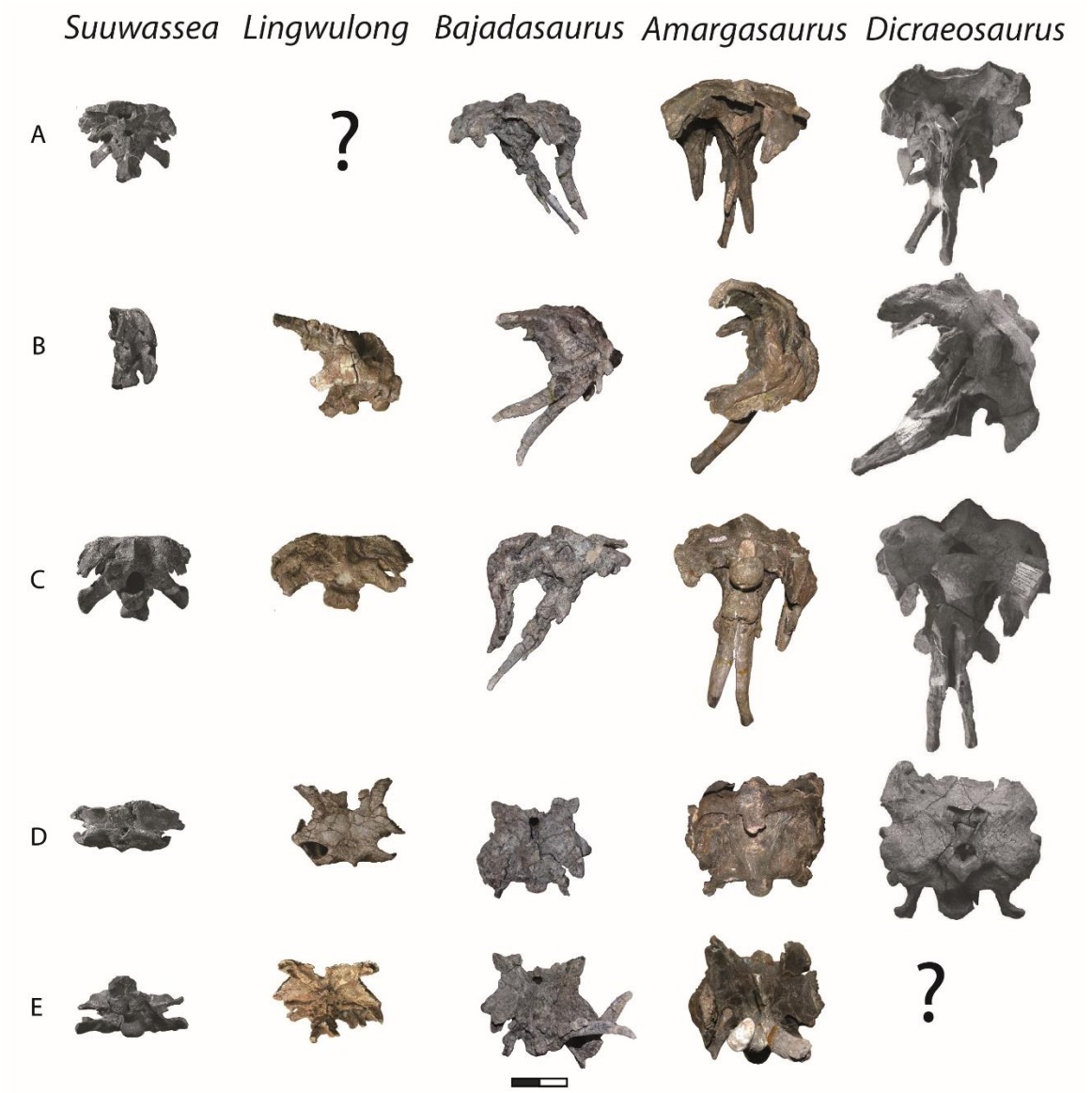


Figura 5.6. Cráneos de dicraeosáuridos. A, en vista anterior; B, en vista lateral; C, en vista posterior; D, en vista dorsal; E, en vista ventral. Imagen fuera de Escala. El signo de interrogación indica que no se han podido obtener fotografías de las vistas correspondientes. Escala: 10 cm.

Esqueleto axial:

En términos generales, la región anterior del esqueleto axial de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) revisten un mejor estado de preservación que la región posterior.

El ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) conservó la serie vertebral presacra completa. Salgado y Bonaparte (1991), reconocieron un número total de 22 vértebras presacras; no obstante, en la presente contribución se identificaron 23 vértebras presacras (Tab. 5.1). De este modo, hay una ultima vértebra dorsal articulada al sacro, ignorada en la publicación de Salgado y Bonaparte (1991).

	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V8	V9	V10	V11	V12	V13	V14	V15	V16	V17	V18	V19	V20	V21	V22
Alt. vert.	x	x	x	x	x	80	94	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	90
Long. arc.	x	x	21	25	25	28	31	29	29	30	25	27	25	20	x	26	x	19	20	x	23	23
Long. cuerp.	3	11	13	16	18	19	20	20	19	21	18	16	15	11	x	x	x	x	x	x	x	13,8
Anch. cuerp.	6,7	1,3	5,2	4,9	6,3	7	9,5	10,5	12	12	11,5	14	10	10	x	x	x	x	x	7,4	9,5	9
Anch. ant. cuerp.	5,5	x	5	6,5	7,2	8,3	7,3	9,2	12	13	15	16	15	14,4	x	x	x	x	x	11	x	x
Alt. ant. cuerp.	4,9	x	5,3	6,1	7,2	8	6,9	9	10	10,6	x	11,5	10	11	x	x	x	x	x	10,5	x	12,6
Anch. post. cuerp.	x	6	7,8	8,5	9,4	10	12,2	15,3	15,1	13	16	15	16,5	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Alt. post. cuerp.	x	6	8,5	8,5	9,4	9,9	9	12 cn	13	14,4	15	x	12,5	x	x	x	x	x	x	x	x	13
Long. proc. tran.	x	5,6	6,5	6,8	7,2	9	9,8	9,8	12	13	13,5	16	17	19	20	20	x	x	13	x	13	x
Alt. arc. neur.	6,3	8,8	9	10,5	12	14,8	15,5	16	17	15	15	14	15	x	17	x	x	x	18	20	17	15
Anch. int. prz.	x	x	4,5	5,1	6,9	7,4	6,5	6,8	8	6,1	x	9,5	5,5	6	x	6	x	x	x	x	x	x
Anch. ext. prz.	x	x	11,5	12,6	15,5	15,6	15	16,3	18,6	18,5	x	20	17	22	x	x	x	x	x	x	x	x
Anch. int. pz.	x	1,6	2,1	2,7	3,2	4	5,6	6,5	5,5	5,9	6	x	5,5	x	3,5	x	1	x	5,5	3	x	x
Anch. Ext. pz.	x	x	11,7	13	12,8	13,2	15,1	17,2	17,5	17	19	19	20	22	22	x	18	x	19	19	x	x
Anch. art. prz.	x	x	3,7	4,1	4,3	4,4	5	6	6,9	7,5	5,5	9	7,5	10	x	8,2	x	x	x	x	9	x
Long. art. prz.	x	x	6	5,5	5,6	5,4	5,4	6,1	7	7,8	8	8,8	9,5	8	x	6	x	x	x	x	5	x
Anch. art. pz.	x	4	4,2	4,2	5	5,6	6	6,1	8,7	7	7,5	8	10	x	9	x	9,5	x	10	9,5	x	6,4
Long. art. pz.	x	5,2	5,2	5,2	6	5,4	6,4	6,4	7,7	6,3	8	7,5	7	x	5,5	x	3,5	x	3,5	6	x	6
Alt. esp. neu.	x	x	x	x	x	66	79	x	x	x	43	48	x	x	x	47	x	x	51	x	x	60
Long. esp. neu.	x	x	x	1,9	2,6	4,3	3,2	3,7	4	4,5	4,5	3,5	3,2	3,5	3,9	5,3	4	4	3,5	5	6,5	9
Anch. esp. neu	x	x	x	3	2,8	2,3	3	3	2,7	2,8	3	2,8	2,2	2,3	2,5	3	4,2	3,4	3,4	4,7	5,2	x

Tabla 5.1. Medidas de las vértebras presacras de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) expresadas en cm. Alt. ant. cuerp, Altura de la cara articular anterior del cuerpo vertebral; Alt. arc. neu, altura desde la base del arco neural hasta el borde dorsal de las postzigapófisis; Alt. esp. neu, altura de la espina neural, tomada desde la base hasta el ápice; Alt. post. cuerp, altura de la cara articular posterior del cuerpo vertebral; Alt. vert, altura de la vértebra; Anch. Ant. cuerp, ancho de la cara articular anterior del cuerpo vertebral; Anch. art. prz, ancho de la carilla articular de la prezigapófisis; Anch. art. pz, Ancho de la carilla articular de la postzigapófisis; Anch. cuerp, ancho de la región media del cuerpo vertebral; Anch. esp. neu, ancho de la espina neural tomado en la altura media; Anch. ext. prz, ancho externo entre las prezigapófisis; Anch. ext. pz, ancho externo entre las postzigapófisis; Anch. int. prz, ancho interno entre las prezigapófisis; Anch. int. pz, ancho interno entre las postzigapófisis; Anch. Post. cuerp, ancho de la cara articular posterior del cuerpo vertebral; Long. arc, longitud del arco neural (entre las prezigapófisis y las postzigapófisis); Long. art. prz, longitud de la carilla articular de la prezigapófisis;

Long. art. pz, Longitud de la carilla articular de la postzigapófisis; Long. cuerp, longitud del cuerpo vertebral (sin cóndilo); Long. esp. neu, Espesor anteroposterior de la espina neural tomada a la altura media; Long. proc. tran, longitud de los procesos transversos desde el plano sagital; V, vértebra; X, desconocido.

VÉRTEBRAS CERVICALES

Las primeras dos vértebras cervicales (atlas y axis) son elementos poco representados en el registro fósil de los Dicraeosauridae. Se las conoce en *Amargasaurus cazaui*, *Suuwassea emiliae* y *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929; Salgado y Bonaparte, 1991; Harris, 2006b; MACN-N 15).

El atlas de *Amargasaurus* presenta un buen estado de preservación (Fig. 5.7). Este elemento conservó el intercentro fusionado a la neurapófisis y permanece articulado con el axis. Es bajo dorsoventralmente y presenta una cara articular anterior cóncava.

En vista anterior, el cuerpo vertebral es de contorno circular. El canal neural es muy amplio y de contorno triangular con vértices redondeados. Además, como en *Suuwassea emiliae* (Harris, 2006b), el atlas tiene una fosa condiloidea conectada con el canal neural, que en *Amargasaurus cazaui* es mucho más pequeña.

En vista lateral, el cuerpo vertebral es casi dos veces más alto que largo y convexo en dirección dorsoventral. Carece de depresiones y fosas laterales y su borde ventral es cóncavo. Además, la superficie lateral presenta un leve abultamiento en el sector medio del centro vertebral. Por otro lado, el arco neural es levemente más alto en dirección dorsoventral que su respectivo cuerpo.

En vista ventral, el cuerpo vertebral es corto en dirección anteroposterior y presenta una somera depresión, situada en el sector posterior. Además, al igual que el atlas de *Suuwassea emiliae* (Harris 2006b), presenta dos prominentes quillas en ambos sectores posterolaterales.

En vista dorsal, las postzigapófisis son muy amplias y están fuertemente proyectadas posteriormente, estando completamente fusionadas a la vértebra subsiguiente (axis).

El axis está bien preservado, ya que solo carece de la mitad posterior de la postzigapófisis derecha y del extremo distal de la espina neural (Fig. 5.7). Este elemento presenta un cuerpo vertebral opistocélico y una espina neural simple (no bífida). El axis de *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929) presenta una espina neural simple considerablemente más ancha que la de *Amargasaurus*. Dentro de los Dicraeosauridae, el axis de *Suuwassea emiliae* es particular, ya que presenta una espina neural sutilmente bífida (Harris, 2006b). La espina neural del axis de *Amargasaurus* presenta una forma de "U" en sección transversal, cuya convexidad se orienta anteriormente y la concavidad lo está posteriormente.

En vista lateral el cuerpo vertebral es casi dos veces más largo que alto, siendo su borde ventral levemente cóncavo. La parapófisis es muy robusta y está situada en el sector anteroventral del centro vertebral, al igual que en *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929). Hay una fosa de contorno elíptico, alargada en dirección anteroposterior, situada en la parte ventral del elemento; como en *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929). Dicha fosa es levemente más profunda en el sector anterior y está delimitada dorsalmente por una amplia lámina centroparapofisial posterior. Por otro lado, el cuerpo vertebral presenta una amplia depresión que ocupa casi toda su superficie lateral del cuerpo vertebral, condición que recuerda a *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929) y *Suuwassea emiliae* (Harris, 2006b). La misma, en *Amargasaurus* presenta un amplio y profundo pleurocelo de contorno elíptico en la región anterior, como en el axis de *Bajadasaurus* (MMCh-PV 75). Posiblemente el mismo esté relacionado con cámaras neumáticas internas, como en los diplodócidos, tales como *Diplodocus* y *Apatosaurus* (Wedel 2003, 2005, 2007). Por otra parte, el arco neural es casi tan largo como el cuerpo, siendo la diapófisis alta (dorsoventralmente) y extremadamente corta en dirección anteroposterior. La base del arco neural presenta dos depresiones someras, situadas anteroventralmente y posteroventralmente a la diapófisis. El arco neural (aunque incompleto) supera dorsoventralmente casi tres veces la altura del cuerpo y presenta una esbelta lámina

postzigodiapofisial, que delimita anterodorsalmente una pequeña y profunda fosa de contorno triangular. Las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias, están dispuestas en sentido ventroposterior y superan completamente el borde posterior del cuerpo vertebral. La espina neural es robusta y se proyecta fuertemente en sentido posterior, como en *Dicraeosaurus* y *Suuwassea*, aunque en el taxon patagónico la inclinación es mayor (Janensch, 1929; Harris, 2006b). La espina neural del axis de *Amargasaurus* presenta una lámina preespinal muy prominente.

En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, levemente más alto que ancho y su cara articular es fuertemente cóncava. El canal neural también es de contorno elíptico, considerablemente más alto que ancho, ambos márgenes laterales del canal son laminares. Los procesos transversos se proyectan lateralmente y presentan una amplia y profunda fosa en su superficie posterior. Las postzigapófisis están dispuestas en dirección ventrolateral, en planos que convergen entre sí formando un ángulo de 140°. Dichas estructuras articulares se ubican muy próximas entre sí y están separadas por una lámina intrapostzigapofisial extremadamente reducida. La espina neural es simple y presenta una profunda fosa postespinal que la recorre longitudinalmente hasta el sector medio de las postzigapófisis, similar a la condición presente en el axis de *Dicraeosaurus hansemanni* y *Suuwassea emiliae* (Janensch, 1929; Harris, 2006b).

En vista ventral el cuerpo vertebral presenta un contorno similar a un reloj de arena, cuyo extremo anterior es un poco más amplio transversalmente que el posterior, y la región media es extremadamente estrecha en sentido transversal. Los procesos transversos se proyectan lateralmente. Las carillas articulares de las postzigapófisis son muy amplias, de contorno elíptico cuyo eje mayor es posterolateral. La espina neural está fuertemente proyectada en sentido posterior, con un profundo surco longitudinal en su cara posterior que se extiende hasta el extremo más distal.

En vista dorsal los procesos transversos se proyectan lateralmente y se ubican en el sector medio del elemento vertebral. Las postzigapófisis están proyectadas posterolateralmente. Los procesos transversos y las postzigapófisis casi coinciden respecto a su proyección lateral, superando levemente la primera a la segunda. La espina neural

presenta una prominente lámina preespinal, la cual es larga y muy estrecha en sentido transversal.

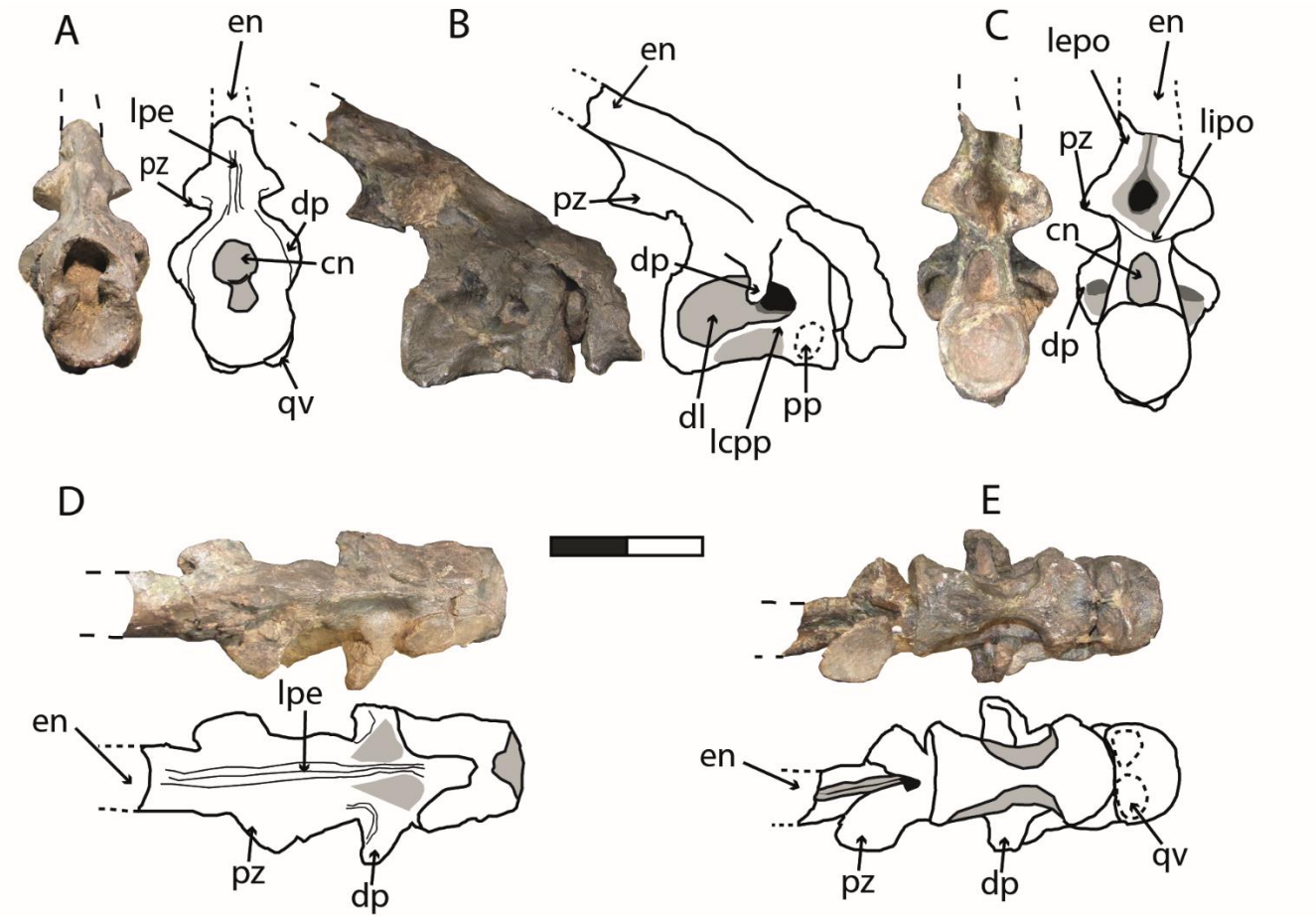


Figura 5.7. Atlas y axis de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; en, espina neural; lcpp, lámina centroparapofisial posterior; lepo, lámina espinopostzigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lpe, lámina preespinal; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 3 de *Amargasaurus* (MACN-N 15) (Fig. 5.8) carece del extremo distal de la espina neural bífida. Las mismas presentan un contorno elíptico en sección transversal, cuyo eje mayor es el anteroposterior. Tal como lo exponen Salgado y Bonaparte (1991), el cuerpo vertebral es fuertemente opistocélico y más largo que alto,

como en la mayoría de las vértebras cervicales de los eusaurópodos, tales como *Dicraeosaurus*, *Diplodocus*, *Leinkupal* y *Cathartesaura* (Hatcher, 1901; Janensch 1929; Tschopp y Mateus, 2016; MMCh PV- 63; MPCA- 232).

En vista anterior el cuerpo vertebral es pequeño, de contorno circular y fuertemente convexo. Las parapófisis son robustas y se dirigen ventrolateralmente, al igual que en *Dicraeosaurus* y *Suuwassea emiliae*, (Janensch, 1929; Harris 2006b). El canal neural es pequeño y de contorno elíptico, sutilmente más alto que ancho. Los procesos transversos son muy robustos y se dirigen ventrolateralmente, como en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). Además, las láminas centroprezigapofisiales se fusionan dorsalmente con las láminas prezigodiapofisiales formando una estructura muy prominente y delimitando ventralmente una amplia fosa. Las carillas articulares de las prezigapófisis se disponen dorsomedialmente, en planos que convergen formando un ángulo de 130°; estando conectadas por medio de una lámina intraprezigapofisial esbelta y poco desarrollada. La vértebra además presenta una lámina prezigodiapofisial y, al igual que la tercer vértebra presacra de *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929), espinas neurales bífidas muy desarrolladas y proyectadas dorsalmente, aproximadamente paralelas. Por el contrario, la tercera vértebra presacra de *Suuwassea emiliae* presenta una espina neural simple (Harris, 2006b).

En vista lateral el cuerpo vertebral es considerablemente más largo que alto; siendo el extremo anterior más bajo dorsoventralmente que el extremo posterior. El borde ventral del cuerpo vertebral es cóncavo y presenta una esbelta lámina centroparapofisial posterior. La carilla articular de la parapófisis es amplia, de contorno elíptico y, al igual que en las vértebras cervicales anteriores de *Dicraeosaurus hansemanni* y *Suuwassea emiliae* (Janensch, 1929; Harris, 2006b), estas estructuras son muy robustas. La superficie lateral del cuerpo vertebral es cóncava en dirección anteroposterior y dorsoventral; la misma presenta una amplia fosa, a modo de pleurocelo, de contorno circular en la región anteroventral del mismo. Únicamente en vista lateral derecha, la citada fosa presenta una lámina ósea horizontal en su interior, de modo que la misma queda dividida en un sector dorsal y uno ventral. El arco neural se inserta en la región anterior y media del respectivo centro vertebral. La diapófisis de este elemento vertebral es robusta y de contorno

triangular. Las fosas centrodiapofisiales, prezigodiapofisiales centrodiapofisiales y postzigodiapofisiales centrodiapofisiales y espinodiapofisiales, son profundas y de contorno triangular. Al igual que en las vértebras cervicales de otros dinosaurios saurópodos (Wilson, 1999, 2002, 2012; Wilson et al., 2011), las citadas fosas están delimitadas por láminas centrodiapofisiales anterior y posterior; y láminas prezigodiapofisiales y postzigodiapofisiales. Por otro lado, las prezigapófisis de la tercera vértebra presacra de *Amargasaurus cazaui* son estructuras robustas, que se proyectan anterodorsalmente y superan levemente el borde anterior del cóndilo del centro vertebral, al igual que en las vértebras cervicales anteriores de otros diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y Rebbachisauridae indet. MMCh-Pv-49 (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). En cambio, las carillas articulares de las postzigapófisis superan completamente el borde posterior del cuerpo vertebral, como en *Bajadasaurus* (MMCh-PV 75). Por otra parte, la espina neural bífida está fuertemente proyectada posterodorsalmente, y es levemente curva en sentido posterior; en la 3er vértebra presacra de *D. hansemanni* estas estructuras están menos desarrolladas y son rectas (Janensch, 1929; Rauhut et al., 2005). La base de la espina neural bífida presenta una epipófisis poco desarrollada, al igual que en el dicraeosáurido africano.

En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, sutilmente más alto que ancho y su borde dorsal es recto. Además, la superficie posterior del cuerpo es fuertemente cóncava y su máxima profundidad ocurre en la región media. El canal neural es pequeño, de contorno elíptico y más alto que ancho. Las láminas centropostzigapofisiales son delgadas y altas en dirección dorsoventral, a modo de columna, como en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716), y delimitan lateralmente el canal neural. Las postzigapófisis son robustas y se disponen fuertemente en sentido ventral y levemente en sentido lateral. Sus carillas articulares se sitúan muy próximas entre sí, convergen en un plano que forma un ángulo de 150° y presentan en su sector medial una lámina intrapostzigapofisial muy reducida. Al igual que en las vértebras cervicales anteriores de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), este elemento vertebral presenta una epipófisis modestamente desarrollada y levemente proyectada en sentido lateral, situada por encima

de las postzigapófisis. Al igual que en vista anterior, la espina neural bífida está fuertemente proyectada en sentido dorsal, y rota en su sector distal.

En vista ventral, el cuerpo vertebral presenta un contorno similar a un reloj de arena, con los márgenes laterales cóncavos. El sector proximal es levemente más ancho que el extremo distal. La superficie ventral del cuerpo vertebral presenta un par de láminas, a modo de quillas, muy amplias y extremadamente finas. Estas delimitan lateralmente dos depresiones muy profundas de contorno elíptico (aproximadamente cuatro veces más largas que anchas), como en la vértebra cervical media de *Pilmatueia* (MLL-Pv-004). La superficie ventral de la tercera vértebra presacra de *Suuwassea emiliae* presenta una sutil quilla ventral y carece de depresiones (Harris, 2006b). La carillas articulares parapófisis son amplias, de contorno elíptico, se disponen anterolateralmente y se vinculan con láminas centroparapofisiales posteriores robustas y de gran desarrollo. Las caras articulares de las postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico, cuyo eje mayor es el posterolateral. La espina neural bífida en vista ventral es recta y se proyecta fuertemente en sentido posterior.

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias y de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más largas que anchas. Las mismas se encuentran separadas entre sí por una distancia similar a la del ancho transversal del cuerpo vertebral en el extremo anterior. La vértebra presenta láminas espinoprezigapofisiales muy desarrolladas, con un borde fuertemente cóncavo en sentido lateral y una amplia lámina intraprezigapofisial cóncava en sentido anterior. La espina neural bífida es recta y está fuertemente dirigida posteriormente; por el contrario, en la 3ra vértebra presacra de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929) y *Suuwassea* (Harris, 2006b) las mismas están sutilmente proyectadas posteriormente. Medialmente a la base de la espina neural bífida hay una estructura robusta, erosionada en su sector dorsal; la misma es de contorno elíptico (larga en dirección anteroposterior), posiblemente correspondiente a un tubérculo medio, al igual que en otros Flagellicadata, tales como *Diplodocus*, *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936; Gallina et al., 2014; MLL-Pv-004). Por otro lado, en esta vista los procesos transversos se dirigen posterolateralmente.

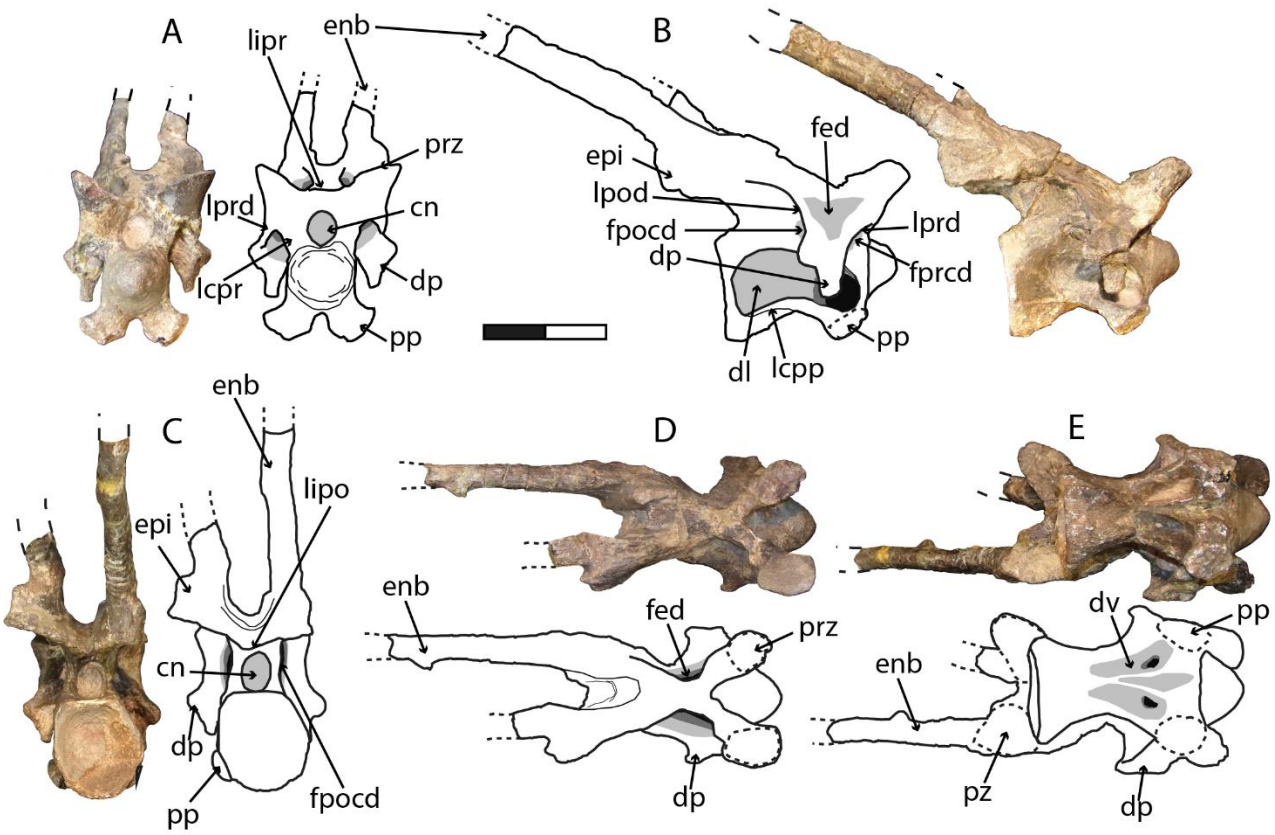


Figura 5.8. Vértebra cervical 3 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; enb, espina neural bífida; epi, epipófisis; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcpp, lámina centroparapofisial posterior; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 4 (Fig. 5.9) se conservó casi complera, unicamente carece del sector distal de la espina neural bífida, siendo cara rama elíptica en sección transversal, con el eje mayor en dirección anteroposterior. El centro vertebral es fuertemente opistocélico y más largo que alto, como en las vértebras cervicales de otros eusaurópodos, tales como *Dicraeosaurus*, *Apatosaurus* y *Cathartesaura* (Marsh, 1878; Janensch, 1929; Wilson y

Sereno, 1998; Wilson, 1999, 2002, 2012; Wilson et al., 2011; Tschopp et al., 2015; MPCA-232).

En vista anterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, sutilmente más alto que ancho y su superficie articular es fuertemente convexa. Las parapófisis y las diapófisis son estructuras muy robustas y están dirigidas ventrolateralmente, como en las vértebras cervicales anteriores de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929) y *Suuwassea emiliae* (Harris, 2006b). El canal neural es de contorno elíptico, sutilmente más alto que ancho, delimitado lateralmente por robustas láminas centroprezigapofisiales que se proyectan dorsolateralmente. Este elemento vertebral presenta además, dos pequeñas y profundas fosas centroprezigapofisiales como en las vértebras cervicales medias de *Lingwulong*, *Suuwassea*, *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MLL-Pv-004). En *Amargasaurus cazaui* estas fosas son de contorno triangular y están delimitadas dorsalmente, a modo de techo, por una delgada lámina intraprezigapofisial. Las láminas centroprezigapofisiales se fusionan dorsalmente con las láminas prezigodiapofisiales formando una estructura muy robusta, como en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). Las carillas articulares de las prezigapófisis están separadas por una distancia similar al ancho del respectivo centro vertebral y se disponen dorsomedialmente, en planos que convergen entre sí formando un ángulo de 150º. Como en la vértebra precedente, presenta una espina neural bífida muy proyectada en sentido dorsal, al igual que la vértebra cevical media de las vértebras cervicales medias de *Bajadasaurus*, *Pilmatueia*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; Salgado y Bonaparte, 1991; Rauhut et al., 2005; Tschopp et al., 2015).

En vista lateral el cuerpo vertebral es casi dos veces más largo que alto, su borde ventral es fuertemente cóncavo y presenta una fosa larga anteroposteriormente en la región posteroventral del cuerpo, al igual que vértebras cervicales de otros flagellicaudados, tales como *Pilmatueia* (MLL-Pv-004). La superficie lateral del centro es muy similar a la de la 3ra vértebra presacra, siendo cóncava dorsoventral y anteroposteriormente. Este elemento presenta una fosa neumática amplia de contorno cuadrangular en la región anteroventral del cuerpo. Además, en la región central del cuerpo vertebral hay una fosa muy reducida, levemente más amplia que la presente en la 3ra vértebra. Por otro lado, el arco neural del

elemento aquí descrito, presenta la típica configuración de láminas y fosas de Sauropoda (Wilson, 1999, 2002, 2012; Wilson et al., 2011). En el ejemplar aquí descripto, las citadas fosas presentan un contorno triangular, sus características generales son similares a las de la vértebra precedente; además, lás láminas son esbeltas y bien desarrolladas. La particularidad destacable de *Amargasaurus cazaui*, es que la fosa prezigodiapofisial centrodiapofisial presenta una lámina vertical en su interior que la divide en dos partes similares a dicha fosa lateralmente y otra lámina horizontal que la divide la fosa en un sector dorsal más amplio que el ventral. Por otra parte, la parapófisis es muy robusta, como en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929) y de contorno triangular. Nuevamente, las prezigapófisis superan levemente el borde anterior del cóndilo del cuerpo vertebral y la mitad de las carillas articulares de las postzigapófisis superan el borde posterior del cuerpo vertebral. Por encima de las postzigapófisis hay una estructura robusta, aunque poco desarrollada, similar a la presente en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), tratándose posiblemente de una epipófisis. Por otra parte, la espina neural bífida está fuertemente proyectadas posterodorsalmente, careciendo de gran parte de su sector distal. Estas estructuras son levemente curvas en sentido posterior, carácter contrario al presente en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929) y *Brachytrachelopan mesai* (Rauhut et al., 2005).

En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno circular, su borde dorsal es recto y la superficie articular posterior es fuertemente cóncava. El canal neural es pequeño y está delimitado lateralmente por láminas centropostzigapofisiales considerablemente más robustas que las de la 3er vértebra presacra. Estas láminas se disponen dorsoventralmente, a modo de columnas, como en las vértebras cervicales medias de *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). Las carillas articulares de las postzigapófisis están dispuestas fuertemente en sentido ventral y levemente en sentido lateral, en planos que convergen formando un ángulo de 130º. Estas estructuras están unidas por medio de una lámina intrapostzigapofisial, siendo la distancia entre las carillas articulares aproximadamente la mitad del ancho del cuerpo vertebral. Dorsalmente a las postzigapófisis, se ubica una epipófisis muy robusta y poco desarrollada, similar a la presente en las vértebras cervicales anteriores de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). Por otro lado, la vértebra presenta una espina neural bífida fuertemente proyectada en sentido dorsal

como en las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), *Brachytrachelopan* (MPEF-PV 1716), *Bajadasaurus* (MMCH-Pv-75) y *Pilmatueia* (MLL-Pv-002). Estas estructuras óseas en *Amargasaurus cazaui*, se aproximan entre sí distalmente. El sector medial de la base de espina neural bífida permanece sin ser preparado.

En vista ventral el cuerpo vertebral presenta un contorno similar a un reloj de arena, con el extremo anterior levemente más ancho que el extremo posterior. La superficie ventral del cuerpo vertebral es cóncava tanto en dirección anteroposterior como en sentido transversal. La misma posee una profunda fosa (posiblemente neumática) de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más larga que ancha, situada en el sector anterolateral izquierdo. La vértebra cervical media MLL-Pv-002 de *Pilmatueia*, presenta un par de depresiones de contorno elíptico en su superficie ventral, pero mucho son más pequeñas y someras que las reconocidas en *Amargasaurus*. Las parapófisis son muy robustas, de contorno elíptico y se sitúan en los sectores anterolaterales del cuerpo vertebral. Además, las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico, cuyo eje mayor es posterolateral. Al igual que la vértebra anteriormente descrita, también hay una espina neural bífida fuertemente proyectada en sentido posterior.

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias, de contorno elíptico y alargadas en dirección anterolateral. Las mismas se encuentran separadas entre sí por una distancia sutilmente menor a la del ancho transversal del cuerpo vertebral. La vértebra presenta una lámina intraprezigapofisial bien desarrollada de contorno cóncavo anteriormente y láminas espinoprezigapofisiales muy desarrolladas de contorno levemente cóncavo en sentido lateral. Por otro lado, los procesos transversos están dispuestos posterolateralmente. Además hay una espina neural bífida fuertemente dirigida posteriormente, la región medial aún no ha sido preparada. Las epipófisis presentan un modesto desarrollo y se proyectan posterolateralmente.

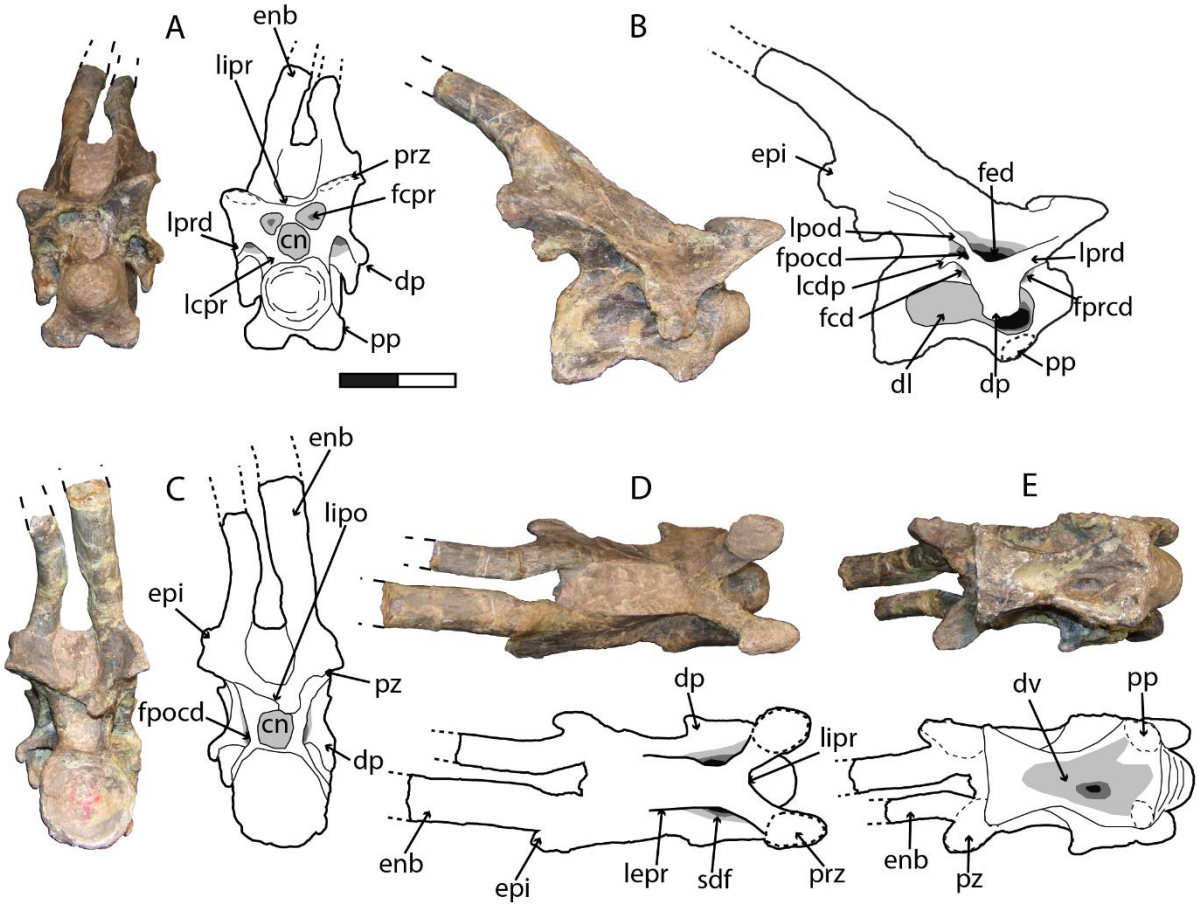


Figura 5.9. Vértebra cervical 4 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; enb, espina neural bífida; epi, epipófisis; fcd, fosa centrodiapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 5 carece de una gran parte distal de la hemiespina izquierda y casi la totalidad de la derecha (Fig. 5.10). Al igual que las vértebras precedentes, el cuerpo vertebral es fuertemente opistocélico y considerablemente más largo que alto.

En vista anterior, la superficie articular anterior del cuerpo vertebral es fuertemente convexa y de contorno circular. La parapófisis y la diapófisis son estructuras muy robustas y están dirigidas ventrolateralmente, a diferencia de *Pilmatueia* (MLL-Pv-004) donde las citadas estructuras articulares son esbeltas y se dirigen lateralmente. La región adyacente al canal neural es una zona excavada, con un canal neural pequeño de contorno circular. Las láminas centroprezigapofisiales se fusionan dorsalmente con las láminas prezigodiapofisiales formando una estructura muy robusta visible anteriormente, como en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). Las carillas articulares de las prezigapófisis están dispuestas dorsalmente y sutilmente en sentido medial, en planos que convergen entre sí formando un ángulo de 140º. La vértebra presenta una esbelta lámina intraprezigapofisial bien desarrollada y cóncava dorsalmente. Al igual que las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como, *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Bajadasaurus* y *Pilmatueia*, este elemento vertebral presenta dos espinas neurales bífidas fuertemente proyectadas en sentido dorsal (Janensch, 1929; MPEF-Pv 1716; MMCH-Pv-75; MLL-Pv-002). La base de la espina neural bífida de la vértebra presacra 5 de *Amargasaurus* es laminar, mientras que el sector medio y distal, es largo anteroposteriormente y de contorno circular en sección transversal.

En vista lateral, el cuerpo vertebral es aproximadamente dos veces más largo que alto, sin contar el cóndilo articular anterior. La parapófisis es una estructura muy robusta y en este caso está articulada con su respectiva costilla en el lado derecho. El sector conservado de dicha costilla aunque está rota en su extremo distal, parece indicar que la misma no habría superado el borde posterior de su respectivo centro vertebral, como en los demás diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y *Nigersaurus* (Berman y McIntosh, 1978; Wilson, 2002; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015). La superficie lateral del centro vertebral presenta una depresión menos pronunciada que la de la vértebra precedente. En la región anteroventral de dicha depresión se sitúa una prominente fosa, posiblemente neumática y de contorno elíptico (aproximadamente tres veces más larga que alta), cuyo eje mayor se dispone en dirección anterodorsal-posteroventral. Fosas con características similares están presentes en las vértebras cervicales medias de *Suuwassea* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; Harris, 2006b). La citada fosa en *Amargasaurus*, presenta una robusta lámina ósea dispuesta en dirección anteroventral-posterodorsal, que divide la

cavidad en dos partes, una anterior más amplia y otra posterior más pequeña. La parte anterior, a su vez, en su interior presenta otra lámina ósea que está dispuesta horizontalmente. Esta configuración de láminas en el interior de una fosa lateral parece ser exclusiva de *Amargasaurus cazaui*. El arco neural se inserta dorsalmente en la región anterior y media del cuerpo vertebral. La diapófisis es una estructura muy robusta y de contorno triangular. El elemento vertebral presenta la típica configuración de láminas y fosas de las cervicales de los saurópodos (Wilson, 1999, 2002, 2012; Wilson et al., 2011), con las mismas características que la vértebra precedente. Las prezigapófisis coinciden aproximadamente con el extremo anterior del cóndilo articular del cuerpo vertebral, mientras que las postzigapófisis superan levemente el borde posterior del respectivo centro vertebral. Estas estructuras articulares son amplias y dorsalmente a ellas se sitúan la epipófisis, aunque en este caso son menos prominentes que en las vértebras anteriormente descritas. La espina neural bífida está proyectada posterodorsalmente, a diferencia de las vértebras cervicales medias de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Bajadasaurus*, cuyas espinas neurales se proyectan en dirección anterodorsal (Janensch, 1929; MPEF-Pv 1716; MMCH-Pv-75). Estas estructuras, en *Amargasaurus* son fuertemente curvas, cuya concavidad es posterior y convexidad es anterior.

En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno circular, cuya superficie articular es fuertemente cóncava. El canal neural es amplio, de contorno cuadrangular y está delimitado lateralmente por las láminas centropostzigapofisiales, las cuales son robustas y están dispuestas dorsoventralmente a modo de columnas. Las carillas articulares de las postzigapófisis están separadas por una distancia equivalente al ancho del canal neural y separadas por una lámina intrapostzigapofisial muy poco desarrollada. Dichas carillas articulares se disponen en dirección ventrolateral, en planos que convergen formando un ángulo de 125º. Las epipófisis están pobremente desarrolladas, como en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). La espina neural bífida se proyecta fuertemente en sentido dorsal, superando al menos tres veces la altura del cótilo posterior del respectivo centro vertebral. Estas, divergen lateralmente hacia el extremo distal, como en la vértebra cervical media de *Bajadasaurus* (MMCH-Pv-75).

En vista ventral, el cuerpo vertebral es de contorno similar a un reloj de arena, cuyo extremo anterior es considerablemente más ancho que el posterior. La superficie ventral del cuerpo vertebral es fuertemente excavada tanto en dirección anteroposterior como transversalmente, siendo más profunda en la región anterior.

Ventralmente se observan dos láminas paralelas extremadamente esbeltas a modo de quillas, que delimitan lateralmente un par de fosas pequeñas de contorno elíptico. Las mismas son aproximadamente tres veces más largas que anchas. Fosas comparables están presentes en la superficie ventral de la vértebra cervical media MLL-Pv-004 asignada a *Pilmatueia faundezi*. Las carillas articulares de las parapófisis son amplias y de contorno elíptico, más largas que anchas. La parapófisis derecha se preservó articulada con la respectiva costilla; la misma es corta, como en otros taxones diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y *Nigersaurus* (Berman y McIntosh, 1978; Wilson, 2002; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015).

En vista dorsal, las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias y de contorno elíptico, cuyo eje mayor es anterolateral-posteromedial. La lámina intraprezigapofisial es esbelta y presenta una fuerte concavidad en sentido anterior. El elemento vertebral presenta además esbeltas láminas espinoprezigapofisiales levemente cóncavas lateralmente. La superficie comprendida entre la base de la espina neural bífida está rota, por lo que no es posible discernir sobre la presencia-ausencia de un tubérculo medio. Las espinas neurales bífidas están fuertemente proyectadas en sentido posterior y, gracias a una fractura natural, se aprecia que sus bases son de contorno elíptico, al menos dos veces más largas que anchas.

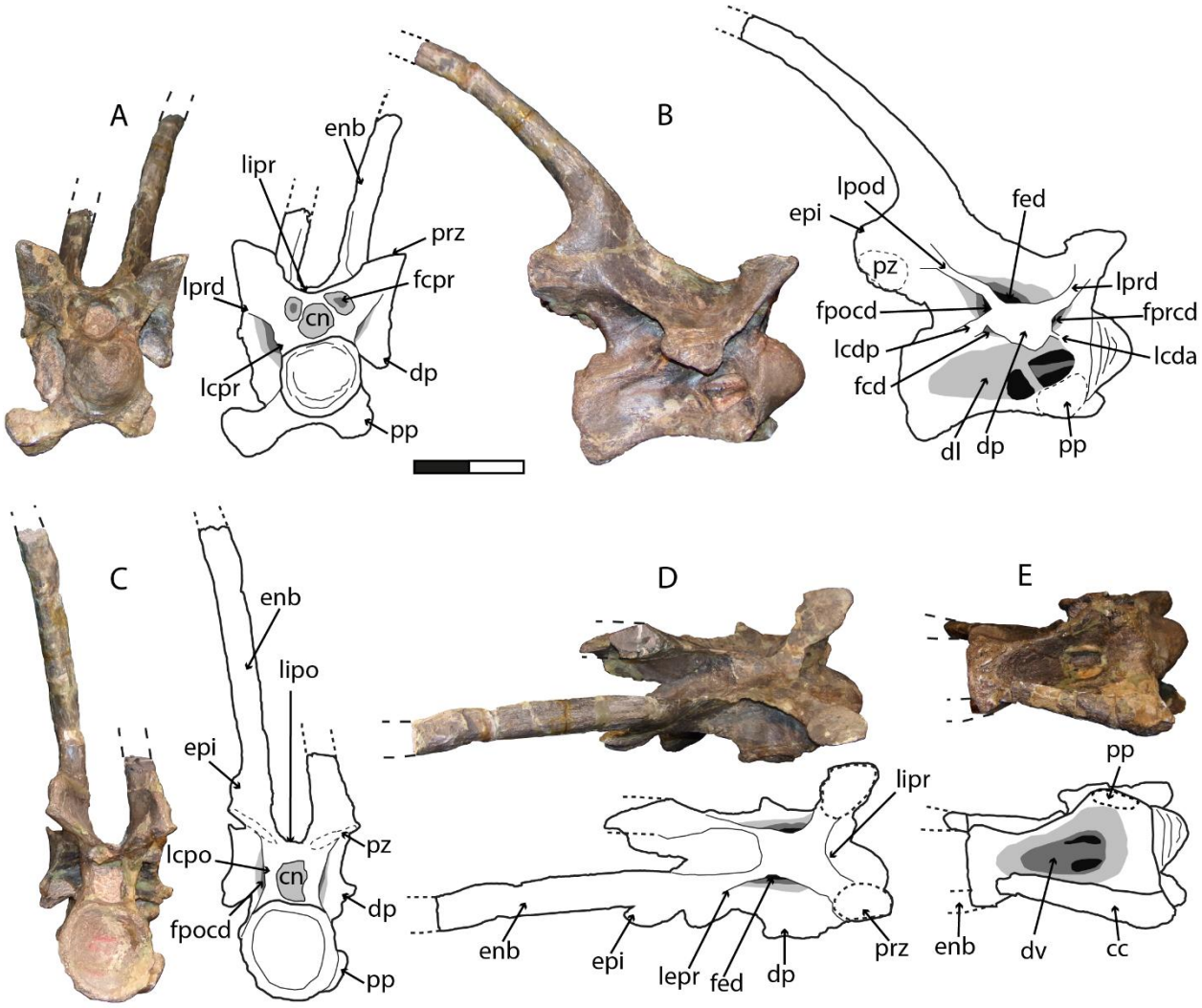


Figura 5.10. Vértebra cervical 5 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; F, vista ventral. Abreviaturas: cc, costilla cervical; cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; enb, espina neural bífida; epi, epipófisis; fcd, fosa centrodiapofisial; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 6 se preservó casi completa, únicamente carece del extremo más distal de la hemiespina izquierda (Fig. 5.11). El centro vertebral es fuertemente opistocélico, como en la mayoría de las vértebras cervicales de otros eusaurópodos, tales como *Camarasaurus*, *Saltasaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Osborn y Mook, 1919; Powel, 1992; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). El elemento presenta un arco neural que supera al menos siete veces la altura de su respectivo cuerpo vertebral, como en la vértebra cervical media de *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCH-Pv-75).

En vista anterior presenta un cuerpo vertebral pequeño, como en otros Dicraeosauridae (Janensch, 1929; Salgado y Bonaparte, 1991; Rauhut et al., 2005; Tschopp et al., 2015), y un prominente cóndilo articular de contorno circular. Las parapófisis están dirigidas en dirección ventrolateral y son considerablemente más prominentes que las de las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, indicando la presencia de robustas costillas cervicales. Al igual que en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), las láminas centroprezigapofisiales se fusionan dorsalmente con las láminas prezigodiapofisiales formando una estructura muy amplia y encerrando la fosa prezigodiapofisial centrodiapofisial, la cual es profunda y de contorno elíptico, cuyo eje mayor es dorsoventral. En la vértebra cervical media de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-004), la lámina prezigodiapofisial no es visible en vista anterior. El canal neural es pequeño y de contorno elíptico, levemente más alto que ancho. Dorsolateralmente a dicha estructura hay dos fosas centroprezigapofisiales, al igual que en las vértebras cervicales medias de otros diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus*, *Pilmatueia*, *Suuwassea*, *Apatosaurus*, *Diplodocus* y Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Harris, 2006b; MLL-Pv-004). Estas fosas en *Amargasaurus* son muy pequeñas, someras y de contorno triangular. Las carillas articulares de las prezigapófisis están dispuestas dorsomedialmente, en planos que convergen formando un ángulo de 120°, a diferencia de la vértebra cervical media de *Pilmatueia* (MLL-Pv-004), donde las carillas articulares de las prezigapófisis divergen dorsolateralmente. Las mismas, en *Amargasaurus* están separadas entre sí aproximadamente por el ancho del cuerpo vertebral. La vértebra presenta espinas neurales bífidas fuertemente proyectadas en sentido dorsal, como en otros

dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Bajadasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MMCH-Pv-75; MLL-Pv-002). Puntualmente, el gran desarrollo de estos elementos recuerda a la vértebra cervical media de *Bajadasaurus* (MMCH-Pv-75). En la vértebra presacra 6, la hemiespina derecha se ha conservado completa y la izquierda casi completa; estos elementos convergen medialmente en el sector más distal, a diferencia de las vértebras cervicales medias de otros dicraeosáuridos. La espina neural presenta una prominente lámina prezigodiapofisial visible anteriormente. Desafortunadamente el sector medio de la espina neural bífida no ha sido preparado, por lo que no puede contrastarse la presencia-ausencia de un tubérculo medio reconocido en vértebras cervicales de otros Flagellicaudata, tales como *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Leinkupal*, *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia* (Wilson, 2002; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015; MMCH-Pv 63; MLL-Pv-004), aunque es altamente probable su ausencia, ya que las vértebras presacras 3 y 5, carecen de esta estructura.

En vista lateral el cuerpo vertebral es aproximadamente dos veces más largo que alto, sin contar la superficie articular anterior. La parapófisis es una estructura muy robusta, situada en la región anteroventral del cuerpo vertebral, cuya carilla articular es amplia y fuertemente cóncava. Este elemento presenta una pequeña fosa posteroventral, de contorno elíptico, como en las vértebras cervicales de algunos diplodócidos tales como *Kaatedocus* y *Apatosaurus*, y algunos dicraeosáuridos, como *Lingwulong*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv004). Además, la superficie lateral del cuerpo vertebral presenta una amplia depresión, cuya región anterior presenta una fosa a modo de pleurocelo, con láminas internas, cuya disposición coincide con la descrita en la vértebra precedente. El arco neural coincide dorsalmente con el centro vertebral, dejando solo una pequeña parte posterior sin coincidir (sin considerar el cóndilo articular anterior). El mismo presenta una robusta diapófisis y la misma configuración de láminas (lámina centrodiapofisial anterior y posterior, lámina prezigodiapofisial y lámina postzigodiapofisial) y fosas (fosa centrodiapofisial, fosa prezigodiapofisial centrodiapofisial, fosa postzigapofisial centrodiapofisial y fosa espinodiapofisial) que la vértebra precedente. Las prezigapófisis se proyectan anterodorsalmente superando levemente el extremo anterior del cóndilo articular anterior del respectivo cuerpo vertebral, mientras que las postzigapófisis superan ampliamente el borde posterior del mismo.

Dorsalmente a las postzigapófisis, la vértebra presenta una robusta epipófisis, como en las vértebras cervicales anteriores y medias de *Dicraeosaurus* (Janensch 1929). La espina neural bífida se conservó completa, siendo su base mucho más amplia anteroposteriormente que en su sector distal (de manera que es elíptica en sección transversal en su región basal y circulare en su sector distal). El amplio desarrollo de las mismas es comparable con la vértebra cervical media de *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCH-Pv-75), con la diferencia de que en esta forma las espinas neurales se proyectan dorsoanteriormente, mientras que en *Amargasaurus*, lo hacen dorsoposteriormente y presentan una pronunciada curvatura en sentido posterior.

En vista posterior el cuerpo vertebral es pequeño, de contorno circular y presenta una profunda concavidad en su cara articular posterior. El canal neural presenta un contorno elíptico y está delimitado lateralmente por prominentes láminas centropostzigapofisiales; las cuales son verticales a modo de columnas, como en las vértebras cervicales de *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; Rauhut et al., 2005). Las carillas articulares de las postzigapófisis están separadas entre sí por un ancho similar al del canal neural, solamente separadas por una lámina intrapostzigapofisial poco desarrollada. Las citadas estructuras articulares se disponen ventrolateralmente, en planos que convergen formando un ángulo de 110°. Dorsalmente a las postzigapófisis, el elemento vertebral presenta epipófisis muy desarrolladas, como en las vértebras cervicales anteriores y medias de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). Las espinas neurales bífidas presentan las mismas características que en vista anterior y la superficie posterior de su base aún no ha sido preparado.

En vista ventral, el cuerpo vertebral presenta un contorno similar a un reloj de arena; cuya parte más corta transversalmente está situada en el sector medio-posterior (expandiéndose levemente en sentido posterior y fuertemente en sentido anterior, de manera que el extremo anterior es considerablemente más ancho que el extremo opuesto). La superficie ventral del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava (anteroposteriormente y transversalmente), tornándose más profunda en extremo anterior del elemento vertebral. Las carillas articulares de las parapófisis son amplias y de contorno elíptico; las mismas se proyectan en dirección anterolateral y sus superficies articulares son levemente cóncavas.

Posteriormente a la parapófisis izquierda, hay una amplia fosa de contorno elíptico (fosa anterolateral), aproximadamente tres veces más larga que ancha, cuyo eje mayor es anterolateral.

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias y de contorno elíptico, cuyo eje mayor es anterolateral; en la vértebra cervical media MLL-Pv-004 de *Pilmatueia* estas estructuras son significativamente más pequeñas y orientadas anteroposteriormente. La lámina intraprezigapofisial es amplia y presenta una fuerte concavidad en sentido anterior, mientras que la lámina intrapostzigapofisial es menos desarrollada y fuertemente cóncava en posteriormente. Las láminas espinoprezigapofisiales presentan un margen cóncavo lateralmente, revisten un gran desarrollo y son considerablemente más robustas que en las vértebras precedentes.

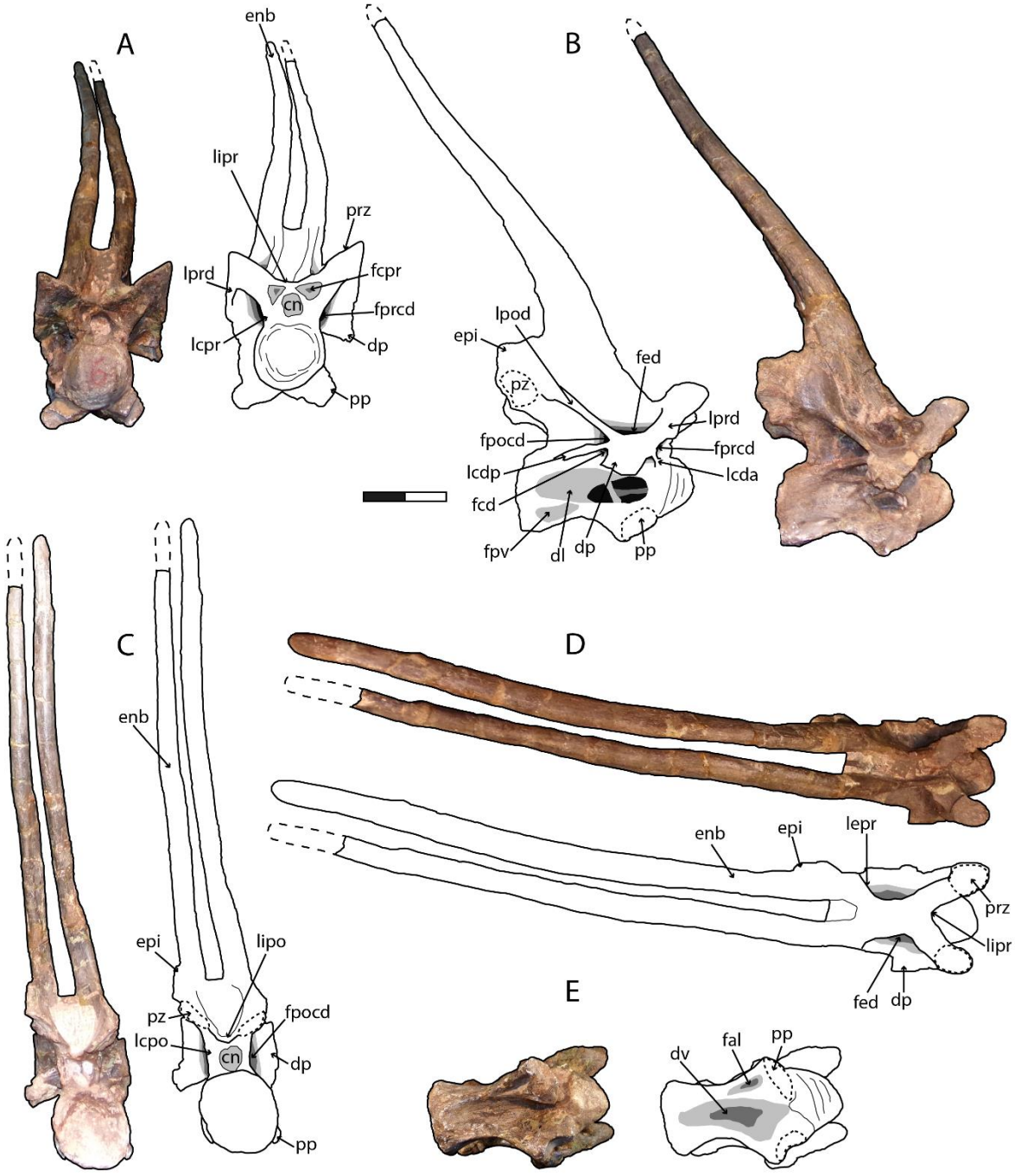


Figura 5.11. Vértebra cervical 6 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; enb, espina neural bífida; epi, epipófisis; fal, fosa anterolateral; fcd, fosa centrodiapofisial; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; fpv, fosa posteroventral;

lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 7 está casi completa, solamente se ha roto el extremo distal de las espinas neurales bífidas (Fig. 5.12). Este elemento vertebral además presenta deformación plástica, expresado mayormente en las citadas estructuras óseas dobles. La vértebra en cuestión presenta las espinas neurales más altas de toda la serie presacra. El cuerpo vertebral de este elemento es opistocélico y extremadamente bajo respecto al arco neural, siendo al menos 9 veces más bajo.

En vista anterior, el cuerpo vertebral es pequeño y de contorno circular. Las parapófisis son robustas y se disponen ventrolateralmente. Las láminas prezigodiapofisiales son verticales, mientras que las láminas centroprezigapofisiales se disponen dorsolateralmente. Ambas se unen dorsalmente formando una estructura robusta y delimitan una amplia fosa prezigapofisial centrodiapofisial de contorno triangular; al igual que en las vértebras cervicales medias de otros diplodocoideos, tales como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49, *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Suuwassea* y *Dicraeosaurus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Harris, 2006b). Por el contrario, la vértebra cervical media MLL-Pv-004, asignada *Pilmatueia*, no exhibe dicha configuración en vista anterior. Medialmente a las láminas centroprezigapofisiales hay una zona excavada, con un canal neural pequeño y de contorno elíptico. Las carillas articulares de las prezigapófisis están separadas entre sí aproximadamente por un ancho equivalente al del cuerpo vertebral y se disponen ventromedialmente, en planos que convergen entre sí en un ángulo de 100º. Ambas estructuras articulares están conectadas medialmente por una delgada lámina intraprezigapofisial bien desarrollada. La vértebra presenta una espina neural bífida fuertemente proyectada en sentido dorsal, como en otros dicraeosáuridos (Janensch, 1929; Salgado y Bonaparte, 1991; Bonaparte, 1999; Rauhut et al., 2005; Wilson, 2002; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015), su grado de desarrollo recuerda al presente en la vértebra

cervical media de *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCH-Pv-75). La espina neural bífida en la 7ª vértebra presacra de *Amargasaurus*, es la más alta de toda la serie vertebral presacra (aunque la mayoría de las espinas neurales tienen roto su extremo distal). Dichas estructuras dobles, al igual que en las vértebras precedentes, se aproximan dorsalmente entre ellas casi contactando distalmente (la región medial de la espina neural bífida no ha sido preparada). Las láminas espinoprezigapofisiales están muy desarrolladas y son robustas.

En vista lateral, el cuerpo vertebral es casi dos veces más largo que alto (sin considerar el cóndilo articular anterior) y su borde ventral es cóncavo. La parapófisis está ubicada en el extremo anteroventral del cuerpo vertebral y es una estructura muy robusta cuando se la compara con las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, como *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002; MLL-Pv-004). Estos elementos podrían sugerir que las costillas cervicales presentaban la misma característica. La vértebra presenta una fosa posteroventral de contorno elíptico, al igual que otros taxones fagallicaudados, tales como *Kaatedocus*, *Apatosaurus*, *Lingwulong*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; Tschopp y Mateus, 2017; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv004). La superficie lateral del cuerpo vertebral es cóncava dorsoventralmente y anteroposteriormente, cuya depresión es más acentuada en la región anterior del elemento (por encima de la parapófisis), como en *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-004). El arco neural se inserta dorsalmente sobre el cuerpo vertebral dejando solo una pequeña parte posterior del cuerpo sin comunicación con el arco. La diapófisis es una estructura muy robusta y esta comunicada con el cuerpo vertebral a través de las láminas centrodiapofisial anterior y posterior, prezigodiapofisial y postzigodiapofisial; las cuales delimitan las fosas centrodiapofisial, prezigapofisial centrodiapofisial, postzigapofisial centrodiapofisial y espinodiapofisial. La citada configuración de láminas y fosas también está presente en las vértebras cervicales de otros saurópodos (Wilson, 1999, 2002, 2012; Wilson et al., 2011). Las láminas centrodiapofisiales anteriores son muy reducidas, respecto a las de la vértebra precedente. Las prezigapófisis se proyectan anterodorsalmente superando levemente el extremo anterior del cóndilo, mientras que las postzigapófisis superan ampliamente el extremo posterior del cuerpo vertebral. El elemento vertebral presenta una prominente epipófisis, que recuerda

las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). La espina neural bífida es muy amplia anteroposteriormente en su base y se acorta gradualmente hacia su extremo distal. Estas estructuras están extremadamente dirigidas en dirección posterodorsal y presentan una pronunciada curvatura posteriormente, a diferencia de las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Bajadasaurus*, cuyas espinas neurales se proyectan dorsoanteriormente (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MMCH-Pv-75). El grado de desarrollo en *Amargasaurus*, es comparable con el de la vértebra cervical media de *Bajadasaurus* (MMCH-Pv-75).

En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, considerablemente más ancho que alto y su superficie articular es fuertemente cóncava. El canal neural es pequeño, de contorno elíptico y está delimitado lateralmente por láminas centropostzigapofisiales dispuestas dorsoventralmente a modo de columnas; al igual que en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002; MLL-Pv-004). Dichas láminas, son levemente más robustas que en las vértebras precedentes. Las carillas articulares de las postzigapófisis se disponen ventrolateralmente, en planos que convergen entre sí, formando un ángulo de 100º. Las mismas están separadas por una distancia equivalente a la del canal neural y se conectan medialmente a través de una reducida lámina intrapostzigapofisial. Las epipófisis son prominentes y se proyectan dorsolateralmente. La espina neural bífida presentan las mismas características que la vista anterior.

En vista ventral el cuerpo vertebral presenta un contorno similar a un reloj de arena, con un prominente cóndilo articular anterior. El extremo anterior es levemente más ancho que el extremo posterior. La superficie ventral del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava anteroposteriormente y transversalmente, tornándose más profunda en extremo anterior. La misma presenta un estrecho surco longitudinal que llega casi hasta el cóndilo articular anterior; además tiene dos pequeñas y someras fosas anterolaterales de contorno elíptico.

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias y de contorno elíptico, sutilmente más largas que anchas. Las mismas están separadas entre sí aproximadamente por un ancho equivalente al del respectivo cuerpo vertebral y están unidas mediante una amplia lámina intraprezigapofisial. Las láminas

espinoprezigapofisiales son amplias, presentan un contorno cóncavo lateralmente y son considerablemente más robustas que en las vértebras precedentes. La espina neural bífida está proyectada en sentido posterior, aunque menos acentuada que en la vértebra precedente (se observa un proceso de verticalización de la espina neural posteriormente en la secuencia de vértebras cervicales). Desafortunadamente la región medial de la base de la espina neural bífida no ha sido preparada mecánicamente.

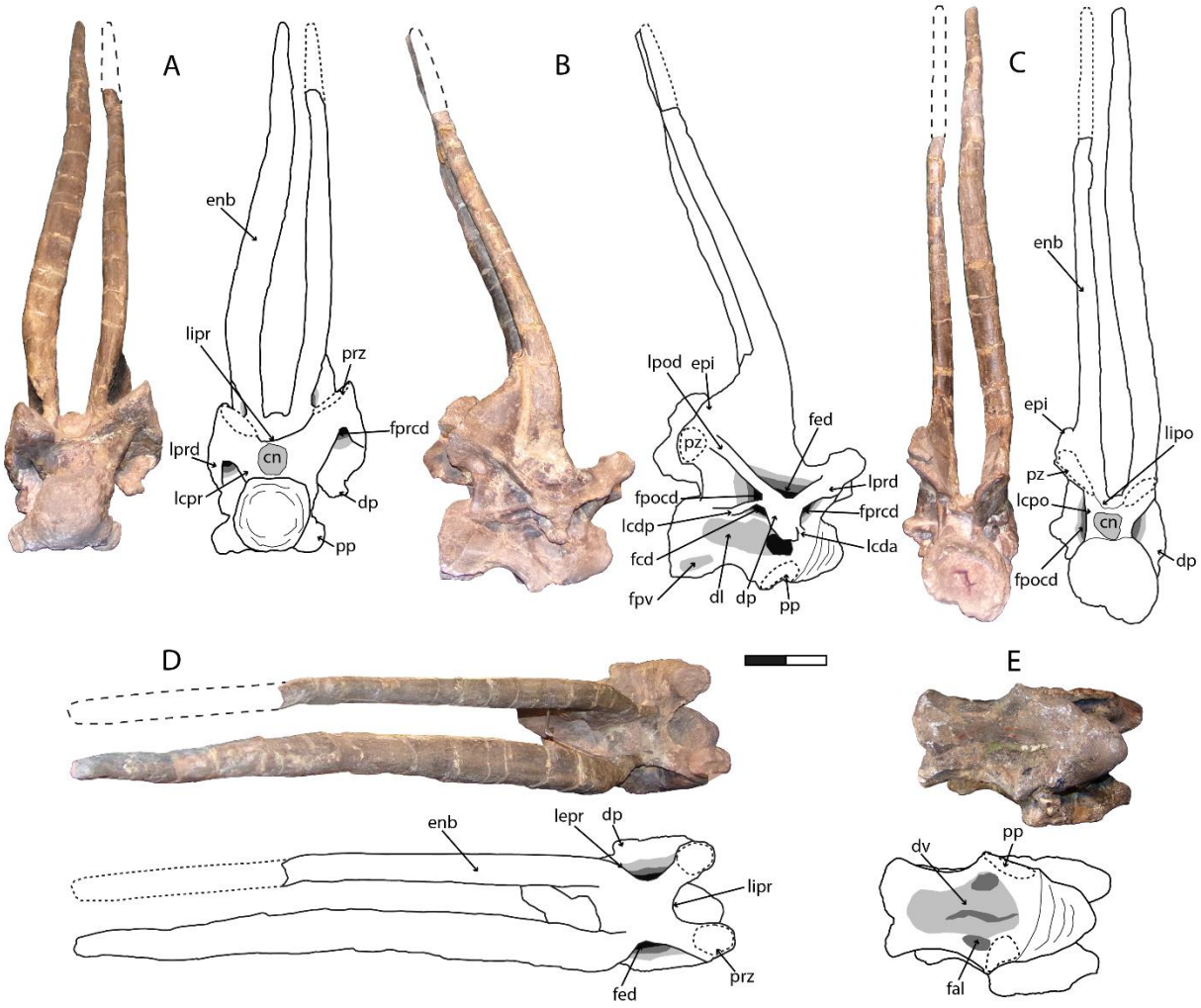


Figura 5.12. Vértebra cervical 7 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; enb, espina neural bífida; epi, epipófisis; fal, fosa anterolateral; fcd, fosa centrodiapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial

centrodiapofisial; fpv, fosa posteroventral; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 8 presenta deformación plástica en dirección dorsolateral-ventrolateral (Fig. 5.13). El elemento presenta un pequeño cuerpo vertebral fuertemente opistocélico, como en las vértebras cervicales de la mayoría de los eusaurópodos y un alto arco neural, que en este caso es al menos 7 veces más alto que su respectivo cuerpo vertebral. El arco neural, presenta espinas neurales bífidas, al igual que las vértebras cervicales de otros flagellicaudados, tales como *Diplodocus* y *Dicraeosaurus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929), cuyo gran desarrollo recuerda a *Bajadasaurus* (MMCH-Pv-75). El elemento vertebral únicamente carece de los extremos distales de las espinas neurales y de una pequeña parte de la diapófisis de ambos lados.

En vista anterior el cuerpo vertebral es pequeño y de contorno elíptico, levemente más alto que ancho. Las láminas prezigodiapofisiales y las láminas centroprezigapofisiales se unen dorsalmente formando una estructura robusta, como en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929) y delimitan una amplia fosa prezigodiapofisial centrodiapofisial de contorno triangular. La región comprendida entre las láminas centroprezigapofisiales es excavada, aunque carece de preparación mecánica. Las prezigapófisis están dispuestas dorsomedialmente en planos que convergen entre sí, conformando un ángulo de 100º y se conectan mediante una esbelta y amplia lámina intraprezigapofisial. Las espinas neurales bífidas son muy altas, superan más de cinco veces la altura del cuerpo vertebral en vista anterior; al igual que en *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCH-Pv-75). La vértebra presenta láminas espinoprezigapofisiales robustas y amplias. La región medial de espina neural bífida no ha sido preparada.

En vista lateral el cuerpo vertebral es aproximadamente dos veces más largo que alto y su superficie ventral es cóncava. Este elemento presenta una parapófisis muy robusta y de contorno elíptico (alargada anteroposteriormente), la cual está situada en el sector

medial del extremo ventral del cuerpo vertebral. La superficie lateral del cuerpo vertebral es cóncava anteroposteriormente y dorsoventralmente. La misma es más profunda en la parte anterior del elemento, como en las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como, *Lingwulong*, *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MPEF-PV 1716). Además, presenta una amplia fosa neumática de contorno elíptico, a modo de pleurocelo, en la región anteroventral del cuerpo vertebral. Esta tiene una lámina ósea horizontal en su interior que divide la fosa en dos partes. El arco neural se inserta de la misma forma que en la vértebra precedente y exhibe el mismo patrón de láminas (láminas centrodiapofisiales, prezigodiapofisiales y postzigodiapofisiales) y fosas (fosa centrodiapofisial, fosa prezigodiapofisial centrodiapofisial, fosa postzigapofisial centrodiapofisial y fosa espinodiapofisial) que en otros saurópodos (Marsh, 1878; Janensch, 1929; Wilson, 1999, 2012; Wilson et al., 2011; Tschopp et al., 2015). La espina neural bífida está fuertemente dirigida en sentido dorsal, a diferencia de la vértebra precedente. La misma presenta una fuerte curvatura en sentido posterior, a diferencia de las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Bajadasaurus* (Janensch, 1929; MMCH-Pv-75; MPEF-PV 1716). La base de la espina neural bífida es muy amplia y laminar, estrechándose y tornándose circulares (en sección transversal) hacia su extremo distal.

En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, más ancho que alto. El canal neural es pequeño, respecto a la vértebra y está delimitado lateralmente por láminas centropostzigapofisiales. Estas son robustas y se disponen dorsoventralmente, a modo de columnas, como en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002; MLL-Pv-004). Las carillas articulares de las postzigapófisis están dispuestas ventrolateralmente, en planos que convergen en un ángulo de 100º. Las citadas estructuras articulares, están separadas medialmente por una delgada y poco desarrollada lámina intrapostzigapofisial. Dorsalmente a las postzigapófisis, el elemento presenta prominentes epipófisis, como en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). La espina neural bífida presenta las mismas características que en vista anterior; el sector medio de las mismas no fue preparado.

En vista ventral, el cuerpo vertebral es de contorno similar a un reloj de arena, con un prominente cóndilo articular anterior. El extremo proximal del mismo, es considerablemente más ancho que el extremo distal. Su superficie ventral es cóncava anteroposteriormente y transversalmente, tornándose más profunda en extremo anterior. Dicha superficie presenta además dos fosas pequeñas, de contorno elíptico y alargadas anteroposteriormente. Las mismas se sitúan en la región anteromedial del cuerpo vertebral, como en la vértebra cervical media de *Pilmatueia* (MLL-Pv-004). Además, el centro vertebral presenta una fosa pequeña y somera, alargada anteroposteriormente, situada en la región anterolateral del cuerpo vertebral; posteriormente a la diapófisis.

En vista dorsal, las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias de contorno elíptico y alargadas anteroposteriormente. Estas se encuentran separadas entre sí por una distancia similar al ancho transversal del cuerpo vertebral, y unidas medialmente por una lámina intraprezigapofisial. La citada lámina está bien desarrollada y presenta una concavidad en sentido anterior, mientras que la lámina intrapostzigapofisial está poco desarrollada y presenta una concavidad en sentido posterior. La vértebra presenta además, amplias láminas espinoprezigapofisiales. Las espina neural está levemente dirigida en sentido posterior. Su sector medio aún no ha sido preparado.

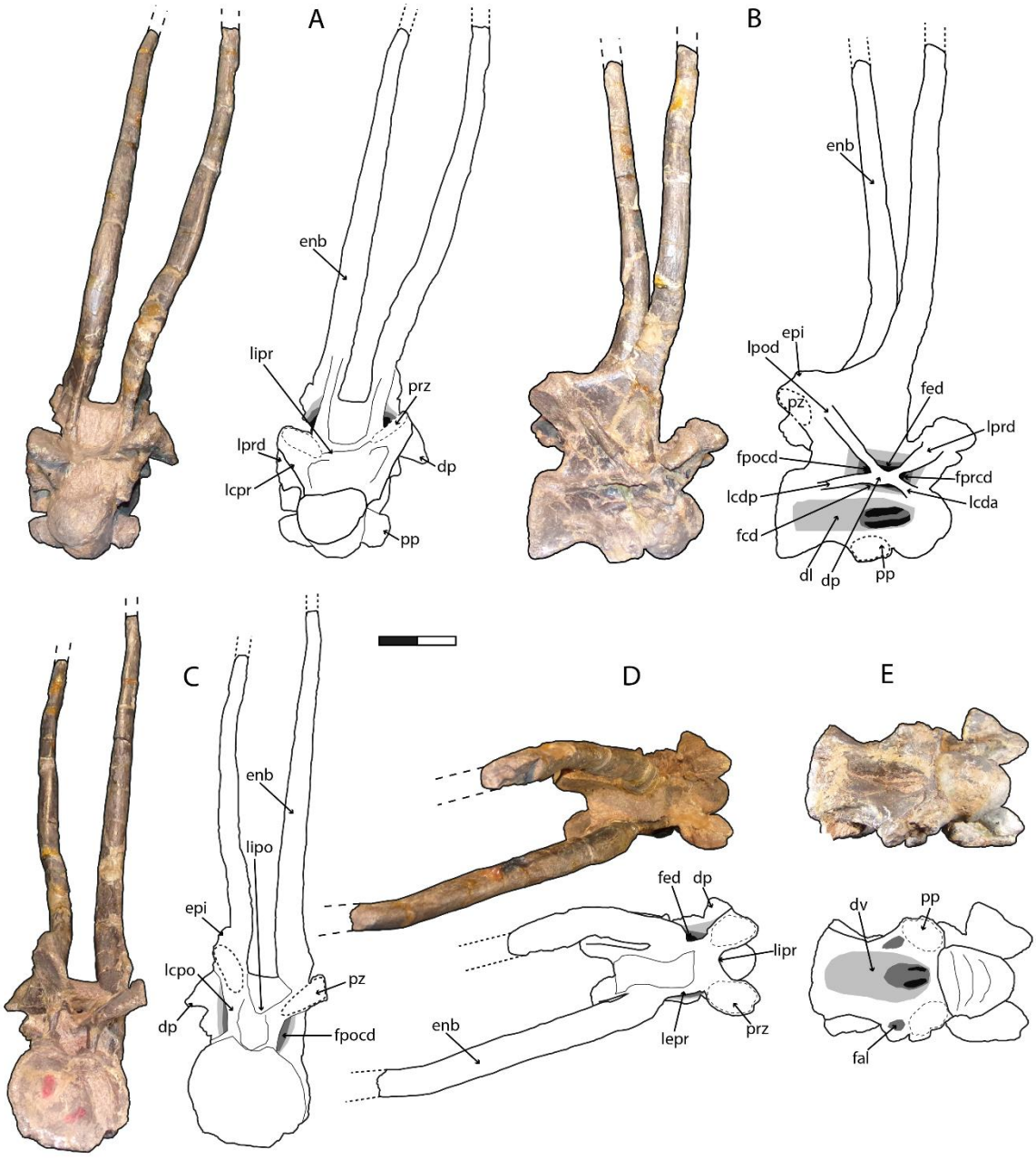


Figura 5.13. Vértebra cervical 8 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviatura: acdl, lámina centrodiapofisial anterior; alf, fosa anterolateral; cdf, fosa centrodiapofisial; cpol, lámina centropostzigapofisial; cprl, lámina centroprezigapofisial; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; enb, espina neural bífida; epi, epipófisis; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; pocdf, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; podl, lámina postzigodiapofisial; pp, parapófisis; prcdf, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; prdl,

lámina prezigodiapofisial; pvf, fosa posteroventral; pz, postzigapófisis; sdf, fosa espinodiapofisial; sprl, lámina espinoprezigapofisial; tpol, lámina intrapostzigapofisial; tprl, lámina intraprezigapofisial. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 9 se conservó casi completa, únicamente carece de los extremos distales de la espina neural bífida (Fig. 5.14). El cuerpo vertebral es largo, opistocélico y bajo, comparado con el respectivo arco neural, (que es al menos 5 veces más alto).

En vista anterior el cuerpo vertebral es considerablemente más amplio que en las vértebras precedentes. El mismo es de contorno elíptico, levemente más ancho que alto, y fuertemente convexo. Las parapófisis están dispuestas ventrolateralmente y son considerablemente más robustas que las presentes en las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como, *Brachytrachelopan mesai* y *Pilmatueia faundezi* (MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002; MLL-Pv-004). El elemento vertebral presenta robustas láminas prezigodiapofisiales y láminas centroprezigapofisiales que se fusionan dorsalmente, (visible anteriormente). Estas láminas delimitan una amplia fosa prezigodiapofisial centrodiapofisial, de contorno subtriangular. Las carillas articulares de las prezigapófisis están dispuestas dorsomedialmente, en planos que convergen entre sí, formando un ángulo de 115º. Las citadas estructuras articulares se encuentran separadas por una distancia similar al ancho del respectivo cuerpo vertebral y están conectadas medialmente, por una esbelta lámina intraprezigapofisial bien desarrollada. La vértebra presenta espinas neurales bífidas fuertemente proyectadas en sentido dorsal, cuyo estado de desarrollo recuerda las vértebras cervicales de *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCH-Pv-75). Las mismas son rectas anteriormente y presentan láminas espinoprezigapofisiales bien desarrolladas, cuya disposición es vertical (dorsoventralmente). La región medial de la espina neural bífida no ha sido preparada.

En vista lateral el cuerpo vertebral es aproximadamente dos veces más largo que alto y su borde ventral es cóncavo. Al igual que en la vértebra precedente, presenta una parapófisis muy robusta de contorno elíptico, en la región anteroventral del cuerpo vertebral, cuya superficie articular es cóncava. La superficie lateral del cuerpo vertebral es fuertemente excavada, haciéndose más profunda en el extremo anterior, como en las

vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-004). En la región anteroventral de la citada depresión, hay una amplia fosa de contorno elíptico (larga en dirección anteroposterior), posiblemente neumática. El arco neural se inserta en el cuerpo vertebral de la misma forma que la vértebra precedente y exhibe el mismo sistema complejo de láminas y fosas anteriormente descrito, también presente en saurópodos (láminas centrodiapofisiales, prezigodiapofisiales y postzigodiapofisiales); (fosa centrodiapofisial, fosa prezigodiapofisial centrodiapofisial, fosa postzigapofisial centrodiapofisial y fosa espinodiapofisial), (Marsh, 1878; Janensch, 1929; Tschopp et al., 2015). La diapófisis es amplia y robusta, a diferencia de las vértebras cervicales de *Pilmatueia* (MLL-Pv-002; MLL-Pv-004). En vista lateral, las prezigapófisis superan ampliamente el borde anterior del cuerpo vertebral, mientras que las postzigapófisis superan levemente el borde posterior del mismo. Dorsalmente a la postzigapófisis la vértebra presenta una robusta epipófisis, que recuerda las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). La espina neural bífida es amplia y laminar en la base, tornándose más cortas y de sección transversal elíptica distalmente. A diferencia de las vértebras cervicales posteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus hansemanni*, *Brachytrachelopan mesai* y *Bajadasaurus pronuspinax*, estas estructuras son verticales y presentan una leve curvatura en sentido posterior (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MMCH-Pv-75).

En vista posterior, el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, levemente más ancho que alto; siendo su borde dorsal levemente cóncavo en dorsalmente. Al igual que la vértebra precedente, la superficie articular posterior del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava. Las láminas centropostzigapofisiales son robustas y están dispuestas dorsoventralmente a modo de columnas, al igual que las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002; MLL-Pv-004). El ingreso del canal neural es pequeño respecto al tamaño del elemento vertebral y de contorno cuadrangular. Los procesos transversos están dispuestos lateroventralmente, como en las vértebras cervicales de otros diplodocoideos, tales como, *Dicraeosaurus*, *Diplodocus* y Rebbachisauridae indet. MMCh-Pv-49 (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). Las carillas articulares de las postzigapófisis se disponen ventrolateralmente, en planos que convergen entre sí y forman un ángulo de 100º. Las

citadas estructuras, están separadas entre ellas por un ancho similar al del canal neural y se conectan medialmente mediante una reducida lámina intrapostzigapofisial. Las epipófisis son estructuras prominentes y se proyectan en dirección dorsolateral, como en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). La espina neural bífida presenta las mismas características que en vista anterior.

En vista ventral, el sector más corto transversalmente está situado la parte medio-posterior del cuerpo vertebral; expandiéndose levemente en sentido posterior y fuertemente en sentido anterior (de manera que el extremo anterior es más ancho que el extremo posterior). La superficie ventral del cuerpo es excavada, (aunque menos que en la vértebra precedente), tornándose más profunda en la región anterior del mismo. El elemento vertebral presenta una pequeña fosa impar y alargada anteroposteriormente, situada en la región posterolateral derecha del cuerpo vertebral. Las carillas articulares de las parapófisis son amplias, de contorno elíptico y se disponen anterolateralmente.

En vista dorsal, las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias y de contorno elíptico. Ellas están conectadas medialmente por una amplia lámina intraprezigapofisial de contorno cóncavo anteriormente. La espina neural se proyecta en sentido dorsal y sutilmente en sentido posterior; la misma presenta prominentes láminas espinoprezigapofisiales de contorno cóncavo lateralmente. Las epipófisis son robustas y largas anteroposteriormente. La lámina intrapostzigapofisial es breve y de contorno cóncavo posteriormente. Desgraciadamente aún no ha sido preparada la región media en la base de la espina neural bífida.

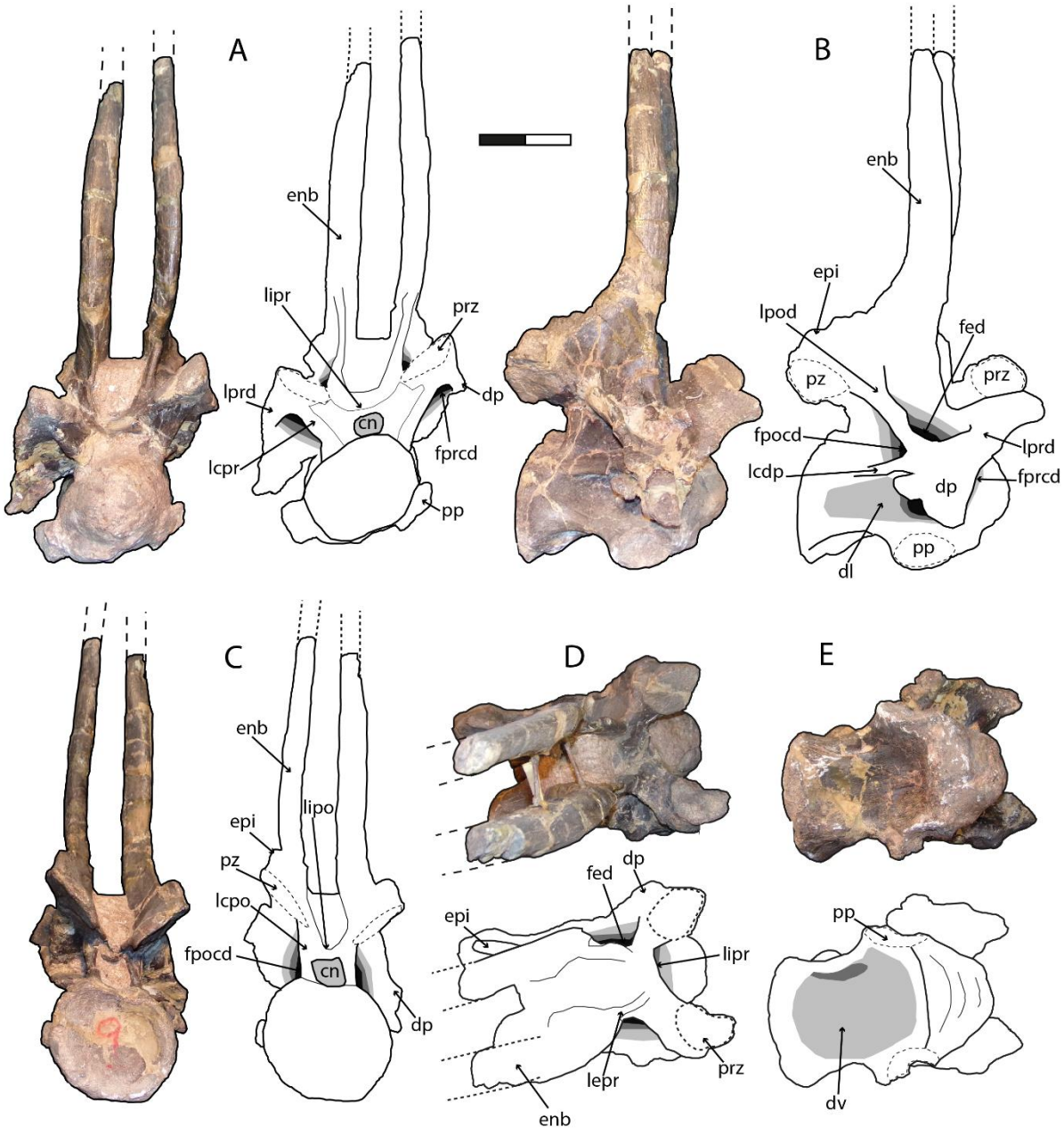


Figura 5.14. Vértebra cervical 9 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; enb, espina neural bífida; epi, epipófisis; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial;

lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 10 se conservó casi completa, aunque la superficie ventral del cuerpo vertebral está fuertemente erosionada y, el arco neural, carece prácticamente de la totalidad de la hemiespina izquierda y del extremo distal de la derecha (Fig. 5.15). Como en la mayoría de los eusaurópodos, el cuerpo vertebral es opistocélico; y al igual que las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como, *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Pilmatueia* y *Bajadasaurus*, presenta un cuerpo vertebral bajo en comparación con un alto arco neural (Janensch, 1929; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002; MMCH-Pv-75). En este caso el arco es al menos 7 veces más alto que su respectivo cuerpo vertebral, aunque se debe tener en cuenta que el sector distal de la espina neural bífida está incompleto.

En vista anterior el cuerpo vertebral es considerablemente más amplio que en la vértebra precedente, de contorno elíptico, levemente más ancho que alto y su superficie articular anterior es fuertemente convexa. Las parapófisis están dispuestas ventrolateralmente y son más robustas que en las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (MLL-Pv-002). Las láminas prezigodiapofisiales y las láminas centroprezigapofisiales se unen dorsalmente formando una estructura amplia, ventral a las carillas articulares de las prezigapófisis. Dichas láminas, delimitan una amplia fosa prezigodiapofisial centrodiapofisial. Las carillas articulares de las prezigapófisis están dispuestas dorsomedialmente, en ángulos que convergen formando un ángulo de 95º. Dichas estructuras articulares, están separadas entre sí por una distancia equivalente a la mitad del ancho del cuerpo vertebral y están conectadas mediante una esbelta y amplia lámina intraprezigapofisial. El elemento presenta una espina neural bífida proyectada en sentido dorsal. Dicha estructura es esbelta, recta y dispuesta dorsoventralmente, en contraposición a las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Pilmatueia* y *Bajadasaurus*, cuyas espinas neurales convergen dorsalmente (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002; MMCH-Pv-75). Las láminas espinoprezigapofisiales presentan un gran desarrollo y se disponen dorsoventralmente.

En vista lateral, el centro vertebral es aproximadamente dos veces más largo que alto, su borde ventral es cóncavo y presenta una parapófisis muy robusta, de contorno elíptico, en su región anteroventral. La superficie lateral del cuerpo es fuertemente excavada, haciéndose más profunda en la región anterior, como en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y la vértebra cervical media de *Pilmatueia faundezi* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-004). El elemento vertebral, presenta además, una amplia fosa de contorno elíptico (alargada anteroposteriormente), situada en la región anteroventral del cuerpo vertebral, por encima de la parapófisis. Dicha estructura, posiblemente neumática, presenta en su interior una lámina dispuesta en dirección anterodorsal-posteroventral que divide fosa en dos partes similares. El arco neural se inserta en el cuerpo vertebral de la misma forma que la vértebra precedente. Este presenta el mismo sistema de láminas y fosas descrito en la vértebra precedente; al igual que en las vértebras cervicales de otros saurópodos (Marsh, 1878; Janensch, 1929; Wilson, 1999; Wilson et al., 2011; Wilson, 2012; Tschopp et al., 2015). Además, hay una prominente lámina accesoria que conecta la espina neural con la lámina postzigodiapofisial y delimita dorsalmente una pequeña fosa accesoria y ventralmente la fosa espinodiapofisial. Las superficies articulares de las diapófisis son amplias y robustas. Las prezigapófisis superan levemente el borde anterior del cuerpo, mientras que las postzigapófisis son amplias y en este caso no superan el borde posterior del cuerpo vertebral. Las bases de la espina neural bífida están muy desarrolladas y son laminares. Dorsalmente estas estructuras se tornan cilíndricas en sección transversal. El elemento presenta una espina neural bífida proyectada en sentido dorsal y sutilmente en sentido posterior, en contraposición a las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como, *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Bajadasaurus*, cuyas espinas neurales se proyectan dorsoanteriormente en vista lateral (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MMCH-Pv-75). La curvatura de este elemento es más evidente que en la vértebra precedente, con una concavidad en sentido posterior y un convexidad anteriormente.

En vista posterior, el cuerpo vertebral es fuertemente cóncavo, de contorno elíptico (levemente más ancho que alto) y su borde dorsal es recto. Las láminas centropostzigapofisiales son robustas y verticales a modo de columnas, como en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929;

MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002; MLL-Pv-004). Las carillas articulares de las postzigapófisis están próximas entre sí y se disponen ventrolateralmente, en planos convergentes en un ángulo de 95º. Las citadas estructuras articulares, están conectadas medialmente a través de una lámina intrapostzigapofisial reducida y muy delgada. Por otra parte, los procesos transversos son amplios y están dispuestos lateroventralmente. La espina neural bífida presenta las mismas características que en vista anterior.

La superficie ventral del cuerpo vertebral es excavada, tornándose más profunda en el extremo anterior. Dicha concavidad es mucho menos pronunciada que en la vértebra precedente. La superficie ventral presenta además una pequeña fosa alargada anteroposteriormente situada en la región anterolateral derecha del centro vertebral.

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son muy amplias y de contorno oval; las mismas se encuentran separadas entre sí por una distancia similar a la mitad del ancho transversal del cóndilo articular anterior. La lámina intraprezigapofisial está bien desarrollada y presenta una concavidad en sentido anterior, mientras que la lámina intrapostzigapofisial está poco desarrollada y presenta una concavidad en sentido posterior. La espina neural está fuertemente dirigida en sentido dorsal y levemente en sentido posterior. Dicha estructura presenta láminas espinoprezigapofisiales muy desarrolladas y de contorno cóncavo en sentido lateral. Desafortunadamente la región media entre la base de la espina neural bífida no está preparada.

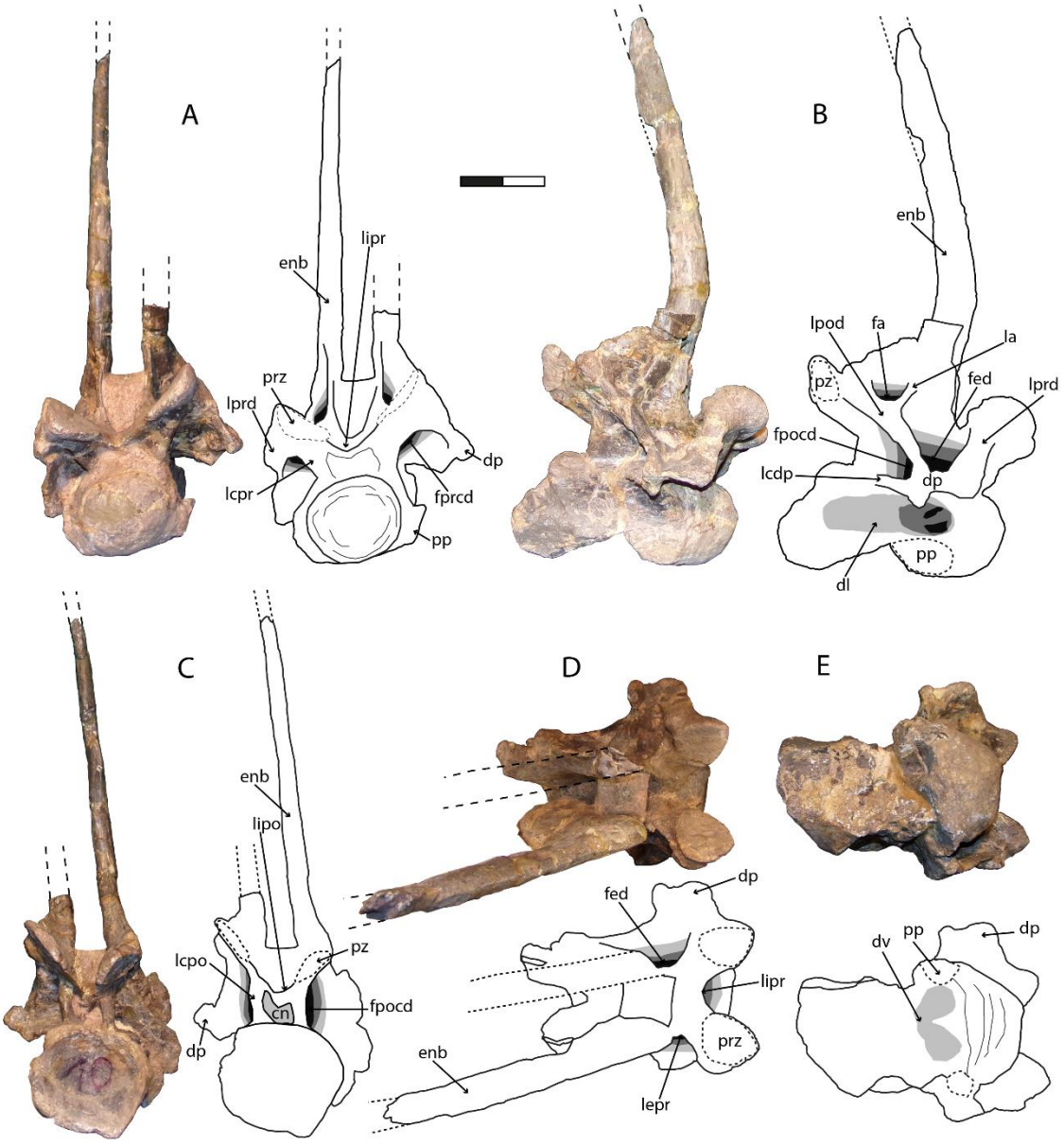


Figura 5.15. Vértebra cervical 10 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; enb, espina neural bífida; fa, fosa accesoria; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; la, lámina accesoria; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 11 carece de la lámina prezigodiapofisial y la prezigapófisis derecha, además la lámina intraprezigapofisial está fuertemente erosionada y el extremo distal de la espina neural bífida está roto (Fig. 5.16). Al igual que las vértebras precedentes, el centro vertebral es fuertemente opistocélico y como en otros Dicraeosauridae, tales como *Brachytrachelopan*, *Bajadasaurus* y *Pilmatueia*, presenta un cuerpo vertebral muy bajo en relación con un arco neural alto, respectivamente (MMCH-Pv-75; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002).

En vista anterior, el cuerpo vertebral es fuertemente convexo, de contorno elíptico y más ancho que largo. Las láminas centroprezigapofisiales son amplias y se disponen dorsoventralmente. Las mismas delimitan medialmente una región excavada, con un canal neural muy pequeño cuyo contorno no es claro, debido al estado de preservación del elemento. La carilla articular de la prezigapófisis conservada está dispuesta dorsomedialmente. Los procesos transversos se proyectan en sentido lateral y sutilmente en sentido dorsal. Las espinas neurales bífidas están fuertemente proyectadas en sentido dorsal, como en otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Bajadasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MMCH-Pv-75; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002). Las mismas divergen distalmente entre sí, como en la vértebra precedente. En la región medial de la base de la espina neural no se advierte la presencia de un tubérculo medio, registrado en otros Flagellicaudata (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936; Gallina et al., 2014).

En vista lateral, el cuerpo vertebral es casi dos veces más largo que alto, sin contar el cóndilo articular anterior y su borde ventral es cóncavo. La parapófisis es muy robusta, de contorno elíptico y más larga que ancha; ésta estructura articular se dispone ventrolateralmente. La superficie lateral del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava en ambas direcciones (anteroposteriormente y dorsoventralmente) y se torna más profunda en la región anterior del centro vertebral. Además en el elemento descrito no se advierte la presencia de una fosa lateral, a modo de pleurocelo, a diferencia de las vértebras cervicales posteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002). El arco neural se inserta en la

región medio-anterior del respectivo cuerpo vertebral. Las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más largas que anchas. Las mismas coinciden posteriormente con el borde posterior del cuerpo; mientras que las prezigapófisis superan el borde anterior del cóndilo. La espina neural bífida es recta y se proyecta dorsoanteriormente, al igual que las vértebras cervicales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002).

En vista posterior, la cara articular posterior del cuerpo es fuertemente cóncava y de contorno elíptico, siendo levemente más ancha que alta. El canal neural está delimitado lateralmente por láminas centropostzigapofisiales robustas y dispuestas dorsoventralmente a modo de columnas, como las presentes en las vértebras cervicodorsales de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). Las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias y se disponen ventrolateralmente, en planos que convergen en un ángulo de 95º. Las mismas están situadas cercanas una a otra, aproximadamente a un tercio del ancho del cuerpo vertebral y conectadas medialmente por una delgada lámina intrapostzigapofisial. La espina neural bífida presenta las mismas características que en vista anterior.

En vista ventral, el sector más corto transversalmente está situado en la parte media del centro vertebral, expandiéndose levemente en sentido posterior y anterior. Las parapófisis están ubicadas en la región anterolateral del cuerpo vertebral, son muy robustas y se proyectan en sentido lateral y sutilmente en sentido posterior. La superficie ventral del cuerpo vertebral es cóncava en ambas direcciones (transversal y anteroposterior) y presenta una quilla ventral, como en las vértebras cervicales posteriores de *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716).

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias y de contorno elíptico, levemente más largas que anchas. La una espina neural bífida es muy desarrollada, como en otros dicraeosáuridos, tales como, *Pilmatueia* y *Bajadasaurus* (MMCH-Pv-75; MLL-Pv-002) y fuertemente dirigidas dorsalmente. La vértebra presenta una lámina intrapostzigapofisial poco desarrollada, la cual presenta una concavidad en sentido posterior. Medialmente a la espina neural bífida no se advierte la presencia del

tubérculo medio presente en las cervicales posteriores y dorsales anteriores de otros representantes de Flagellicaudata (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936; Gallina et al., 2014).

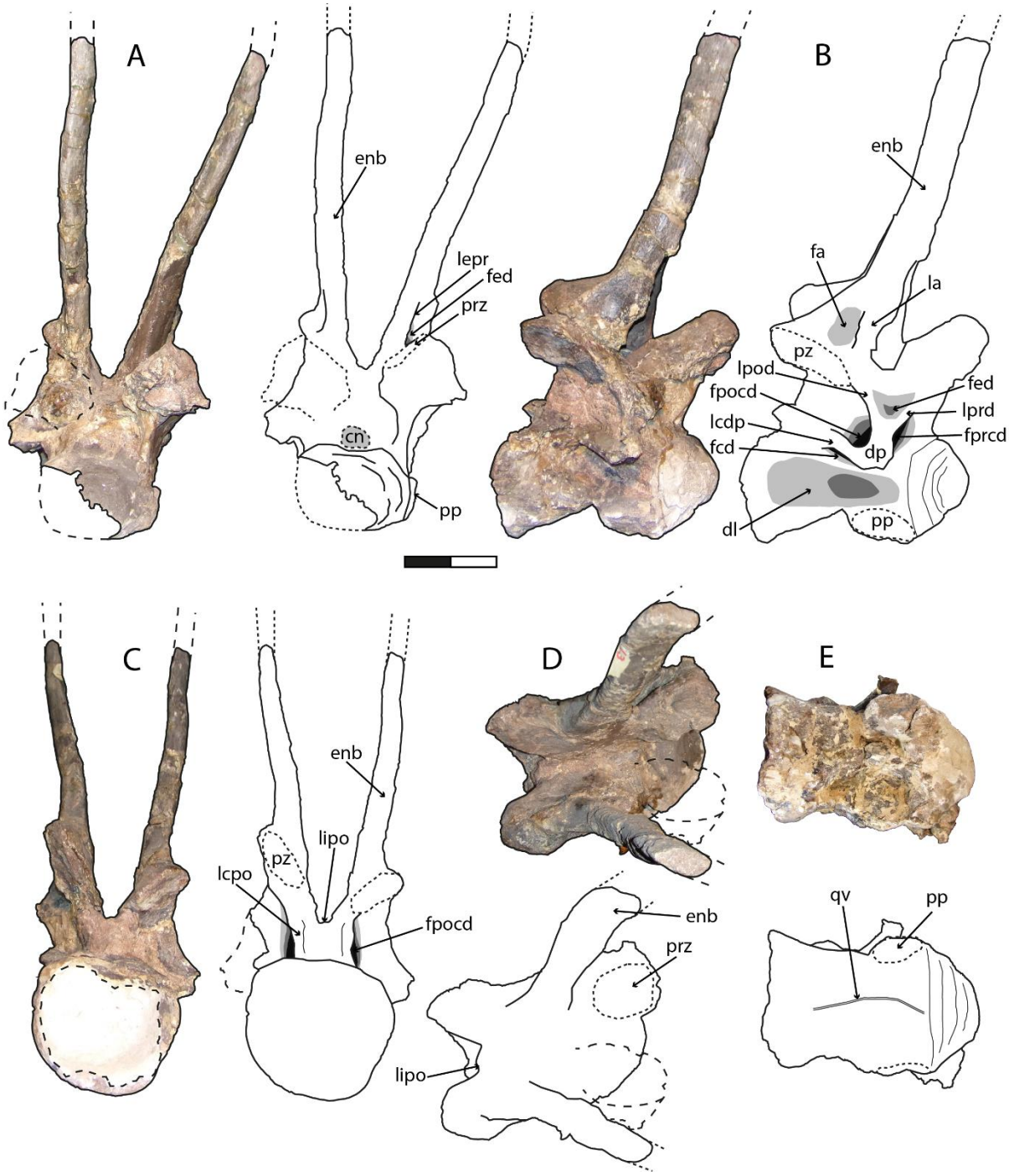


Figura 5.16. Vértebra cervical 11 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral.

Aberviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fa, fosa accesoria; fcd, fosa centrodiapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; la, lámina accesoria; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

La vértebra cervical 12 (Fig. 5.17) carece de la parte distal del proceso transverso izquierdo, de una parte de la lámina prezigodiapofisial derecha y del sector medio y distal de la hemiespina derecha. Al igual que las vértebras precedentes, el cuerpo vertebral es fuertemente opistocélico y bajo dorsoventralmente, acompañado de una arco neural alto, al igual que en otros dicraeosáuridos, tales como *Pilmatueia* y *Bajadasaurus* (Janensch, 1929; MLL-Pv-002; MMCH-Pv-75). Aunque cabe destacar que, en este caso, la espina neural bífida es levemente más baja que en la vértebra precedente.

En vista anterior, el cuerpo vertebral es fuertemente convexo, de contorno elíptico y considerablemente más ancho que alto. El canal neural es muy pequeño, aunque no puede observarse su contorno debido a su mal estado de preservación. Los procesos transversos son amplios dorsoventralmente y están proyectados en dirección dorsolateral, como en otros dicraeosáuridos, tales como *Suuwassea*, *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; MPEF-PV 1716). Las carillas articulares de las prezigapófisis están dispuestas dorsomedialmente, en planos que convergen entre sí, formando un ángulo de 75º. Las mismas están conectadas medialmente por una esbelta lámina intraprezigapofisial. Este elemento vertebral presenta además amplias láminas prezigodiapofisiales y centroprezigapofisiales, que delimitan una fosa centroprezigapofisial. Al igual que en otros dicraeosáuridos, la vértebra tiene espinas neurales bífidas fuertemente proyectadas en sentido dorsal, cuyo grado de desarrollo recuerda a las presentes en *Bajadasaurus* (MMCH-Pv-75). La lámina preespinal está muy desarrollada y es considerablemente más esbelta que en las vértebras precedentes.

En vista lateral, el cuerpo vertebral es casi dos veces más largo que alto y su borde ventral es cóncavo. La parapófisis se sitúa en la región anteroventral del cuerpo vertebral, es muy robusta y su carilla articular se dispone posteroventralmente. La superficie lateral del cuerpo vertebral es una región excavada que se hace más profunda hacia el extremo anterior, mostrando la misma condición presente en las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como, *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). El cuerpo vertebral presenta además una amplia y profunda fosa, de contorno elíptico, a modo de pleurocelo. La misma se sitúa en el extremo anterior del centro vertebral, al igual que en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). El arco neural se inserta en la parte anterior y media del cuerpo vertebral y exhibe el mismo patrón de láminas y fosas descripto en las vértebras cervicales de otros saurópodos (Marsh, 1878; Janensch, 1929; Wilson, 1999; Wilson et al., 2011; Wilson, 2012; Tschopp et al., 2015). En este caso, las láminas son notablemente más robustas que en las vértebras precedentes y las fosas son más reducidas que las vértebras descritas anteriormente. Las carillas articulares de las postzigapófisis son muy amplias y de contorno circular. Las mismas aproximadamente coinciden posteriormente con el borde posterior del cuerpo, mientras que las prezigapófisis superan levemente el cóndilo articular anterior. Las espinas neurales bífidas se proyectan fuertemente en sentido dorsal, aunque son levemente más bajas que las de la vértebra precedente y la curvatura en sentido posterior es sutil. La región basal de la espina neural es laminar y tornándose casi cilíndrica en su sector medio y distal. Además, al igual que la vértebra presacra 10, en la base de la espina neural bífida hay una prominente lámina accesoria que conecta la espina neural con la lámina postzigodiapofisial. La citada lámina delimita anteriormente una pequeña y profunda fosa accesoria de contorno triangular.

En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, fuertemente cóncavo y considerablemente más ancho que alto. El canal neural es pequeño, aunque sus límites son difusos. Las láminas centropostzigapofisiales son muy robustas y están dispuestas dorsoventralmente a modo de columnas, como en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002). Las carillas articulares de las postzigapófisis se disponen ventrolateralmente, en planos que convergen formando un ángulo de 75º y están separadas entre sí por un ancho

similar a la mitad del cuerpo vertebral. Las citadas carillas articulares están conectadas medialmente a través de una delgada la lámina intrapostzigapofisial, bien desarrollada.

En vista ventral el sector más angosto transversalmente está situado la parte media del cuerpo vertebral, expandiéndose levemente anteroposteriormente. El cuerpo vertebral posee una quilla ventral longitudinal muy sutil en su región medial. Los procesos transversos se sitúan en la región anterior del arco neural y están dispuestos anterolateralmente. Las parapófisis son muy robustas y de contorno triangular, con vértices redondeados y se disponen posterolateralmente.

En vista dorsal, las carillas articulares de las prezigapófisis son muy amplias y de contorno elíptico. Medialmente, la lámina intraprezigapofisial está bien desarrollada y presenta una concavidad en sentido anterior, mientras que la lámina intrapostzigapofisial está poco desarrollada y presenta una concavidad en sentido posterior. La vértebra presenta además, esbeltas láminas espinoprezigapofisiales y láminas espinopostzigapofisiales robustas. La espina neural bífida en este caso está fuertemente dirigida en sentido dorsal, como en la vértebra cervical posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-002) y, a diferencia de la vértebra presacra 11 de *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan*, donde estas estructuras se dirigen anteriormente (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). Medialmente a la la espina neural bífida hay una lámina muy larga anteroposteriormente y robusta, dispuesta transversalmente que conecta las bases de espina neural bífida. Este elemento vertebral carece del tubérculo medio identificado previamente en las vértebras cervicales de otros flagellicaudados, tales como *Diplodocus* y *Dicraeosaurus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929; Gilmore, 1936; Lovelace et al., 2007; Gallina et al., 2014; Tschopp et al., 2015).

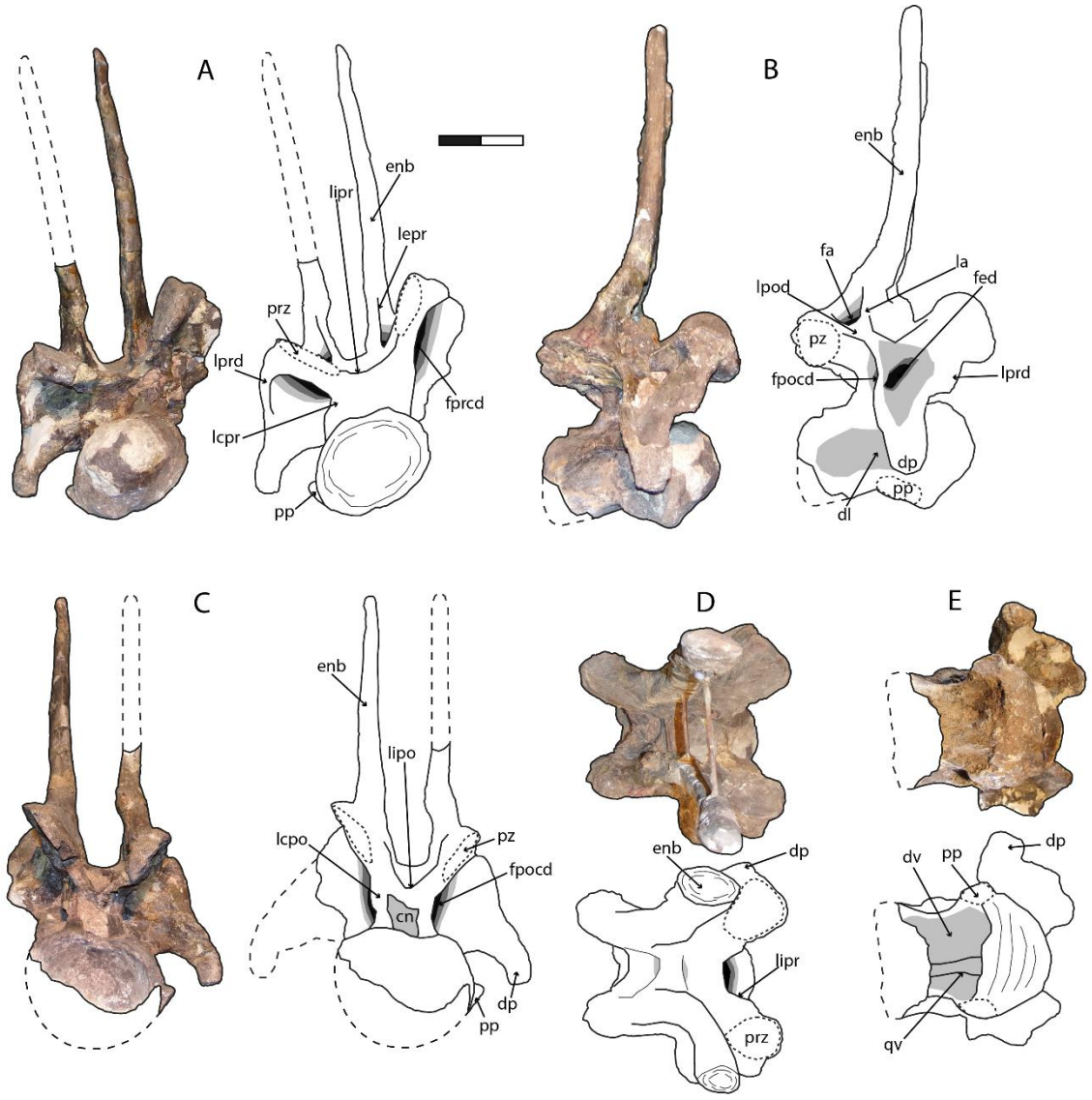


Figura 5.17. vértebra cervical 12 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; dv, depresión ventral; enb, espina neural bífida; fa, fosa accesoria; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; la, lámina accesoria; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

VÉRTEBRAS DORSALES

La primera vértebra dorsal se preservó casi completa (Fig. 5.18). Unicamente el cóndilo articular anterior del cuerpo vertebral está fuertemente erosionado y el extremo distal de la espina neural bífida está roto. Si bien todos los elementos vertebrales descritos presentan algo de deformación plástica, en este caso dicha deformación es más evidente en dirección dorsolateral-ventrolateral. Al igual que los elementos precedentes, el centro vertebral es fuertemente opistocélico y bajo dorsoventralmente comparado con su respectivo arco neural.

En vista anterior, el cuerpo vertebral es fuertemente convexo, de contorno elíptico y más ancho que largo. Los procesos transversos son muy amplios y se proyectan lateralmente, con una leve componente en sentido dorsal. Las láminas centroprezigapofisiales y prezigodiapofisiales son muy robustas y delimitan una amplia fosa prezigapofisial centrodiapofisial. Medialmente se sitúa una zona excavada con un canal neural muy pequeño. Las carillas articulares de las prezigapófisis con amplias y se disponen dorsomedialmente, en planos que convergen formando un ángulo de 85º. Las mismas están separadas entre sí por aproximadamente la mitad del ancho del cóndilo articular. Estas estructuras articulares están conectadas medialmente por una delgada y amplia lámina intraprezigapofisial. Como en otros Dicraeosauridae, el elemento vertebral presenta espinas neurales bífidas fuertemente proyectadas en sentido dorsal, cuyo grado de desarrollo recuerda al de *Bajadasaurus* (MMCH-Pv-75). A diferencia del elemento precedente, cada hemiespina de la espina neural bífida diverge distalmente entre sí (no son paralelas). Las láminas espinoprezigapofisiales son esbeltas y amplias.

En vista lateral, el cuerpo es levemente más largo que alto (sin contar el cóndilo articular) y su superficie ventral es cóncava. La parapófisis es robusta, de contorno elíptico, sutilmente más alta que larga y está situada en la región anterior del centro vertebral. La superficie lateral del cuerpo vertebral presenta una amplia depresión de contorno elíptico, posiblemente neumática, como en las vértebras cervicales más posteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002). La misma en *Amargasaurus* (MACN-N 15) es de contorno elíptico, cuyo eje mayor es anterodorsal-posteroventral y se torna más profunda

en la región anterior. El arco neural se inserta en el sector anterior y medio del cuerpo vertebral. El mismo, en vista lateral presenta una robusta diapófisis y la típica configuración de láminas (lámina centrodiapofisial anterior y posterior, lámina postzigodiapofisial y lámina prezigodiapofisial) y fosas (fosa centrodiapofisial, fosa prezigodiapofisial centrodiapofisial, fosa postzigapofisial centrodiapofisial y fosa espinodiapofisial), presente en las vértebras cervicales de otros dinosaurios saurópodos (Marsh, 1878; Janensch, 1929; Wilson, 1999; Wilson et al., 2011; Wilson, 2012; Tschopp et al., 2015). Las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico, casi dos veces más anchas que largas. Las mismas se proyectan posteriormente coincidiendo con el borde posterior del cuerpo; mientras que las prezigapófisis superan anteriormente el cóndilo del centro vertebral. La espina neural es recta y se dispone dorsoventralmente, a diferencia de las vértebras precedentes y las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Bajadasaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MMCH-Pv-75; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002). En la base de las espinas neurales hay una prominente lámina accesoria que conecta la citada estructura con la lámina postzigodiapofisial. Esta delimita anteriormente una pequeña y profunda fosa accesoria de contorno triangular.

En vista posterior, el cuerpo vertebral es fuertemente convexo, de contorno elíptico y casi dos veces más ancho que alto. Este elemento además presenta un canal neural pequeño, delimitado lateralmente por robustas láminas centropostzigapofisiales, dispuestas dorsoventralmente a modo de columna. Dorsolateralmente al canal neural hay dos pequeñas y profundas fosas centropostzigapofisiales de contorno triangular, como en las vértebras cervicales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-002). Las carillas articulares de las postzigapófisis están dispuestas ventrolateralmente, en planos que convergen formando un ángulo de 90º. Las mismas se encuentran separadas entre sí por una distancia similar a un tercio del ancho del cuerpo vertebral y se conectan medialmente a través de una esbelta lámina intrapostzigapofisial. La espina neural bífida presenta las mismas características que en vista anterior; en su región basal hay una lámina robusta que conecta la base de la espina neural bífida transversalmente.

La superficie ventral del cuerpo vertebral es convexa transversalmente y anteroposteriormente. La misma presenta una quilla poco pronunciada que lo recorre longitudinalmente (coincidiendo con el plano sagital del elemento). En vista ventral, el sector más corto en sentido transversal está situado en la parte media del cuerpo vertebral y se expande levemente anteroposteriormente. Los procesos transversos se proyectan lateralmente y las carillas articulares de las parapófisis se disponen posterolateralmente.

En vista dorsal, las carillas articulares de las prezigapófisis son muy amplias y de contorno elíptico, levemente más largas que anchas. Estas estructuras articulares están unidas por medio de una lámina intraprezigapofisial bien desarrollada y presentan una concavidad en sentido anterior, mientras que la lámina intrapostzigapofisial está poco desarrollada y presenta una concavidad en sentido posterior. La espina neural bífida es vertical y presenta láminas esbeltas láminas espinoprezigapofisiales. Medialmente a la espina neural bífida hay un proceso óseo largo anteroposteriormente y robusto, que conecta las bases de la citada estructura transversalmente.

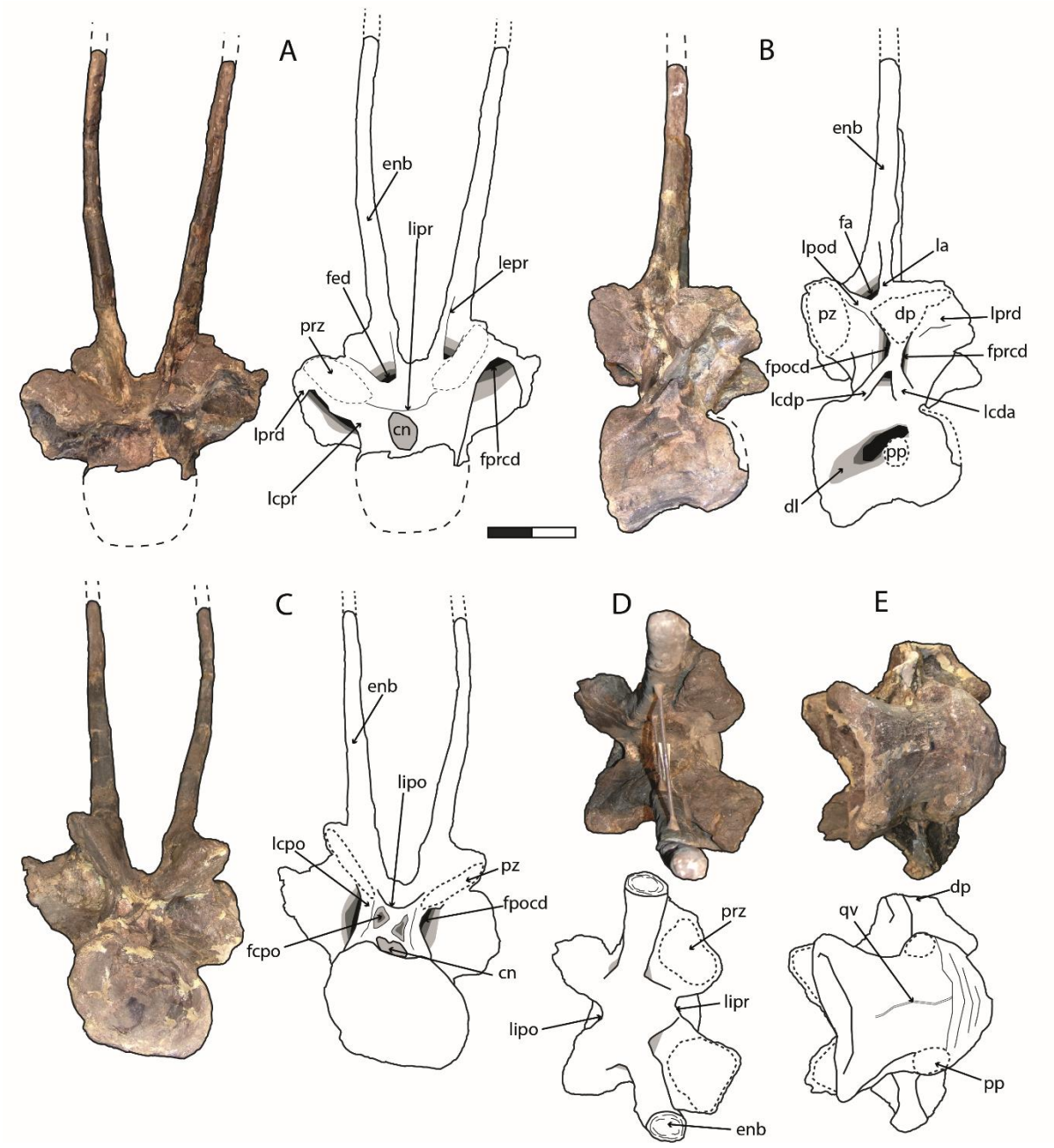


Figura 5.18. vértebra dorsal 1 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fa, fosa accesoria; fcpo, fosa centropostzigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcf, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; la, lámina accesoria; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepr, lámina

espinoprezigapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; pp, parapófisis; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 2 está fuertemente deformada plásticamente, en dirección dorsolateral-ventrolateral (Fig. 5.19). Las carillas articulares de las parapófisis están levemente meteorizadas. El elemento vertebral carece únicamente de una parte del extremo distal del proceso transverso derecho, y la mitad distal de la espina neural bífida. El mismo aún permanece articulado con la vértebra subsiguiente (15ª vértebra presacra). Al igual que las vértebras cervicales de otros saurópodos, el centro vertebral es fuertemente opistocélico y como en otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Pilmatueia* y *Bajadasaurus*, dicho elemento es considerablemente bajo, en relación con su respectivo arco neural (Janensch, 1929; MMCH-Pv-75; MLL-Pv-002).

En vista anterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es fuertemente convexa y de contorno elíptico, levemente más ancha que alta. Las láminas centroprezigapofisiales son robustas y se proyectan dorsolateralmente, delimitando medialmente amplias fosas centroprezigapofisiales de contorno triangular. Los procesos transversos son altos dorsoventralmente y de contorno rectangular, a diferencia de las vértebras dorsales anteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). Las carillas articulares de las prezigapófisis están dispuestas dorsomedialmente, separadas casi por un tercio del ancho del cuerpo vertebral. Las mismas están dispuestas en planos que convergen formando un ángulo de 80º y están conectadas medialmente por una robusta lámina intraprezigapofisial. El elemento vertebral además posee una espina neural bífida fuertemente proyectada en sentido dorsal, carácter típico de la familia Dicraeosauridae (Janensch, 1929; Salgado y Bonaparte, 1991; Rauhut et al., 2005; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015). Estas estructuras óseas son paralelas entre sí y presentan esbeltas láminas espinoprezigapofisiales, que delimitan pequeñas fosas espinodiapofisiales de contorno triangular.

En vista lateral el centro vertebral es aproximadamente tan largo como alto, su borde ventral es levemente cóncavo y su superficie lateral es excavada. La misma, carece

de pleurocelos y forámenes, como en las vértebras dorsales más anteriores de *Lingwulong*, *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MPEF-PV 1716). En contraposición, las vértebras dorsales anteriores de *Suuwassea* presentan profundos pleurocelos (Harris, 2006b). El arco neural se inserta en la región media del cuerpo vertebral, como en las vértebras dorsales anteriores de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Lingwulong* y *Suuwassea emiliae* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MPEF-PV 1716). Las láminas centrodiapofisiales anterior y posterior, son muy reducidas y delimitan una pequeña fosa centrodiapofisial de contorno circular. La lámina centroprezigapofisial tiene un gran desarrollo y se dispone dorsoanteriormente. La diapófisis es una estructura robusta y presenta una superficie articular amplia, la cual es alta dorsoventralmente. Por otro lado también están presentes las fosas prezigodiapofisiales centrodiapofisiales y postzigodiapofisiales centrodiapofisiales, las cuales son profundas y de contorno elíptico, delimitadas a la base por las reducidas láminas centrodiapofisiales anterior y posterior, respectivamente; y dorsalmente, a modo de techo, por las robustas láminas prezigodiapofisial y postzigodiapofisial respectivamente. Lateralmente, las prezigapófisis y postzigapófisis, superan levemente el borde anterior y posterior del cuerpo vertebral. Al igual que en las vértebras dorsales anteriores de *Dicraeosaurus* la espina neural es recta (Janensch, 1929). Por el contrario, en *Brachytrachelopan* (MPEF-PV 1716) las mismas son arqueadas, con una concavidad en sentido anterior y una convexidad posteriormente. La espina neural presenta una delgada lámina espinoprezigapofisial que delimita anteriormente una pequeña fosa espinodiapofisial.

La superficie ventral del cuerpo vertebral es sutilmente excavada y carece de quillas. En vista ventral, el cuerpo vertebral es más corto transversalmente en su región media y más ancho en los extremos anterior y posterior. Los procesos transversos son amplios, se disponen lateroanteriormente y están presentes en la mitad anterior del elemento vertebral.

En vista dorsal los procesos transversos están muy proyectados lateralmente y presentan un contorno con forma de “D”. Las carillas articulares de las prezigapófisis son muy amplias y de contorno elíptico, casi dos veces más anchas que largas. Medialmente, la lámina intraprezigapofisial presenta una concavidad en sentido anterior, mientras que la

lámina intrapostzigapofisial está poco desarrollada y presenta una concavidad en sentido posterior. Por otro lado, la vértebra exhibe robustas láminas postzigodiapofisiales de contorno cóncavo en dirección posterolateral. La espina neural bífida es recta y se proyecta en sentido dorsal. Medialmente a esta estructura, hay una lámina corta anteroposteriormente y dispuesta transversalmente, que conecta la base de la espina neural bífida transversalmente.

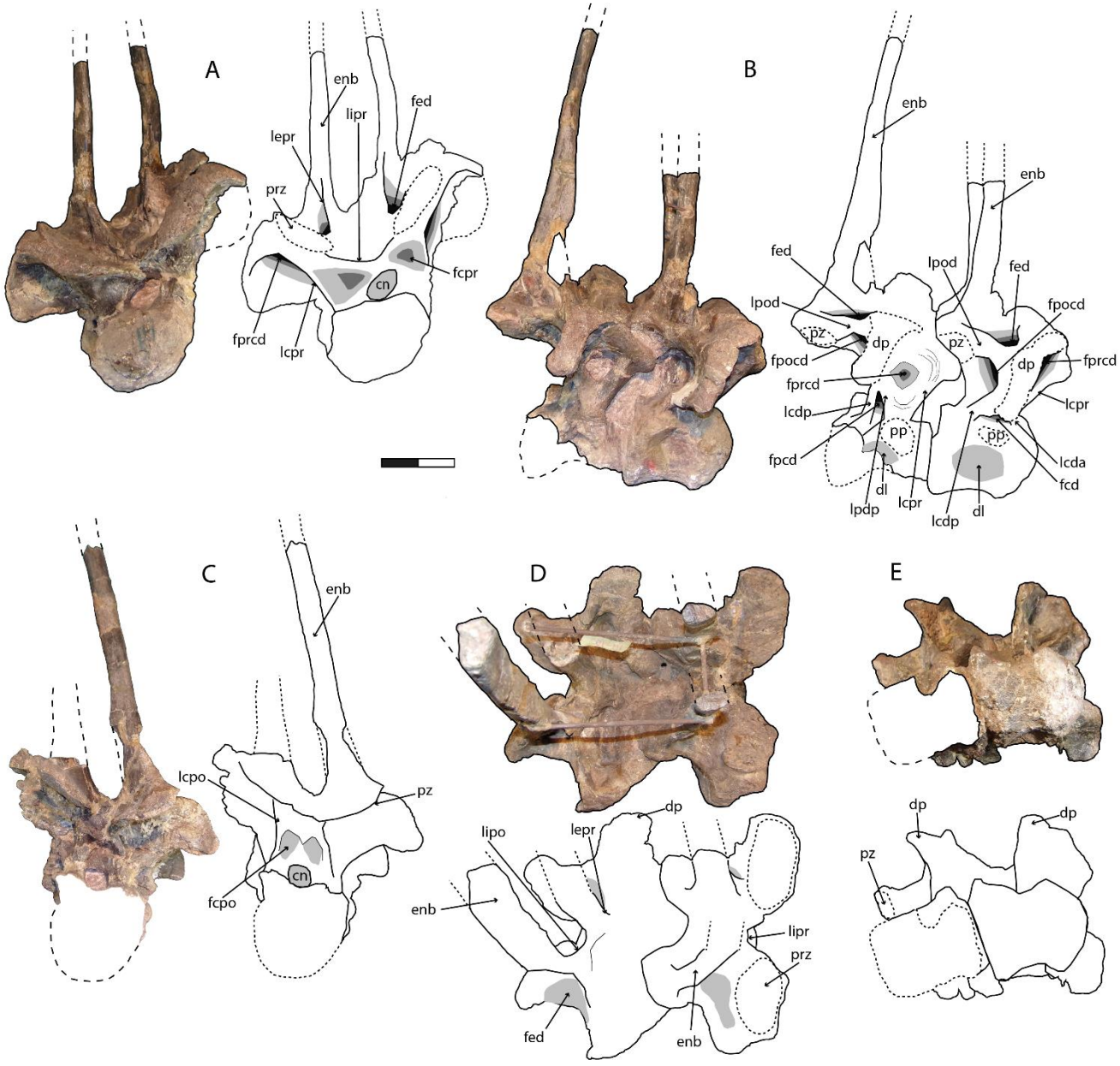


Figura 5.19. Vértebras dorsales 2 y 3 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral.

Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcd, fosa centrodiapofisial; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpcf, fosa parapofisial centrodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpr, lámina centroprezigapofisial; lepr, lámina espinoprezigapofisial; lipr, lámina intraprezigapofisial; lpdp, lámina paradiapofisial; lpod, lámina postzigodiapofisial; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 3 permanece articulada con la vértebra precedente, y ambas presentan deformación plástica en dirección dorsolateral-ventrolateral (Fig. 5.20). Dicha vértebra carece de la superficie ventral y la superficie articular posterior del cuerpo vertebral. Además, el sector distal del proceso transverso izquierdo está fuertemente erosionado y la espina neural bífida está rota (la hemiespina izquierda está rota en la base, mientras que la del lado derecho está rota en el extremo distal). El elemento vertebral presenta un cuerpo vertebral bajo y un arco neural alto, respectivamente, como en las vértebras presacras de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MLL-Pv-005; MPEF-PV 1716).

El cuerpo vertebral es corto, como en las vértebras dorsales anteriores de otros dicraeosáuridos, tales como, *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716) y su superficie lateral presenta una pequeña depresión de contorno elíptico, sutilmente más larga que alta. La carilla articular de la parapófisis es robusta y de contorno elíptico (casi dos veces más alta que larga), situada en la región anterodorsal del cuerpo vertebral. Las láminas paradiapofisial y prezigoparapofisial son muy robustas y presentan un gran desarrollo y ambas delimitan el borde ventral de una fosa prezigapofisial centrodiapofisial de contorno rómbico. La lámina centrodiapofisial posterior es esbelta, se dispone dorsoventralmente y delimita posteriormente una fosa parapofisial centrodiapofisial de contorno triangular. Las diapófisis son robustas y presenta una superficie articular amplia, casi cuatro veces más alta que ancha. Las postzigapófisis tienen

carillas articulares amplias y superan levemente el borde posterior del cuerpo vertebral. La lámina postzigodiapofisial está poco desarrollada y delimita dorsalmente, a modo de techo, una fosa postzigapofisial centrodiapofisial. La espina neural bífida es recta y se proyecta fuertemente en sentido dorsal y sutilmente en sentido anterior; en contraposición con las vértebras dorsales anteriores de *Dicraeosaurus* que están dirigidas dorsoposteriormente (Janensch, 1929). La base de la espina neural bífida presenta una amplia fosa espinodiapofisial de contorno triangular.

La superficie articular posterior del centro vertebral está completamente erosionada. En vista posterior, el canal neural es pequeño y de contorno cuadrangular; dorsalmente, hay dos pequeñas fosas centropostzigapofisiales de contorno triangular, como en las vértebras dorsales más anteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus hansemanni* y *Brachytrachelopan mesai* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). Las láminas centropostzigapofisiales son robustas y se disponen dorsoventralmente, a modo de columnas. Los procesos transversos son amplios dorsoventralmente, presentan el borde ventral cóncavo y al igual que las vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos, tales como *Suuwassea*, *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia*, están dispuestos laterodorsalmente (Janensch, 1929; Harris, 2006b; MPEF-PV 1716; MLL-Pv-005; MLL-Pv-015). Las carillas articulares de las postzigapófisis están dispuestas ventrolateralmente, en planos que convergen entre sí, formando un ángulo de 110º. Dichas estructuras articulares se sitúan separadas por una distancia similar a la mitad del ancho transversal de la base del arco neural. La hemiespina izquierda está rota en su base, mientras que la derecha se proyecta fuertemente en sentido dorsal y está inclinada muy sutilmente en sentido medial y carece de su extremo más distal.

En vista dorsal, los procesos transversos se proyectan lateralmente y presentan un contorno con forma de "D". La espina neural bífida se proyecta fuertemente en sentido dorsal y presenta esbeltas láminas espinodiapofisiales y someras fosas espinodiapofisiales. Medialmente la espina neural bífida hay una lámina ósea, corta anteroposteriormente y robusta, que conecta transversalmente la base de la espina neural.

La vértebra dorsal 4 carece completamente del cuerpo vertebral, del proceso transverso del lado izquierdo y del extremo más distal de la hemiespina izquierda. Este

elemento, además presenta deformación plástica en dirección dorsolateral-ventrolateral y permanece articulado con la vértebra subsiguiente.

En vista anterior, el canal neural es muy pequeño y de contorno elíptico. El elemento presenta amplias fosas centroprezigapofisiales de contorno triangular. La parapófisis está situada en la región más ventral del arco neural, a la altura del canal neural. La citada estructura articular es muy robusta y se proyecta lateralmente. Las carillas articulares de las prezigapófisis están dispuestas dorsomedialmente, en planos que convergen entre sí, formando un ángulo de 110º. En este caso, la vértebra carece de la lámina intraprezigapofisial. Al igual que las vértebras dorsales de *Haplocanthosaurus*, los rebbachisáuridos, tales como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y el Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35 y dicraeosáuridos, como *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Suuwassea* y *Pilmatueia*, los procesos transversos están dispuestos dorsolateralmente (Hatcher, 1903; Janensch; 1929; Harris, 2006b; MLL-Pv005; MLL-Pv014; MPEF-PV 1716). La espina neural bífida se proyecta fuertemente en sentido dorsal y es una estructura curva. Cada hemiespina es cóncava medialmente y convexa lateralmente como en la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005).

En vista lateral la parapófisis es robusta y de contorno elíptico, sutilmente más alta (dorsoventralmente) que larga (anteroposteriormente) y está situada en la región anteroventral del arco neural. Las láminas prezigoparapofisial, prezigodiapofisial y diapoparapofisial son poco desarrolladas y robustas; y delimitan una amplia y profunda fosa prezigapofisial centrodiapofisial. La carilla articular de la diapófisis es amplia y de contorno subtriangular. La espina neural bífida es vertical, muy laminares en su base y robustas en su sector medio y distal. Las mismas están situadas en la región posterior del arco neural y presentan una torsión similar a la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005). En la base de la espina neural bífida hay una amplia fosa espinodiapofisial de contorno triangular.

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son muy amplias, de contorno elíptico y su eje mayor es anteromedial-posterolateral. La vértebra presenta además una amplia fosa espinodiapofisial ancha en sentido transversal. Los procesos transversos se proyectan lateralmente y la espina neural bífida lo hace en sentido dorsal.

Este elemento vertebral exhibe además una lámina corta anteroposteriormente y robusta, dispuesta transversalmente que conecta medialmente las bases de la espina neural bífida.

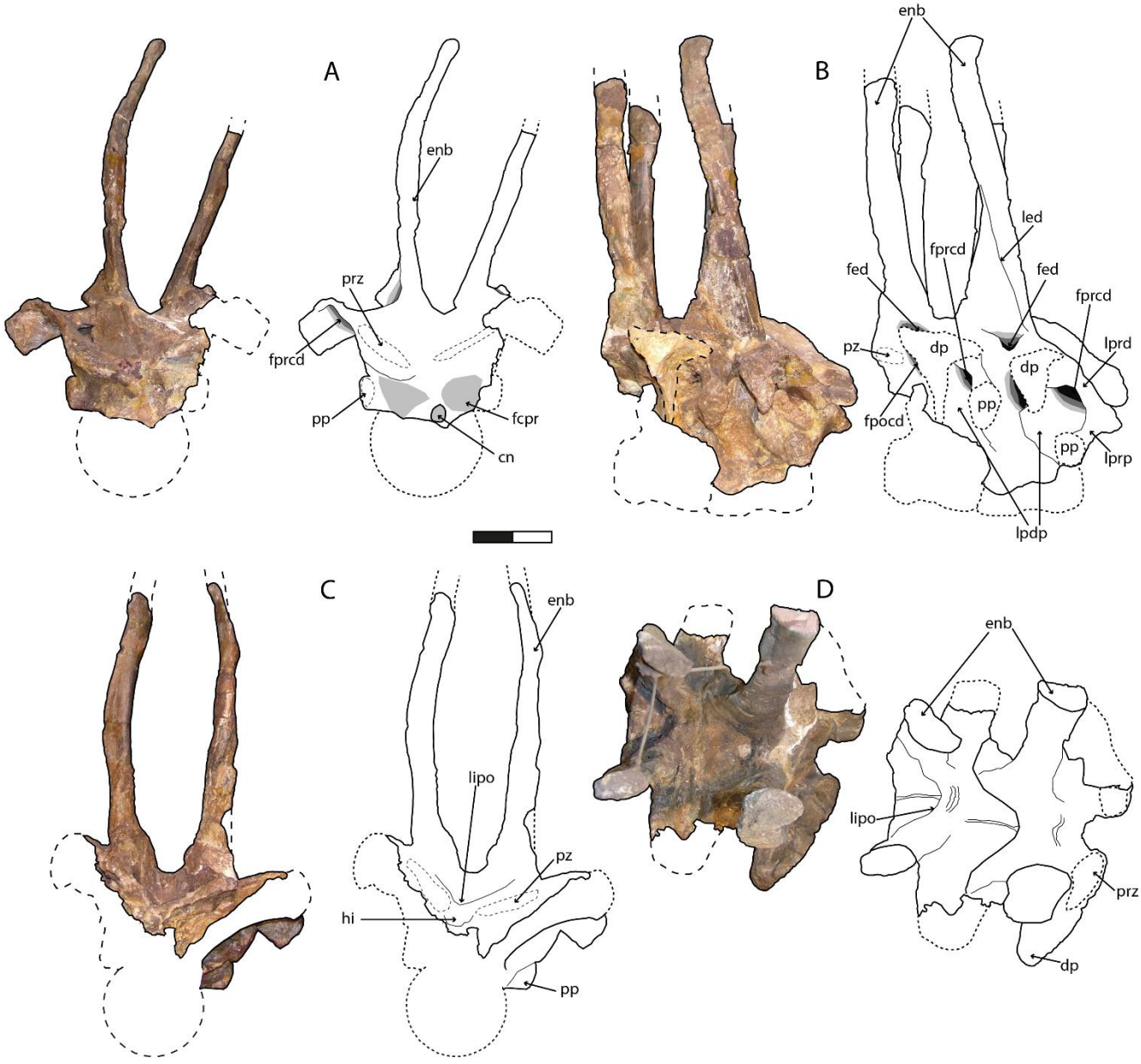


Figura 5.20. Vértebras dorsales 4 y 5 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal. Abreviaturas: cn, canal neural; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; hi, hipósfeno; led, lámina espinodiapofisial; lipo, lámina intrapostzigapofisial; lpdp, lámina paradiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial; lprp,

lámina prezigoparapofisial; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 5 (Fig. 5.21) carece completamente del cuerpo vertebral, de la parte distal de los procesos transversos y del extremo más distal de la espina neural bífida. A su vez, este elemento vertebral sufrió deformación plástica en dirección dorsolateral-ventrolateral y permanece articulada con la vértebra subsiguiente.

En vista lateral la superficie articular de la parapófisis es muy robusta y de contorno elíptico, casi dos veces más alta que larga. Por otro lado, las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico. Al igual que las vértebras dorsales medias de *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia*, la espina neural es una estructura recta, anclada en el extremo posterior del arco neural y dispuesta dorsoposteriormente (Janensch, 1929; MLL-Pv-014). En la base de dichas estructuras hay una amplia fosa espinodiapofisial de contorno triangular.

En vista posterior, las carillas articulares de las postzigapófisis están dispuestas ventrolateralmente y separadas entre sí por una distancia de un centímetro. Estas estructuras articulares convergen medialmente en planos que forman un ángulo de 120º. El elemento presenta un posible hipósfeno. La porción conservada (proximal) de los procesos transversos se dispone laterodorsalmente, como en las vértebras dorsales de los dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Suuwassea* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; MLL-Pv005; MLL-Pv014; MPEF-PV 1716). Por otra parte, la espina neural bífida está fuertemente proyectadas en sentido dorsal y cada hemiespina están levemente arqueadas, cuya concavidad es medial y convexidad es lateral, como en el ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005). La espina neural bífida está conectada medialmente, en su base, por medio de una lámina robusta.

En vista dorsal, los procesos transversos se dirigen en sentido lateral. Por otro lado, en el extremo anterior de la región medial de la espina neural bífida, hay una lámina corta anteroposteriormente y robusta; que conecta la base de la espina neural transversalmente. A

su vez, posteriormente a dicha lámina se sitúa una pequeña fosa a modo de ranura alargada anteroposteriormente, como en la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005).

La vértebra dorsal 6 permanece articulada con la vértebra subsiguiente. Este elemento, carece del cuerpo vertebral, de la prezigapófisis izquierda y del proceso transverso del mismo lado. Además, el extremo distal de la espina neural bífida está rota (la hemiespina derecha en la base y la izquierda en el sector medio aproximadamente).

En vista anterior la lámina centrodiapofisial es amplia y de contorno levemente convexo en sentido lateral. La parapófisis es robusta, se proyecta ventrolateralmente y está situada a la altura de la prezigapófisis. La carilla articular de la prezigapófisis derecha está dispuesta dorsomedialmente. Al igual que en las vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos, tales como *Lingwulong*, *Suuwassea*, *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia*, el proceso transverso conservado se dispone laterodorsalmente (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MLL-Pv-005; MLL-Pv-014; MPEF-PV 1716). El elemento vertebral presenta una espina neural bífida fuertemente proyectadas en sentido dorsal, como en otros dicraeosáuridos, cuyo estado de desarrollo recuerda al de las vértebras dorsales medias de *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). Cada hemiespina en su base está muy próximas entre sí, casi contactando en el plano sagital de la vértebra y se proyecta en dirección dorsolateral; las mismas presentan láminas espinoprezigapofisiales bien desarrolladas. Además, el elemento vertebral presenta una lámina muy sutil que conecta la base de la espina neural bífida transversalmente.

En vista lateral la vértebra presenta una robusta lámina centrodiapofisial anterior dispuesta ventroanteriormente-dorsoposteriormente y una centrodiapofisial posterior. Las mismas, delimitan anteriormente una amplia fosa parapofisial centrodiapofisial (pacdf) y posteriormente una fosa postzigapofisial centrodiapofisial (pocdf). La parapófisis es amplia, de contorno elíptico y más alta que larga. Está estructura articular se comunica con la diapófisis por medio de una corta y robusta lámina diapoparapofisial, el extremo distal de la diapófisis está roto. La espina neural está fuertemente proyectada en sentido dorsal, como en otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia*

(MLL-Pv-005; MLL-Pv-014; MPEF-PV 1716) y presenta una lámina espinodiapofisial amplia.

En vista dorsal, la carilla articular de la prezigapófisis conservada (derecha), es amplia y más ancha que larga. Por otro lado, el proceso transverso conservado se proyecta lateralmente y la lámina diapoparapofisial es cóncava en sentido lateral. La vértebra presenta además una amplia y somera fosa espinodiapofisial que se proyecta lateralmente. Por otra parte, en la región medial de la espina neural bífida hay una lámina muy sutil, corta anteroposteriormente que conecta la base de dichas estructuras medialmente. Las postzigapófisis están ubicadas muy cercanamente entre sí y permanecen articuladas con las prezigapófisis de la vértebra subsiguiente. Posteriormente a la espina neural, el elemento presenta un surco longitudinal que coincide con el plano sagital y se proyecta hasta el extremo posterior del arco neural; al igual que la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005).

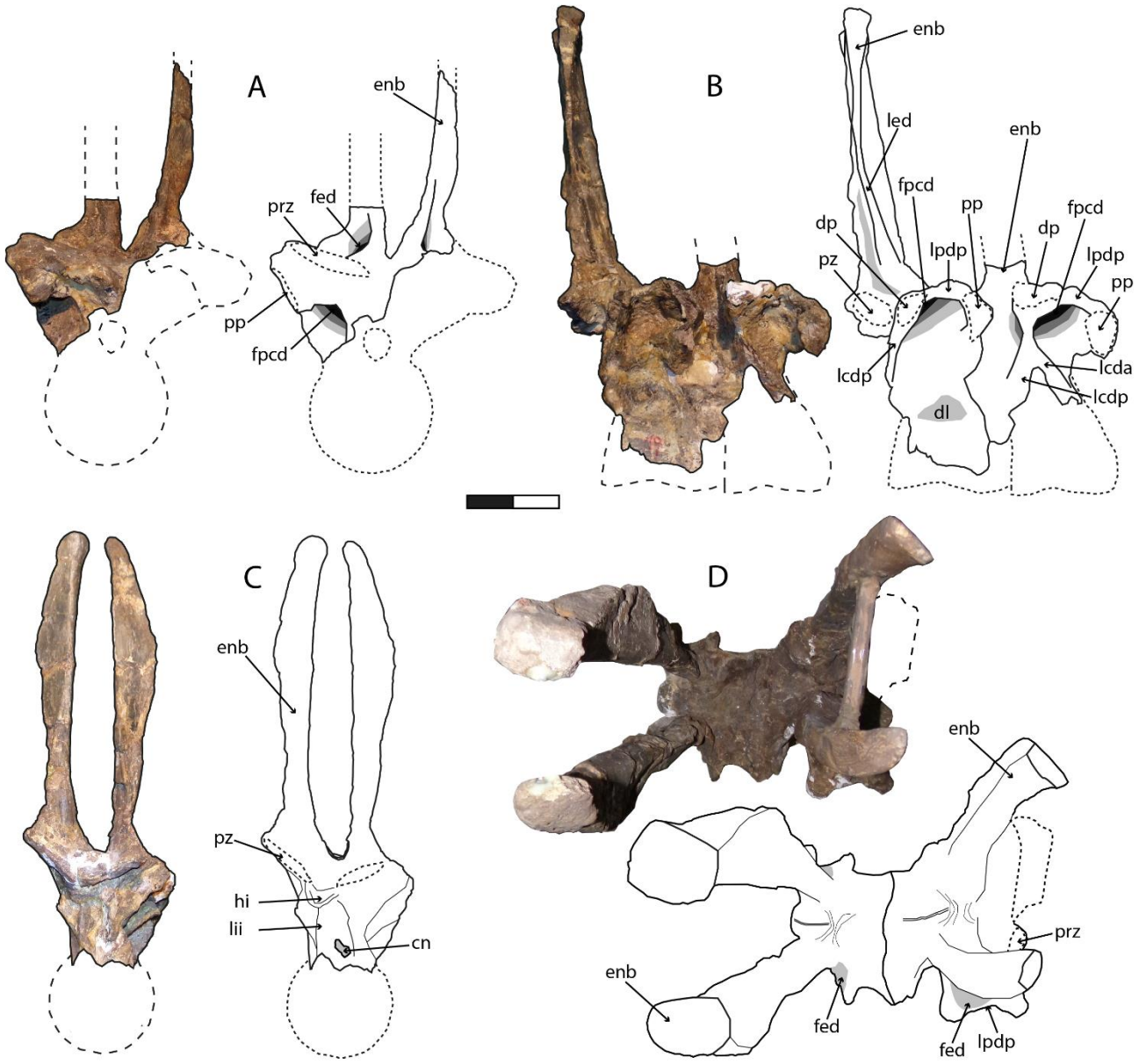


Figura 5.21. Vértebras dorsales 6 y 7 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; enb, espina neural bífida; fed, fosa espinodiapofisial; fpcd, fosa parapofisial centrodiapofisial; hi, hipósfeno; lcda, fosa centrodiapofisial anterior; led, lámina espinodiapofisial; lii, lámina infrahiposfenal; lpdp, lámina paradiapofisial; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 7 carece prácticamente de todo el cuerpo vertebral (solamente se preservo la mitad dorsal de la cara lateral derecha del mismo) (Fig. 5.22). El elemento permanece articulado con la vértebra subsiguiente. El mismo presenta una espina neural bífida fuertemente en sentido dorsal, a diferencia de la vértebra dorsal 7 de *D. hansemanni* y *Brachytrachelopan mesai* donde es simple (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716).

En vista lateral el sector conservado del cuerpo vertebral indica que el mismo es más largo que alto. Su superficie lateral es convexa dorsoventralmente y presenta una somera fosa de contorno triangular, similar a la presente en la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005). El elemento vertebral presenta prominentes diapófisis y parapófisis, cuyas carillas auriculares han sido afectadas por la meteorización. Las mismas están conectadas mediante amplias láminas centroparapofisial anterior, paradiapofisial y centrodiapofisial posterior. Estas delimitan una amplia y profunda fosa parapofisial centrodiapofisial (pacdf), al igual que las vértebras dorsales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MLL-Pv-005; MPEF-PV 1716). Esta vértebra carece de la lámina centrodiapofisial anterior, a diferencia de las vérterbas precedentes. Las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más anchas que largas. La espina neural está fuertemente proyectada en sentido dorsal y levemente inclinadas en sentido posterior, como en la vértebra dorsal de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005), y a diferencia de *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). La base de esta estructura (junto con las postzigapófisis) supera posteriormente el borde posterior del centro vertebral, a diferencia de las vértebras dorsales de otros dicraeosáuridos, tales como *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (MLL-Pv-005; MPEF-PV 1716). Al igual que la vértebra dorsal posterior del *Pilmatueia* (MLL-Pv-005), la espina neural bífida presenta una profunda fosa que está excavada en la superficie lateral de su base y se proyecta dorsalmente sobre la superficie posterior de cada hemiespina, merced la modesta torsión sufrida por dicho proceso.

En vista posterior, la base del arco neural es muy angosta transversalmente en comparación con las vértebras precedentes. Esta vértebra presenta además un robusto hipósfeno, con dos láminas infrahiposfenales dirigidas ventrolateralmente, como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MLL-Pv-005; MLL-

Pv-014). Los procesos transversos se disponen dorsolateralmente, como en las vértebras dorsales de *Haplocanthosaurus priscus*, otros dicraeosáuridos, tales como *Suuwassea*, *Lingwulong*, *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* y los rebbachisáuridos, tales como Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35 (Hatcher, 1903; Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MLL-Pv-005; MLL-Pv-014; MPEF-PV 1716). Las carillas articulares de las postzigapófisis se disponen ventrolateralmente y se encuentran muy próximas entre ellas, casi contactándose una con la otra. Estas estructuras articulares, se disponen en planos que convergen en un ángulo de 110º. Por otra parte, la espina neural bífida es recta, se proyecta fuertemente en sentido dorsal, a modo de columna, y cada hemiespina se acercan a la línea media en el sector distal.

En vista dorsal, el elemento vertebral presenta una pequeña y somera fosa espinodiapofisial que se proyecta lateralmente. Los procesos transversos se proyectan lateroanteriormente. La región medial de la espina neural bífida presenta una robusta lámina ósea que conecta sus bases transversalmente.

La vértebra dorsal 8 se preservó incompleta y sufrió deformación plástica en dirección dorsolateral-ventrolateral. La misma, carece de gran parte del centro vertebral (únicamente se conservó su superficie lateral derecha), del extremo distal de los procesos transversos y de la espina neural. La espina neural es bífida y fuertemente proyectada dorsalmente, a diferencia de la vértebra dorsal 8 de *D. hansemanni* y *Brachytrachelopan mesai*, las cuales presenta una espina neural simple (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716).

En vista anterior, el canal neural es pequeño y de contorno elíptico, más alto que ancho. Las láminas centroprezigapofisiales son delgadas y presentan un gran desarrollo. Las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias, están dispuestas dorsomedialmente, en planos que convergen medialmente y forman un ángulo de 100º entre sí. Las láminas espinodiapofisiales son amplias y, al igual que la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005), la espina neural bífida está fuertemente proyectada en sentido dorsal, y presenta una morfología sigmoidea, con la superficie medial cóncava y

la lateral convexa. La espina neural está comunicada medialmente en su base por medio de una robusta y baja lámina ósea.

En vista lateral el cuerpo vertebral es al menos 3 veces más bajo que el arco neural, como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MLL-Pv-005; MPEF-PV 1716). El cuerpo vertebral es más largo que alto, con una superficie lateral fuertemente convexa en dirección dorsoventral y levemente cóncava en dirección anteroposterior; su sector dorsal presenta una profunda depresión a modo de pleurocelo, de contorno triangular como en el ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005). La base del arco neural es muy corta anteroposteriormente, comparada con el resto del arco neural y se inserta en la región media del respectivo cuerpo vertebral. Desafortunadamente las láminas y fosas del arco neural no se conservaron. Las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico. La espina neural bífida es más larga anteroposteriormente en su base, que en su región medial y distal. La misma, es una estructura recta, fuertemente proyectada en sentido dorsal y levemente inclinada posteriormente, superando posteriormente el borde posterior del cuerpo vertebral, como en las vértebras dorsales de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005; MLL-Pv-014). La espina neural bífida presenta una profunda fosa que está excavada en la superficie lateral de su base y se proyecta dorsalmente sobre la cara posterior, merced la torsión sufrida por dicho elemento, como en *Pilmatueia* (MLL-Pv-005).

En vista posterior la base del arco neural es corta transversalmente y presenta un canal neural pequeño y de contorno elíptico, levemente más alto que ancho. El elemento vertebral presenta un hipósfeno, con dos láminas infrahiposfenales que se disponen ventrolateralmente, como en las vértebras dorsales de *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). El proceso transverso conservado (izquierdo) se proyecta laterodorsalmente, como en las vértebras dorsales de *Haplocantosaurus*, otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Suuwassea*, *Lingwulong* y *Pilmatueia*, y los Rebbachisauridae, como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y el Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35 (Hatcher, 1903; Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv005; MLL-Pv014, MMCH-Pv-49; MACN-Pv-35). Por el contrario, los procesos transversos en las vértebras dorsales de los diplodócidos, tales

como *Diplodocus* y *Apatosaurus*, se proyectan en sentido lateral o lateroventral (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936). Las carillas articulares de las postzigapófisis se disponen ventrolateralmente y se sitúan próximas entre sí. Estas estructuras articulares están dispuestas en planos que forman un ángulo de 110º.

En vista ventral, ha conservado únicamente la mitad lateral derecha de la superficie ventral del cuerpo vertebral. La misma es convexa transversalmente y el sector más corto en dicha dirección está situado en su parte media, expandiéndose sutilmente anteroposteriormente.

En vista dorsal, las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico, más anchas que largas. Ambas hemiespinas están conectadas medialmente por una robusta lámina que se dispone transversalmente, tratándose de un elemento únicamente presente en *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Posteriormente a la citada lámina se sitúa una pequeña fosa a modo de ranura larga anteroposteriormente, como en la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005).

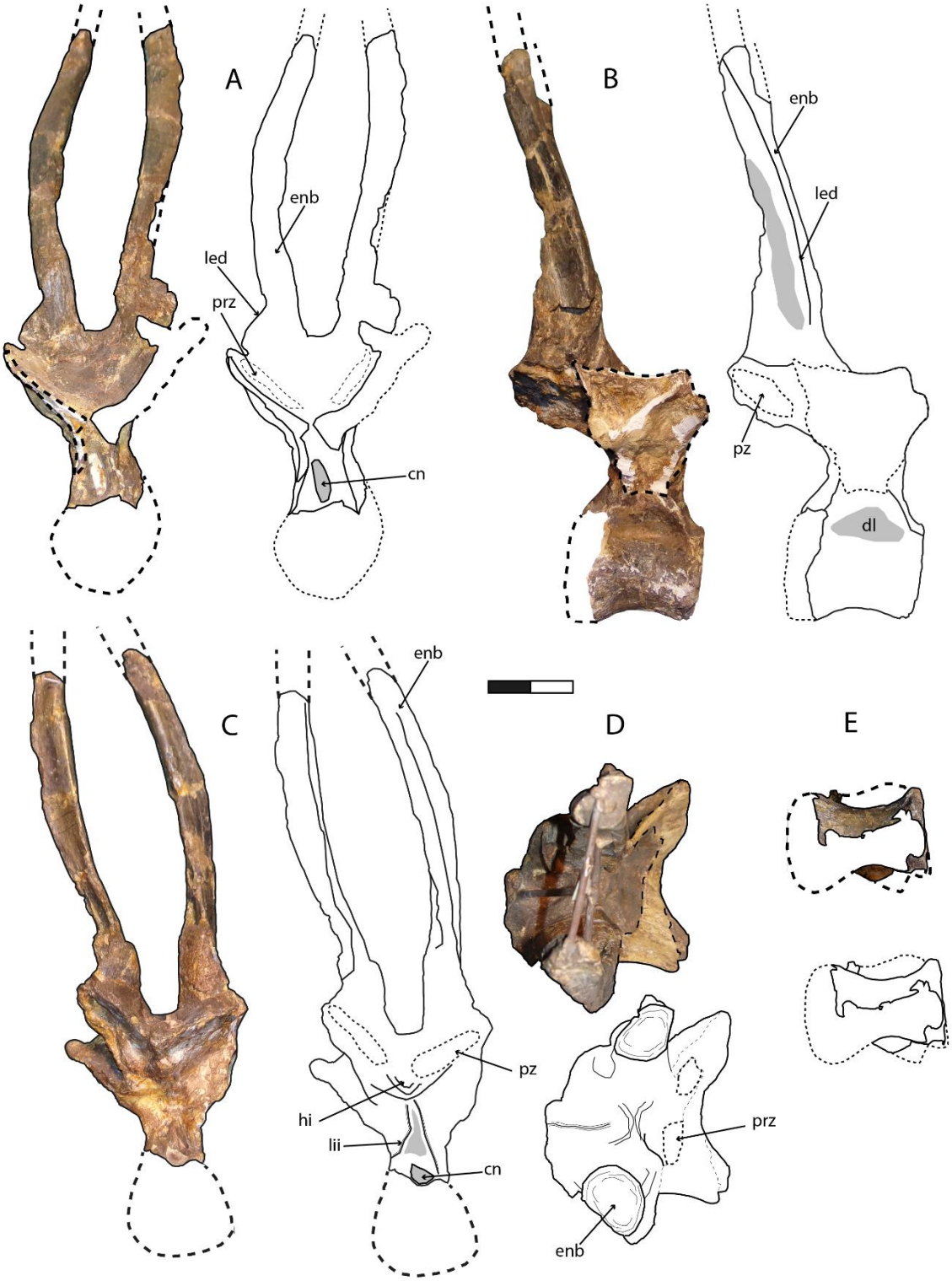


Figura 5.22. Vértebra dorsal 8 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; enb, espina neural bífida; hi, hipósfeno; led, lámina

espinodiapofisial; lii, lámina infrahiposfenal; prz, prezigapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 9 (Fig. 5.23) carece de la cara articular anterior del centro vertebral, del proceso transverso izquierdo, del extremo distal del proceso transverso opuesto y del sector distal de la espina neural. La espina neural es bífida, a diferencia de la vértebra dorsal 9 de *D. hansemanni* y *Brachytrachelopan mesai* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). La espina neural es laminar en toda su longitud, marcando un cambio abrupto respecto a las vértebras precedentes, donde las mismas son subcilíndricas.

La superficie articular anterior del cuerpo vertebral no está preservada debido a la erosión y meteorización. En vista anterior, el canal neural es pequeño, de contorno elíptico y más alto que ancho. La carilla articular de la prezigapófisis conservada (lado izquierdo), es amplia y se dispone dorsomedialmente. La vértebra también presenta una lámina intraprezigapofisial muy esbelta. El proceso transverso del lado izquierdo se proyecta laterodorsalmente, como en las vértebras dorsales de *Haplocantosaurus*, los dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Suuwassea*, *Lingwulong* y *Pilmatueia*, y los rebbachisáuridos, como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y el Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35 (Hatcher, 1903; Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv005; MLL-Pv014, MMCH-Pv-49; MACN-Pv-35). La espina neural bífida es más amplia que en vértebras precedentes y presenta una forma pronunciadamente sigmoidea, con la superficie medial cóncava y la superficie lateral convexa, condición que recuerda al ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005). Cada hemiespína está conectada mediante a travez de una lámina muy desarrollada que alcanza casi la altura media de las mismas.

En vista lateral, el cuerpo vertebral está roto en su extremo anterior y posterior, y su superficie lateral es convexa dorsoventralmente. El mismo presenta una pequeña y profunda depresión larga anteroposteriormente, a modo de pleurocelo, situada en la región dorsal del cuerpo vertebral. El cuerpo vertebral es al menos cuatro veces más bajo que el arco neural, como ocurre en las vértebras dorsales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MLL-Pv-005; MPEF-PV 1716). La base

del cuerpo vertebral es corta anteroposteriormente y se inserta en la región medial del mismo. Los procesos transversos son amplios y se proyectan anterodorsalmente, como en las vértebras dorsales posteriores de *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (MLL-Pv-005; MPEF-PV 1716). Las láminas centroparapofisial posterior y centrodiapofisial posterior presentan un gran desarrollo y delimitan una amplia y profunda fosa parapofisial centrodiapofisial (pacdf), al igual que en la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005). Por otro lado, las láminas centrodiapofisial posterior y centropostzigapofisial delimitan una pequeña fosa postzigapofisial centrodiapofisial (pocdf) de contorno triangular. La carilla articular de la postzigapófisis es amplia y de contorno elíptico, más ancha que larga. La espina neural bífida es considerablemente más larga anteroposteriormente que la de las vértebras precedentes. La misma se proyectan en dirección dorsoposterior, superando el borde posterior del cuerpo vertebral, como en el ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005).

En vista posterior, la superficie articular del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava, siendo la parte medio-dorsal del mismo la más profunda. El canal neural es pequeño y está limitado lateralmente por las láminas centropostzigapofisiales, las cuales son robustas y se disponen dorsoventralmente. La carilla articular de la postzigapófisis conservada (lado izquierdo) se dispone ventrolateralmente. El elemento vertebral presenta un pequeño y robusto hipósfeno. La espina neural bífida presenta una robusta lámina postespinal y un par de láminas espinopostzigapofisiales muy desarrolladas, como en las vértebras dorsales medias y posteriores de *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1919; MPEF-PV 1716).

La superficie ventral del cuerpo vertebral es convexa transversalmente. El sector más corto transversalmente está situado en la parte media del cuerpo vertebral, expandiéndose sutilmente anteroposteriormente. El proceso transverso conservado se proyecta fuertemente en dirección anterolateral.

En vista dorsal la carilla articular de la prezigapófisis es amplia. Hay una esbelta lámina que conecta trasversalmente la espina neural bífida en su región medial.

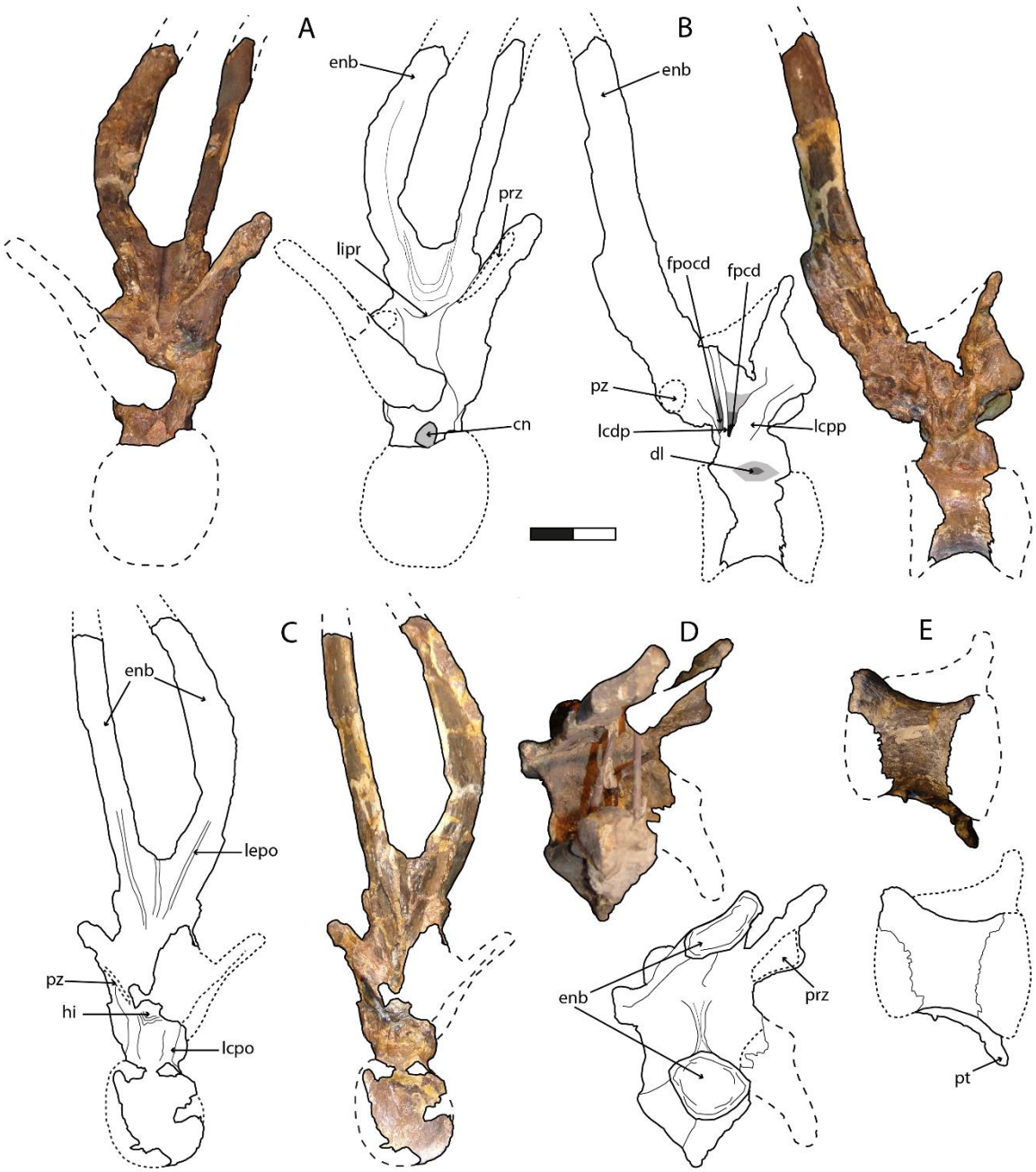


Figura 5.23. Vértebra dorsal 9 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; enb, espina neural bífida; fpcd, fosa parapofisial centrodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; hi, hipósfeno; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpp, lámina centroparapofisial posterior; lipr, lámina intraprezigapofisial; prz, prezigapófisis; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 10 (Fig. 5.24) carece de la lámina centroprezigapofisial derecha, de la prezigapófisis y del proceso transverso del mismo lado y del extremo distal del proceso transverso izquierdo. Además carece de la postzigapófisis y la lámina centropostzigapofisial izquierda y de los bordes laterales de la base de la espina neural. El elemento presenta un cuerpo vertebral platicélico y bajo dorsoventralmente, acompañado de un arco neural que es al menos tres veces más alto, como en las vértebras dorsales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MLL-Pv-005; MPEF-PV 1716). La espina neural es simple, a diferencia de las vértebras precedentes, las cuales son bífidas. En los ejemplares Holotipo de *Dicraeosaurus hansemanni* y *Brachytrachelopan mesai*, la primera aparición de una espina neural completamente simple, ocurre en la vértebra dorsal 7 (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). La espina neural de la vérterbra dorsal 10 de *Amargasaurus* es laminar, esbelta y presenta un gran desarrollo. La misma está rota en los bordes laterales de la región basal y en el extremo dorsolateral derecho.

En vista anterior el cuerpo vertebral presenta un contorno elíptico, levemente más ancho que alto; el mismo está roto en su extremo dorsolateral derecho y ventrolateral izquierdo. El canal neural es pequeño, más alto que ancho y está limitado lateralmente por las láminas centroprezigapofisiales; las cuales son robustas y se disponen dorsoventralmente. El elemento vertebral presenta un amplio hipantro. La carilla articular de la prezigapófisis conservada se dispone dorsomedialmente y al igual que en las vértebras dorsales posteriores de *Haplocanthosaurus*, los rebbachisáuridos, tales como el Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 y el Rebbachisauridae indet. MACN-Pv-35 y dicraeosáuridos, como *Suuwassea*, *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan*, *Suuwassea* y *Pilmatueia*, los procesos transversos están dispuestos dorsolateralmente (Hatcher, 1903; Janensch; 1929; Harris, 2006b; MLL-Pv005; MLL-Pv014; MPEF-PV 1716). La espina neural es simple, alta y de contorno lobulado, como en las vértebras dorsales posteriores de *Lingwulong*, *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MPEF-PV 1716). El ancho transversal de la citada estructura es menor en su base y se torna más ancha gradualmente hacia el extremo distal. La misma presenta una robusta lámina

preespinal que se adelgaza sutilmente en sentido dorsal. Dicha lámina tiene un profundo surco en la base de la espina neural. El elemento vertebral presenta amplias fosas prezigapofisial espinodiapofisial.

En vista lateral el cuerpo vertebral es levemente más largo que alto, su superficie lateral es convexa dorsoventralmente y el margen ventral es cóncavo. Su extremo dorsal presenta una profunda depresión a modo de pleurocelo, al igual que en las vértebras dorsales posteriores de *Brachytrachelopan*, *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MLL-Pv-005; MPEF-PV 1716). Dicha fosa en *Amargasaurus* es de contorno subtriangular, aproximadamente dos veces más larga que alta. Las láminas centroparapofisial anterior y centrodiapofisial posterior son delgadas y delimitan una amplia y profunda fosa parapofisial centrodiapofisial. La vértebra también presenta un fosa postzigapofisial centrodiapofisial profunda y amplia, delimitada anteriormente por la recién mencionada lámina centrodiapofisial posterior y posteriormente por la lámina centropostzigapofisial. La parapófisis está situada anteroventralmente respecto a la diapófisis (ambas muy próximas entre sí), conectadas por una breve lámina diapoparapofisial. Las superficies articulares de ambas estructuras están rotas. La postzigapófisis conservada (del lado derecho) supera posteriormente el borde posterior del cuerpo vertebral y su carilla articular se dispone ventralmente. La espina neural está fuertemente proyectada en sentido dorsal y levemente inclinada en sentido posterior, como en el ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005) y a diferencia de las vértebras dorsales posteriores de *Lingwulong*, *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan*, cuyas espinas neurales son rectas o levemente inclinadas en sentido anterior (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MPEF-PV 1716). Esta estructura es laminar y larga anteroposteriormente. Además presenta láminas espinopostzigapofisiales muy desarrolladas.

La superficie posterior del cuerpo vertebral es fuertemente cóncava, siendo su región medial la más profunda. En vista posterior, la lámina centropostzigapofisial conservada (derecha) es amplia y de contorno levemente convexo en dirección ventrolateral. La carilla articular de la postzigapófisis conservada (derecha) se disponen ventralmente, con una sutil componente en sentido lateral. La espina neural presenta las

mismas características que en la vista anterior, con una prominente lámina postespinal y una amplia fosa espinopostzigapofisial de contorno triangular.

La superficie ventral del cuerpo vertebral es convexa transversalmente y cóncava en dirección anteroposterior. En vista ventral, el sector más corto transversalmente está situado en la parte media del cuerpo vertebral, expandiéndose sutilmente hacia los extremos anterior y posterior. Las carillas articulares de las postzigapófisis son amplias y de contorno elíptico, cuyo eje mayor es posterolateral.

En vista dorsal la carilla articular de la prezigapófisis izquierda es amplia. El proceso transverso se proyecta en dirección lateroanterior. La espina neural es robusta y de su sección transversal presenta un contorno con forma de X, como en las vértebras dorsales más posteriores de *Brachytrachelopan*, *Dicraeosaurus* y *Lingwulong* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MPEF-PV 1716). Posteriormente a esta estructura, en la región medial de las postzigapófisis, la vértebra presenta un surco longitudinal como en la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005).

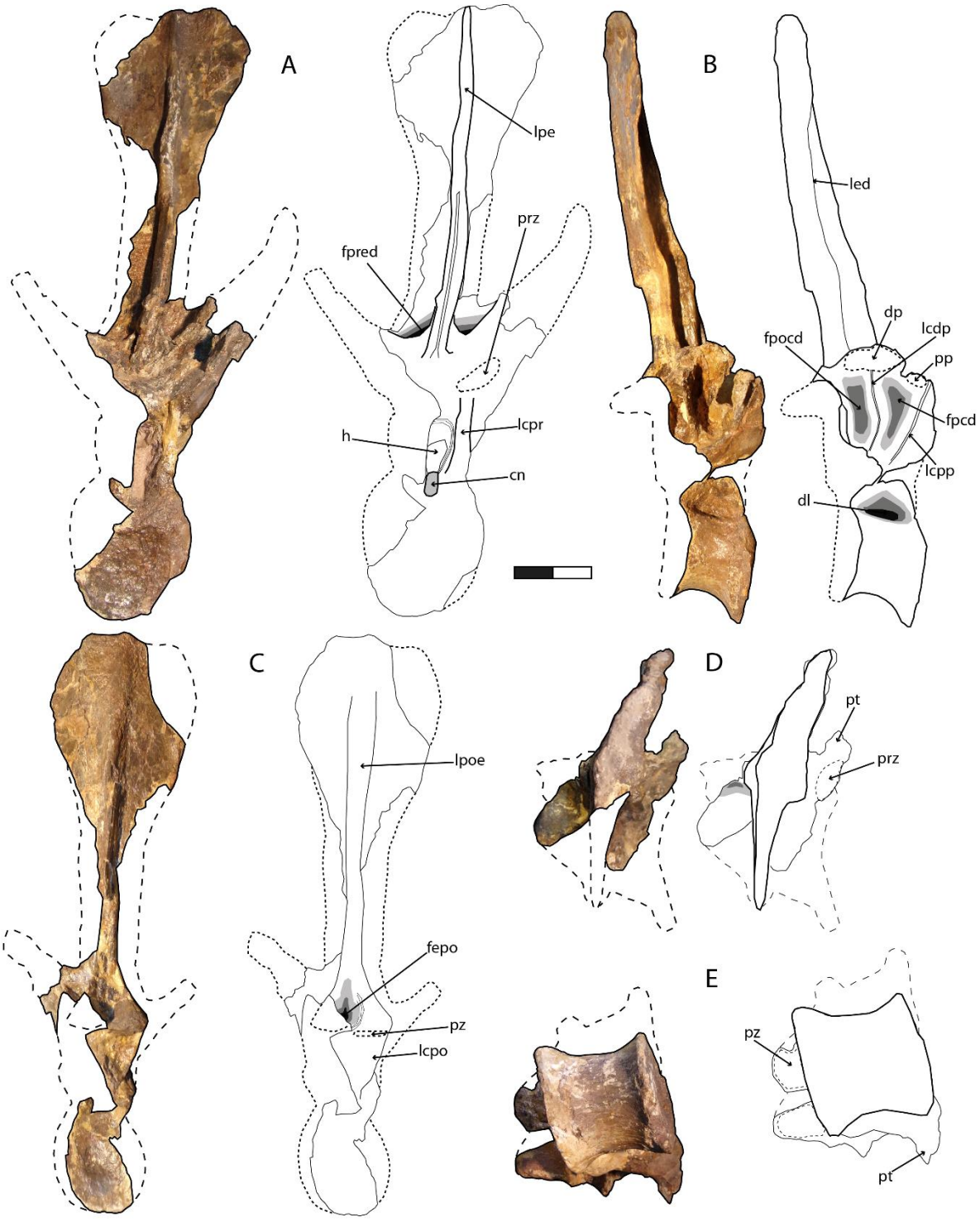


Figura 5.24. Vértebra dorsal 10 de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; dp, diapófisis; fepo, fosa espinopostzigapofisial; fpcd, fosa parapofisial centrodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fpred,

fosa prezigapofisial espinodiapofisial; h, hipantro; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lcpo, lámina centropostzigapofisial; lcpp, lámina centroparapofisial posterior; lcpr, lámina centroprezigapofisial; led, lámina espinodiapofisial; lpe, lámina preespinal; lpoe, lámina postespinal; lpoe, lámina postespinal; pp, parapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pz, postzigapófisis. Escala: 10 cm.

La vértebra dorsal 11 (Fig. 5.25) únicamente conservó el extremo distal de la espina neural, la cual es simple, de contorno lobulado y presenta una prominente lámina preespinal y postespinal, como en el elemento vertebral precedente. La citada vértebra permanece articulada al sacro y no fue reportada previamente.

VÉRTEBRAS SACRAS

Se han conservado la parte dorsal de tres procesos transversos del lado derecho y cinco espinas neurales (Fig. 5.25). El sacro carece completamente de sus respectivos cuerpos vertebrales. Basado en la cantidad de espinas neurales, el sacro estaría conformado por cinco vértebras sacras, como en la mayoría de los diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus* y *Apatosaurus* (Janensch, 1914; Tschopp et al., 2015).

Únicamente se ha conservado la región dorsal del proceso transverso derecho de la vértebra sacra 1, 3? y 5?. Estos son altos dorsoventralmente, son aliformes con superficie anterior fuertemente excavada y se proyectan en dirección laterodorsal, como en las vértebras sacras de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). Las espinas neurales son simples, de contornos lobulados (en vista anteroposterior) y están fuertemente proyectadas en sentido dorsal, como en el sacro de *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). En su base son angostas, ensanchándose distalmente. Estos elementos presentan prominentes láminas preespinales y postespinales.

En vista lateral los tres procesos transversos conservados son robustos y carecen del sector ventral. Este elemento presenta cinco espinas neurales muy altas, provistas de amplias láminas laterales e inclinadas levemente en sentido posterior. Las mismas están fusionadas en dos grupos, mediante las láminas preespinales y postespinales. Por un lado,

la vértebra sacra 1 y 2, y por otro la vértebra sacra 3, 4 y 5. En los sacros de *D. hansemanni* y *D. sattleri* (Janensch, 1929) no ocurre lo mismo, ya que solo las espinas neurales de las vértebras sacras 2, 3 y 4 están fusionadas.

En vista posterior, el proceso transverso conservado es robusto, se proyecta lateralmente y su región ventral es excavada. La espina neural es simple, de contorno lobulado y está fuertemente proyectada en sentido dorsal. Dicha amplitud transversal es menor en su base y se torna más ancha hacia el extremo distal. El elemento presenta una prominente lámina postespinal, como en sacro de *Dicraeosaurus*; con la diferencia de que esta estructura desaparece gradualmente hacia la región dorsal en la especie sudamericana.

En vista dorsal los procesos transversos conservados se proyectan fuertemente en sentido lateral. El extremo distal de las espinas neurales es amplio y de contorno similar a una "media luna".

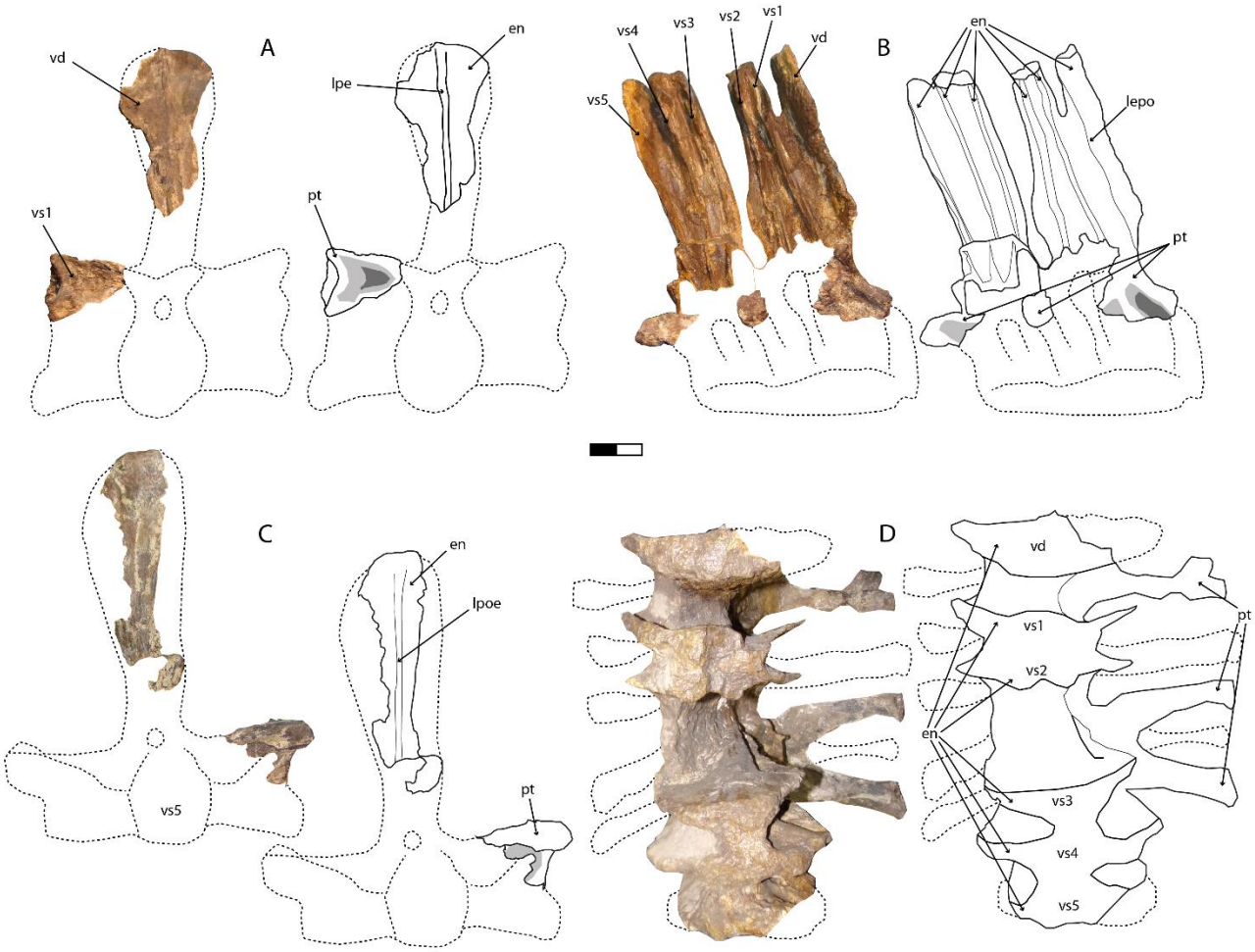


Figura 5.25. Vértebra dorsal 11 y vértebras sacras de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista dorsal. Abreviaturas: en, espina neural; lepo, lámina espinopostzigapofisial; lpe, lámina preespinal; lpoe, lámina postespinal; pt, proceso transverso; vd, vértebra dorsal; vs, vértebra sacra. Escala: 10 cm.

VÉRTEBRAS CAUDALES

Se han conservado solo 7 vértebras caudales en el ejemplar MACN-N 15, las cuales han sido halladas desarticuladas y asociadas al resto del esqueleto (Tab. 5.2).

	ca 3?	ca 5?-6?	ca 10?	ca 15?-16?	ca 31?-33?
Alt. vert.	x	x	x	x	8
Long. arc.	x	x	x	x	x
Long. cuerp.	11,3	10	10	10,5	11
Anch. cuerp.	x	15	10,5	9,5	4,4
Anch. ant. cuerp.	x	x	14,5	12	6,3
Alt. ant. cuerp.	x	x	13	11	5,8
Anch. post. cuerp.	x	15,5	13,5	12,2	6,5
Alt. post. cuerp.	x	15,5	12	11,9	4,4
Long. proc. tran.	11	x	9	x	x
Alt. arc. neur.	x	x	x	x	x
Anch. int. prz.	x	x	x	x	x
Anch. ext. prz.	x	x	x	x	x
Anch. int. pz.	x	x	x	x	x
Anch. Ext. pz.	x	x	x	x	x
Anch. art. prz.	x	x	x	1,8	x
Long. art. prz.	x	x	x	3	x
Anch. art. pz.	x	x	x	x	x
Long. art. pz.	x	x	x	x	x
Alt. esp. neu.	x	x	x	x	1,5
Long. esp. neu.	x	x	x	x	x
Anch. esp. neu	x	x	x	x	x

Tabla 5.2. Medidas de las vértebras caudales de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) expresadas en cm. Alt. ant. cuerp, Altura de la cara articular anterior del cuerpo vertebral; Alt. arc. neu, altura desde la base del arco neural hasta el borde dorsal de las

postzigapófisis; Alt. esp. neu, altura de la espina neural, tomada desde la base hasta el ápice; Alt. post. cuerp, altura de la cara articular posterior del cuerpo vertebral; Alt. vert, altura de la vértebra; Anch. Ant. cuerp, ancho de la cara articular anterior del cuerpo vertebral; Anch. art. prz, ancho de la carilla articular de la prezigapófisis; Anch. art. pz, Ancho de la carilla articular de la postzigapófisis; Anch. cuerp, ancho de la región media del cuerpo vertebral; Anch. esp. neu, ancho de la espina neural tomado en la altura media; Anch. ext. prz, ancho externo entre las prezigapófisis; Anch. ext. pz, ancho externo entre las postzigapófisis; Anch. int. prz, ancho interno entre las prezigapófisis; Anch. int. pz, ancho interno entre las postzigapófisis; Anch. Post. cuerp, ancho de la cara articular posterior del cuerpo vertebral; Ca, vértebra caudal; Long. arc, longitud del arco neural (entre las prezigapófisis y las postzigapófisis); Long. art. prz, longitud de la carilla articular de la prezigapófisis; Long. art. pz, Longitud de la carilla articular de la postzigapófisis; Long. cuerp, longitud del cuerpo vertebral (sin cóndilo); Long. esp. neu, Espesor anteroposterior de la espina neural tomada a la altura media; Long. proc. tran, longitud de los procesos transversos desde el plano sagital; X, desconocido.

La 3ª? vértebra caudal esta incompleta (Fig. 5.26). La misma, ha conservado la mitad derecha del cuerpo vertebral y el proceso transverso del mismo lado. El elemento es procélico, con la superficie articular posterior plana, como en las vértebras caudales de *Lingwulong*, *Suuwassea*, *Dicraeosaurus*, *Amargatitanis* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; Xu et al., 2018; MACN PV N34; MLL-Pv-015; MLL-Pv-016).

En vista anterior, el cuerpo vertebral es levemente más alto que ancho y su superficie articular es fuertemente cóncava, siendo su región medio-dorsal la más profunda. El proceso transverso conservado es alto, con forma de ala y se proyecta dorsolateralmente, como en las caudales anteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus* y *Amargatitanis* (Janensch, 1929; MACN PV N34). El mismo presenta una amplia y profunda fosa prezigapofisial centrodiapofisial de contorno triangular, como en las vértebras caudales de *Amargatitanis* (MACN PV N34).

En vista lateral el cuerpo vertebral es aproximadamente dos veces más alto que largo. Su superficie lateral es levemente cóncava anteroposteriormente y el margen ventral

es cóncavo ventralmente. El borde anterior del cuerpo vertebral se dirige en dirección anterodorsal, mientras que el borde posterior es vertical. La diapófisis es una estructura robusta, alta y de contorno triangular.

La superficie articular posterior del cuerpo vertebral es plana y el proceso transverso conservado presenta una superficie levemente convexa en dirección dorsoventral.

En vista ventral el cuerpo vertebral es corto anteroposteriormente y presenta una quilla longitudinal muy sutil en dirección anteroposterior, como en las vértebras caudales de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-015; MLL-Pv-016).

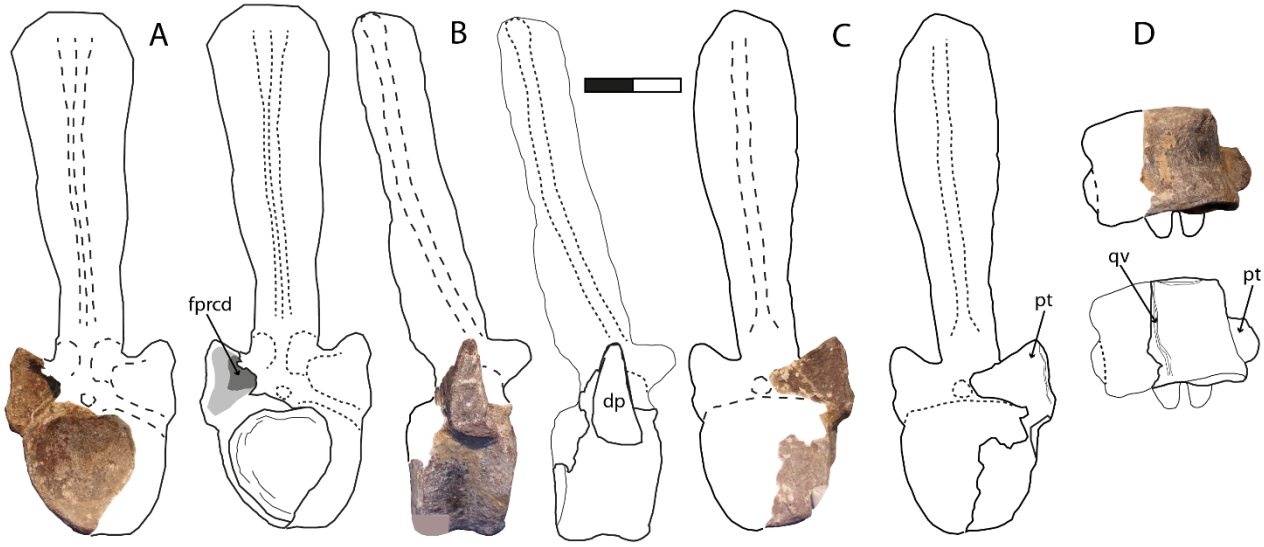


Figura 5.26. Vértebra caudal 3? de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista ventral. Abreviaturas: dp, diapófisis; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; pt, proceso transverso; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

La 5ª? o 6ª? vértebra caudal está incompleta. Solamente se ha conservado el cuerpo vertebral y la región ventral del proceso transverso derecho (Fig. 5.27). El cuerpo vertebral presenta una leve procelia, con la superficie articular posterior plana, como ocurre en las vértebras caudales anteriores de otros flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1929). El mismo es casi dos veces más corto que

alto, a diferencia de las vértebras caudales de la mayoría de los diplodócidos, tales como *Diplodocus* (Hatcher, 1901).

En vista anterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, levemente más ancho que alto. Su superficie articular anterior es levemente cóncava como en las vértebras caudales anteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Suuwassea emiliae*, *Amargatitanis macni* y *Pilmatueia faundezi* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; MACN PV N53; MLL-Pv-014; MLL-Pv-015), siendo la parte central la más profunda. La base del proceso transverso conservado se proyecta laterodorsalmente, como en las vértebras caudales anteriores de otros dicraeosáuridos.

En vista lateral el cuerpo vertebral es aproximadamente dos veces más corto que alto; siendo su superficie lateral levemente cóncava en dirección anteroposterior, como en las vértebras caudales de *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). El borde anterior del cuerpo vertebral se dirige sutilmente en dirección anterodorsal, mientras que el posterior es vertical.

En vista posterior, el cuerpo vertebral es de contorno oval, ligeramente más alto que ancho y presenta una superficie articular plana.

La superficie ventral del cuerpo vertebral es angosta y presenta dos quillas paralelas muy sutiles, que recorren longitudinalmente el cuerpo vertebral en dirección anteroposterior. El elemento aquí descrito no presenta forámenes en la superficie ventral del centro vertebral, como en *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Contrariamente, las vértebras caudales de *Dicraeosaurus* y *Suuwassea*, presentan forámenes distribuidos irregularmente en la superficie ventral del cuerpo vertebral (Janensch, 1929; Harris, 2006b).

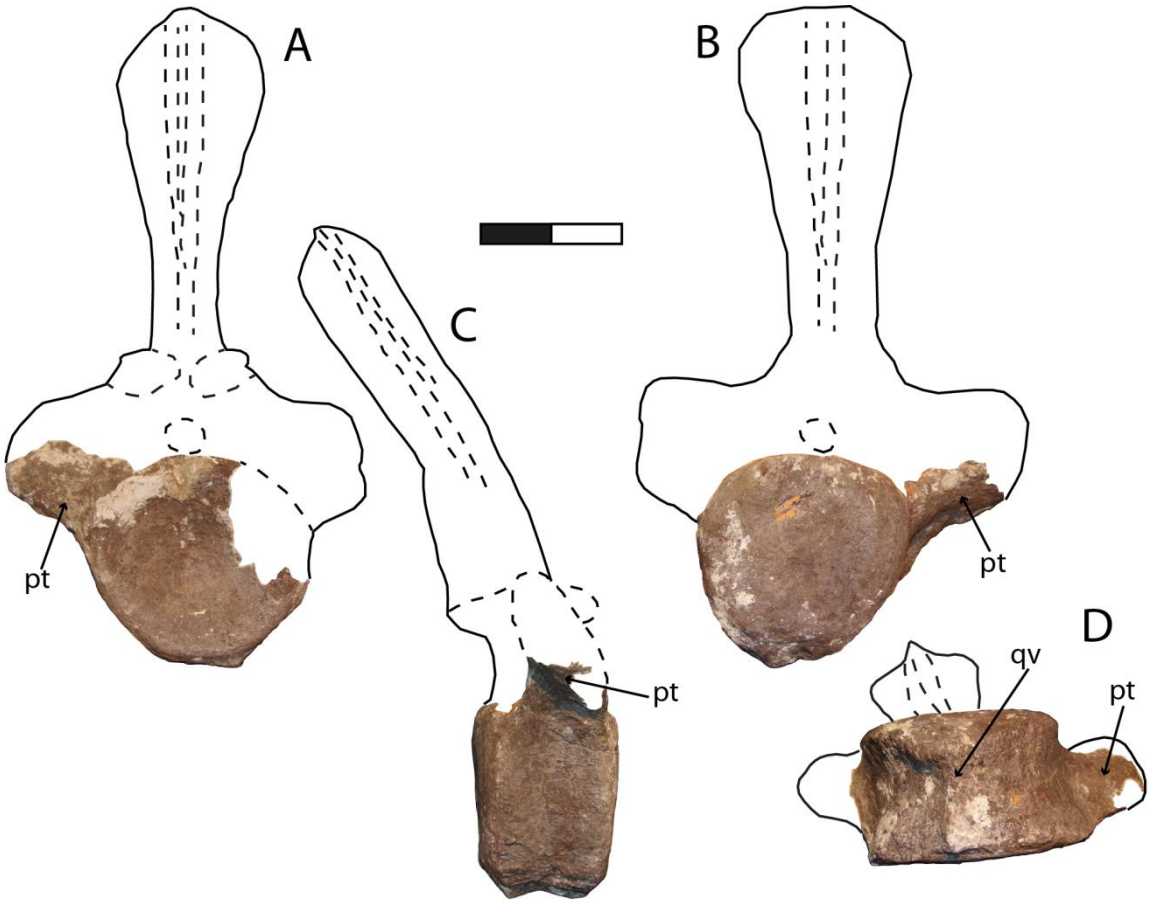


Figura 5.27. Vértebra caudal 5ª? / 6ª? de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral derecha; D, vista ventral. Abreviaturas: pt, proceso transverso; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

La 10ª? vértebra caudal está incompleta (Fig. 5.28). Únicamente conservó el cuerpo vertebral y el proceso transverso del lado derecho.

En vista anterior, el cuerpo vertebral es de contorno circular y su superficie articular es fuertemente cóncava, cuya región medial es la más profunda. Los procesos transversos son reducidos y se dirigen levemente en sentido lateral.

En vista lateral el cuerpo vertebral es aproximadamente dos veces más alto que largo y su superficie lateral es sutilmente cóncava en dirección anteroposterior. El borde anterior del cuerpo vertebral se dirige muy sutilmente en dirección anterodorsal, mientras

que el posterior es vertical. El proceso transverso es pequeño, robusto y de contorno elíptico, siendo levemente más largo que alto.

En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, levemente más ancho que alto. Su borde dorsal es recto y la superficie articular es plana como en las vértebras caudales de otros dicraeosáuridos, tales como *Suuwassea*, *Amargatitanis* y *Pilmatueia* (Harris, 2006b; MACN PV N53; MLL-Pv-014; MLL-Pv-015).

En vista ventral el cuerpo vertebral es más ancho que largo y presenta una superficie cóncava en dirección transversal y anteroposterior. El mismo presenta dos quillas situadas en el extremo anterior.

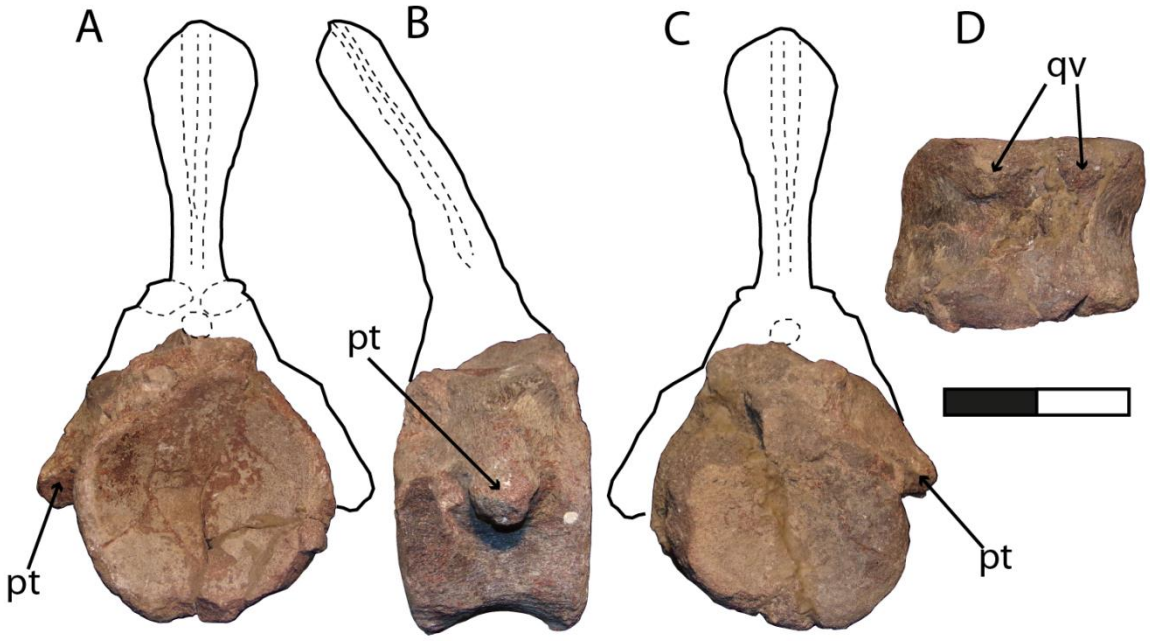


Figura 5.28. Vértebra caudal 10? de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral derecha; C, vista posterior; D, vista ventral. Abreviaturas: pt, proceso transverso; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

La 11ª? / 12ª? vértebra caudal únicamente conservó la región anteroventral del cuerpo vertebral (Fig. 5.29). La superficie articular anterior del centro vertebral es levemente cóncava. Al igual que la vertebral precedente, el elemento vertebral tiene dos

quillas prominentes ubicadas en el margen anterior del centro vertebral. La superficie ventral del cuerpo vertebral es cóncava transversalmente y anteroposteriormente.

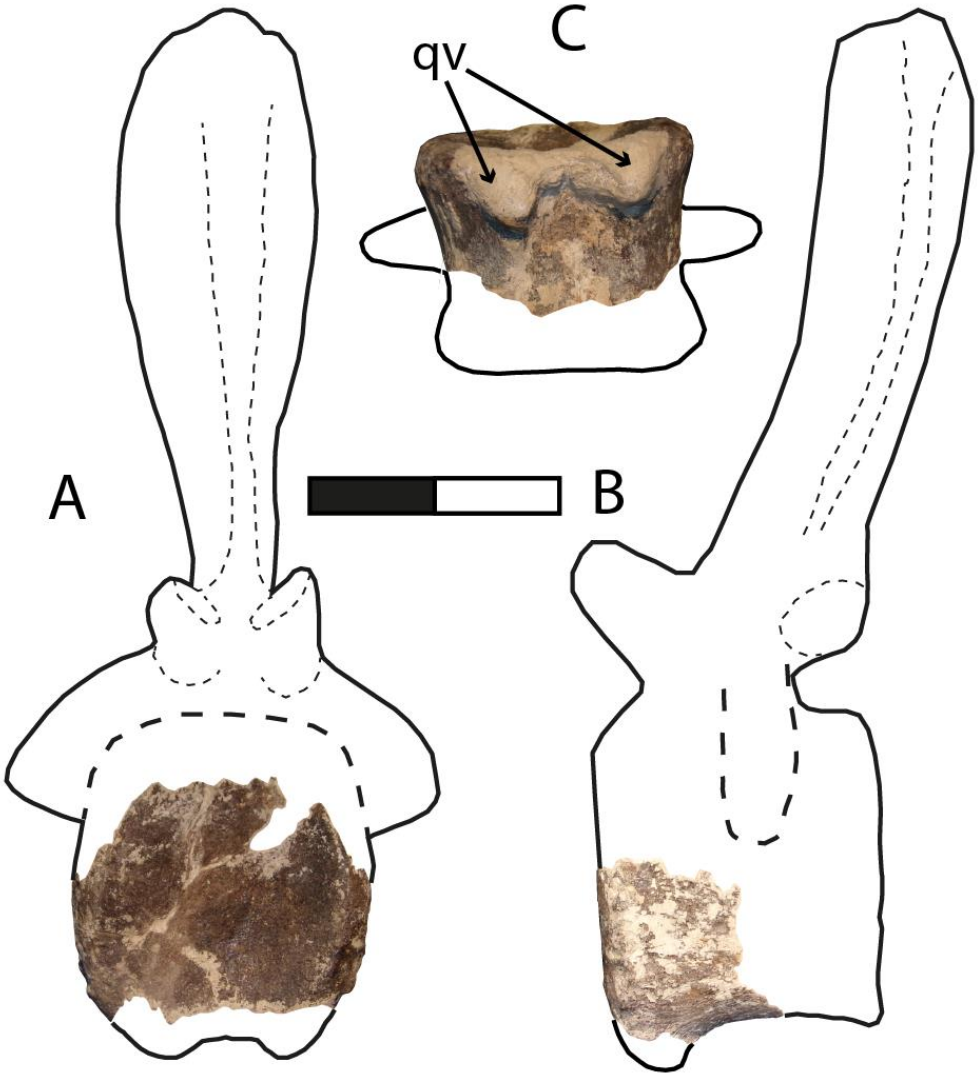


Figura 5.29. Vértebra caudal 11ª? / 12ª? de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral izquierda; C, vista ventral. Abreviaturas: qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

La 14ª? vértebra caudal ha conservado solamente la región anterolateral izquierda (Fig. 5.30). Al igual que el elemento precedente, la cara articular anterior del cuerpo vertebral es cóncava. El proceso transverso conservado (izquierdo) es muy reducido y en vista anterior se proyecta lateralmente.

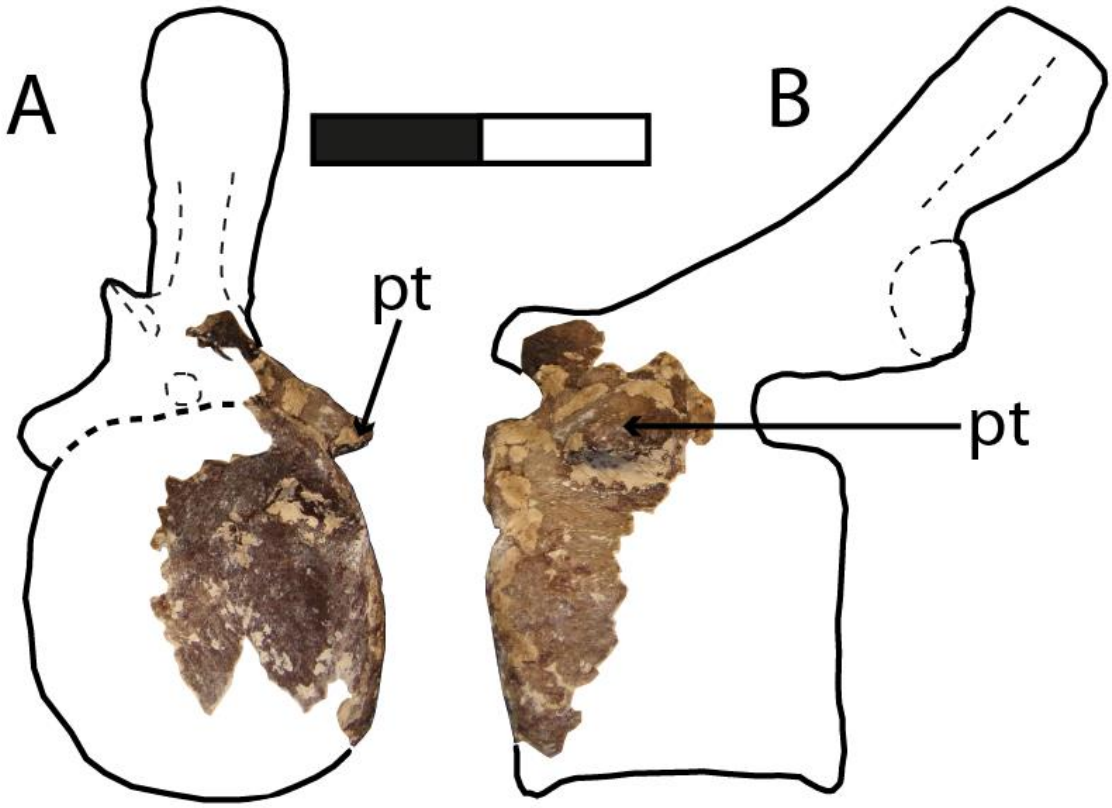


Figura 5.30. Vértebra caudal 14ª? de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral izquierda. Abreviaturas: pt, proceso transverso. Escala: 10 cm.

La vértebra caudal 15ª? / 16ª? carece de las postzigapófisis, de la espina neural y la superficie ventral del cuerpo vertebral está levemente erosionada (Fig. 5.31).

En vista anterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, sutilmente más ancho que alto; siendo su cara articular levemente cóncava. Las carillas articulares de las prezigapófisis se disponen dorsomedialmente y están muy próximas entre sí. El proceso transverso es muy reducido y proyectado en sentido lateral, mientras que la base de la espina neural es indivisa y muy robusta.

En vista lateral el cuerpo vertebral es más alto que largo, como ocurre en las vértebras caudales anteriores y medias de otros dicraeosáuridos, tales como *Suuwassea*, *Dicraeosaurus*, *Amargatitanis* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; Harris, 2006b; MACN PV N53; MLL-Pv-014; MLL-Pv-015); siendo su cara lateral convexa dorsoventralmente y

cóncava anteroposteriormente. El borde anterior del cuerpo vertebral es recto, mientras que el borde posterior presenta una leve convexidad en sentido posterior. Los procesos transversos son muy reducidos y de contorno elíptico. Las prezigapófisis se proyectan anteriormente y levemente en sentido dorsal, superando el borde anterior del cuerpo vertebral, como en *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1929; MLL-Pv-014; MLL-Pv-015). La base de la espina parece indicar que esta estructura habría estado proyectada posterodorsalmente.

En vista posterior el cuerpo vertebral es de contorno elíptico, levemente más ancho que alto, con el borde dorsal recto. La superficie articular es levemente cóncava.

En vista ventral la región medial del cuerpo vertebral es la más angosta, ensanchándose levemente en dirección anterior y posterior. El borde posterior presenta un par de quillas ventrales muy sutiles, como en las vértebras caudales de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929).

En vista dorsal las carillas articulares de las prezigapófisis son amplias y de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más largas que anchas. Las mismas superan el borde anterior del respectivo centro vertebral. Por otra parte, los procesos transversos son muy reducidos y están situados aproximadamente en la región media del cuerpo vertebral.

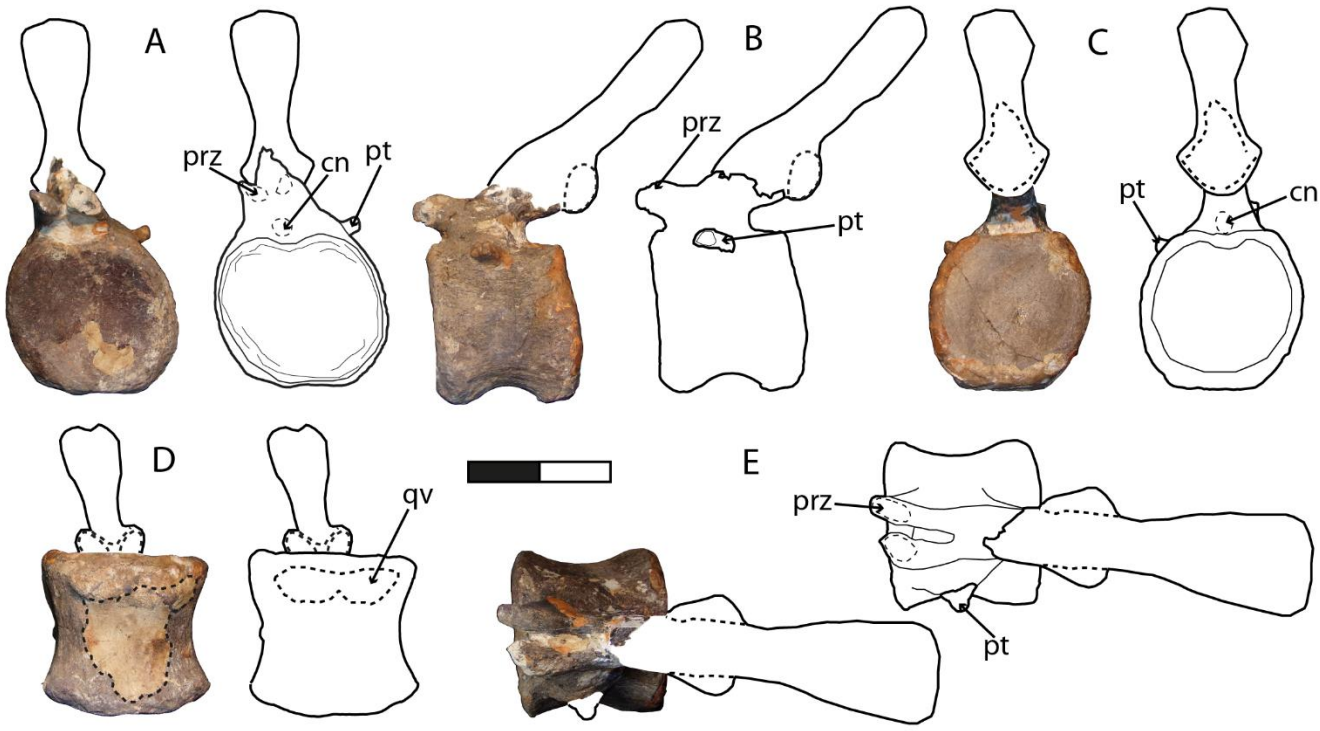


Figura 5.31. Vértebra caudal 15ª? / 16ª? de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral izquierda; C, vista posterior; D, vista ventral; E, vista dorsal. Abreviaturas: cn, canal neural; prz prezigapófisis; pt, proceso transverso; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

La vértebra caudal 31ª? / 33ª? presenta las carillas articulares de las prezigapófisis y el extremo distal de las postzigapófisis rotos (Fig. 5.32). Este elemento vertebral presenta un arco neural muy bajo y reducido, respecto al cuerpo vertebral.

En vista anterior el cuerpo vertebral es levemente más ancho que alto, siendo su superficie articular sutilmente cóncava. El canal neural es pequeño y de contorno elíptico, más ancho que alto. El arco neural es de contorno triangular, estrechándose dorsalmente. Las carillas articulares de las prezigapófisis se disponen dorsomedialmente. La vértebra presenta una espina simple y muy baja.

En vista lateral el cuerpo vertebral es muy largo anteroposteriormente, su borde ventral es cóncavo y su superficie lateral es convexa dorsoventralmente. El arco neural se ubica en la región medial del cuerpo vertebral, su base ocupa aproximadamente un tercio de

la longitud del respectivo cuerpo vertebral. Las prezigapófisis y las postzigapófisis presentan los extremos distales rotos. La espina neural es larga y baja.

En vista posterior el cuerpo vertebral es levemente más ancho que alto y su superficie articular es plana. El arco neural presenta las mismas características que en vista anterior.

En vista ventral el sector más corto transversalmente está situado en la parte media del cuerpo vertebral, expandiéndose en dirección anteroposterior. La superficie ventral es convexa en dirección transversal y cóncava anteroposteriormente.

En vista dorsal el cuerpo vertebral es aproximadamente un tercio más ancho que el respectivo arco neural. La espina neural es angosta transversalmente, muy larga en dirección anteroposterior y presenta una prominente textura rugosa. Anteriormente a dicha estructura hay una fosa espinoprezigapofisial muy reducida.

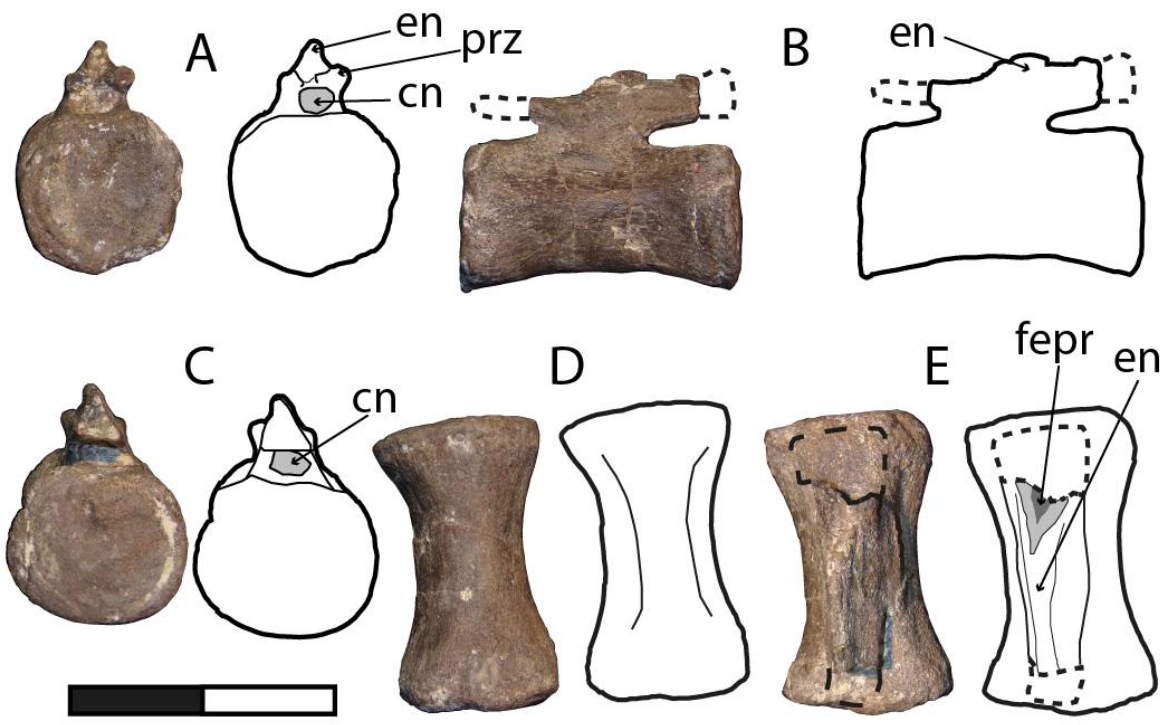


Figura 5.32. Vértebra caudal 31ª? – 33ª? de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista anterior; B, vista lateral izquierda; C, vista posterior; D, vista ventral; E, vista dorsal.

Abreviaturas: cn, canal neural; en, espina neural; fepr, fosa espinoprezigapofisial; prz prezigapófisis. Escala: 10 cm.

COSTILLAS

El ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15), incluye tres costillas que fueron halladas en asociación con la secuencia de vértebras presacras articuladas. Se preservaron el extremo proximal de una costilla cervical y dos costillas dorsales rotas en el extremo distal.

La costilla cervical conservada (Fig. 5.33), carece del extremo distal del vástago. El elemento presenta un proceso anterior bien desarrollado, el cual es subtriangular en vista lateromedial, con el borde anterior puntiagudo, como en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). La costilla presenta un contorno similar a media luna en sección transversal en su sector proximal. En vista medial la carilla articular del tubérculo es de contorno elíptico, mientras que la del capítulo es considerablemente más amplia y su carilla articular es de contorno circular. Ambas estructuras articulares son robustas y están conectadas mediante una lámina. La citada lámina delimita anteriormente una fosa pequeña y posteriormente una fosa amplia y profunda. Lateralmente el tubérculo es considerablemente más esbelto que el capítulo. En vista proximal, hay una fosa profunda y amplia de contorno triangular. El ángulo comprendido entre el tubérculo y el capítulo es aproximadamente de 90º.

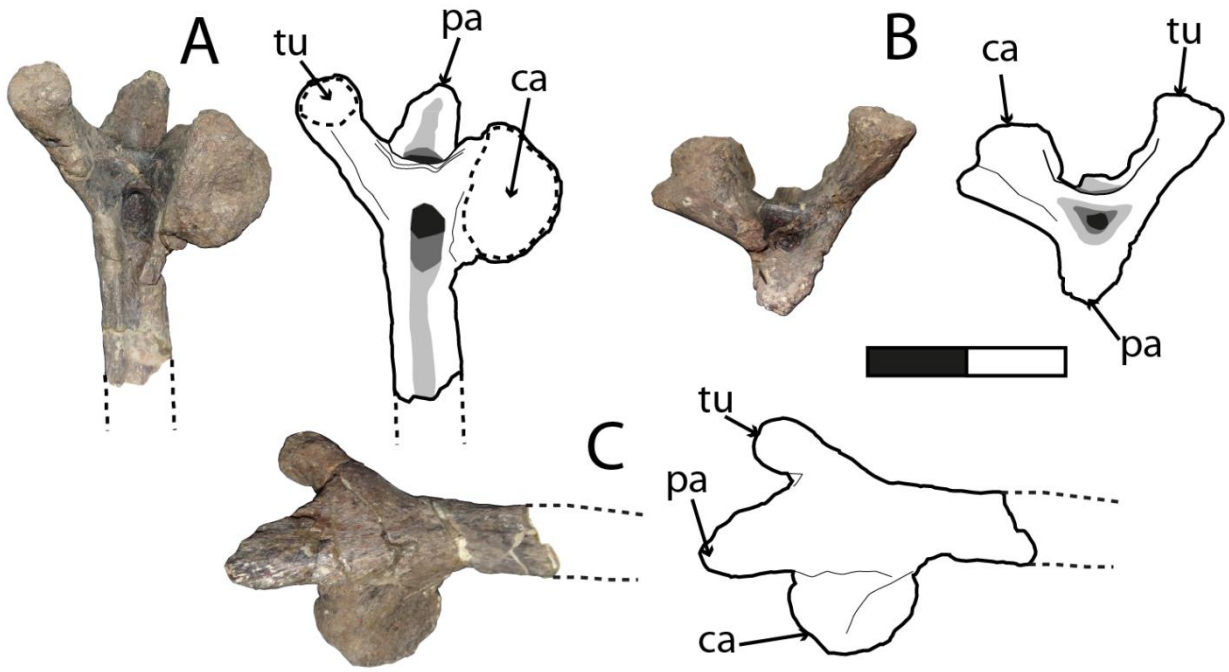


Figura 5.33. Costilla cervical de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, vista medial; B, vista proximal; C, vista lateral. Abreviaturas: ca, capítulo; pa, proceso anterior; tu, tubérculo. Escala: 10 cm.

Se ha preservado dos costillas dorsales del ejemplar MACN-N 15, una anterior (Fig. 5.34A) y una media-posterior (Fig. 5.34B). En ambos casos el extremo distal de los elementos y la superficie articular de los tubérculos están rotos.

La costilla dorsal anterior (Fig. 5.34A) es corta y esbelta, con una sección transversal elíptica. El elemento es levemente cóncavo en sentido medial y su superficie posterior presenta un leve surco longitudinal. Carece de neumatoporos como en las costillas dorsales de *Dicraeosaurus* y *Suuwassea* (Janensch, 1929; Harris, 2006b).

La costilla dorsal media-posterior (Fig. 5.34B) es laminar en la región proximal, de contorno triangular a la altura media y elíptica en sección transversal en su extremo distal. En vista anteroposterior, el margen lateral del tubérculo es cóncavo, a diferencia de las costillas dorsales de *Dicraeosaurus*, en el cual el tubérculo se curva hacia afuera y de algunos diplodócidos, tales como *Apatosaurus* en el cual el tubérculo es recto (Janensch, 1914; 1929; Gilmore, 1936; Gallina y Apesteguía, 2005). La superficie anterior del

elemento presenta una prominente cresta que recorre la costilla proximodistalmente; dicha cresta se bifurca en la región anterior.

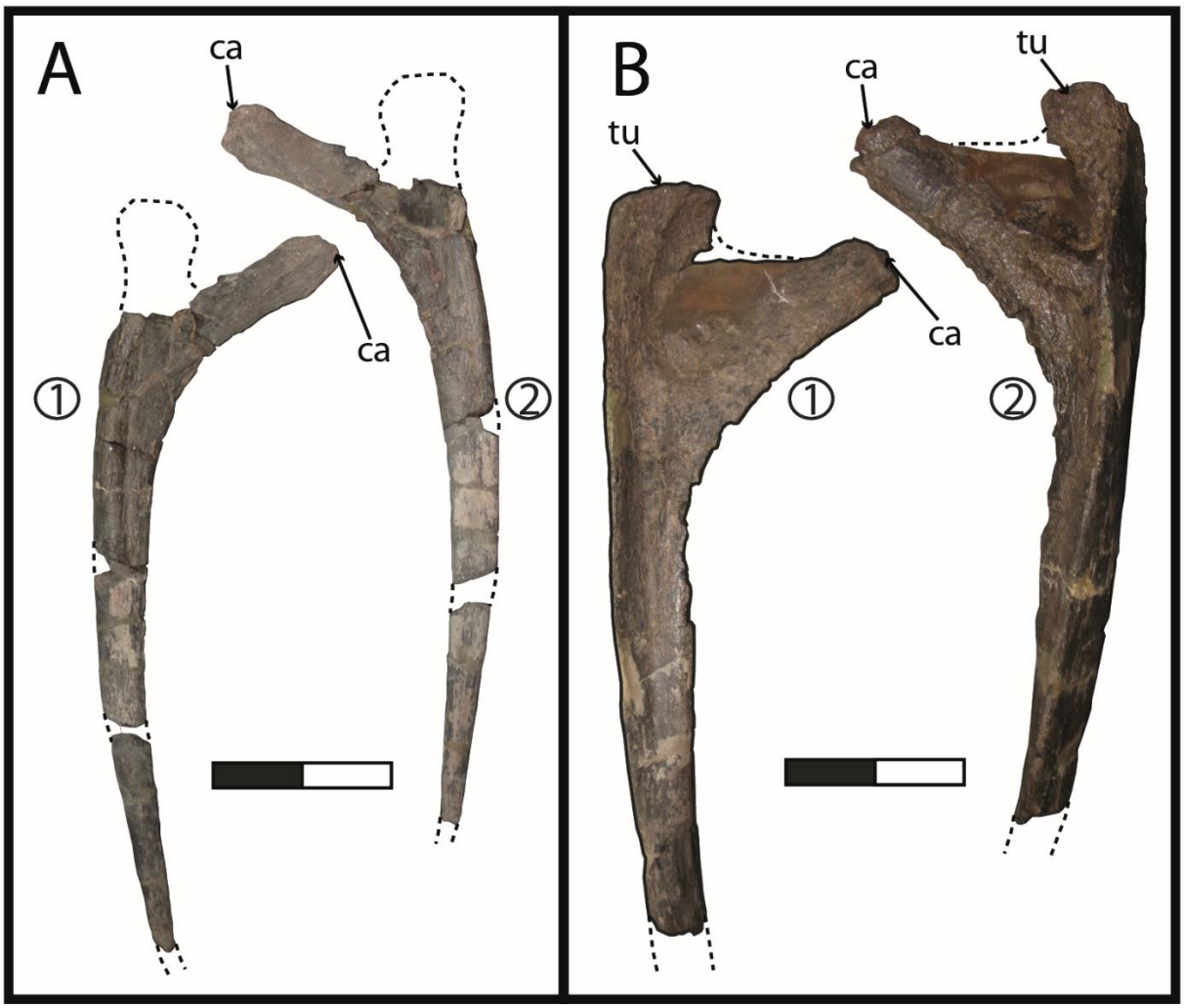


Figura 5.34. Costillas dorsales de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, costilla dorsal anterior; B, costilla dorsal media-posterior. 1, vista posterior; 2, vista anterior. Abreviaturas: ca, capítulo; tu, tubérculo. Escala: 10 cm.

Se ha conservado tres arcos hemales del ejemplar MACN-N 15 (Fig. 5.35). Estos están completos, aunque uno de ellos carece del extremo distal del vástago (Fig. 5.35A) y otro está roto en la región medial de las carillas articulares (Fig. 5.35B).

En vista anteroposterior, estos elementos presentan un canal hemal amplio y de contorno ovoide. En todos los casos, el borde dorsal del arco hemal es cóncavo dorsalmente. En vista lateral, los bordes dorsales son oblicuos, con una disposición anterodorsal-posteroventral. La región distal del vástago es considerablemente más larga (anteroposteriormente) que la región proximal del elemento. El vástago es completamente recto, a diferencia de la mayoría de los diplodocoideos, tales como *Apatosaurus* (Tschopp et al., 2015). En vista dorsal las carillas articulares del arco hemal son amplias y de contorno elíptico, levemente más largas que anchas. Las mismas están fusionadas entre sí medialmente a través de un puente óseo.

Figura 5.35. Arcos hemales de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). 1, vista anterior; 2, vista posterior; 3, vista proximal. Escala: 10 cm.

ESQUELETO APENDICULAR

ESCÁPULO-CORACOIDES

El ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) incluye una escápula y coracoides del lado derecho (Fig. 5.36). Unicamente falta una pequeña parte del borde acromial de la hoja escapular y de un fragmento del extremo distal del coracoides. Ambos huesos están completamente fusionados y conforman una estructura marcadamente curva medialmente. Juntos tienen 115 cm de longitud máxima y el ancho mínimo es de 16.5 cm. Al igual que en la escápula asignada a *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-017), el proceso acromial está poco desarrollado y la parte dorsal del margen posterior es de contorno levemente convexo. El proceso acromial se encuentra situado más próximo al nivel glenoideo que al punto medio de la lámina escapular, como en *Suuwassea*, *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia*, y a diferencia de los diplodocoideos no-dicraeosáuridos, donde el proceso acromial se ubica en una posición más distal (Janensch, 1961; Harris, 2007; MLL-Pv-017). La superficie del área comprendida entre el acromion y la lámina distal de la escápula es plana. En vista lateral, el borde acromial de la hoja escapular es recto y el borde ventral de la hoja escapular es curvo ventralmente hacia el extremo distal. A diferencia de algunos diplodocoideos, tales como *Limaysaurus*, *Nigersaurus*, *Apatosaurus* y *Brontosaurus*, la escápula carece de una cicatriz muscular en el sector distal de la cavidad glenoidea (Marsh, 1877; Gilmore, 1936; Sereno et al., 1999; Salgado et al., 2004; Tschopp et al., 2015). Además, este elemento carece de la proyección subtriangular en el borde ventral de la porción anterior de la hoja escapular, presente en otros saurópodos (Tschopp et al., 2015), presentando en su lugar un reborde óseo redondeado. El extremo distal de la hoja escapular es estrecho y de contorno lobulado. La sutura escápulo-coracoides aunque es un poco difusa debido al grado de fusión, tienen una forma levemente sigmoidea; además el foramen coracoideo es de contorno cuadrangular y se encuentra en contacto con la sutura en vista lateromedial. El margen anteroventral del coracoides presenta forma rectangular. El surco infraglenoideo es muy prominente, como en la escápula asignada a *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-017), y a diferencia de la mayoría de los diplodocoideos. Como en *Pilmatueia*, la fusión del escápulo-coracoides de *A. cazaui* es menos extensa que en otros diplodocoideos.

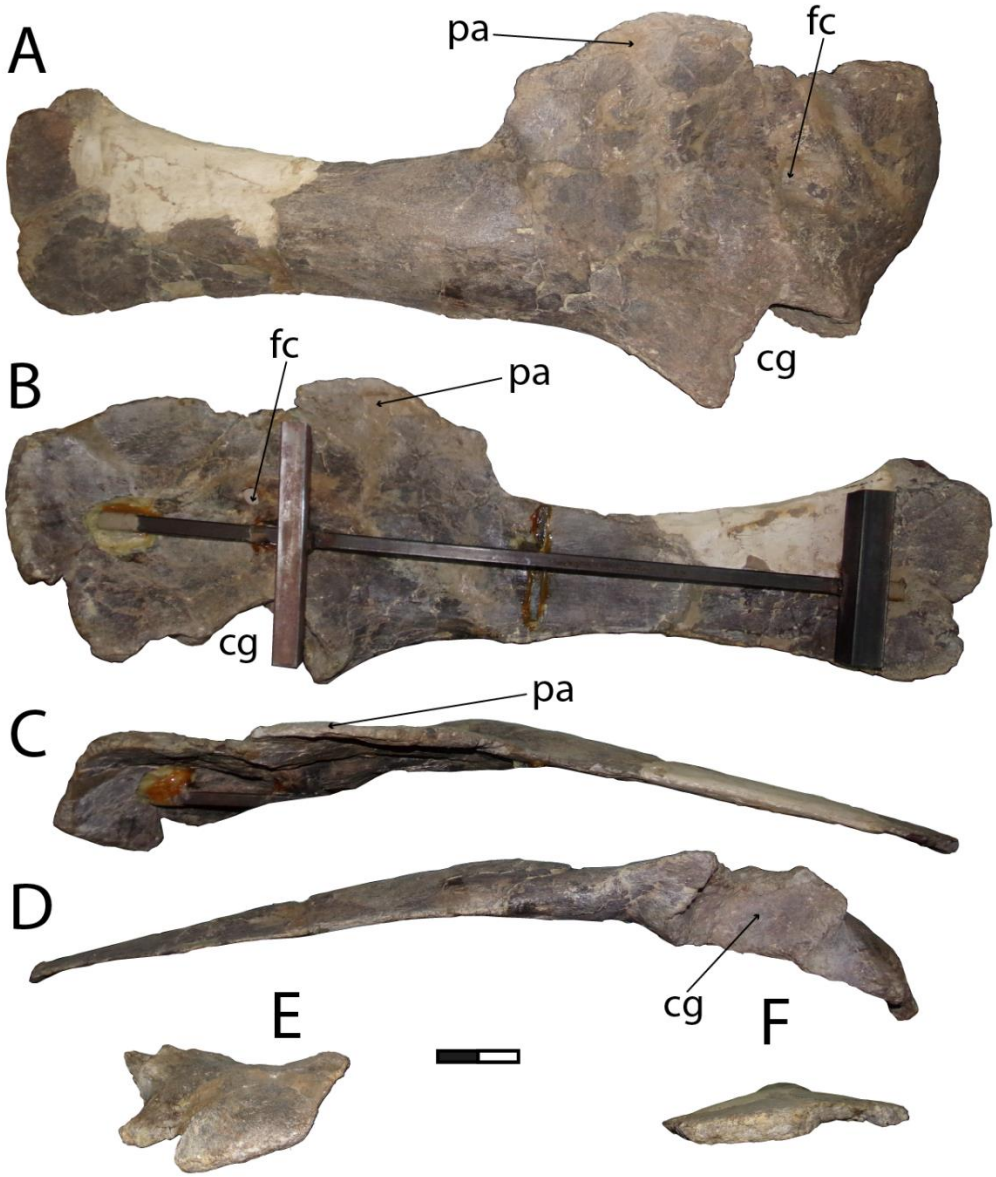


Figura 5.36. Escápula y coracoides derecho de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, en vista lateral; B, en vista medial; C, en vista dorsal; D, en vista ventral; E, en vista anterior; F, en vista posterior. Abreviaturas: fc, foramen coracoideo; cg, cavidad glenoidea; pa, proceso acromial. Escala: 10 cm.

HÚMERO

MACN-N 15 incluye un húmero izquierdo (Tab. 5.3), el cual es robusto y ligeramente torcionado respecto al eje principal del elemento (Fig. 5.37). Este elemento

carece de una parte del extremo proximomedial y un fragmento del sector medial de la diáfisis. La diáfisis presenta una sección transversal elíptica, siendo dos veces más ancha que larga aproximadamente. El extremo proximal de este hueso es amplio transversalmente, fuertemente excavado y asimétrico, con la esquina proximomedial mucho más pronunciada que la esquina proximolateral, en vista anterior. El ancho de la diáfisis en sentido transversal es de 14 cm, el extremo proximal es de 32 cm y el extremo distal es de 20 cm. El largo de la diáfisis es de 6 cm proximodistalmente. La esquina proximolateral del humero presenta una sutil protuberancia ósea, al igual que el húmero de otros saurópodos, tales como *Brachiosaurus* y *Dicraeosaurus* (Riggs, 1903; Janensch, 1961; Tschopp et al., 2015). La cresta deltopectoral es robusta, baja y convexa anterolateralmente. Esta estructura está situada levemente por encima de la diáfisis del humero. La superficie proximal es fuertemente rugosa, cóncava en sentido anterior y convexa en sentido posterior, en vista proximal. Distalmente, el extremo distal del elemento tiene forma de "8", su superficie articular es fuertemente rugosa y el cóndilo articular ulnar es levemente más grande que el cóndilo radial. En el extremo distal de la superficie anterior, los cóndilos están separados por una pequeña fosa poco profunda, mientras que en la superficie posterior los cóndilos distales están separados por una profunda fosa que ocupar casi un tercio de la longitud total del húmero.

	Húmero MACN-N 15	Radio MACN-N 15	Ulna MACN-N 15	fémur MACN-N 15	Tibia MACN-N 15	Fibula MACN-N 15
Longitud proximodistal	70	44	47	104	64	64
Ancho proximal	32	7,5	12,5	XXX	XXX	6,5
Longitud proximal	XXX	XXX	17,5	XXX	XXX	17
Ancho diáfisis	14	5	7,5	18	7	4
Longitud diáfisis	6	7,5	7,5	15	12	9
Ancho distal	20	6,5	7	XXX	14	12
Longitud distal	XXX	13	14	XXX	10	13,5

Tabla 5.3. *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Medidas de elementos apendiculares expresadas en cm. Abreviaturas: xxx=desconocido.

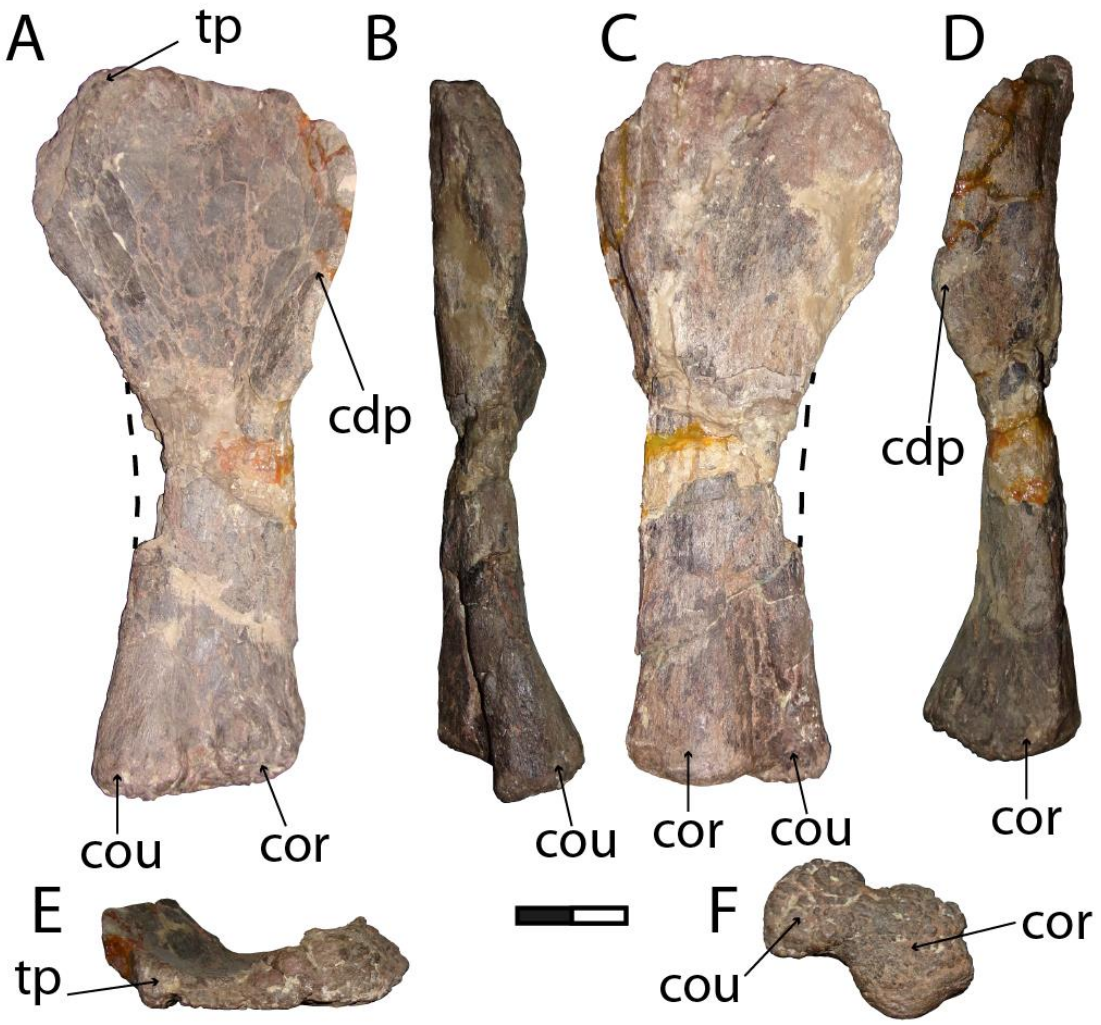


Figura 5.37. Húmero izquierdo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, en vista anterior; B, en vista lateral; C, en vista posterior; D, en vista medial; E, en vista proximal; F, en vista distal. Abreviaturas: cdp, cresta deltopectoral; cor, cóndilo radial; cou, cóndilo ulnar; tp, tubérculo proximal. Escala: 10 cm.

ULNA

Se ha conservado la ulna izquierda (Fig. 5.38). La misma mide 47 cm de longitud máxima. El extremo proximal es trirradiado, con una superficie articular fuertemente rugosa, como otros saurópodos y su contorno presenta forma de "Y", como en los eusaurópodos derivados, tales como *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901;

Janensch, 1961; Wilson y Sereno, 1998; McPhee et al., 2014). El ancho del extremo proximal es de 12.5 cm y el largo es de 17.5 cm. La diáfisis es de sección circular (largo de la diáfisis: 7.5 cm, ancho: 7.5 cm). El olécranon está poco desarrollado, como en otros dinosaurios saurópodos (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). Los procesos laterales delimitan medialmente una amplia y profunda fosa radial, como en otros saurópodos (Wilson y Sereno, 1998). La superficie articular distal es fuertemente rugosa y de contorno elíptico, dos veces más ancha que larga. El ancho del extremo distal es de 7 cm y el largo es de 14 cm.

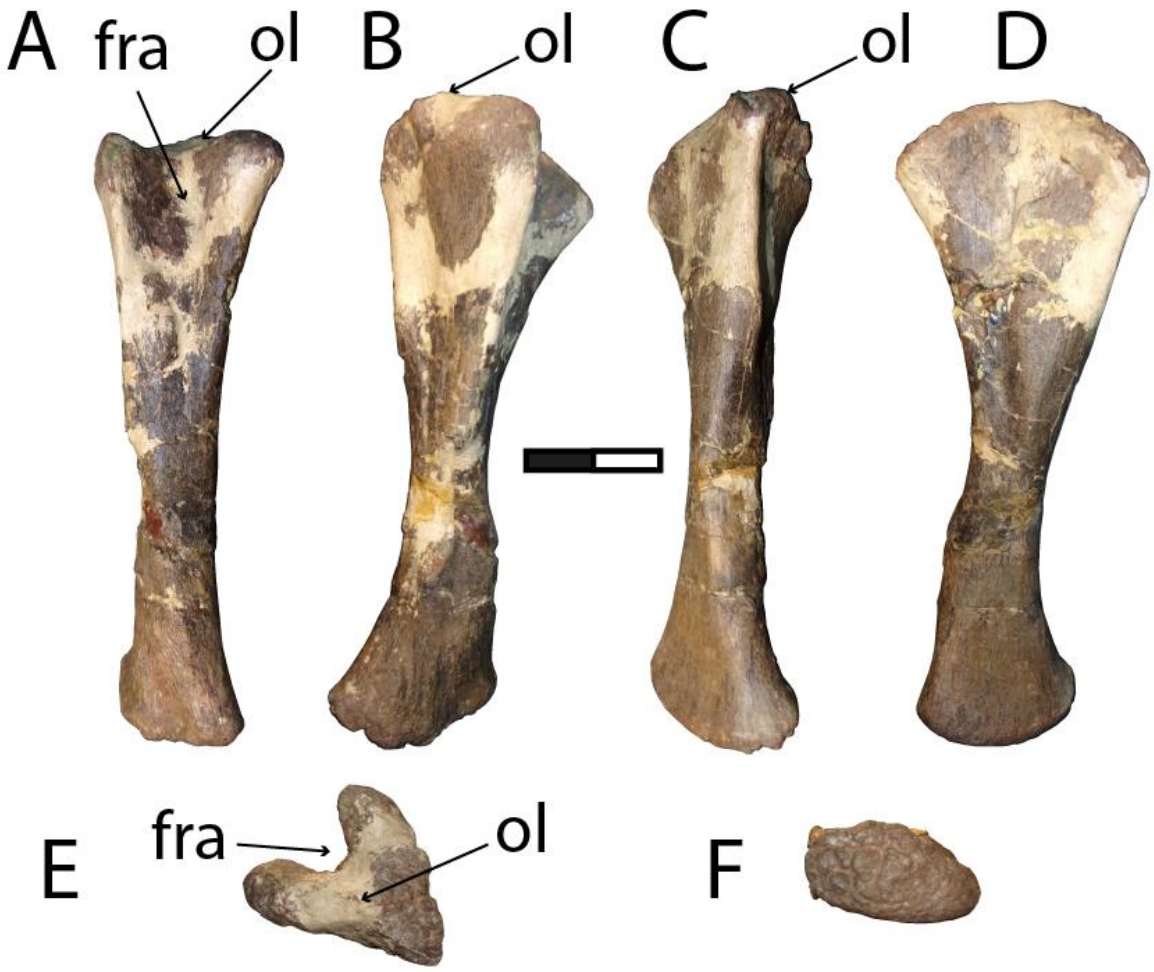


Figura 5.38. Ulna izquierda de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, en vista anterior; B, en vista medial; C, en vista posterior; D, en vista lateral; E, en vista proximal; F, en vista distal. Abreviaturas: fra, fosa radial; ol, olécranon. Escala: 10 cm.

RADIO

Se ha conservado únicamente el radio izquierdo del ejemplar MACN-N 15 (Fig. 5.39). El mismo mide 44 cm de longitud máxima y es robusto. El extremo proximal presenta una superficie articular rugosa y presenta un contorno elíptico, con 7.5 cm de ancho. La sección transversal de la diáfisis del elemento es elíptica, más larga que ancha (el largo anteroposterior de la diáfisis es de 7.5 cm y el ancho lateromedial es de 5 cm). El hueso presenta una prominente cresta en el extremo proximal de la región lateral. La superficie articular distal con la ulna es suave y reducida. El extremo distal presenta una superficie articular de textura fuertemente rugosa, es de contorno elíptico, con 6.5 cm de ancho y 13 cm de largo.

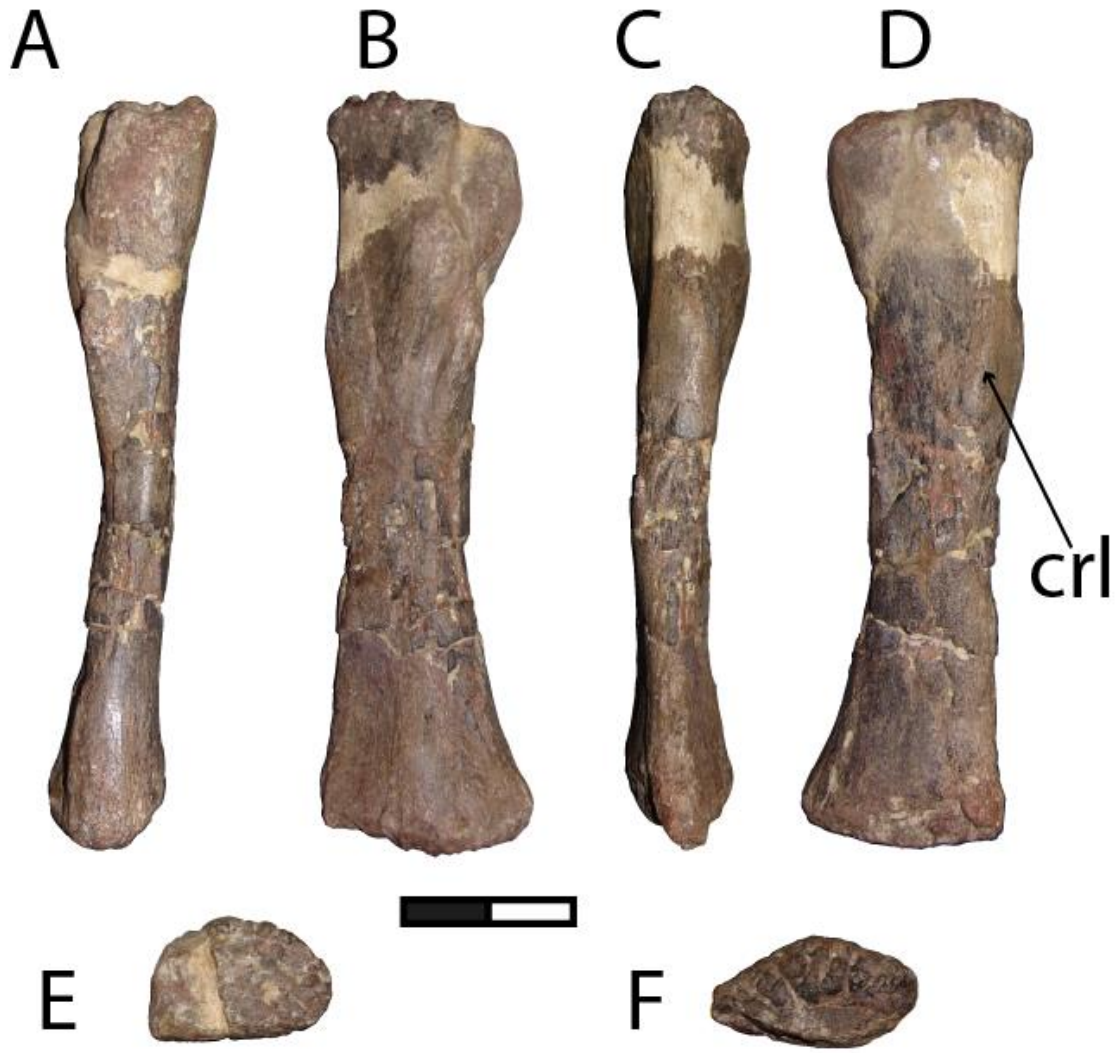


Figura 5.39. Radio izquierdo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, en vista anterior; B, en vista medial; C, en vista posterior; D, en vista lateral; E, en vista proximal; F, en vista distal. Abreviaturas: crl, cresta lateral. Escala: 10 cm.

ILION

Se ha conservado únicamente el ilion izquierdo del ejemplar MACN-N 15 (Fig. 5.40). El mismo carece de una pequeña parte de su borde dorsal. La máxima longitud anteroposterior de elemento es de 75 cm. En vista lateromedial, el extremo anterior y el posterior, son de contorno convexo. El acetábulo tiene 22 cm de largo máximo y su margen dorsal es levemente cóncavo. Como en otros saurópodos, tales como *Brontosaurus* y *Diplodocus*, este hueso presenta un pedicelo púbico muy desarrollado (Taylor et al., 2011; Tschopp et al., 2015). El mismo es robusto, tiene 28 cm de largo y se dirige en sentido ventral y sutilmente en sentido anterior, respecto al eje más largo del elemento. Como en la mayoría de los saurópodos, el pedicelo isquiático está reducido a una pequeña cresta (Wilson, 2002; Taylor et al., 2011; Filippini et al., 2016). En vista ventral, la superficie articular del pedúnculo púbico es de contorno cuadrangular, levemente más ancho (12 cm) que largo (9 cm) y presenta una textura fuertemente rugosa. Por su parte, la superficie ventral del pedicelo isquiático es de contorno elíptico, más larga que ancha y está levemente erosionada. El margen anterior del proceso preacetabular del ilion es semicircular y su extremo anterior se dirige anterolateralmente en vista dorsal. El elemento descrito presenta una pequeña y somera fosa de contorno triangular en la superficie lateral de la base del pedúnculo púbico, presente solo en *Amargasaurus cazaui*. Como en la mayoría de los saurópodos, la lámina ósea situada entre el proceso preacetabular y el pedúnculo púbico es levemente cóncava en sentido ventral en vista lateromedial (Taylor et al., 2011), mientras que el borde ventral de la lámina postacetabular es recto. Al igual que los ilíones de otros dicraeosáuridos, como *Lingwulong*, *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MPEF-PV 1716), este elemento no presenta estructuras externas relacionadas con neumaticidad, tales como neumatoporos, pleurocelos y/o aberturas neumáticas. Por otra parte, algunos taxones de diplodocoideos no-

dicraeosáuridos, tales como *Diplodocus*, *Tataouinea* y *Katepensaurus* (Fanti et al., 2013; 2015; Tschopp et al., 2015; Ibiricu et al., 2017) presentan ilíones neumatizados.

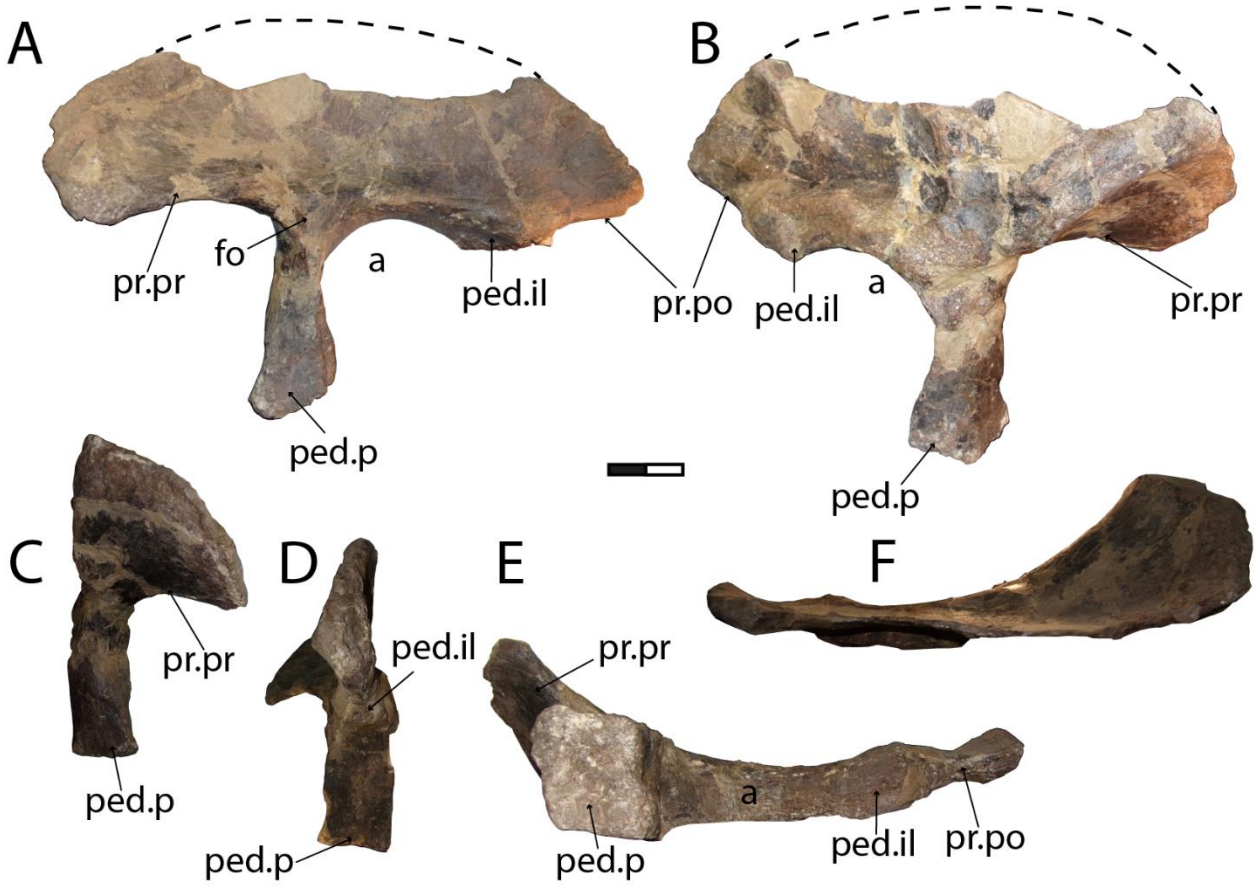


Figura 5.40. Ílion izquierdo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). 1, en vista lateral; 2, en vista medial; 3, en vista anterior; 4, en vista posterior; 5, en vista ventral; 6, en vista dorsal. Abreviaturas: a, acetábulo; fo, fosa triangular; ped.il, pedúnculo iliaco; ped.p, pedúnculo púbico; pr.po, proceso postacetabular; pr.pr, proceso preacetabular. Escala: 10 cm.

FÉMUR

Se ha conservado únicamente el fémur izquierdo del ejemplar MACN-N 15. El mismo, carece del trocánter mayor y el extremo proximal del elemento está erosionado (Fig. 5.41). El elemento tiene un tamaño parecido a fémures de otros dicraeosáuridos como

Dicraeosaurus, *Pilmatueia* y *Amargatitanis* (104 cm de largo), (Janensch, 1961; MACN PV N53; MLL-Pv-009). El mismo es robusto y columnar, como los fémures de otros dinosaurios saurópodos (Upchurch, 1998; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Whitlock, 2011; Carballido y Sander, 2013; Tschopp et al., 2015). La cabeza femoral está fuertemente dirigida en sentido medial y carece de una tuberosidad lateral, como en los fémures de otros diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Janensch, 1961; Salgado et al., 1997; Tschopp et al., 2015; Gallina, 2016). Al igual que los fémures de otros diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus hansemanni* y *Apatosaurus louisae* el punto más alto de la cabeza femoral está desplazado lateralmente en vista anteroposterior (Janensch 1961; Tschopp et al., 2015). Este hueso presenta una sección transversal elíptica a la altura media de la diáfisis, con 18 cm lateromedialmente y 15 cm en dirección anteroposterior. El cuarto trocánter es una estructura muy prominente y está situado a la altura media del fémur, como en otros Flagellicaudata, tales como *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1929). Dicha estructura es claramente visible en vista lateromedial, pero no es visible anteriormente. La superficie anterior del hueso a la altura de la diáfisis es plana y rugosa, posiblemente producto de la preservación del fósil y carece del foramen nutricio descrito para *Dicraeosaurus hansemanni* (Wilson, 2002; Tschopp et al., 2015). Los cóndilos distales son de contorno elíptico en vista distal, aproximadamente dos veces más largos que anchos y están separados por 6 cm entre sí. Los mismos son muy robustos, con superficies articulares rugosas y están fuertemente proyectados en sentido posterior, de manera que la longitud anteroposterior es casi el doble en el extremo distal del hueso respecto al resto del elemento. En vista medial, el fémur reviste un estado de preservación pobre a la altura de la diáfisis, por lo que no es posible contrastar la presencia-ausencia de la cresta medial y la sutil depresión presente en MLL-Pv-009 referido a *Pilmatueia faundezi*.

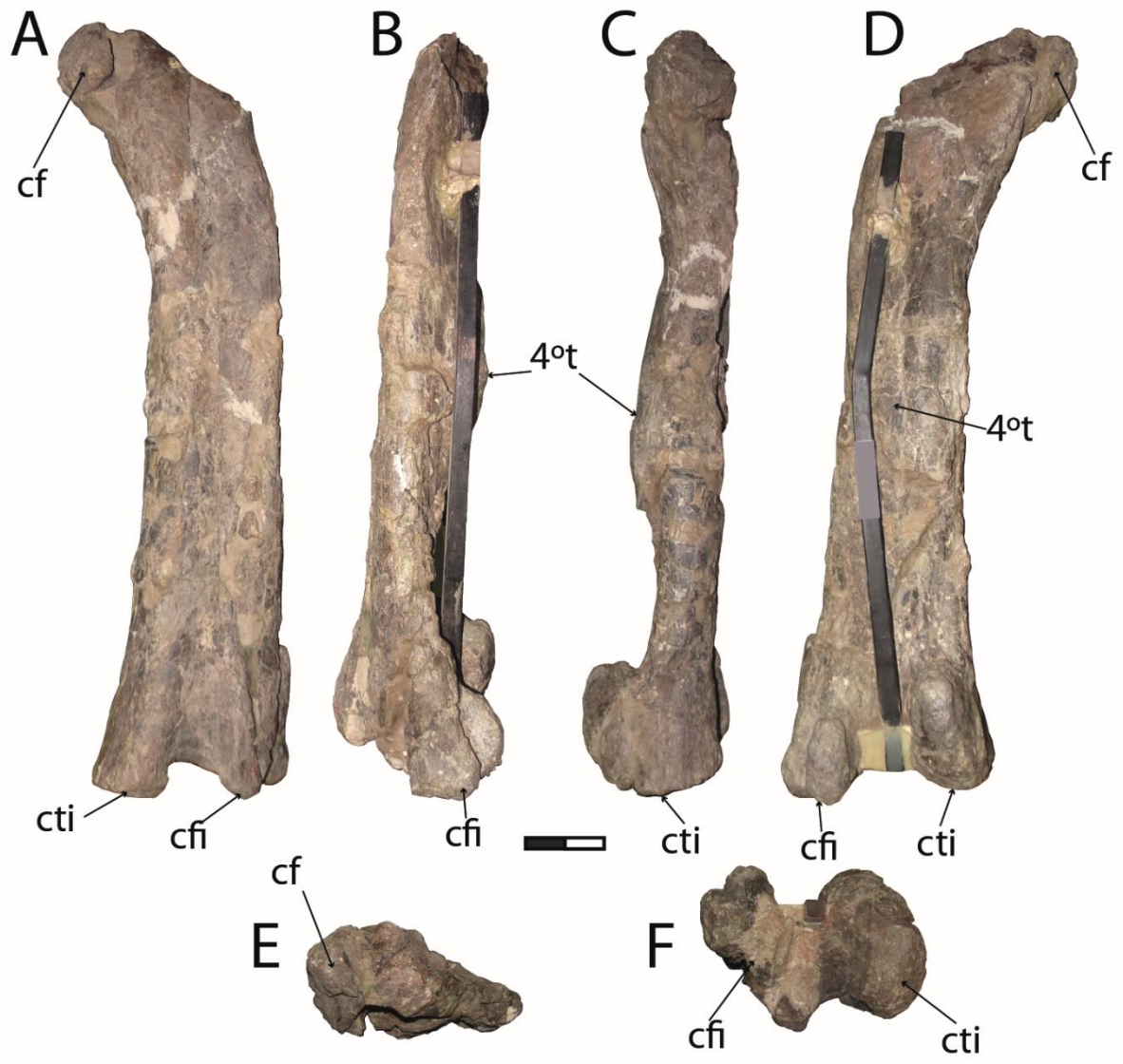


Figura 5.41. Fémur izquierdo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, en vista anterior; B, en vista lateral; C, en vista medial; D, en vista posterior; E, en vista proximal; F, en vista distal. Abreviaturas: 4ºt, cuarto trocánter; cf, cabeza femoral; cfi, cóndilo fibular; cti; cóndilo tibial. Escala: 10 cm.

TIBIA

Se ha conservado únicamente la tibia izquierda del ejemplar MACN-N 15 (Fig. 5.42). La mayor parte de su superficie está levemente erosionada y carece de la región posterior del extremo proximal y una pequeña parte del extremo anterior. Este hueso

presenta una torsión de aproximadamente 45º en relación al eje principal y su longitud proximodistal es de 64 cm. La diáfisis en sección transversal es de contorno elíptico, cuyo eje mayor es anteroposterior (12 cm), siendo casi dos veces mas largo que su ancho (7 cm). La cresta cnemial es de contorno redondeado y se extiende hasta la mitad del elemento en dirección proximodistal, como en *Dicraeosaurus*, *Amargatitanis* y algunos rebbachisáuridos tales como *Zapalasaurus* y *Limaysaurus* (Janensch, 1961; Calvo y Salgado, 1995; Salgado et al., 2004; MACN PV N53; Pv-6764-MOZ). La articulación proximal es de contorno elíptico, casi dos veces más larga que ancha, mientras que la articulación distal presenta un contorno con forma de "corazón" en vista distal, siendo su eje mayor el lateromedial. Ambas superficies articulares son fuertemente rugosas.

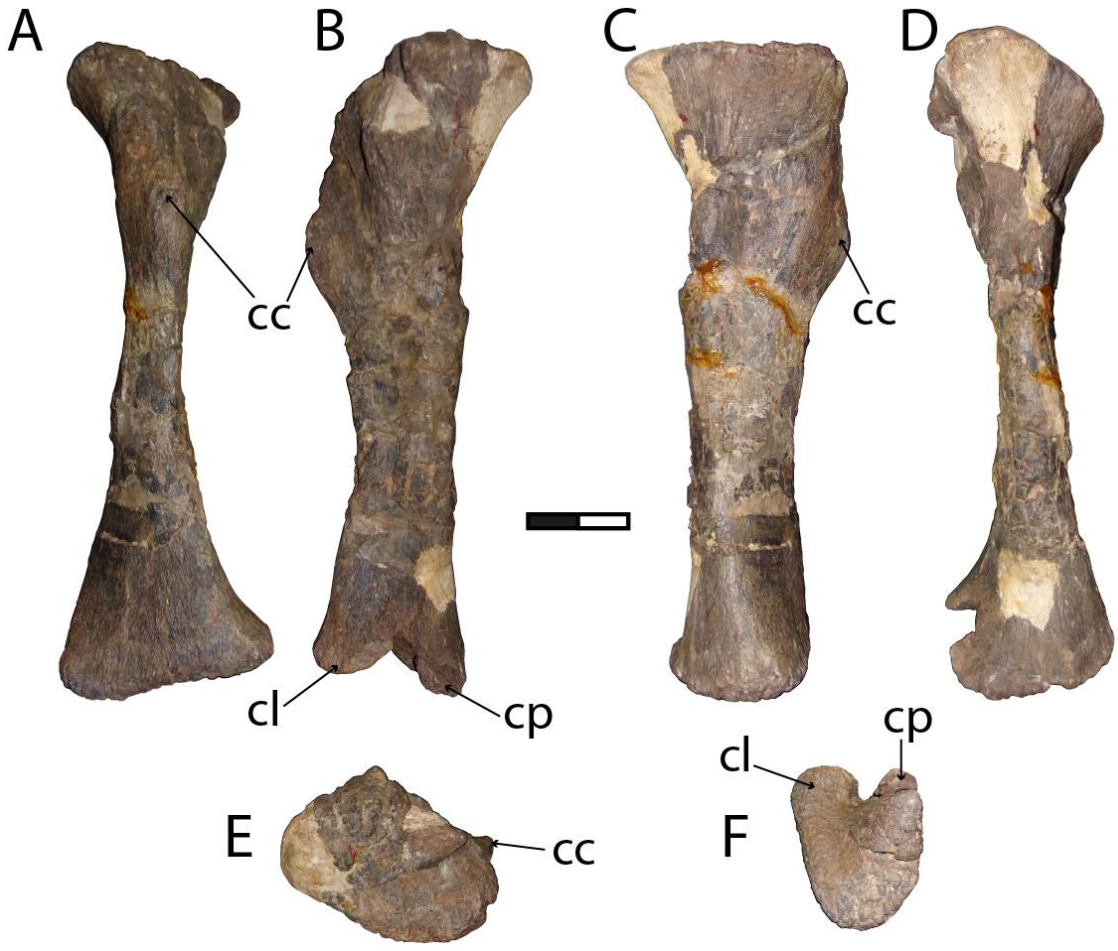


Figura 5.42. Tibia izquierda de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, en vista anterior; B, en vista medial; C, en vista lateral; D, en vista posterior; E, en vista proximal; F, en vista

distal. Abreviaturas: cc, cresta cnemial; cl, cóndilo lateral; cp, cóndilo posterior. Escala: 10 cm.

FÍBULA

La fíbula izquierda presenta una parte de la diáfisis rota en su superficie posterior (Fig. 5.43). Se trata de un elemento esbelto, con 64 cm largo y levemente torcionado respecto al eje principal de hueso, aproximadamente a 45º. En vista lateromedial, ambos extremos se ensanchan levemente. El ancho del extremo proximal es de 6.5 cm y el largo del extremo proximal es de 17 cm. La diáfisis es de contorno arriñonado en sección transversal, siendo aproximadamente dos veces más larga que ancha. En este sector, la superficie medial es levemente cóncava y la superficie lateral es convexa. El ancho de la diáfisis es de 4 cm y su largo es de 9 cm. El presente elemento apendicular, presenta una prominente cresta de textura fuertemente rugosa que corresponde a la inserción del músculo iliofemoralis. La misma está situada en la altura media de la superficie lateral de la diáfisis, como en *Amargatitanis* y *Suuwassea* (Harris, 2007; MACN PV N53). En vista proximal, la superficie articular es de contorno elíptico, el ancho mediolateral supera más de dos veces al largo anteroposterior. En vista distal la superficie articular es de contorno trapezoidal, levemente más ancha que alta. Ambas superficies articulares presentan texturas rugosas. El ancho del extremo posterior es de 12 cm y el largo del extremo posterior es de 13.5 cm.

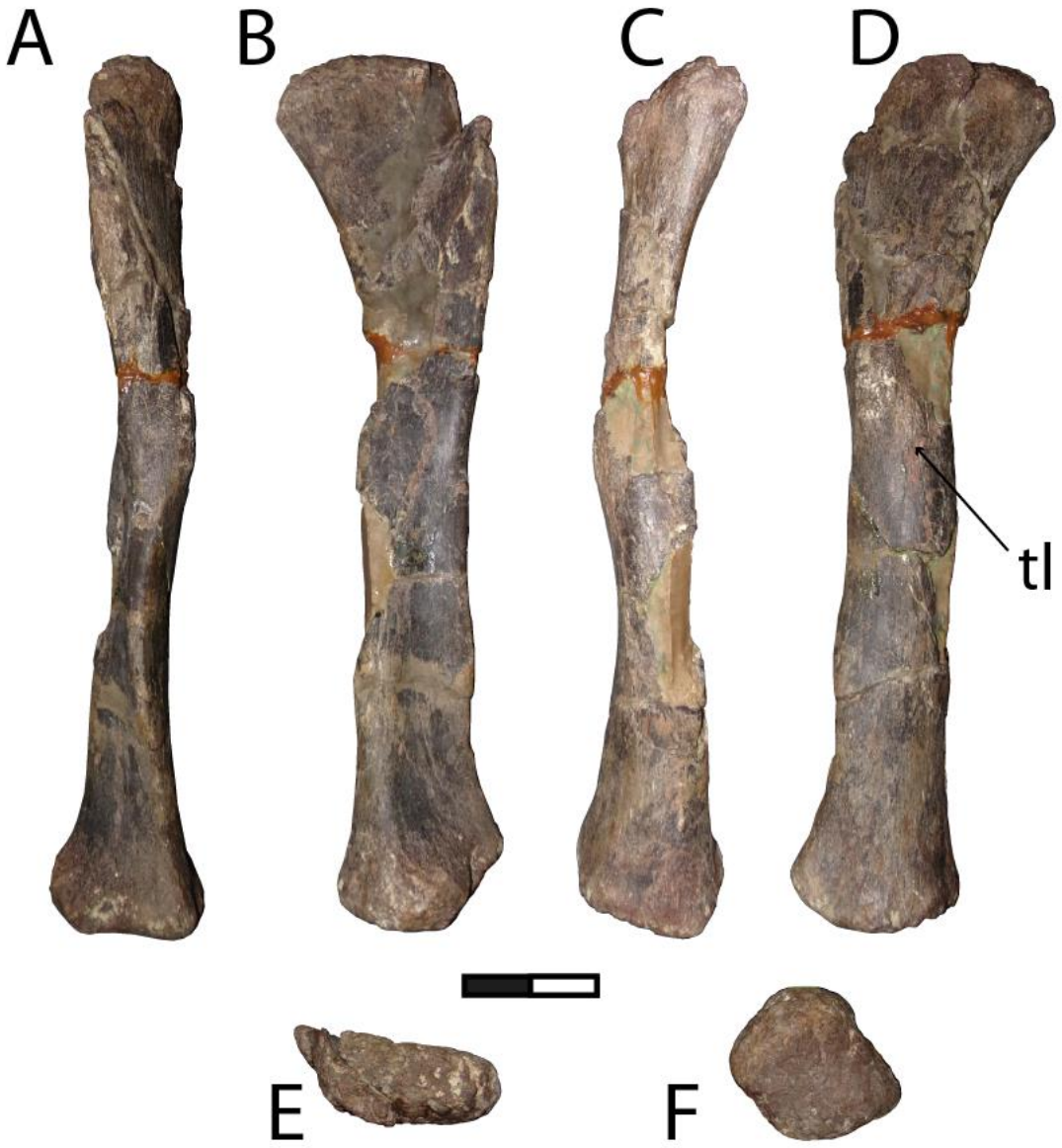


Figura 5.43. Fíbula izquierda de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, en vista anterior; B, en vista medial; C, en vista posterior; D, en vista lateral; E, en vista proximal; F, en vista distal. Abreviaturas: tl, trocánter lateral. Escala: 10 cm.

ASTRÁGALO

La superficie más externa del astrágalo conservado ha sido levemente afectada por la erosión (Fig. 5.44). Además, el elemento carece de una pequeña parte de su sector posteromedial. Este hueso es de contorno trapezoidal en vista proximal-distal. La superficie

anterior es fuertemente rugosa y de contorno rectangular en esta vista. La dimensión proximodistal es de 12 cm, lateromedial es de 17 cm y anteroposterior es de 15 cm. En vista posterior presenta una robusta cresta vertical, al igual que otros diplodocoideos (Wilson, 2002). Medialmente a dicha cresta, el elemento tiene una amplia y profunda fosa de contorno elíptico, cuyo interior presenta dos forámenes. Esta fosa, a su vez presenta internamente un septo óseo que la divide en dos fosas más pequeñas de tamaños similares. A su vez, lateralmente a dicha cresta el astrágalo presenta una depresión somera, condición que recuerda a *Amargatitanis macni* (Apesteguía, 2007; Gallina, 2016), con la diferencia de que en este caso la región mencionada presenta un estado de preservación bajo (comparativamente), ya que está roto. La faceta fibular del astrágalo se dispone posterolateralmente en vista posterior, carácter compartido con los Diplodocoidea (Whitlock, 2011). La esquina anteromedial del astrágalo en vista posterior es elongada y estrecha.

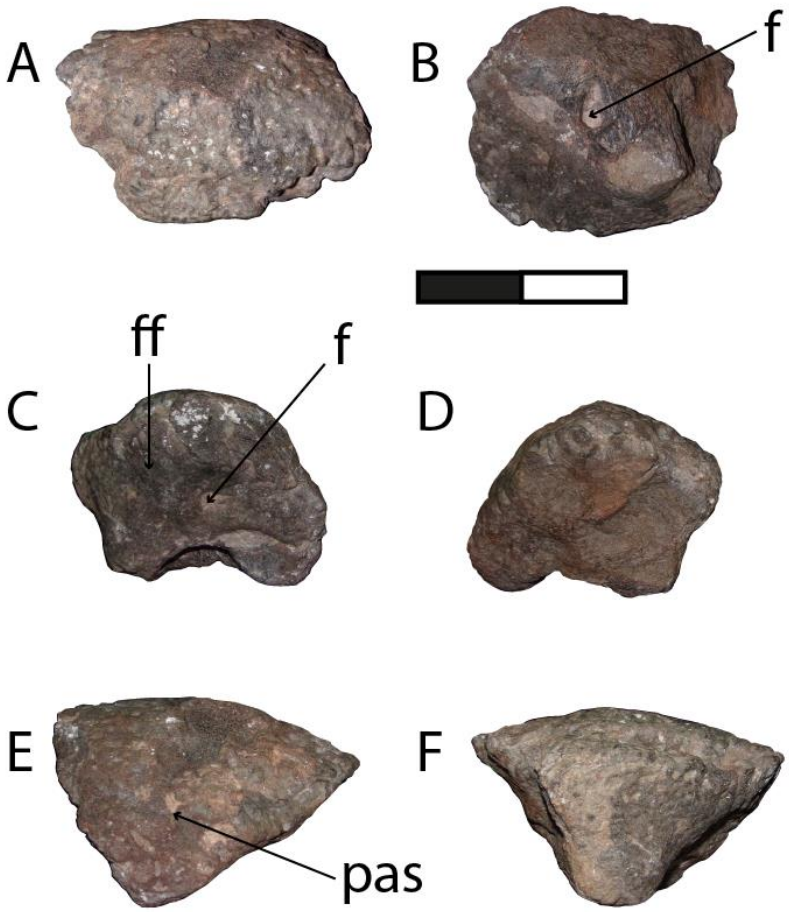


Figura 5.44. Astrágalo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, en vista anterior; B, en vista posterior; C, en vista lateral; D, en vista medial; E, en vista proximal; F, en vista distal. Abreviaturas: f, forámen; ff, faceta fibular; pas, proceso asendente. Escala: 10 cm.

METATARSO

Se han conservado dos metatarsianos izquierdos (Fig. 5.45) que se identifican como un Metatarsiano I y un Metatarsiano IV. Ambos se conservaron casi completos, el metatarsiano I carece de una parte de la superficie posterior.

La longitud del metatarsiano I es de 9 cm y el ancho es de 6 cm, mientras que la longitud del metatarsiano IV es de 10 cm y el ancho es de 3 cm. Estos elementos se ensanchan levemente hacia los extremos proximal y distal en vista anteroposterior. En el elemento I (Fig. 5.45A), la superficie articular distal es de contorno cuadrangular, aunque

carece de un fragmento de la mitad lateral; mientras que en el IV (Fig. 5.45B) es de contorno oval (aproximadamente dos veces más ancha que alta). Sendas superficies articulares son convexas y levemente rugosas como en *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Los metatarsianos en su región media presentan una sección transversal de contorno elíptico. La superficie anterior del metatarsiano I tiene una fosa poco profunda de contorno elíptico levemente más larga que ancha, condición que recuerda a *Dyslocosaurus* (McIntosh et al., 1992). En vista proximal, el metatarsiano I es de contorno trirradiado, mientras que metatarsiano IV es de contorno elíptico aproximadamente dos veces más alto que ancho. Ambas superficies articulares son sutilmente cóncavas y rugosas. Al igual que en la mayoría de los Flagellicaudata, el metatarsiano I presenta la esquina posterolateral proyectada lateralmente en vista posterior (Upchurch, 1998).

Figura 5.45. Metatarsianos izquierdos de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, Mt-I; B, Mt-IV. 1 y 2, en vista anterior; 3 y 4, en vista distal; 5 y 6, en vista lateral; 7 y 8, en vista proximal. Escala: 10 cm.

Comentarios

Tanto en la diagnosis original propuesta por Salgado y Bonaparte (1991), como en la diagnosis revisada por Salgado y Bonaparte, (2007), se reconocen las mismas autapomorfias para *A. cazaui* (MACN-N 15), con la salvedad de que en esta última se

realizó un ordenamiento anatómico de las mismas. De este modo, en ambas diagnosis se reconoce un total de 11 caracteres autapomórficos; siendo los mismos:

1-Dicraeosauridae de tamaño comparable a *Dicraeosaurus hansemanni* (autapomorfía 1 en Salgado y Bonaparte, 2007); 2- vértebras presacras más altas que en *Dicraeosaurus* (autapomorfía 6 en Salgado y Bonaparte, 2007); 3- el proceso de partición en las espinas neurales es más acentuado que en este género, alcanzando hasta la penúltima presacra (autapomorfía 7 en Salgado y Bonaparte, 2007); 4- espinas neurales cervicales sensiblemente más largas que en *Dicraeosaurus* y de sección subcilíndrica (autapomorfía 8 en Salgado y Bonaparte, 2007); 5-pleurocelos secundariamente obliterados como en *Dicraeosaurus* (autapomorfía 9 en Salgado y Bonaparte, 2007); 6- 5 vértebras sacras fusionadas (autapomorfía 10 en Salgado y Bonaparte, 2007); 7-pelvis y huesos apendiculares comparables a los de *Dicraeosaurus* (autapomorfía 11 en Salgado y Bonaparte, 2007); 8-región temporal del cráneo con fenestras parietal y postparietal como en *Dicraeosaurus* (autapomorfía 2 en Salgado y Bonaparte, 2007); 9-toberas del basioccipital fusionadas (autapomorfía 4 en Salgado y Bonaparte, 2007); 10- posición y formas de las narinas externas comparable a *Dicraeosaurus hansemanni* (autapomorfía 3 en Salgado y Bonaparte, 2007); 11- orbitoesfenoides robusto con la abertura del nervio olfativo grande, bordeada por un proceso óseo (autapomorfía 5 en Salgado y Bonaparte, 2007).

El estudio del ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui*, en el marco de la presente tesis doctoral, permitió reevaluar la diagnosis propuesta por Salgado y Bonaparte (1991) y Salgado y Bonparte (2007), eliminando, modificando y agregando caracteres autopomórficos.

Autapomorfías identificadas por (Salgado y Bonaparte, 1991; 2007) sin modificar:

La presencia de toberas del basioccipital fusionadas es reconocida como una autopomorfía válida y sin modificaciones (identificada como autapomorfía 3 en la presente tesis) (Fig. 5.46A). Este carácter diferencia a *Amargasarus*, respecto a otros dicraeosáuridos, como *Bajadasaurus* y *Dicraeosaurus* cuyas toberas del basioccipital no son fusionadas (Janensch, 1935; MMCH-Pv 75).

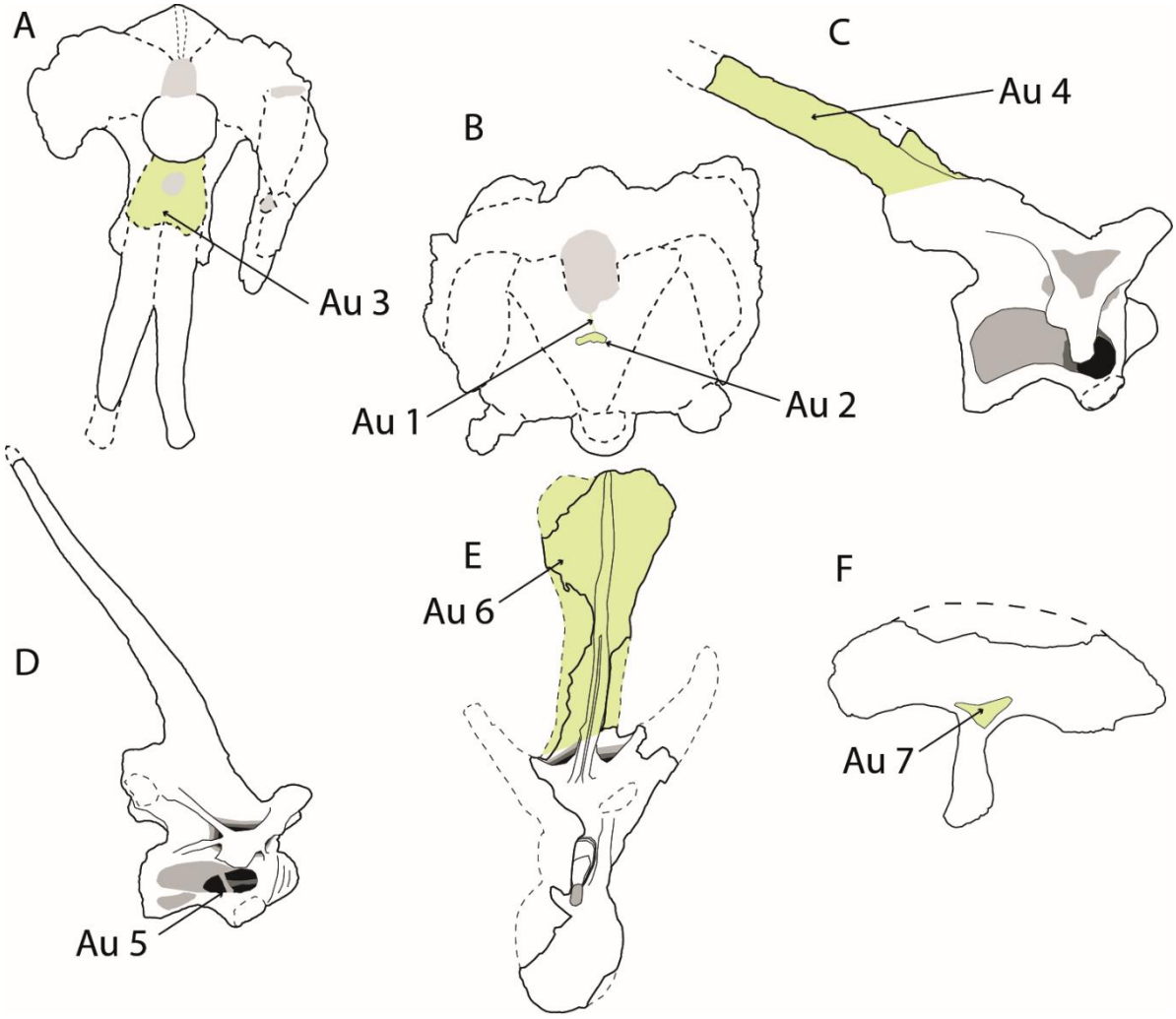


Figura 5.46. Elementos correspondientes al ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, cráneo en vista posterior; B, cráneo en vista dorsal; C, vértebra cervical anterior en vista lateral; D, vértebra cervical media en vista lateral; E, vértebra dorsal posterior en vista anterior; F, ilion en vista lateral. Abreviaturas: Au, autapomorfía. Imagen fuera de escala.

Autapomorfías identificadas por (Salgado y Bonaparte, 1991; 2007) eliminadas:

Las autapomorfías Dicraeosauridae de tamaño comparable a *Dicraeosaurus hansemanni*, vértebras presacras más altas que en *Dicraeosaurus*, y pelvis y huesos apendiculares comparables a los de *Dicraeosaurus*, no son consideradas en la presente Tesis como caracteres autapomórficos por ser ambiguas.

Además se eliminó de la lista de autapomorfías: espinas neurales de las vértebras cervicales sensiblemente más largas que en *Dicraeosaurus* y de sección subcilíndrica, ya que esto ocurre en las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, como *Bajadasaurus* y *Pilmatueia* (MMCH-Pv 75; MLL-Pv-002); la presencia de pleurocelos secundariamente obliterados ha sido eliminado por ser un carácter compartido con otros dicraeosáuridos, como *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716); a su vez, 5 vértebras sacras fusionadas es un carácter ampliamente distribuido entre los Diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus*, *Lingwulong*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Haplocanthosaurus* y *Brachiosaurus* (Hatcher, 1901; 1903; Janensch, 1929; Gilmore, 1936; Taylor, 2009; Xu et al., 2018); la presencia de fenestras parietal y postparietal en la región temporal del cráneo ocurre en otros dicraeosáuridos derivados, como *Bajadasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935; MMCH-Pv 75); también ha perdido el estatus de autapomorfia el carácter: posición y formas de las narinas externas, ya que las mismas son comparable con las presentes en los dicraeosáuridos *Bajadasaurus* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935; MMCH-Pv 75); por último, la presencia del orbitoesfenoides robusto con la abertura del nervio olfativo grande, bordeada por un proceso óseo, esta también presente en *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935).

Autapomorfías identificadas por (Salgado y Bonaparte, 1991, 2007) modificadas:

La autapomorfia: el proceso de partición en las espinas neurales es más acentuado que en *Dicraeosaurus*, alcanzando hasta la penúltima vértebra presacra, ha sido modificado por ser ambiguo. En la presente Tesis es presentado como: “primera espina neural simple ocurre en la vértebra dorsal 10” (Fig. 5.46E) (identificada como autapomorfía 6 en la presente tesis); y es un elemento que diferencia *Amargasaurus* de otros flagellicaudados, como *Dicraeosaurus* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Janensch, 1935) cuyas espinas neurales simples aparecen en vértebras dorsales medias.

Se agregaron las siguientes autapomorfías:

La presencia de un surco estrecho que comunica las fosas parietal y postparietal, en el supraoccipital (Fig. 5.46B) diferencia a *Amargasaurus* de otros dicraeosáuridos, como *Dicraeosaurus* y *Suuwassea* (Janensch, 1935; Harris, 2006), cuyos cráneos presentan una fosa parietal y postparietal, pero carecen de un surco que las conecta (identificada como autapomorfía 1 en la presente tesis). Una fosa postparietal al menos 5 veces más corta que la fosa parietal y visible dorsalmente (Fig. 5.46B), diferencia a *Amargasaurus* de otros dicraeosáuridos, como *Dicraeosaurus*, cuyas fosas parietal y postparietal presentan tamaños comparables entre si (identificada como autapomorfía 2 en la presente tesis). La presencia de vértebras cervicales anteriores con una espina neural bífida dirigida posteriormente, cuya altura supera la longitud del respectivo centro vertebral (Fig. 5.46C) ocurre únicamente en *Amargasaurus* dentro de los dicraeosáuridos, y lo diferencia de las vértebras cervicales anteriores de *Pilmatueia*, *Brachytrachelopan* y Dicraeosaurus (Janesnch, 1935; MLL-Pv-010; MPEF-PV 1716), cuyas espinas neurales se disponen anterodorsalmente (identificada como autapomorfía 4 en la presente tesis). Vértebras cervicales medias con una fosa lateral de contorno elíptico, con una robusta lámina ósea dispuesta en dirección anteroventral-posterodorsal, que divide la cavidad en dos partes (Fig. 5.46D), diferencia a *Amargasaurus* respecto a otros dicraeosáuridos, cuyas depresiones laterales en las vértebras cervicales medias carecen de láminas internas (identificada como autapomorfía 5 en la presente tesis). Finalmente, una fosa pequeña y somera de contorno triangular en la superficie lateral de la base del pedúnculo púbico del ilion (Fig. 5.46F), diferencia a *Amagasaurus* de otros dicraeosáuridos, como *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janesnch, 1935; MPEF-PV 1716), cuyos iliones carecen de fosas (identificada como autapomorfía 7 en la presente tesis).

Como resultado del análisis filogenético efectuado en la presente tesis (Ver capitulo VII) se obtuvieron los caracteres diagnosticos para *Amargasaurus cazaui*:

Procesos basipterigoideos paralelos en vista posteroventral (**carácter 99**), diferencian a *Amargasaurus* de otros diplodocoideos, como *Dicraeosaurus* y *Kaatedocus*, cuyos procesos basipterigoideos presentan el extremo distal divergente (Janensch, 1935; Tschopp y Mateus, 2013). La presencia de espinas neurales bífidas, dispuestas

posterodorsalmente en vértebras cervicales medias (**carácter 172**) es un carácter que lo diferencia de otros dicraeosáuridos, como *Pilmatueia*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janesnch, 1935; MLL-Pv-010; MPEF-PV 1716), cuyas espinas neurales se disponen anterodorsalmente. Finalmente, la presencia de una lámina espinal accesoria en vértebras cervicales posteriores ocurre en *Amargasaurus* y es un carácter convergentemente con algunos diplodócidos, con *Galeamopus* (Tschopp y Mateus, 2017) (**carácter 208**).

Bibliografía

Apesteguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). Gondwana Research 12, 533-546.

Balanoff, A.M., Bever, G.S. y Ikejiri, A.T. 2010. The Braincase of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda) Based on Computed Tomography of a New Specimen with Comments on Variation and Evolution in Sauropod Neuroanatomy. American Museum of Natural History 1-22.

Berman, D.S. y McIntosh, J.S. 1978. Skull and relationships of the Upper Jurassic Sauropod *Apatosaurus* (Reptilia, Saurischia). Carnegie Museum Bulletin 8, 1-35.

Bonaparte, J.F. 1986. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. University of Arizona Library 63-95.

Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of Diplodocidae. Gaia 11, 13-33.

Carballido, J.L. y Sander, P.M. 2013. 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, 335-387.

Fanti, F. Cau, A. Hassine, M. y Contessi, M. 2013. A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. Nature Communications 4, 2080.

Fanti, F. Cau, A. Cantelli, L. Hassine, M. y Auditore, M. 2015. New information on *Tataouinea hannibalis* from the Early Cretaceous of Tunisia and implications for the tempo and mode of rebbachisaurid sauropod evolution. PLoS ONE 10, e0123475.

Filippini, F.S. Otero, A. y Gasparini, Z. 2016. The phylogenetic relevance of the sacrum among macronarian sauropods: insights from a pelvis from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. Alcheringa. An Australasian Journal of Palaeontology 41, 69-78.

Gallina, P.A., 2016. Reappraisal of the eaely Cretaceous sauropod dinosaur *Amargatitanis macni* (Apesteguía, 2007), from northwestern Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 64, 79-87.

Gallina, P. y Apesteguía, S. 2005. *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie 7, 153-166.

Gallina, P.A. Apesteguía, S. Haluza, A. y Canale, J.I. 2014. A diplodocid sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. PLoS ONE 9, e97128.

Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*: with special reference to specimens in the Carnegie Museum. Memoirs of the Carnegie Museum 11, 175-300.

Harris, J. 2006a. Cranial osteology of *Suwassea emilieae* (Sauropoda: Diplodocoidea: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. Journal of Vertebrate Paleontology 26, 88-102.

Harris, J.D. 2006b. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the upper Jurassic Morrison formation of Montana, USA. Palaeontology 49, 1091-1121.

Harris, J. D. 2007. The appendicular skeleton of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana (USA). Geobios 40, 501-522.

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

Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. Memoirs of the Carnegie Museum 1, 1-63.

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* (Vol. 2, No. 1). Carnegie Museum.

Holland, W.J. 1906. The osteology of *Diplodocus* Marsh. Mem. Carnegie Mus. Nal. Hist 2, 225-278

Ibiricu, L.M. Lamanna, M.C. Martínez, R.D.F. Casal, G.A. Cerda, I.A. Martínez, G. y Salgado, L. 2017. A novel form of postcranial skeletal pneumaticity in a sauropod dinosaur: Implications for the paleobiology of Rebbachisauridae. Acta Palaeontologica Polonica 62, 221-236.

Janensch, W. 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. Archiv für Biontologie 3, 81-110.

Janensch, W. 1929. Die Wirbelsaule Der Gattung *Dicraeosaurus*. Palaeontographica Supplement 7, 39-133.

Janensch, W. 1935. Die Schädel der Sauropoden Brachiosaurus, Barosaurus und Dicraeosaurus aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. Palaeontographica Supplement 7, 147-298.

Janensch, W. 1961. Die gliedmaszen und gliedmaszengurtel der sauropoden der Tendaguru-Schichten. Palaeontographica Supplement 7, 117-235.

Knoll, F. Witmer, L.M. Ortega, F. Ridgely, R.C. y Schwarz-Wings, D. 2012. The braincase of the basal sauropod dinosaur *Spinophorosaurus* and 3D reconstructions of the cranial endocast and inner ear. PloS one 7, e30060.

Leanza, H.A., Apesteguía, S., Novas, F.E. y de la Fuente, M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. Cretaceous Research 25, 61-87.

Lovelace, D.M. Hartman, S.A. y Whal, W.R. 2007. Morphology of a specimen of *Supersaurus* (Dinosauria, Sauropoda) from the Morrison Formation of Wyoming, and re-evaluation of Diplodocid phylogeny. Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro 65, 527-544.

Marsh, O.C. 1877. Notice of New Dinosaurian Reptiles from the Jurassic Formation. American Journal of Science 14, 514-516.

Marsh, O.C. 1878. Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. American Journal of Science 16, 412-414.

McIntosh, J.S. Coombs W.P. y Russell, D.A. 1992. A new diplodocid sauropod (Dinosauria) from Wyoming, USA. Journal of Vertebrate Paleontology, 12, 158-167.

McPhee, B.W. Yates, A.M. Choiniere, J.N. y Abdala, F. 2014. The complete anatomy and phylogenetic relationships of *Antetonitrus ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): implications for the origins of Sauropoda. Zoological Journal of the Linnean Society 171, 151-205.

Osborn, H.F. y Mook, C.C. 1919. *Camarasaurus*, *Amphicoelias*, and other sauropods of Cope. Bulletin of the Geological Society of America 30, 379-388.

Paulina Carabajal, A. Carballido, J.L. y Currie, P.J. 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, 870-882.

Powell, J.E. 1992. Hallazgo de huevos asignables a dinosaurios titanosáuridos (Saurischia, Sauropoda) de la Provincia de Río Negro, Argentina. Acta Zoológica Lilloana 41, 381-389.

Rauhut, O.W.M. Remes, K. Fechner, R. Cladera, G. y Puerta, P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. Nature 435, 670-672.

Riggs, E.S. 1903. Structure and relationships of opisthocoelian dinosaurs: *Apatosaurus* Marsh. Field Columbian Museum, Geological Series 2, 165-196.

Salgado, L. 1999. The macroevolution of the Diplodocimorpha (Dinosauria; Saurópoda): a developmental model. Ameghiniana 36, 203-216.

Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. A new dicraeosaurid sauropod, *Amargasaurus cazaui* gen. et. sp. nov., from the La Amarga Formation, Neocomian of Neuquen Province, Argentina. Ameghiniana 28, 333-346.

Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 2007. Sauropodomorpha. En: Gasparini, Z. Salgado, L. y Coria R.A. (eds.) Patagonian Mesozoic Reptiles, Indiana University Press 188-228.

Salgado, L. y Calvo, J.O. 1992. Cranial osteology of *Amargasurus cazaui* Salgado y Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosuridae) from the Neocomian of Patagonia. Ameghiniana 29, 337-346.

Salgado, L. Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. Ameghiniana 34, 3-32.

Salgado, L. Garrido, A. Cocca, S.E., y Cocca, J.R. 2004. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, northwestern Patagonia, Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology 24, 903-912.

Sereno, P.C. Beck, A.B. Dutheil, D.B. Larsson, H.C.E. Lyon, G.H. Moussa, B. Sadleir, R.W. Sidor, C.A. Varricchio, D.J. Wilson, G.P. y Wilson, J.A. 1999. Cretaceous Sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. Science 286, 1342-1347.

Taylor, M.P. 2009. A re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). Journal of vertebrate Paleontology 29, 787-806.

Taylor, M.P. Wedel, M.J y Cifelli, R.L. 2011. A new sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation, Utah, USA. Acta Palaeontologica Polonica 56, 75-99.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2013. The skull and neck of a new flagellicaudatan sauropod from the Morrison Formation and its implication for the evolution and ontogeny of diplodocid dinosaurs. Journal of Systematic Palaeontology 11, 853-888.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2016. *Diplodocus* Marsh, 1878 (Dinosauria, Sauropoda): proposed designation of *D. carnegii* Hatcher, 1901 as the type species. Bulletin of Zoological Nomenclature 73, 17-24.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2017. Osteology of *Galeamopus pabsti* sp. nov. (Sauropoda: Diplodocidae), with implications for neurocentral closure timing, and the cervico-dorsal transition in diplodocids. PeerJ 5, e3179.

Tschopp, E. Mateus, O. y Benson, R.B.J. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). PeerJ 1-298.

Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. Zoological Journal of the Linnean Society 124, 43-103.

Wedel, M.J. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 23, 344-357.

Wedel, M.J. 2005. Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. En: Wilson, J.A. y Curry-Rogers, K. (eds) The Sauropods: Evolution and Paleobiology, University of California Press, Berkeley 201-228.

Wedel, M.J. 2007. What pneumaticity tells us about 'prosauropods' and vice versa. Special Papers in Palaeontology 77, 207-222.

Whitlock, J.A. 2011. A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). Zoological Journal of the Linnean Society 161, 872-915.

Wilson, J.A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 19, 639-653.

Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: and cladistic analysis. The Linnean Society of London, Zoological Journal of the Linnean Society 136, 217-276.

Wilson, J.A. 2012. New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan 32, 91-110.

Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 5, 1-68.

Wilson, J.A. D'Emic, M.D. Ikejiri, T. Moacdieh, E.M. y Whitlock J.A. 2011. A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. PLoS ONE 6, e17114.

Xu, X. Upchurch, P. Mannion, P.D. Barrett, P.M. Regalado-Fernandez, O.R. Mo, J. y Liu, H. 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. Nature Communications 9, 2700.

CAPÍTULO VI: OSTEOLOGÍA DE *AMARGATITANIS MACNI* (Apesteguía, 2007)

Holotipo

El ejemplar Holotipo de *Amargatitanis macni* (MACN PV N53) está conformado por dos vértebras caudales, un isquion incompleto, un fémur, una tibia incompleta, una fíbula incompleta, un astrágalo y un metatarsiano I derechos.

Procedencia geográfica

2.5 km al Sureste del puente del Arroyo La Amarga en la Ruta Nacional Nº 40, Departamento de Picún Leufú, provincia del Neuquén, Argentina (Apesteguía, 2007) (Fig. 6.1).

Contexto geológico

La Formación La Amarga ha sido datada como Barremiano-Aptiano Inferior (Cretácico inferior) (Leanza et al., 2004). Esta unidad geológica presenta un espesor máximo de 159 metros y ha sido divida en tres subunidades. El miembro Puesto Antigual es de mayor relevancia en esta Tesis, ya que ha aportado una gran diversidad de vertebrados fósiles, entre los que se destacan los dicraeosáuridos *Amargasaurus cazaui* y *Amargatitanis macni*. El sector inferior de la Formación La Amarga (miembro Puesto Antigual), está compuesto por arenas depositadas en cauces fluviales de ríos entrelazados, con paleosuelos bien desarrollados (Leanza et al., 2004).

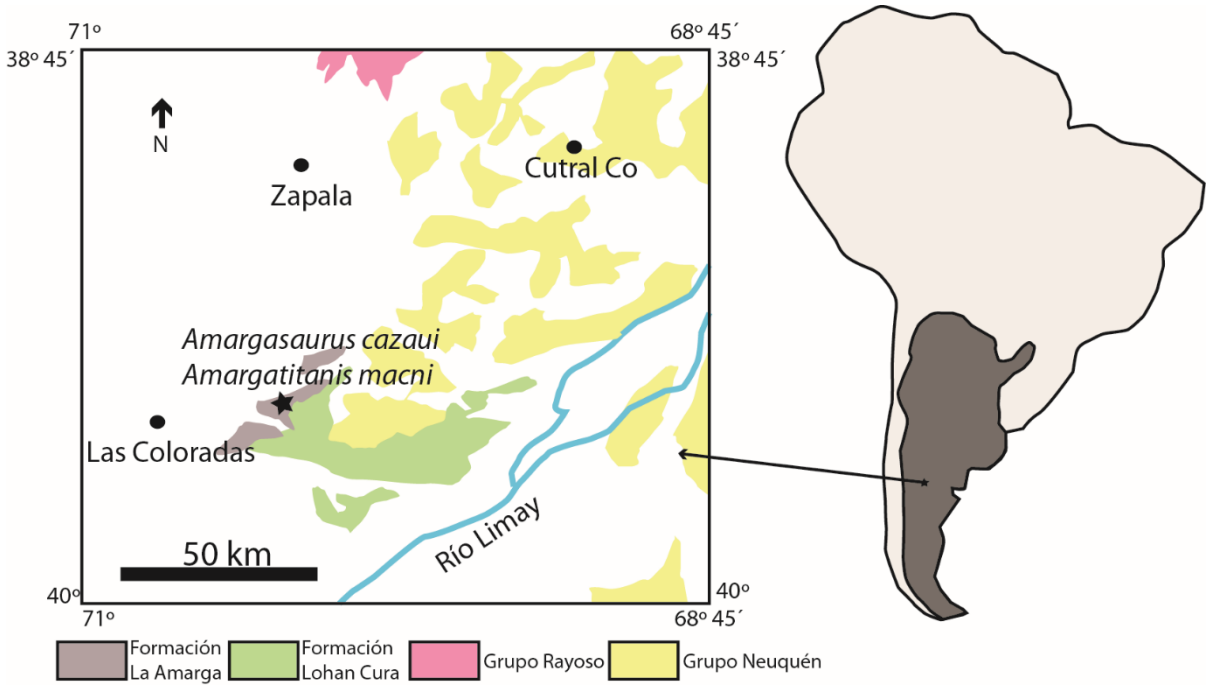


Figura 6.1. A, mapa que indica la localidad de procedencia de *Amargasaurus cazaui* y *Amargatitanis macni* con un asterisco. Modificado de Apesteguía, (2007).

Diagnosis original (Apesteguia, 2007)

A. macni es diagnosticado por la siguiente asociación de caracteres: escápula robusta, ancha y plana, con los bordes (anterior y posterior) de la diáfisis paralelos; acromion desarrollado en línea recta con respecto a la diáfisis; región glenoidea muy corta, articulación recta con el coracoides, ángulo obtuso de la superficie articular del coracoides respecto a la línea glenoidea-escapular, ausencia de proceso ventromedial escapular; cuarto trocánter localizado en la mitad del fémur; cabeza femoral prominente, respecto a el desarrollo moderado de la región distal; astrágalo alto con una fosa profunda en forma de media luna, que tiene dos pares de forámenes en la parte superior del lado tibial; un par de forámenes y una profunda cavidad en el lado fibular del astrágalo.

Posteriormente Gallina (2016) realizó un estudio osteológico sobre los materiales asignados a *Amargatitanis* (MACN PV N53) y los incluyo por primera vez en una matriz

filogenética. En el trabajo de Gallina (2016), se excluyó del ejemplar Holotipo MACN PV N53 una escápula, por motivos que son explicados en la discusión del presente capitulo.

Diagnosis revisada (Gallina, 2016)

Amargatitanis macni puede ser diagnosticado por las siguientes autapomorfías (marcadas por un asterisco), así como una única combinación de estados de caracteres: vértebra caudal anterior con una profunda fosa prezigapofisial centrodiapofisial y portadora de una lámina vertical interna (*); extremo proximal del fémur proporcionalmente ancho en relación con el extremo distal (*); cuarto trocánter localizado en la altura media del fémur (compartido con otros flagellicaudados); astrágalo con una profunda fosa posterior en forma de media luna, que tiene dos forámenes (*).

Diagnosis propuesta

Amargatitanis macni se caracteriza por poseer las siguientes autapomorfías (marcadas por un asterisco), así como una única combinación de estados de caracteres: 1-vértebra caudal anterior con una profunda fosa prezigapofisial centrodiapofisial y portadora de una lámina vertical interna (*); 2-espina neural en vértebra caudal anterior dirigida anterodorsalmente (*); 3-astrágalo con una profunda fosa posterior en forma de media luna, que tiene tres forámenes (*); 4-cuarto trocánter bajo, localizado a la altuda media del fémur (compartido con otros flagellicaudados).

Descripción ampliada

VERTEBRAS CAUDALES

Se ha conservado una vértebra caudal anterior del ejemplar MACN PV N53 (Tab. 6.1). La misma, carece de las carillas articulares de las prezigapófisis y del extremo distal de los procesos transversos (Fig. 6.2). Además, la superficie anterior de la espina neural está erosionada. Topográficamente este elemento posiblemente sea la vértebra caudal 6? o 7?, basado en el grado de desarrollo de quillas ventrales y la morfología de los procesos transversos. El elemento presenta un centro vertebral procélico-distoplático y una espina

neural simple, como las vértebras caudales de *Amargasaurus*, *Pilmatueia*, *Dicraeosaurus*, *Suuwassea* y *Lingwulong* (Janensch, 1929; Harris, 2006; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MLL-Pv-015; MLL-Pv-016), a diferencia de las vértebras caudales anteriores de algunos diplodócidos, como *Diplodocus*, cuyas espinas neurales son levemente bifurcadas (Hatcher, 1901).

	Vértebra caudal anterior MACN PV N53
Altura total	34
Longitud centro	11
Altura anterior del centro	15,5
Ancho anterior del centro	18
Altura posterior del centro	17,5
Ancho posterior del centro	17
Ancho del proceso transverso desde el plano sagital	17
Ancho externo entre las postzigapófisis	5,5
Ancho interno entre las postzigapófisis	0,2
Ancho de la carilla articular de la postzigapófisis	3,5
Longitud de la carilla articular de la postzigapófisis	4,5

Tabla 6.1. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Medidas vértebra caudal anterior expresadas en cm.

En vista anterior el cuerpo vertebral es de contorno triangular cuyos vértices están redondeados y cuya superficie articular es levemente cóncava. Los procesos transversos se proyectan laterodorsalmente como en las vértebras caudales anteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). El canal neural es de contorno subcircular, sutilmente más ancho que alto. El arco neural presenta una amplia fosa prezigapofisial centrodiapofisial de contorno semilunar cuya convexidad es en sentido medial y la concavidad en sentido lateral. La espina neural es simple y se proyecta dorsalmente, aunque carece de su superficie anterior y su sector más distal está roto.

En vista lateral el cuerpo es corto, levemente más alto que largo, su superficie lateral es convexa dorsoventralmente y plana en dirección anteroposterior. La superficie ventral del centro vertebral es cóncava ventralmente. El arco neural se inserta en la región anterior del cuerpo del cuerpo vertebral. La superficie articular de la diapófisis es amplia y de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más alta que larga. La fosa prezigapofisial centrodiapofisial es de contorno elíptico, cuyo eje mayor es anteroventral-posterodorsal. Tal como lo identificó Gallina (2016), en el interior de dicha fosa hay una delgada lámina ósea accesoria. Dicha lámina está más desarrollada en el lado izquierdo y está situada en la esquina anterodorsal, dividiendo la citada fosa en una depresión muy pequeña y otra grande. Delimitando la citada fosa dorsalmente y posteriormente, hay una lámina prezigodiapofisial esbelta y bien desarrollada. Las carillas articulares de las postzigapófisis son pequeñas, de contorno elíptico, y aproximadamente dos veces más largas que anchas. La espina neural es baja, y proyectada en sentido dorsal y levemente en sentido anterior, a diferencia de las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores de *Dicraeosaurus* y *Lingwulong*, cuyo desarrollo es considerablemente mayor y se proyectan dorsoposteriormente (Janensch, 1929; Xu et al., 2018).

En vista posterior el centro vertebral es de contorno elíptico, sutilmente más alto que ancho y su superficie articular es virtualmente plana. Los procesos transversos se disponen laterodorsalmente y el canal neural es de contorno circular. Las carillas articulares de las postzigapófisis se disponen lateroventralmente, en planos que convergen medialmente formando un ángulo de 70º y la distancia que las separa es de 1 cm. Ventralmente a las postzigapófisis hay una estructura robusta y alta dorsoventralmente, a modo de hipósfeno, como en las vértebras caudales más anteriores de *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929). La espina neural presenta una fosa postespinal que se proyecta dorsalmente a modo de ranura.

En vista ventral la superficie es levemente cóncava en ambas direcciones (anteroposterior y transversal). El presente elemento tiene dos robustas quillas ventrales situadas en el extremo anterior del centro vertebral, como en las vértebras caudales de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Los procesos transversos se proyectan lateralmente y están ubicados en el extremo anterior del cuerpo vertebral.

En vista dorsal, el arco neural se inserta en el extremo anterior del centro vertebral, aunque las postzigapófisis superan el borde posterior del centro vertebral.

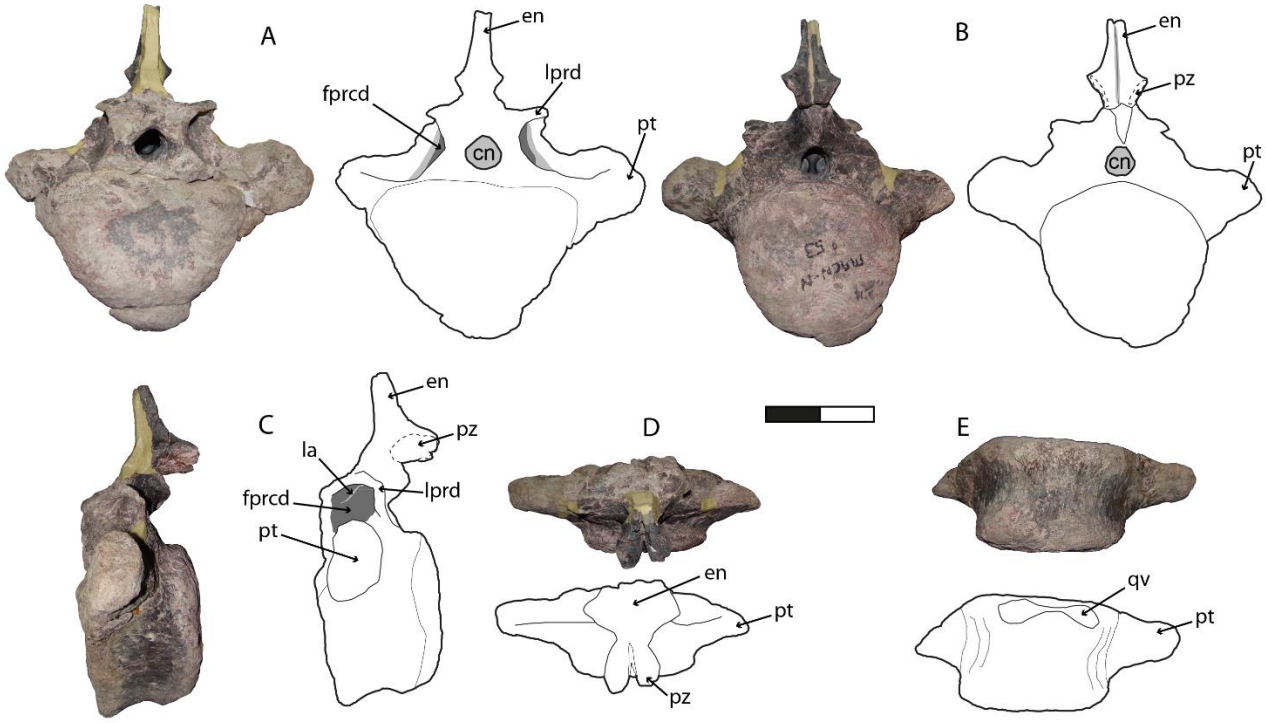


Figura 6.2. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Vértebra caudal anterior 6? o 7? en A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral izquierda; D, vista dorsal; y E, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; en, espina neural; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; la, lámina accesoria; lprd, lámina prezigodiapofisial; pt, proceso transverso; pz, postzigapófisis; qv, quilla ventral. Escala: 10 cm.

Amargatitanis macni ha conservado una vértebra caudal media (Fig. 6.3). El elemento carece de la región ventrolateral del cuerpo vertebral, ambas superficies articulares del cuerpo vertebral están fuertemente erosionadas y carece de la mayor parte del arco neural (conservándose únicamente la base). El centro vertebral es levemente más largo que alto y su superficie lateral es sutilmente convexa dorsoventralmente y plana en dirección anteroposterior. El arco neural se inserta en la región medial y anterior del centro vertebral.

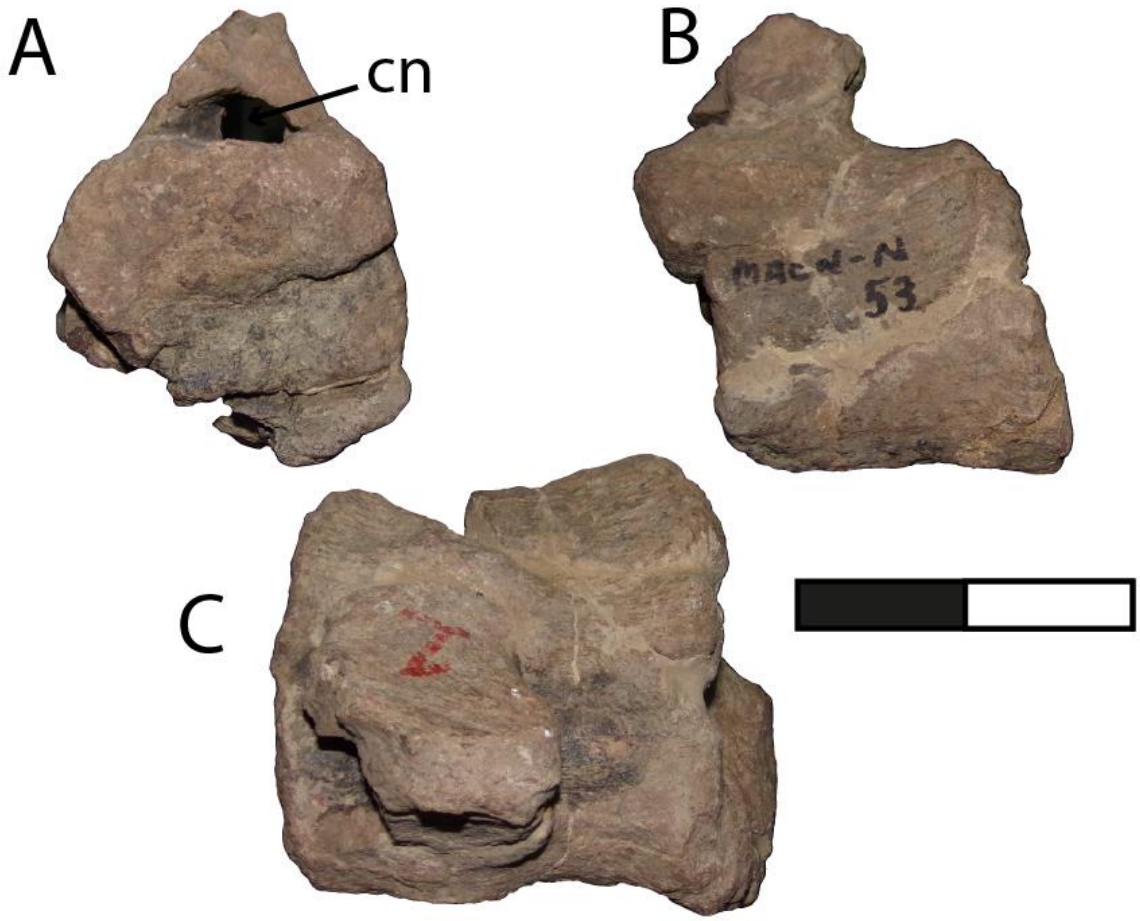


Figura 6.3. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Vértebra caudal media en A, vista anterior; B, vista lateral izquierda; C, vista dorsal. Abreviaturas: cn, canal neural. Escala: 10 cm.

Isquion

El ejemplar Holotipo de *Amargatitanis macni* (MACN PV N53) incluye un isquion derecho (Fig. 6.4). El pedúnculo iliaco y el pedúnculo isquiático están levemente meteorizados. Según la redescripción de Gallina (2016), el eje isquiático de *Amargatitanis* está incompleto, cabe destacar que en esta tesis se recuperó y restauró el fragmento faltante. El pedúnculo iliaco está bien desarrollado y proyectado dorsalmente, mientras que el pedúnculo púbico se proyecta posteriormente, de manera que los ejes mayores de dichos elementos son ortogonales. La longitud tomada desde el extremo del pedúnculo iliaco hasta el extremo distal del eje isquiático es de 46 cm, mientras que la distancia tomada desde el

extremo del pedúnculo púbico hasta el extremo distal del eje isquiático es de 40 cm. La superficie articular del acetábulo mantienen aproximadamente el mismo ancho transversal en toda su extensión. El margen acetabular es cóncavo en vista lateral. Este elemento carece de la cicatriz muscular presente en el extremo proximal del isquion de algunos diplodocoideos, tales como *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903). El isquion de *Amargatitanis* presenta una fosa somera en la base de la hoja isquiática, como en algunos flagellicaudados, tales como *Dicraeosaurus*, *Brontosaurus* y *Apatosaurus* (Gilmore, 1936; Janensch, 1961; Tschopp et al., 2015). El extremo distal de la hoja isquiática es elíptico en sección transversal (no se expande anteroposteriormente, en vista lateromedial). A diferencia de algunos diplodocoideos, tales como *Haplocanthosaurus* que presentan una expansión posterodorsal del extremo distal (Hatcher, 1903). El isquion de *A. macni* (MACN PV N53) es de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más largo que ancho, en vista distal.

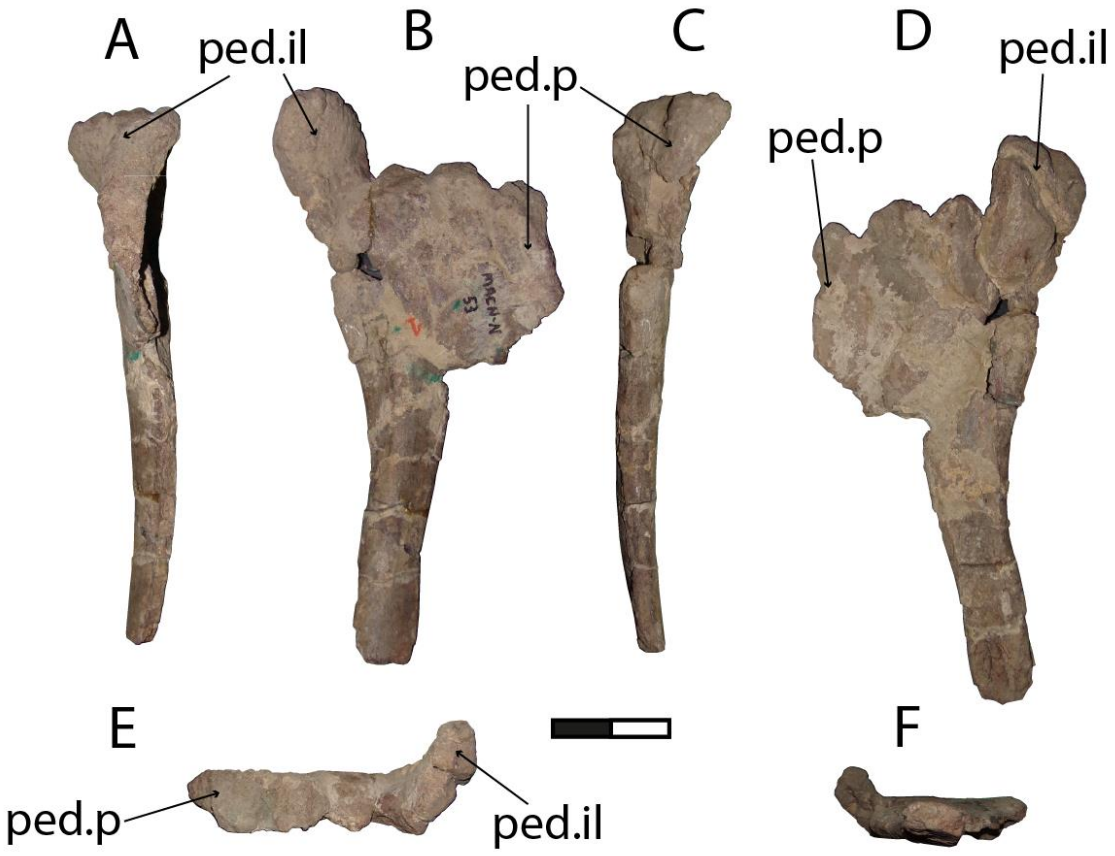


Figura 6.4. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Isquion derecho en A, en vista anterior; B, en vista lateral; C, en vista posterior; D, en vista medial; E, en vista proximal; F, en vista distal. Abreviaturas: ped.il, pedúnculo iliaco; ped.p, pedúnculo púbico. Escala: 10 cm.

Fémur

Se ha conservado el fémur derecho del ejemplar MACN PV N53. El trocánter mayor y el cóndilo medial del extremo distal están levemente erosionados (Fig. 6.5). El elemento es robusto y recto como otros saurópodos; y su longitud (longitud proximodistal: 108 cm) es comparable con la de otros saurópodos dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus, Pilmatueia* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1961; MACN-N 15; MLL-Pv-009). El extremo proximal del fémur es casi tres veces más ancho que largo (Tab. 6.2). El presente fémur carece de la tuberosidad lateral, como en otros diplodocoideos y el 4to trocánter se localiza aproximadamente en la mitad del hueso, como en otros flagellicaudados, como *Amargasaurus* (Salgado et al., 1997; Tschopp et al., 2015; MACN-N 15). La cabeza femoral es subesférica y está fuertemente dirigida medialmente. Al igual que los fémures de otros diplodocoideos, tales como *Dicraeosaurus hansemanni* y *Apatosaurus louisae* el punto más alto de la cabeza femoral está desplazado medialmente en vista anteroposterior (Janensch 1961; Tschopp et al., 2015). El fémur de *Amargatitanis* carece del foramen, presente en la diáfisis de la superficie anterior de *Dicraeosaurus* y algunos diplodócidos, tales como *Diplodocus*. El 4to trocánter no es visible en vista anterior, y es poco prominente, como en el fémur de *Amargasaurus* (MACN-N 15), a diferencia de *Dicraeosaurus*, cuyo 4to trocánter es muy prominente (Janensch, 1961) (Fig. 6.6). La diáfisis es de contorno subelíptico en sección transversal, levemente más ancha que larga (Tab. 6.2) con la superficie anterior plana y la superficie posterior convexa, como en *Amargasaurus* (MACN-N 15). El extremo distal es casi dos veces más ancho que largo (Tab. 6.2).

	Fémur MACN PV N53	Tibia MACN PV N53	Fibula MACN PV N53
Longitud proximodistal	108	54*	50*
Ancho proximal	30	XXX	XXX
Longitud proximal	12	XXX	XXX
Ancho diáfisis	19	6,5	7
Longitud diáfisis	13	14	10
Ancho distal	25	7	8
Longitud distal	14	16	12

Tabla 6.2. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Medidas de elementos apendiculares expresadas en cm. Abreviaturas: *=preservado, xxx=desconocido.

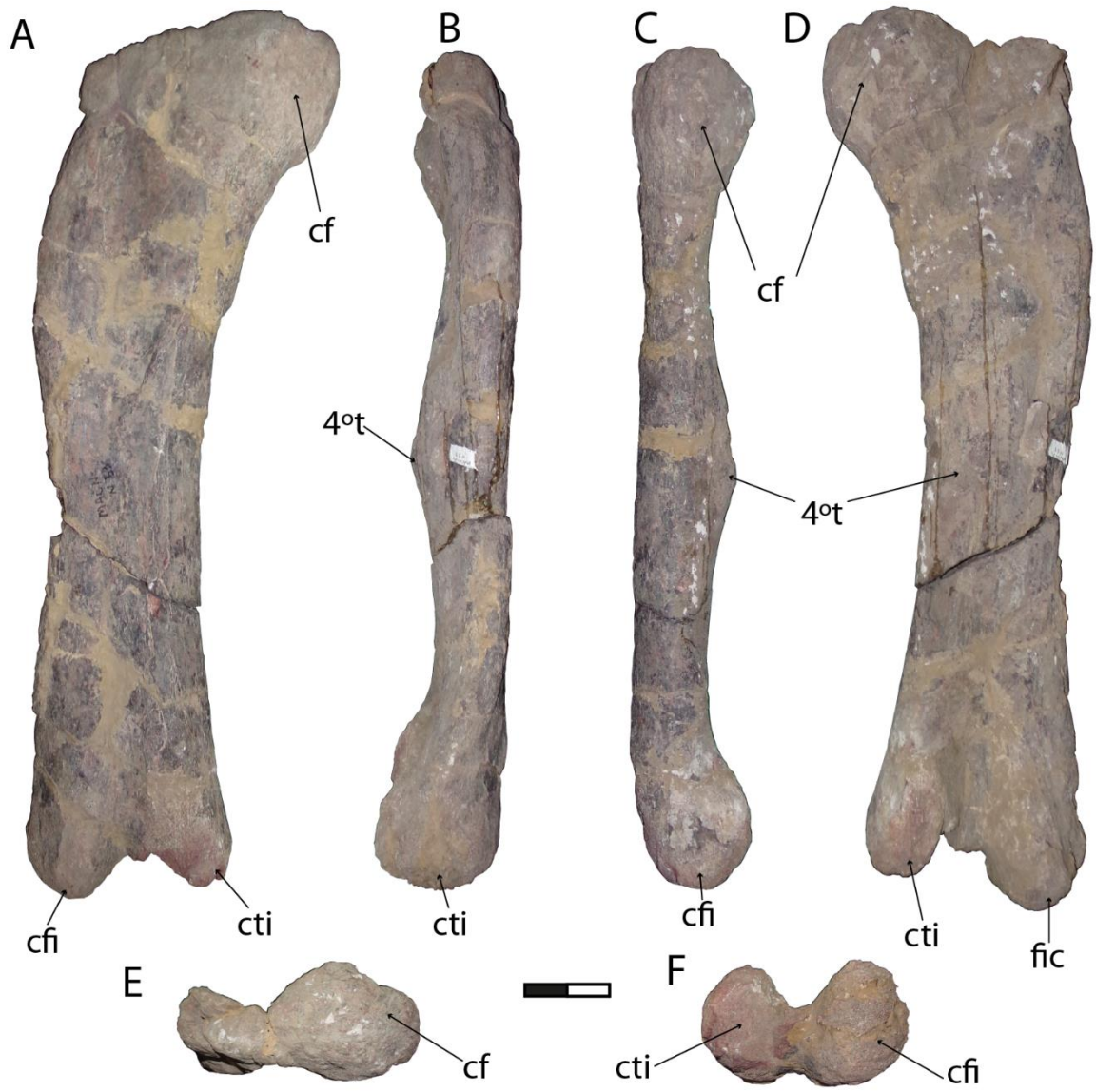


Figura 6.5. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Fémur derecho en A, vista anterior; B, vista lateral; C, vista medial; D, vista posterior; E, vista proximal; F, vista distal. Abreviaturas: 4ºt, 4to trocánter; cf, cabeza femoral; cfi, cóndilo fibular; cti; cóndilo tibial. Escala: 10 cm.

Figura 6.6. Fémures de dicraeosáuridos. A, fémur derecho de *Dicraeosaurus hansemanni* (dd 3032); B, fémur derecho de *Amargatitanis macni* (MACN PV N53); C, fémur izquierdo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) imagen invertida. Abreviaturas: 4ºt, 4to trocánter. Escala: 10 cm.

Tibia

Se ha conservado la tibia derecha del ejemplar MACN PV N53. La misma presenta ambos extremos articulares profundamente meteorizados y rotos (Fig. 6.7). Al igual que en *Amargasaurus* (MACN-N 15), la tibia de *Amargatitanis* presenta una torsión de

aproximadamente 45º. El elemento mide 54 cm de longitud, aunque se debe tener en cuenta que ambos extremos están rotos. La diáfisis presenta un contorno elíptico en sección transversal, aproximadamente dos veces más larga que ancha (Tab. 6.2). La superficie proximal es de contorno elíptico, mientras que la superficie distal es de contorno arriñonado. En ambos casos, el eje mayor se dispone en dirección anteroposterior y sus superficies son fuertemente rugosas. La superficie posterior de la cresta cnemial carece de un trocánter fibular, como en *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15), y a diferencia del dicraeosáurido basal *Suuwassea*, cuyo trocánter fibular es muy prominente (Harris, 2007). El extremo distal es aproximadamente dos veces más largo que ancho (Tab. 6.2).

Figura 6.7. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Tibia derecha en A, vista anterior; B, vista lateral; C, vista posterior; D, vista medial; E, vista proximal; F, vista distal. Abreviaturas: cc, cresta cnemial; cl, cóndilo lateral; cp, cóndilo posterior. Escala: 10 cm.

Fíbula

Se ha conservado la fíbula derecha del ejemplar MACN PV N53, la cual es muy fragmentaria, careciendo de su extremo proximal (Fig. 6.8). El hueso es esbelto como la fíbula de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Ambos taxones procedentes de la Formación La Amarga presentan la misma cresta en la superficie posterolateral de la fíbula, con la diferencia de que en *Amargatitanis* la superficie es suave mientras que en *Amargasaurus* es de textura rugosa (MACN-N 15). La diáfisis es de contorno arriñonado en sección transversal, cuya superficie medial es levemente cóncava y la superficie lateral es convexa. El extremo distal se ensancha sutilmente en vista lateromedial y es de contorno elíptico en vista distal, aproximadamente dos veces más largo que ancho (Tab. 6.2).

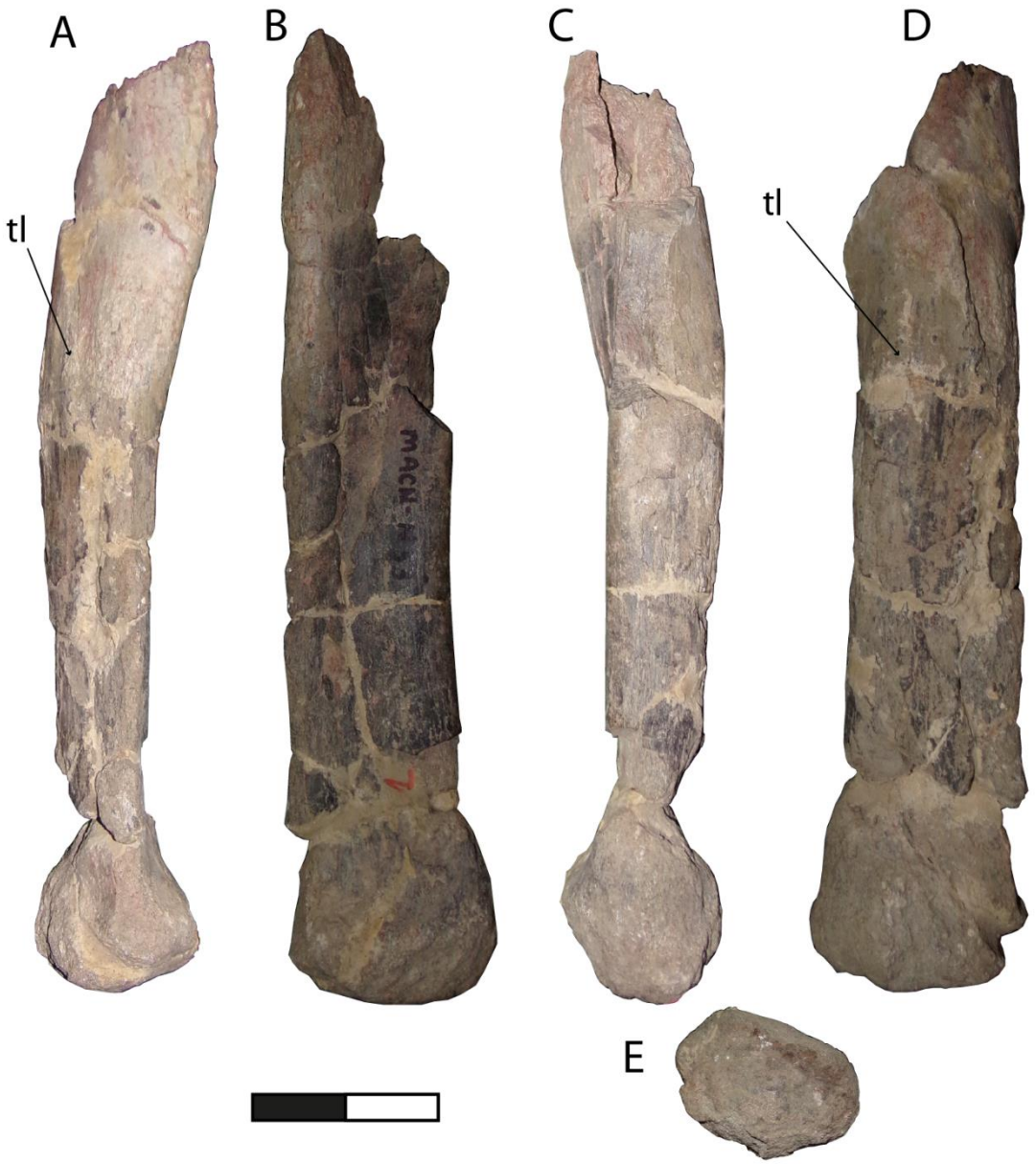


Figura 6.8. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Fíbula derecha en A, vista anterior; B, vista medial; C, vista posterior; D, vista lateral; E, vista distal. Abreviaturas: tl, trocánter lateral. Escala: 10 cm.

Astrágalo

Se ha conservado el astrágalo derecho del ejemplar MACN PV N53 (Fig. 6.9).

En vista anterior es de contorno triangular, como el astrágalo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). En vista distal presenta un contorno rectangular y su superficie es fuertemente rugosa. En vista proximal presenta una robusta cresta ósea que delimita lateralmente una amplia y profunda fosa de contorno arriñonado, cuyo interior tiene forámenes distribuidos de manera irregular; y medialmente, delimita una depresión menos profunda, cuya superficie también presenta pequeños forámenes. *Amargasaurus* presenta la citada cresta, aunque la misma ha sido fuertemente erosionada y el astrágalo carece del sector posteromedial. La dimensión proximodistal es de 12 cm, lateromedial es de 17 cm y anteroposterior es de 15 cm. La esquina anteromedial del elemento es alargada y estrecha en vista proximal.

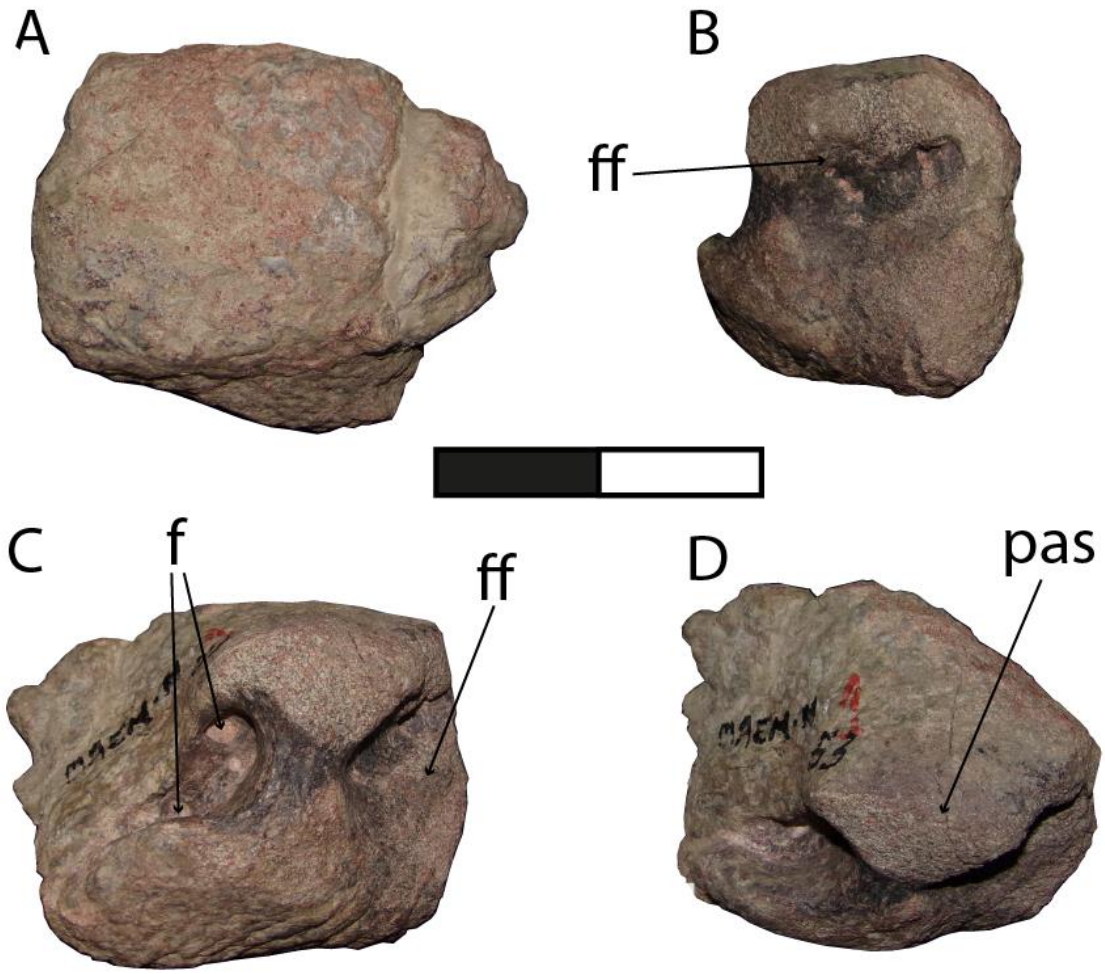


Figura 6.9. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Astrágalo en A, vista distal; B, vista lateral; C, vista proximal; D, vista anterior. Abreviaturas: f, forámen; ff, faceta fibular; pas, proceso ascendente. Escala: 10 cm.

Metatarsiano

Se ha conservado únicamente un metatarsiano derecho del ejemplar MACN PV N53 (Fig. 6.10). El mismo carece de su mitad proximal La diáfisis es de contorno elíptica en sección transversal, más ancha que alta. La articulación posterior presenta una superficie de textura rugosa y es de contorno elíptico, aproximadamente dos veces más ancho que alto, como en los metatarsianos de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). La superficie posterior de textura suave y es levemente convexa.

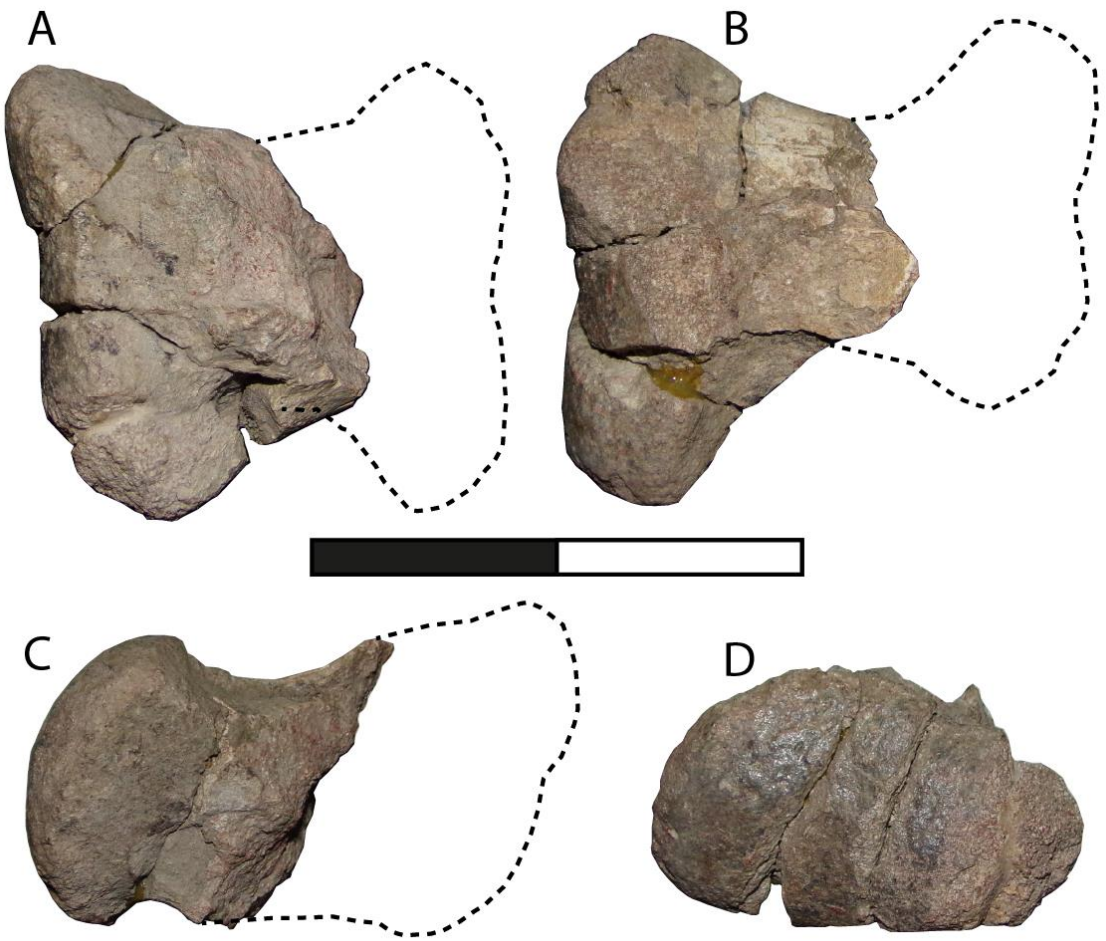


Figura 6.10. *Amargatitanis macni* (MACN PV N53). Metatarsal de en A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral; D, vista distal. Escala: 10 cm.

Comentarios

Amargatitanis macni (MACN PV N53) inicialmente fue descrito por Apesteguía (2007), quien lo asignó al clado Titanosauria. Dicha asignación taxonómica estuvo mayormente basada en caracteres observados en una escapula izquierda; profusamente discutidos en Gallina (2006), quien realizó una redescripción de los materiales, asignándolos a la familia Dicraeosauridae. Gallina (2006) en su publicación excluyó la escapula izquierda del ejemplar Holotipo, principalmente porque la misma muestra afinidades con los titanosaurios. Los caracteres anatómicos que permitieron vincular la escapula con los titanosaurios y por lo tanto excluirla del ejemplar Holotipo de *Amargatitanis macni* fueron: la hoja distal de la escápula no muestra una expansión, como *Jiangshanosaurus* y algunos titanosaurios derivados; la diáfisis de la escápula es recta y la superficie glenoidea escapular es expuesta medialmente como en la mayoría de los titanosaurios, tales como *Aeolosaurus* e *Isisaurus* (Apesteguia, 2007). Además, el extremo distal de la escápula es simétrico y levemente redondeado, al igual que en algunos titanosaurios (Apesteguia, 2007).

La diagnosis revisada propuesta por Gallina (2016) es: *Amargatitanis macni* puede ser diagnosticado por las siguientes autapomorfías (marcadas por un asterisco), así como una única combinación de estados de caracteres: vértebra caudal anterior con una profunda fosa prezigapofisial centrodiapofisial y portadora de una lámina vertical interna (*); extremo proximal del fémur proporcionalmente ancho en relación con el extremo distal (*); cuarto trocánter localizado en la altura media del fémur (compartido con otros flagellicaudados); astrágalo con una profunda fosa posterior en forma de media luna, que tiene dos forámenes (*).

El estudio del ejemplar Holotipo de *Amargatitanis macni* (MACN PV N53), en el marco de la presente tesis doctoral, permitió reevaluar la diagnosis propuesta por Gallina (2016), eliminando, modificando y agregando caracteres autopomórficos.

Autapomorfías identificadas por Gallina (2016), que permanecen sin modificar en la diagnosis propuesta en el presente capítulo:

La presencia de una profunda fosa prezigapofisial centrodiapofisial portadora de una lámina vertical interna (identificado como autapomorfía 1 en la presente tesis), es un carácter que diferencia las vértebras caudales anteriores de *Amargatitanis* respecto a otros dicraeosáuridos, como *Amargasaurus* (MACN-N 15) y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), cuyas fosas carecen de la citada lámina interna (Fig. 6.11A).

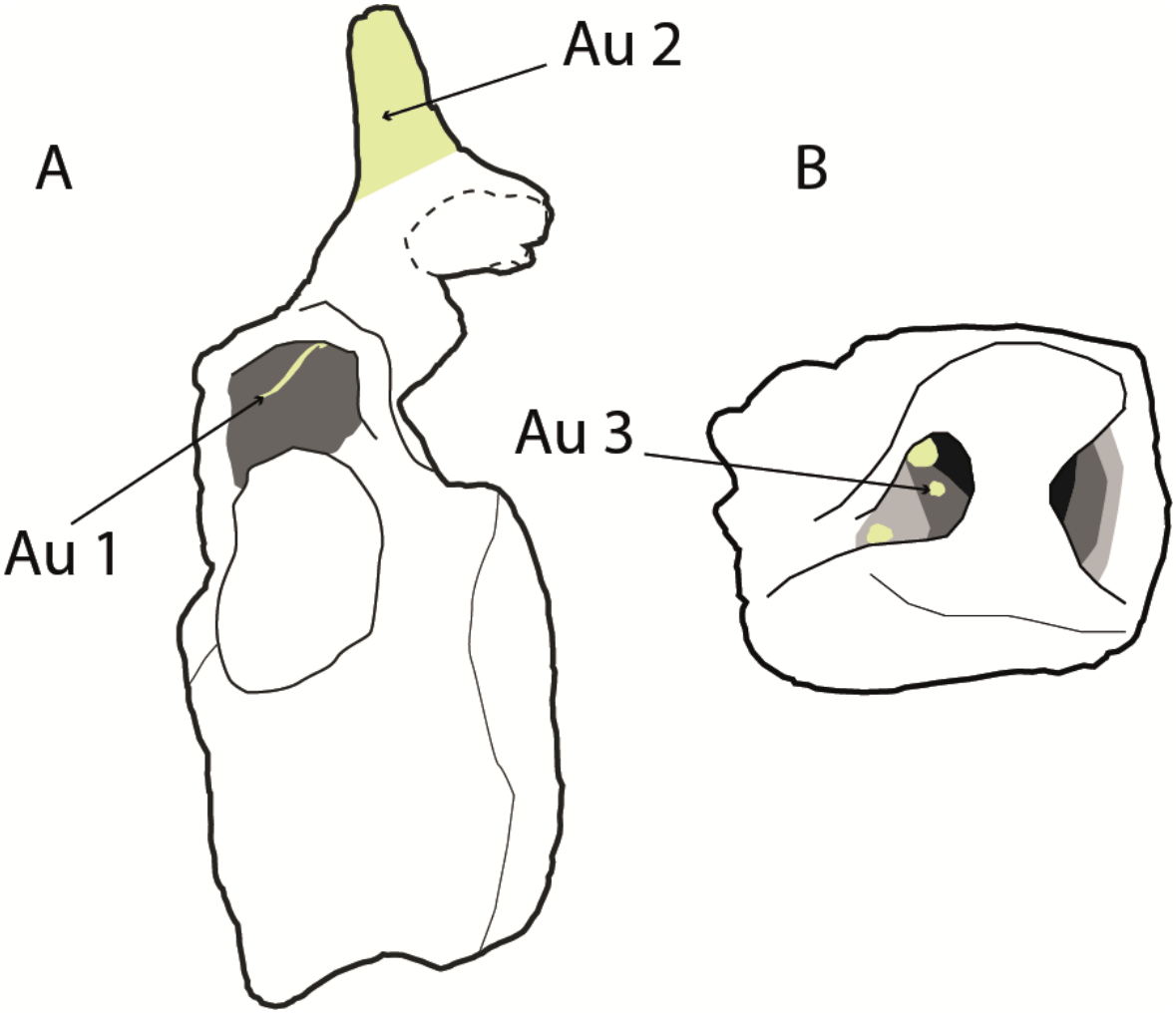


Figura 6.11. Elementos pertenecientes al ejemplar Holotipo de *A. macni* (MACN PV N53). A, vértebra caudal anterior en vista lateral; B, astrágalo en vista posterior. Abreviaturas: Au, autapomorfía. Imagen fuera de escala.

Autapomorfías identificadas por Gallina (2016), eliminadas en la presente tesis:

El extremo proximal del fémur proporcionalmente ancho en relación con el extremo distal (autapomorfía 2 en Gallina, 2016), es un elemento compartido con algunos flagellicaudados, como *Dicraeosaurus hansemanni* (Janensch, 1961).

Autapomorfías identificadas por Gallina (2016), modificadas en la presente tesis:

La presencia de dos forámenes situados en el interior de una profunda fosa posterior con forma de "media luna" en el astrágalo (identificada como autapomorfía 4 en Gallina, 2016) ha sido modificada por: astrágalo con una profunda fosa posterior en forma de "media luna", con tres forámenes (identificado como autapomorfía 3 en la presente tesis) (Fig. 6.11B). La presencia de una fosa de contorno similar ocurre en los astrágalos de *Dicraeosaurus*, aunque los mismos carecen de forámenes internos (Janensch, 1961); mientras que, el pobre estado de preservación del astrágalo de *Amargasaurus* (MACN-N 15) impide realizar una comparación directa.

Se agregó la siguiente autapomorfía:

La presencia de una espina neural dirigida anterodorsalmente en las vértebras caudales anteriores de *Amargatitanis* (identificada como autapomorfía 2 en la presente contribución) (Fig. 6.11A), diferencia este taxón de otros dicraeosáuridos como *Dicraeosaurus* y *Lingwulong* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018), cuyas espinas neurales de las vértebras caudales anteriores se proyectan posterodorsalmente. Las vértebras caudales de *Amargasaurus* y *Suuwassea* (MACN-N 15; Harris 2006) carecen de espina neural. Hasta la fecha *Pilmatueia* (Coria et al., 2019) no ha conservado vértebras caudales anteriores, impidiendo una comparación directa.

Bibliografía

Apesteguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). Gondwana Research 12, 533-546.

Coria, R.A. Windholz, G.J. Ortega y F. Currie, P.J. 2019. A new dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Mulichinco Formation, Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina. Cretaceous Research 93, 33-48.

Gallina, P.A. 2016. Reappraisal of the early Cretaceous sauropod dinosaur *Amargatitanis macni* (Apesteguía, 2007), from northwestern Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 64, 79-87.

Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*: with special reference to specimens in the Carnegie Museum. Memoirs of the Carnegie Museum 11, 175-300.

Harris, J.D. 2006. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the upper Jurassic Morrison formation of Montana, USA. Palaeontology 49, 1091-1121.

Harris, J.D. 2007. The appendicular skeleton of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana (USA). Geobios 40, 501-522.

Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. Memoirs of the Carnegie Museum 1, 1-63.

Hatcher, J.B. 1903. A new name for the dinosaur *Haplocanthus* Hatcher. Proceedings of the Biological Society of Washington 16, 100.

Janensch, W. 1929. Die Wirbelsaule Der Gattung *Dicraeosaurus*. Palaeontographica Supplement 7, 39-133.

Janensch, W. 1961. Die Gliedmaszen und Gliedmaszengurtel der Sauropoden der Tendaguru-Schichten. Palaeontographica supplement 7, 177-235.

Leanza, H.A. Apesteguía, S. Novas, F.E. y De la Fuente, M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. Cretaceous Research 25, 61-87.

Salgado, L. Coria R.A. y Calvo J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. Ameghiniana 34, 3-32.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2017. Osteology of *Galeamopus pabsti* sp. nov. (Sauropoda: Diplodocidae), with implications for neurocentral closure timing, and the cervico-dorsal transition in diplodocids. PeerJ 5, e3179.

Tschopp, E. Mateus, O. y Benson, R.B. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). PeerJ 3, e857.

Xu, X. Upchurch, P. Mannion, P.D. Barrett, P.M. Regalado-Fernandez, O.R. Mo, J. y Liu, H. 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. Nature communications 9, 1-2700.

CAPÍTULO VII: ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LOS DICRAEOSAURIDAE

Introducción

En la actualidad, la técnica más empleada en los trabajos sobre análisis filogenéticos, es el método cladístico (Goboloff, 1998). En parte, los orígenes de dicho método se deben al entomólogo alemán Willi Hennig, quien en 1950 desarrolló una metodología que permite reconstruir hipótesis filogenéticas, a partir del agrupamiento de los taxones en diferentes categorías o niveles taxonómicos (Fernández et al., 2006). La sistemática en ese momento era considerada como una especie de "arte", por lo que contrariamente a dicha concepción, Hennig comenzó a tratarla como una ciencia empírica, sosteniendo que las conclusiones deben ser racionales basándose en evidencias concretas (caracteres), (Goboloff, 1998). Actualmente la sistemática filogenética se basa en el ordenamiento jerárquico de los taxones, dicho ordenamiento está vinculado a las similitudes homólogas (caracteres que se originan de uno preexistente respecto al más reciente ancestro común), como proceso de la evolución (Lipscomb, 1998). Las homologías pueden verse reflejadas en diagramas jerárquicos conocidos como cladogramas, estando cada nivel taxonómico soportado por sinapomorfías (caracteres derivados compartidos por dos o más grupos) y formando las mismas, grupos monofiléticos (grupos que comparten un ancestro común y todos sus descendientes, con una historia filogenética única) o conocidos también como grupos naturales (Fernández et al., 2006). Por otra parte, cabe mencionar que uno de los principios de la sistemática filogenética es el de la parsimonia, el cual consiste en hallar el cladograma con menor cantidad de pasos o supuestos, bajo el argumento de que el mismo, es el árbol con menor cantidad de homoplasias y por lo tanto el más probable (Morrone, 2000). Dado que es difícil encontrar dichos árboles cuando se trabaja con una elevada cantidad de caracteres, estados de carácter y taxones (lo que resulta en matrices grande), en la actualidad se emplean algoritmos computacionales que permiten hallar el árbol más parsimonioso y de esta manera arribar a hipótesis filogenéticas sustentadas (Morrone, 2000; Goloboff et al., 2008). A su vez, estos algoritmos tienen la facultad de tratarse de un método confiable y repetible, característica sumamente necesaria para que un trabajo pueda ser considerado científico (Goloboff et al., 2008).

En la literatura paleontológica disponible a la fecha existen numerosos y extensos estudios de las relaciones filogenéticas del clado Sauropoda (Salgado et al., 1997; Upchurch, 1998; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Carballido y Sander, 2013; Gallina, 2016), así como publicaciones que involucran niveles taxonómicos menos inclusivos, tales como Neosauropoda o Diplodocoidea (Salgado et al., 2006; Whitlock, 2011; Tschopp et al., 2015). Cabe destacar que la familia Dicraeosauridae ha sido poco estudiada, y que hasta finales del siglo pasado, sólo habían sido descritas tres especies, *Dicraeosaurus* (con dos especies, *D. hansemanni* y *D. sattleri*) y *Amargasaurus cazaui* (Janensch, 1914; Salgado y Bonaparte, 1991). El incremento en estos últimos diez años del número de especies de dicraeosáuridos descriptas, motivó la revisión de la filogenia de este grupo en la presente tesis doctoral (Harris y Dodson, 2004; Rauhut et al., 2005; Gallina, 2016; Coria et al., 2019; Gallina et al., 2019). A diferencia de las hipótesis filogenéticas previas, las cuales involucraron algunos géneros de dicraeosáuridos (Harris, 2006c; Rauhut et al., 2005; Gallina, 2016; Coria et al., 2019; Gallina et al., 2019), la hipótesis aquí propuesta muestra las relaciones filogenéticas de todos los géneros descriptos hasta la actualidad.

Materiales y métodos

Para llevar a cabo el análisis filogenético se utilizó como base la matriz de caracteres de Tschopp y Mateus, (2017), que cuenta con 489 caracteres osteológicos (128 craneanos y 361 postcráneanos) distribuidos entre 35 taxones de dinosaurios sauropodomorfos. El universo taxonómico realizado por Tschopp y Mateus (2017) incluye mayormente diplodocoideos, entre los cuales se consideran cuatro especies de la familia Dicraeosauridae, (*Suuwassea emilieae*, *Dicraeosaurus hansemanni*, *Brachytrachelopan mesai* y *Amargasaurus cazaui*), (Janensch, 1914; Salgado y Bonaparte, 1991; Harris y Dodson, 2004; Rauhut et al., 2005).

La lista de caracteres y matriz filogenética de la presente tesis surge de la modificación de varios de los caracteres y su codificación de la matriz original de Tschopp y Mateus (2017) (**Apéndices 1, 2, 3 y 4**), teniendo en cuenta publicaciones previas (Upchurch, 1998; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Whitlock, 2011; Carballido y Sander, 2013; Tschopp *et al.*, 2015) y, observaciones personales de los materiales de

ejemplares de dicraeosáuridos y otros taxones de saurópodos depositados en instituciones de Argentina, tales como:

Pilmatueia faundezi (MLL-Pv-002; 004; 005; 009; 010; 012; 015; 016; 017); "Museo Municipal de Las Lajas", Las Lajas, Provincia del Neuquén, República Argentina.

Bajadasaurus pronuspinax (MMCh-PV 75) y *Leinkupal laticauda* (MMCH-Pv 63); "Museo Municipal Ernesto Bachman", Villa El Chocón, Provincia del Neuquén, República Argentina.

Amargasaurus cazaui (MACN-N 015; MOZ-Pv 6126-1; MOZ-Pv 6126-2) y *Amargatitanis macni* (MACN PV N53); Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciudad Autónoma de Buenos Aires, República Argentina.

Brachytrachelopan mesai (MPEF-PV 1716); "Museo Paleontológico Egidio Feruglio" Trelew, Provincia del Chubut, República Argentina.

Cathartesaura anaerobica (MPCA-232); "Museo Provincial Carlos Ameghino", Cipolleti, Provincia de Río Negro, República Argentina.

Zapalasaurus bonapartei (Pv-6127-MOZ); "Museo Provincial de Ciencias Naturales Olsacher", Zapala, Provincia del Neuquén, República Argentina.

Ligabuesaurus leanzai (MCF-PHV-233); "Museo Municipal Carmen Funes, Plaza Huincul, Provincia del Neuquén, República Argentina.

Además se empleó bibliografía específica, y en algunos casos fotografías, para chequear los restantes taxones: *Dicraeosaurus, Lingwulong shenqi*, *Suuwassea emiliae*, *Barosaurus lentus*, *Kaatedocus siberi*, *Diplodocus carnegii*, *Diplodocus hallorum*; *Galeamopus hayi*, *Galeamopus pabsti*; *Supersaurus vivianae*, *Tornieria africana*, *Brontosaurus excelsus*, *Brontosaurus yahnahpin*; *Brontosaurus parvus*; *Apatosaurus ajax*, *Apatosaurus louisae*; *Amphicoelias altus, Demandasaurus darwini, Limaysaurus tessonei*, *Nigersaurus taqueti*, *Haplocanthosaurus priscus*, *Isisaurus colberti*, *Brachiosaurus altithorax*, *Giraffatitan brancai*, *Camarasaurus*, *Jobaria tiguidensis*, *Mamenchisaurus*, *Omeisaurus* y *Shunosaurus* (Marsh, 1877; Hatcher, 1901; Riggs, 1903; Janensch, 1929; 1935, 1961; Gilmore, 1936; Young, 1954; Dong, 1983; Sereno et al., 1999; Harris,

2006a,b,c, 2007; Salgado et al., 2006; Taylor, 2009; Tschopp y Mateus, 2013, 2017; Tschopp et al., 2015; Xing et al., 2015; Xu et al., 2018).

Finalmente, se incorporaron 4 caracteres nuevos (**Carácter 488**, **489**, **490** y **491**) (ver apéndice Lista de Caracteres) y la modificación de uno propuesto previamente por Upchurch et al. (2004) (**Carácter 492**) (ver apéndice Lista de Caracteres).

La matriz de datos obtenida cuenta con 492 caracteres y 39 taxones y fue editada empleando el software "Mesquite" (Madison y Madison, 2011). Todos los caracteres de la lista fueron considerados con el mismo peso, y aquellos multiestado fueron considerados en todos los casos no aditivos (no ordenados). El análisis filogenético se efectuó con el software TNT, versión 1.5 (Goloboff et al., 2008).

Analisis filogenético

El análisis filogenético se efectuó utilizando el software TNT, versión 1.5 (Goloboff et al., 2008). La memoria del software fue configurada para retener un número máximo de 10000 árboles, con 100 KB de memoria buffer. Dicha acción se efectuó con el comando (settings › memory › max. Tres). Posteriormente, se inactivaron los **caracteres 70** y **260**, ya que todos los taxones polarizados presentan el estado plesiomórfico; por lo que no son considerados informativos. Dicha acción se efectuó con el comando (data › character settings › inactive). Luego se realizó un análisis tradicional de árboles de Wagner, con 1000 réplicas y 10 árboles por replicación; seleccionando la opción "tree bisection reconnection". Se obtuvieron 10 árboles más parsimoniosos (MPTs), con una longitud de 1589 pasos, encontrados en 471 de las replicas. El árbol del consenso estricto (Fig. 7.1) presentó un índice de consistencia de 0,346, y un índice de retención de 0,545 (**Apéndice 5**). Los valores del soporte de Bremer fueron tomados mediante el script BREMER.RUN, y se muestran en el **Apéndice 6** de la presente tesis.

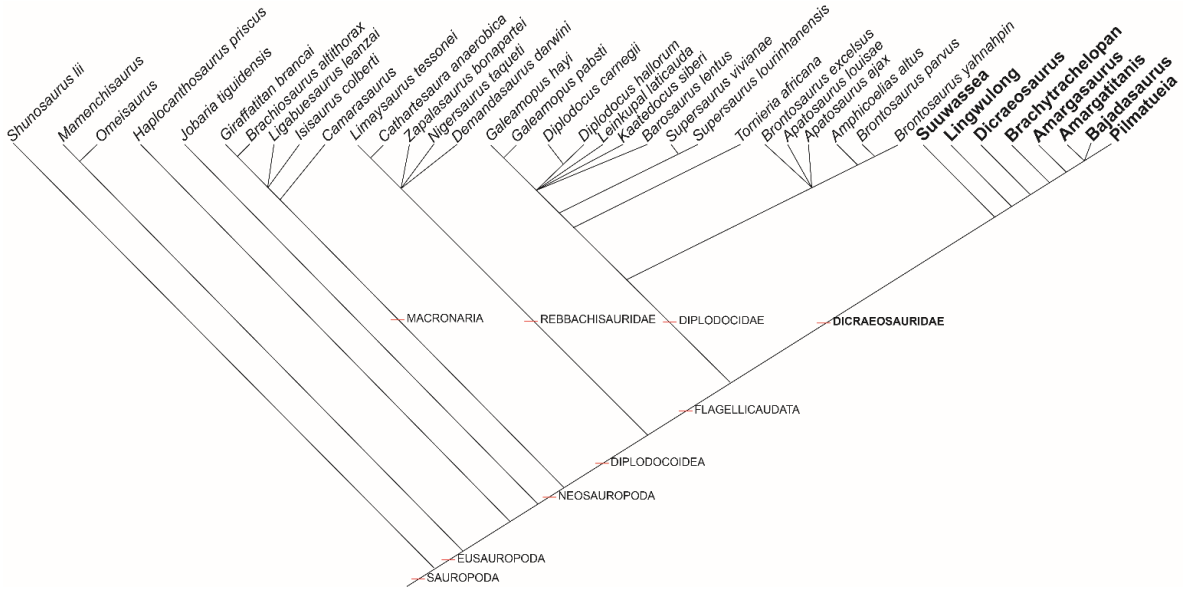


Figura 7.1. Cladograma consenso estricto mostrando las relaciones filogenéticas de los OTUs (unidades taxonómicas operativas) del presente estudio.

El árbol consenso estricto muestra resolución en la mayoría de los grupos analizados; ya que, únicamente las relaciones internas de los Rebbachisauridae, Apatosaurinae y Diplodocinae, no están completamente resueltas. Las relaciones filogenéticas internas de Dicraeosauridae (objeto de estudio de la presente tesis) están bien resueltas, con la excepción de una politomía comprendida entre *Pilmatueia faundezi*, *Bajadasaurus pronuspinax* y *Amargatitanis macni*; con *Amargasaurus cazaui*, *Brachytrachelopan mesai*, *Dicraeosaurus hansemanni*, *Lingwulong shenqi* y *Suuwassea emiliae*, como una secuencia plesiomórfica sucesiva de taxones hermanos (Fig. 7.1). *Amargatitanis macni* puede tomar dos posiciones dentro de Dicraeosauridae, como grupo hermano de *Bajadasaurus pronuspinax*, o bien, como grupo hermano de *Pilmatueia* + *Bajadasaurus* (Fig. 7.2).

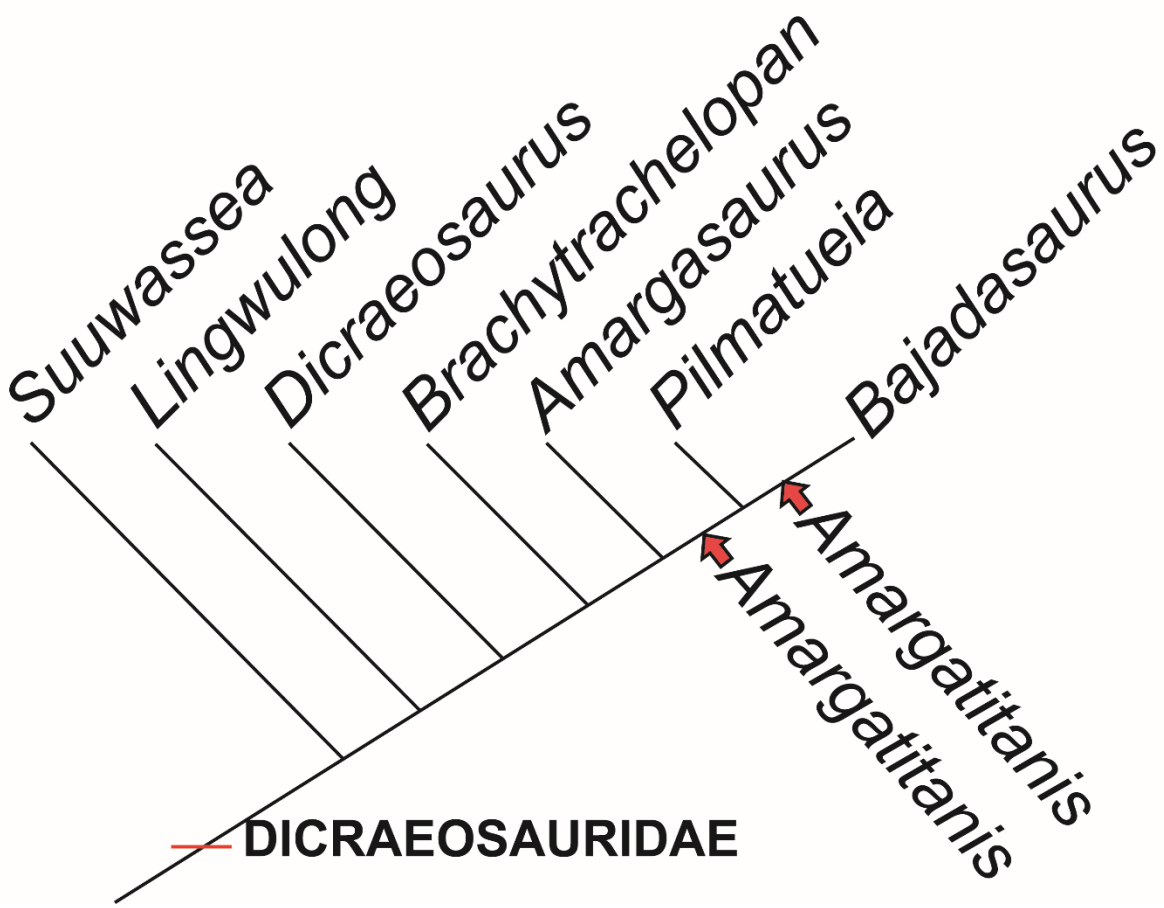


Figura 7.2 Cladograma consenso estricto mostrando las relaciones filogenéticas de los Dicraeosauridae. Las flechas rojas muestran las posibles posiciones que puede tomar *A. macni*.

Lista de sinapomorfías

Pilmatueia comparte con *Amargatitanis*, la ausencia de una cresta longitudinal a la altura media en la superficie lateral del cuerpo vertebral en vértebras caudales medias (**Carácter 341**, desconocido en *Bajadasaurus*, presente en el dicraeosáurido basal *Suuwassea*, en algunos diplodocinos, rebbachisáuridos, en los macronarios *Giraffatitan* e *Isisaurus*, y en los eusaurópodos no-neosaurópodos *Jobaria*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus* y el saurópodo basal *Shunosaurus*). Además, *Pilmatueia* comparte con *Bajadasaurus* la presencia de espinas neurales dispuestas anterodorsalmente, en vértebras cervicales

anteriores (**Carácter 490**, presente en el rebbachisáurido *Cathartesaura* y en los diplodócidos *Apatosaurus ajax* y *Kaatedocus siberi*).

Los dicraeosáuridos cretácicos (*Pilmatueia* + *Bajadasaurus* + *Amargatitanis***)** + *Amargasaurus*, carecen de un reborde longitudinal en la parte posterior del margen lateroventral del centro vertebral, en vértebras cervicales medias y posteriores (**Carácter 183**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis;* y presente en algunos diplodócidos, rebbachisáuridos, en los macronarios *Isisaurus* y *Camarasaurus*, en *Haplocanthosaurus* y los saurópodos basales *Mamenchisaurus* y *Shunosaurus*); comparten la presencia de espinas neurales verticales en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores (**Carácter 212**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis;* y presente en el dicraeosáurido Lingwulong, algunos diplodócidos, rebbachisáuridos, macronarios y *Omeisaurus*); la espina neural en vértebras dorsales, es bífida al menos hasta la vértebra dorsal 9 (**Carácter 255**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*); las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores se disponen posteriormente (**Carácter 288**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*) y la presencia de una fosa de contorno elíptico, situada posteriormente a las láminas intraprezigapofisiales de las vértebras caudales medias (**Carácter 346**, desconocido en *Bajadasaurus*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan*).

Los dicraeosáuridos Sudamericanos ((*Pilmatueia* + *Bajadasaurus* + *Amargatitanis***)** + *Amargasaurus*) + *Brachytrachelopan*, comparten la presencia de quillas ventrales prominentes en vértebras cervicales (**Carácter 136**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*, presente en los rebbachisáuridos, algunos apatosaurinos, macronarios y *Shunosaurus*); la forma de la cúspide de las espinas neurales bífidas, en las vértebras cervicales tienen una morfología cilíndrica (**Carácter 145**, desconocido en *Amargatitanis*, presente en los diplodócidos *Apatosaurus ajax* y *Galeamopus hayi*); las parapófisis en la vértebra dorsal 3 se ubican entre el borde anterior del centro vertebral y las prezigapófisis (**Carácter 251**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Pilmatueia*; y presente en *Apatosaurus louisae*, *Isisaurus* y *Shunosaurus*); las láminas espinopostzigapofisiales de las vértebras dorsales posteriores son simples (**Carácter 286**, desconocido en *Bajadasaurus* y

Amargatitanis, presente en *Ligabuesaurus*, *Jobaria*, *Haplocanthosaurus*, y los saurópodos basales *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus* y *Shunosaurus*).

Los dicraeosáuridos gonwánicos (((*Pilmatueia* + *Bajadasaurus* + *Amargatitanis*) + *Amargasaurus*) + *Brachytrachelopan*) + *Dicraeosaurus*, comparten la presencia de un fenestra supratemporal, cuyo diámetro máximo es menor a 1.2 veces el diámetro mayor del foramen magnum (**Carácter 73**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan;* presente en *Limaysaurus*); las espinas neurales en las vértebras cervicales medias, son considerablemente más altas que el arco neural (**Carácter 171**, desconocido en *Pilmatueia* y *Amargatitanis*); el ángulo entre las láminas postzigodiapofisial y espinopostzigapofisial en vértebras cervicales medias, es recto (**Carácter 173**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*; presente en *Isisaurus*); la presencia de una hendidura de la línea media a lo largo de la superficie dorsal de la espina neural, en vértebras dorsales posteriores (**Carácter 289**, desconocido en *Pilmatueia*, *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*, presente en *Camarasaurus*); la expansión transversal distal de la ulna es menor a 1.3 veces el ancho mínimo de la diáfisis (**Carácter 400**, desconocido en *Pilmatueia*, *Bajadasaurus*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan*; presente en los diplodócidos *Apatosaurus louisae* y *Brontosaurus yahnahpin*, y el saurópodo basal *Shunosaurus*); la relación entre la longitud del prefrontal en vista lateral / su altura es mayor a 3 (**Carácter 488**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan*); los procesos paraoccipitales en vista dorsal son al menos dos veces más largos que anchos (**Carácter 489**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan;* presente también en el macronario *Camarasaurus*).

Además, tres sinapomorfías ambiguas son compartidas por los dicraeosáuridos de Sudamérica: los procesos basipterigoideos son estrechamente divergentes, con un ángulo menor a 31º (**Carácter 94**, desconocido en los dicraeosáuridos *Pilmatueia*, *Amargatitanis Brachytrachelopan*, *Lingwulong* y *Suuwassea*); la relación entre la longitud y el ancho transversal basal de los procesos basipterigoideos, es mayor a 7 (**Carácter 96**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis*, *Brachytrachelopan*, *Lingwulong* y *Suuwassea*); el área entre los procesos basipterigoideos y el rostrum del paraesfenoides, presenta una profunda

cavidad a modo de ranura (**Carácter 97**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis*, *Brachytrachelopan*, *Lingwulong* y *Suuwassea*).

El clado ((((*Pilmatueia* + *Bajadasaurus*) **+** *Amargasaurus*) + *Brachytrachelopan*) + *Dicraeosaurus*) + *Lingwulong*, comparte la presencia de frontales fusionados en individuos adultos (**Carácter 28**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis*, y *Brachytrachelopan;* presente en el macronario *Brachiosaurus*); la presencia de contribución del frontal con el margen de la fenestra supratemporal (**Carácter 36**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis*, y *Brachytrachelopan;* presente en el rebbachisáurido *Limaysaurus*, y los saurópodos basales *Omeisaurus* y *Shunosaurus*); el margen anterodorsal del supraoccipital es cóncavo (**Carácter 74**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis*, y *Brachytrachelopan*; presente en los diplodócidos *Apatosaurus ajax* y *A. louisae* y el macronario *Camarasaurus*); la presencia de quillas ventrales prominentes en vértebras cervicales (**Carácter 135**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*, presente en la mayoría de los rebbachisáuridos y el saurópodo basal *Shunosaurus*); la ausencia de pleurocelos divididos en vértebras cervicales medias y posteriores (**Carácter 174**, desconocido en *Amargatitanis*, presente en *Isisaurus* y *Shunosaurus*); neumatización reducida en la superficie lateral del centro vertebral, en vértebras cervicales medias y posteriores (**Carácter 176**, desconocido en *Bajadasaurus*; presente en algunos diplodócidos); la presencia de un par de fosas situadas en la superficie ventral del cuerpo vertebral, en vértebras cervicales medias y posteriores (**Carácter 180**, desconocido en *Bajadasaurus*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan*; presente en los diplodócidos *Supersaurus vivianae* y *S. lourinhanensis* y en el saurópodo basal *Omeisaurus*); ausencia de pleurocelos en vertebras dorsales (**Carácter 232**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*, presente en *Shunosaurus*); la carencia de neumaticidad interna en el centro vertebral de las vértebras dorsales (**Carácter 233**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*, presente en *Jobaria*, *Haplocanthosaurus* y *Shunosaurus*); ausencia de un tubérculo en la porción proximal de la superficie anterior del húmero (**Carácter 396**, desconocido en *Pilmatueia*, *Bajadasaurus*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan*, presente en *Jobaria*, *Mamenchisaurus* y *Shunosaurus*).

Además, fueron recuperadas dos sinapomorfías ambiguas: la altura de la espina neural en vértebras dorsales posteriores y/o sacras, supera más de tres veces la longitud del centro (**Carácter 290**, desconocido en *Bajadasaurus*, *Amargatitanis* y *Suuwassea*, presente en el rebbachisáurido *Demandasaurus*); y la altura del ilion sobre el pedúnculo púbico / su longitud anteroposterior, da como resultado más de 0.4 (**Carácter 415**, desconocido en *Pilmatueia*, *Bajadasaurus*, *Amargatitanis* y *Suuwassea*, presente en algunos diplodócidos y *Brachiosaurus*).

La familia Dicraeosauridae: (((((*Pilmatueia* + *Bajadasaurus*) + *Amargasaurus*) + *Brachytrachelopan*) + *Dicraeosaurus*) + *Lingwulong*) + *Suuwassea*, comparte la presencia de una prominente púa, dirigida ventralmente en el margen posteroventral del escamoso (**Carácter 60**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan;* presente en el diplodócido *Kaatedocus*); una distintiva cresta nucal de disposición sagital en el supraoccipital (**Carácter 76**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan;* presente en los diplodócidos *Kaatedocus* y *Galeamopus hayi*, y el saurópodo basal *Mamenchisaurus*); un foramen del supraoccipital (**Carácter 77**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan*; presente en el diplodócido *Kaatedocus* y el macronario *Giraffatitan*); sección transversal de la sínfisis del dentario de contorno subtriangular (**Carácter 107**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis*, *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Lingwulong*); la presencia de una tuberosidad en la superficie labial del dentario, cercano a la sínfisis (**Carácter 108**, desconocido en *Pilmatueia*, *Bajadasaurus*, *Amargatitanis*, *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Lingwulong*); la esquina anterolateral de la fila de dientes del dentario, en vista oclusal, desplazada labialmente (**Carácter 114**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis*, *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Lingwulong*; presente en el rebbachisáurido *Nigersaurus*); la relación entre ancho/alto en vértebras cervicales es menor a 0.5 (**Carácter 130**, compartido con el macronario *Camarasaurus*, *Lingwulong* presenta el estado apomórfico); pleurocelos simples en el centro de las vértebras cervicales anteriores (**Carácter 160**, desconocido en *Bajadasaurus* y *Amargatitanis*, presente en *Isisaurus* y *Jobaria*); fosas neumáticas pares en la superficie ventral de vértebras cervicales anteriores (**Carácter 163**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis*, *Bajadasaurus* y *Brachytrachelopan*; presente en los diplodócidos *Galeamopus pabsti* y *Supersaurus*

vivianae, y en los eusaurópodos *Jobaria* y *Haplocanthosaurus*); espinas neurales inclinadas anteriormente en vértebras cervicales medias (**Carácter 172**, desconocido en *Amargatitanis*; *Amargasaurus* presenta el estado 2, dirigidas posteriormente; *Lingwulong* presenta el estado plesiomórfico, espinas neurales verticales; estado 1 también presente en los diplodócidos *Apatosaurus louisae* y *A. ajax*); las vértebras cervicales medias y posteriores carecen de fosa lateral a la prezigapófisis (**Carácter 188**, desconocido en *Amargatitanis*, presente en algunos diplodócidos, en *Camarasaurus*, *Haplocanthosaurus* y *Omeisaurus*); las hemiespinas de las vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores, son paralelas (**Carácter 216**, desconocido en *Bajadasaurus*, *Amargatitanis* y *Lingwulong*, presente en el diplodócido *Kaatedocus*).

Un carácter particular compartido por *Dicraeosaurus*, *Lingwulong* y *Suuwassea*, consiste en una reducida contribución del basioccipital en el borde dorsal del cuello condilar occipital (**Carácter 80**, desconocido en *Pilmatueia*, *Amargatitanis* y *Brachytrachelopan*; *Bajadasaurus* y *Amargasaurus* presentan el estado plesiomórfico).

Discusión

La hipótesis filogenética propuesta en la presente tesis de doctorado, recupera a los taxones previamente considerados dicraeosáuridos, dentro de dicha familia, sosteniendo los resultados obtenidos en las filogenias previas (Rauhut et al., 2005; Tschopp et al., 2015; Gallina, 2016; Tschopp y Mateu, 2017; Coria et al., 2019; Gallina et al., 2019). El presente análisis constituye la primera filogenia cuyo muestreo taxonómico incluye a todos los géneros de dicraeosáuridos descriptos hasta la fecha.

El análisis filogenético aquí presentado muestra las relaciones internas de Dicraeosauridae resueltas, con una peueña politomía comprendida entre los taxones: *Pilmatueia faundezi*, *Bajadasaurus pronuspinax* y *Amargatitanis macni*. Con *Amargasaurus cazaui*, *Brachytrachelopan mesai*, *Dicraeosaurus hansemanni*, *Lingwulong shenqi* y *Suuwassea emiliae*, como una secuencia plesiomórfica sucesiva de taxones hermanos. Particularmente, *Amargatitanis macni* puede tomar dos posiciones dentro de Dicraeosauridae, por un lado, como grupo hermano de *Bajadasaurus pronuspinax*, y por otro, como grupo hermano de *Pilmatueia* + *Bajadasaurus*.

De este modo, los dicraeosáuridos que proceden del Cretácico (*Pilmatueia* + *Bajadasaurus* + *Amargatitanis*) + *Amargasaurus*; de América del Sur ((*Pilmatueia* + *Bajadasaurus* + *Amargatitanis*) + *Amargasaurus*) + *Brachytrachelopan*, y de Gondwana (((*Pilmatueia* + *Bajadasaurus* + *Amargatitanis*) + *Amargasaurus*) + *Brachytrachelopan*) + *Dicraeosaurus*, constituyen grupos monofiléticos respectivamente (Fig. 7.3).

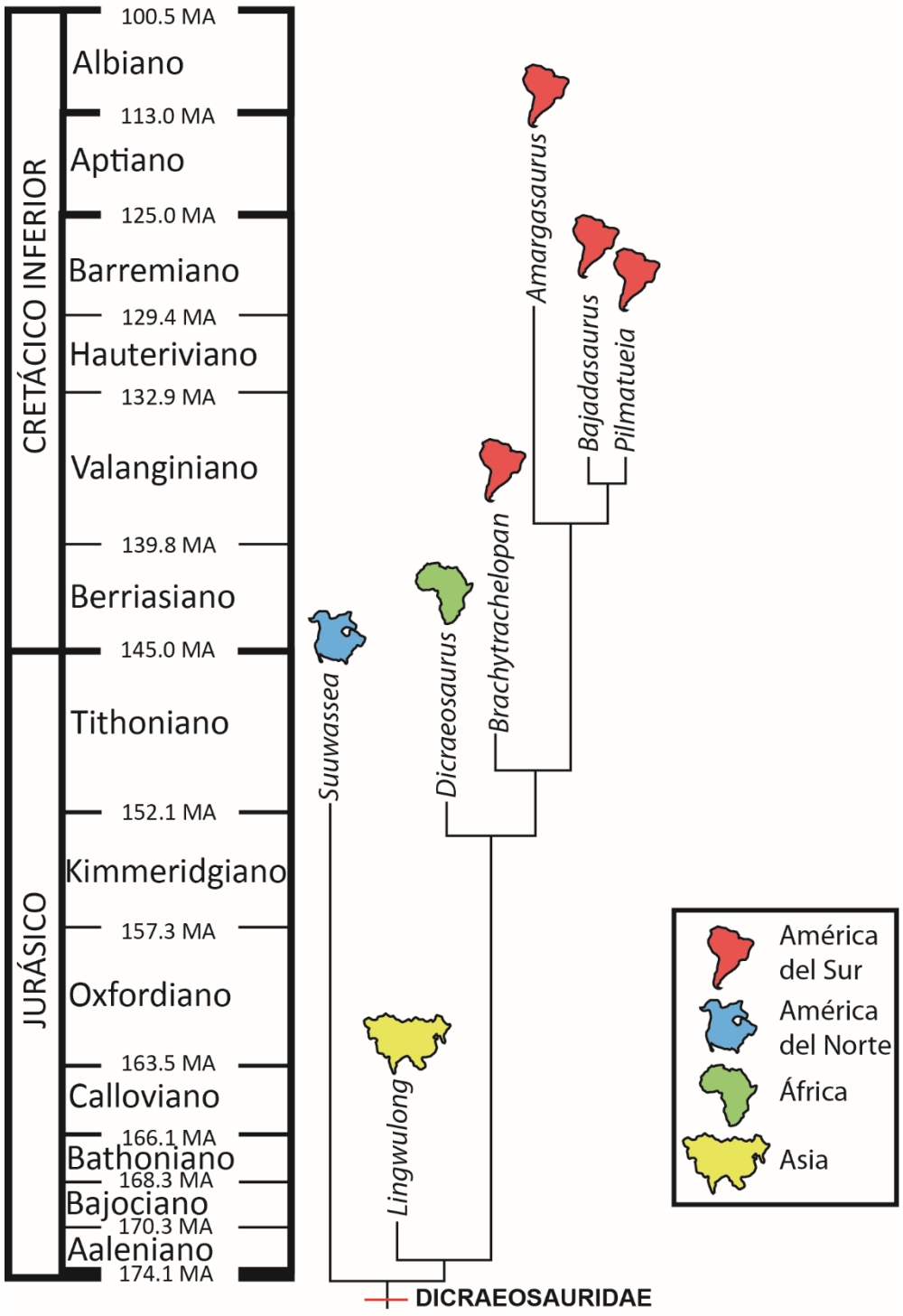


Figura 7.3. Cladograma calibrado estratigráficamente mostrando las relaciones filogenéticas internas de los Dicraeosauridae (recuperadas en la presente tesis con el software TNT) y sus procedencias paleogeográficas.

Durante casi nueve décadas, la familia Dicraeosauridae era conocida por sus dos especies pertenecientes al género *Dicraeosaurus* (Janensch, 1914), y estaba únicamente representada en el Jurasico Medio del continente africano. Esto fue así hasta finales del siglo XX, cuando Salgado y Bonaparte, (1991), dieron a conocer el dicraeosáurido *Amargasaurus cazaui*, cuyo registro permitió ampliar el conocimiento sobre la distribución de los representantes de la citada familia (considerándola gondwánica). Además, el hallazgo de *Amargasaurus cazaui* permitió inferir que los dicraeosáuridos habrían alcanzado el Barremiano (Cretácico inferior), el cual hasta la fecha sigue siendo el registro más moderno de este grupo. Varios años más tarde, las evidencias fósiles referidas a Dicraeosauridae mostraron una distribución pangeica y permitieron ampliar su biocrón (Harris y Dodson, 2004; Xu et al., 2018). El registro más antiguo es *Lingwulong shenqi*, procedente del Toarciano-Bajociano (Jurásico Medio) de China, el cual, de hecho, muestra un origen más antiguo para el clado Neosauropoda (Xu et al., 2018). De este modo, los registros indican que la familia Dicraeosauridae se originó en el Jurásico Medio y logró una distribución en todo Pangea. La carencia de registros Cretácicos en Laurasia podría indicar una extinción en los contientes del hemisferio norte. A su vez, la escasez de registros Cretácicos fuera de América del Sur, se debe a un sesgo de preservación, cuyo único reporte hasta la fecha es una vértebra dorsal fragmentaria asignada a Dicraeosauridae indet. procedente de la Formación Kirkwood (Cretácico inferior) de Sudáfrica (Mcphee et al., 2016) (Fig. 7.3). Respecto al clado conformado por los taxones sudamericanos, el registro más antiguo es *Brachytrachelopan mesai* (Rauhut et al., 2005) procedente del Tithoniano, sugiriendo un posible origen en el Jurásico Superior. Los restantes reportes de América del Sur, hasta el momento proceden del Crétacico Inferior, y muestran la mayor diversidad registrada en el mundo para los dicraeosáuridos (Gallina, 2016; Coria et al., 2019; Gallina et al., 2019; Windholz et al., 2021).

Consideraciones sobre posibles fenómenos heterocrónicos en los dicraeosáuridos

El término heterocronía fue acuñado en el siglo XIX, por el científico alemán Ernst Haeckel, quien lo definió como un desplazamiento en el tiempo de la aparición ontogenética de los órganos respecto a otros órganos del mismo individuo. Este término le

fue útil para hacer referencia a los casos en que las secuencias ontogenéticas no recapitulan la filogenia, ya que este autor sostenía que la evolución es algo unidireccional, es decir que la misma tiende a un aumento de la complejidad por adición de nuevas etapas terminales (McKinney y McNamara, 1991; Klingenberg, 1998; Smith, 2001; McNamara, 2012). Posteriormente Darwin en contraposición, advirtió que existen casos en los que las especies habían sufrido un cambio de menor desarrollo respecto de sus antepasados. Estas ideas influenciaron al embriólogo inglés Walter Garstang en la década de 1920 quien propuso que los vertebrados podrían ser los descendientes de una larva de tunicados, ya que las mismas presentan muchos de los caracteres que la relacionan con los vertebrados adultos. La explicación que dio el embriólogo es que la forma descendiente habría retenido las características de la larva del tunicado en un estadio adulto, evento que denominó "pedomorfosis" (McNamara, 2012).

El rechazo de las ideas de Haeckel sobre la recapitulación brindó un nuevo espacio para que Gavin de Beer redefiniera el término heterocronía, siendo el mismo el utilizado actualmente (McKinney y McNamara, 1991; Klingenberg, 1998). La heterocronía puede ser definida como un cambio en el tiempo o en la tasa de un evento del desarrollo de un descendiente en relación con el mismo evento en su ancestro. Dado que, durante la ontogenia, los organismos van cambiando, cualquier alteración del desarrollo puede causar profundos cambios morfológicos en el descendiente (McKinney y McNamara, 1991; Salgado, 1999; Smith, 2001; McNamara, 2012; McNamara y Long, 2012). A su vez, la heterocronía puede ser separada en dos diferentes tipos: "pedomorfosis" y "peramorfosis", en la primera el descendiente va a reflejar la condición juvenil de su ancestro directo cuando se encuentre en un estadio ontogenético adulto, por el contrario, las formas peramorficas sufren más desarrollo que sus ancestros directos. Se piensa que la pedomorfosis tiende a dar como resultado formas más pequeñas que sus ancestros, mientras que la peramorfosis tiende a dar como resultado formas más grandes (McKinney y McNamara, 1991; McNamara, 2012). Existen tres procesos para obtener formas pedomórficas, uno de ellos se da si el periodo de crecimiento de la forma descendiente se ha detenido prematuramente y se habla de "progénesis", por otro lado, si el inicio del crecimiento se retrasa, se trata de "post-desplazamiento", mientras que, si la tasa de crecimiento es menor en el descendiente que en el ancestro, se conoce como "neotenia"

(McNamara, 2012). Por otra parte, existen tres procesos para que el resultado sea formas peramórficas, uno de ellos se denomina "hipermorfosis" y ocurre cuando el período de crecimiento en el descendiente se extiende, el segundo se conoce como "pre-desplazamiento" y se da cuando el inicio del crecimiento se produce antes en el descendiente que en el ancestro y el último ocurre si la tasa de crecimiento se incrementa, este proceso es denominado "aceleración" (McNamara, 2012).

En los últimos años ha habido un interés creciente por el estudio de patrones heterocrónicos en distintos grupos, especialmente en animales (Klingenberg, 1998; Smith, 2001; McNamara, 2012), existiendo incluso un gran número de trabajos que versan sobre heterocronía en dinosaurios (Jianu y Weishampel, 1999; Salgado, 1999, 2003; Guenther, 2009; McNamara y Long, 2012). Por ejemplo, como se mencionó en las primeras líneas de esta tesis, la familia Dicraeosauridae comprende formas de saurópodos de tamaño medio. La explicación que brindó Salgado (2003) a esta característica tan peculiar, es que "la reducción de tamaño", comparado con la mayoría de los saurópodos, pudo ser seleccionado positivamente debido a que el gasto energético que habría realizado un depredador no habría justificado el alimento obtenido, o que dichas dimensiones serían el resultado de algún proceso macroevolutivo. Quizás estos tamaños corporales sean consecuencia de la heterocronía, en el caso de la reducción de tamaño se habla de un proceso pedomórfico (Salgado, 1999, 2003). Lógicamente reconocer patrones macroevolutivos en formas completamente extintas no es una tarea sencilla, y más aún si se trata de reconocer los procesos que producen formas pedomórficas y peramórficas, ya que para ello deberíamos contar con series ontogenéticas relativamente completas y confiables, tanto de la forma ancestral, como del descendiente (McNamara y Long, 2012). Cabe destacar que la paleohistología es una herramienta que ha contribuido sustancialmente en este tipo de trabajos, ya que, gracias al estudio de la microestructura ósea, se pueden conocer las tasas y patrones de crecimiento de los taxones fósiles y de esta manera inferir procesos macroevolutivos (McNamara y Long, 2012).

Particularmente la familia Dicraeosauridae muestra una serie de caracteres craneanos y postcraneanos que podrían ser interpretados como resultado de evolución por heterocronía, algunos previamente reportados por Salgado (1999) y otros expuestos por

primera vez aquí. Los dicraeosáuridos habrían evolucionado por heterocronía disociada, ya que presentan caracteres pedomórficos y peramórficos, simultáneamente en los mismos especímenes.

Pedomorfosis en Dicraeosauridae

La presencia de una fosa parietal y postparietal en el techo del cráneo de individuos adultos registrada en *Bajadasaurus*, *Amargasaurus*, *Dicraeosaurus* y *Suuwassea* (Janensch, 1935; Harris, 2006a; MACN-N 15; MMCH-Pv-75) es un elemento que los diferencia de otros diplodocoideos (Tschopp et al., 2015). Dicho carácter, según Salgado, (1999) podría reflejar la retención de un estadio ontogenético juvenil presente en el techo del cráneo de muchos tetrápodos, quienes presentan un receso.

Diversos estudios efectuados en dinosaurios saurópodos juveniles, como *Diplodocus*, *Europasaurus* y *Camarasaurus*, indican que la neumaticidad aumenta paralelamente a la ontogenia de los organismos (Wedel et al., 2000; Wedel, 2003; 2005; Schwarz et al., 2007a y b; Wedel, 2007; 2009; Woodruff y Fowler, 2012; Carballido y Sander, 2013; Canudo et al., 2018). A pesar de ello, las formas adultas pertenecientes a la familia Dicraeosauridae presentan una neumaticidad reducida, cuando se las compara con diplodocoideos no-dicraeosáuridos en un estadio ontogenético equivalente (Wedel 2005; Schwartz y Fritsch 2006; Schwarz et al., 2007a; Wedel 2007; Wilson et al. 2011; Taylor y Wedel 2013; Ibiricu et al. 2017; Windholz et al., 2019). La afirmación expuesta anteriormente es sustentada por un amplio número de evidencias tomadas a partir de tomografías computadas (Ver capítulo VIII) y correlatos osteológicos externos, como vértebras cervicales con depresiones laterales simples (**Carácter 160** y **174** de la presente tesis) y vértebras dorsales con leves depresiones laterales (ausencia de pleurocelos) (**Carácter 233** de la presente tesis). En términos generales, la presencia de bajo grado de neumaticidad registrado en el esqueleto axial de los dicraeosáuridos, soportado por los caracteres anteriormente citados (**Carácter 160**, **174** y **233** de la presente tesis) pueden ser interpretados dentro de un contexto evolutivo amplio, siendo probablemente pedomórficos.

Peramorfosis en Dicraeosauridae

Durante la evolución, ciertas partes del cráneo y postcráneo de los dicraeosáuridos, parecen haber experimentado algún grado de crecimiento alométrico; en algunos casos afectando especialmente las formas más derivadas dentro de la familia. Estos cambios pudieron haber cumplido un roll importante en la evolución de ciertas estructuras, dando como resultado caracteres interpretados como peramórficos.

La presencia de frontales fusionados en los individuos adultos es un elemento ampliamente distribuido dentro de Dicraeosauridae (**Carácter 28** de la presente tesis). La única excepción es *Suuwassea emiliae,* cuyo ejemplar Holotipo presenta una sutura visible; aunque, estudios recientes indican que el citado individuo no habría alcanzado la madurez somática (Woodruff y Fowler, 2012; Hedrick et al., 2014). Además, *Bajadasaurus* comparte con *Amargasaurus, Dicraeosaurus, Lingwulong* y *Suuwassea,* la presencia de una prominente púa, dirigida ventralmente en el margen posteroventral del escamoso (**Carácter 60** de la presente tesis) y, la presencia de una distintiva cresta nucal de disposición sagital en el supraoccipital (**Carácter 76** de la presente tesis). Por otra parte, los dicraeosáuridos del cretácicos *Bajadasaurus*, *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus,* presentan procesos basipterigoideos muy desarrollados (**Carácter 96** de la presente tesis) y una fenestra supratemporal reducida (Janensch, 1935; MACN-N 15; MMCH-Pv-75), no así en las formas basales *Suuwassea* y *Lingwulong*, cuyas fenestras supratemporales son amplias como en los diplodócidos (**Carácter 73** de la presente tesis).

Respecto al postcráneo, según Woodruff y Fowler, (2012) la presencia de una espina neural simple ocurre en las etapas más juveniles de los dinosaurios saurópodos, tales como *Apatosaurus*, *Camarasaurus* y *Omeisaurus*. Estos autores sostienen que, durante la ontogenia, las espinas neurales de algunas vértebras presacras en ciertos taxones, pasan a ser levemente bífidas en individuos juveniles o subadultos; y, fuertemente bífidas en los individuos adultos. En la familia Dicraeosauridae la partición de la espina neural alcanza el máximo grado respecto a otros saurópodos (vértebras dorsales más posteriores), especialmente en las formas más derivadas de dicha familia; como *Amargasaurus* (MACN-N 15) cuya condición de espinas neurales bífidas alcanza la 21ª vértebra presacra; y, *Pilmatueia* donde alcanza al menos la 21ª vértebra presacra (**Carácter 255** de la presente

tesis). A su vez, las espinas neurales de las vértebras cervicales de las formas derivadas *Pilmatueia*, *Bajadasaurus* y *Amargasaurus*, son muy altas cuando se las compara con otros diplodocoideos (**Carácter 171** y **290** de la presente tesis). No obstante, un estudio llevado a cabo por Wedel y Taylor (2013) en saurópodos procedentes de la Formación Morrison, sostiene que no hay evidencia de que la bifurcación de las espinas neurales se incremente durante la ontogenia. Las interpretaciones de tipo heterocrónicas suelen ser especulativas, ya que están fuertemente limitadas a escasos materiales asignados a individuos juveniles y a la ausencia de series ontogenéticas completas.

Bibliografía

Canudo, J.I. Carballido, J.L. Garrido, A. y Salgado, L. 2018. A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian-Albian, Lower Creta ceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina. Acta Palaeontologica Polonica 63, 679-691.

Carballido, J.L. y Sander, P.M. 2013. 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, 335-387.

Coria, R.A. Windholz, G.J. Ortega, F. y Currie, P.J. 2019: A new dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Mulichinco Formation, Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina. Cretaceous Research 93, 33-48.

Dong, Z. Zhou, S. y Zhang, Y. 1983. Dinosaurs from the Jurassic of Sichuan. Palaeontologica Sinica 162, 1-51.

Gallina, P.A. 2016. Reappraisal of the eaely Cretaceous sauropod dinosaur *Amargatitanis macni* (Apesteguía, 2007), from northwestern Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 64, 79-87.

Gallina, P.A. Apesteguía, S. Canale, J.I. Haluza, A. 2019. A new long-spined dinosaur from Patagonia sheds light on sauropod defense system. Scientific Reports 9, 1-10.

Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*: with special reference to specimens in the Carnegie Museum. Memoirs of the Carnegie Museum 11, 175-300.

Goloboff, P.A. 1998. Principios básicos de cladística. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.

Goloboff, P.A. Farris, J. y Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics 24, 774-786.

Guenther, M.F. 2009. Influence of sequence heterochrony on hadrosaurid dinosaur postcranial development. The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology 292, 1427-1441.

Harris, J. 2006a. Cranial osteology of *Suwassea emilieae* (Sauropoda: Diplodocoidea: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. Journal of Vertebrate Paleontology 26, 88-102.

Harris, J.D. 2006b. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the upper Jurassic Morrison formation of Montana, USA. Palaeontology 49, 1091-1121.

Harris, J. 2006c. The significance of *Suuwassea emilieae* (Dinosauria: Sauropoda) for flagellicaudatan intrarelationships and evolution. Journal of Systematic Palaeontology 4, 185-198.

Harris, J.D. 2007. The appendicular skeleton of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana (USA). Geobios 40, 501-522.

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

Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. Memoirs of the Carnegie Museum 1, 1-63.

Hedrick, B.P. Tumarkin-Deratzian, A.R. y Dodson, P. 2014. Bone microstructure and relative age of the holotype specimen of the diplodocoid sauropod dinosaur *Suuwassea emilieae*. Acta Palaeontologica Polonica 59, 295-304.

Ibiricu, L.M., Lamanna, M.C., Martínez, R.D.F., Casal, G.A., Cerda, I.A., Martínez, G. y Salgado, L. 2017. A novel form of postcranial skeletal pneumaticity in a sauropod

dinosaur: Implications for the paleobiology of Rebbachisauridae. Acta Palaeontologica Polonica 62, 221-236.

Janensch, W. 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. Archiv für Biontologie 3, 81-110.

Janensch, W. 1929. Die Wirbelsaule Der Gattung *Dicraeosaurus*. Palaeontographica Supplement 7, 39-133.

Janensch, W. 1935. Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. Palaeontographica, Supplement 7, 147-298.

Janensch, W. 1961. Die gliedmaszen und gliedmaszengurtel der sauropoden der Tendaguru-Schichten. Palaeontographica Supplement 7, 117-235.

Jianu, C.M. y Weishampel, D.B. 1999. The smallest of the largest: a new look at possible dwarfing in sauropod dinosaurs. Geologie en Mijnbouw 78, 335-343.

Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. Biological Reviews 73, 79-123.

Lipscomb, D. 1998. Basics of cladistic analysis. *George Washington University*.

Madison, W.P. y Madison, D. R. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75.

Marsh, O.C. 1877. Notice of New Dinosaurian Reptiles from the Jurassic formation. American Journal of Science 14, 514-516.

McNamara, K.J. 2012. Heterochrony: the evolution of development. Evolution: Education and Outreach 5, 203-218.

McNamara, K.J. y Long, J.A. 2012. The role of heterochrony in dinosaur evolution. The complete dinosaur. Life of the Past. *Indiana University press* 761-784.

McKinney, M.L. y McNamara, K.J. 1991. Heterochrony. The Evolution of Ontogeny. Springer Science 1-452.

Morrone, J.J. 2000. El lenguaje de la cladística. UNAM, Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial.

Rauhut, O.W.M. Remes, K. Fechner, R. Cladera, G. y Puerta, P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. Nature 435, 670-672.

Riggs, E.S. 1903. Structure and relationships of opisthocoelian dinosaurs: *Apatosaurus* Marsh. Field Columbian Museum, Geological Series 2, 165-196.

Salgado, L. 1999. The macroevolution of the Diplodocimorpha (Dinosauria; Sauropoda): a developmental model. Ameghiniana 36, 203-216.

Salgado, L. 2003. Los saurópodos de Patagonia: sistemática, evolución y paleobiología. In Actas de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno: Salas de los Infantes (Burgos, España), septiembre de 2001. 139-168.

Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae *Amargasaurus cazaui* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. Ameghiniana 28, 333-346.

Salgado, L. Coria R.A. y Calvo J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. Ameghiniana 34, 3-32.

Salgado, L. de Souza Carvalho, I. y Garrido, A.C. 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.

Schwarz, D. y Fritsch, G. 2006. Pneumatic structures in the cervical vertebrae of the Late Jurassic Tendaguru sauropods *Brachiosaurus brancai* and *Dicraeosaurus*. Eclogae Geologicae Helvetiae 99, 65-78.

Schwarz, D. Frey, E. y Meyer, C.A. 2007a. Pneumaticity and soft−tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. Acta Palaeontologica Polonica 52, 167-188.

Schwarz, D. Ikejiri, T. Breithaupt, B.H. Sander, P.M. y Klein, N. 2007b. A nearly complete skeleton of an early juvenile diplodocid (Dinosauria: Sauropoda) from the Lower Morrison Formation (Late Jurassic) of north central Wyoming and its implications for early ontogeny and pneumaticity in sauropods. Historical Biology 19, 225-253.

Sereno, P.C. Beck, A.L. Dutheil, D.B. Larsson, H.C. Lyon, G.H. Moussa, B. y Wilson, J.A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. Science 286, 1342-1347.

Smith, K.K. 2001. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. Biological Journal of the Linnean Society 73, 169-186.

Taylor, M.P. 2009. A re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). Journal of vertebrate Paleontology 29, 787-806.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2013. The skull and neck of a new flagellicaudatan sauropod from the Morrison Formation and its implication for the evolution and ontogeny of diplodocid dinosaurs. Journal of Systematic Palaeontology 11, 853-888.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2017. Osteology of *Galeamopus pabsti* sp. nov. (Sauropoda: Diplodocidae), with implications for neurocentral closure timing, and the cervico-dorsal transition in diplodocids. PeerJ 5, e3179.

Tschopp, E. Mateus, O. y Benson, R.B.J. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). PeerJ 1-298.

Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. Zoological Journal of the Linnean Society 124, 43-103.

Upchurch, P. Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: Weishampel, D.B. Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.) The Dinosauria (segunda edición), University of California Press 259-322.

Wedel, M.J. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 23, 344-357.

Wedel, M.J. 2005. Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. En: Wilson, J.A. y Curry-Rogers, K. (eds) The Sauropods: Evolution and Paleobiology, University of California Press, Berkeley 201-228.

Wedel, M.J. 2007. What pneumaticity tells us about 'prosauropods' and vice versa. Special Papers in Palaeontology 77, 207- 222.

Wedel, M.J. 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology 311, 611-628.

Wedel, M.J., y Taylor, M.P. 2013. Neural spine bifurcation in sauropod dinosaurs of the Morrison Formation: ontogenetic and phylogenetic implications. PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology, 1-10.

Wedel, M.J. Cifelli, R.I. y Sanders, R.K. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur Sauroposeidon. Acta Paleontologica Polonica 45, 343-388.

Whitlock, J.A. 2011. A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). Zoological Journal of the Linnean Society 161, 872-915.

Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: and cladistic analysis. The Linnean Society of London, Zoological Journal of the Linnean Society 136, 217-276.

Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 5, 1-68.

Wilson, J.A. D'Emic, M.D. Ikejiri, T. Moacdieh, E.M. y Whitlock, J.A. 2011. A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. PLoS ONE 6, e17114.

Windholz, G.J. Baiano, M.A. Bellardini, F. y Garrido, A. 2021. New Dicraeosauridae (Sauropoda, Diplodocoidea) remains from the La Amarga Formation (Barremian–Aptian, Lower Cretaceous), Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 117, 1-6.

Windholz, G.J. Coria, R.A. y Zurriaguz, V.L. 2019. Vertebral pneumatic structures in the Early Cretaceous sauropod dinosaur *Pilmatueia faundezi* from northwestern Patagonia, Argentina. Lethaia 1-13.

Woodruff, D.C. y Fowler, D.W. 2012. Ontogenetic influence on neural spine bifurcation in Diplodocoidea (Dinosauria: Sauropoda): a critical phylogenetic character. Journal of Morphology 273, 754-764.

Xing, L. Miyashita, T. Zhang, J. Li, D. Ye, Y. Sekiya, T. Wang, F. y Currie, P.J. 2015. A new sauropod dinosaur from the Late Jurassic of China and the diversity, distribution, and relationships of mamenchisaurids. Journal of Vertebrate Paleontology 35, e889701.

Xu, X. Upchurch, P. Mannion, P.D. Barrett, P.M. Regalado-Fernandez, O.R. Mo, J. y Liu, H. 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. Nature communications 9, 2700.

Young, Z.J. 1954. On a new sauropod from Yiping, Szechuan, China. Scientia sinica 3, 491-504.

CAPÍTULO VIII: ESTRUCTURAS NEUMÁTICAS EN EL ESQUELETO AXIAL DE LOS DICRAEOSAURIDAE

Introducción

Hasta el momento existen escasos trabajos que versan sobre la neumaticidad del esqueleto de los dicraeosáuridos (Janensch, 1947; Schwarz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007; Windholz et al., 2019). El pionero fue Janensch (1929, 1947), aunque sus trabajos se limitaron a estudios realizados sobre huesos que presentan fracturas naturales, debido a la carencia de métodos sofisticados en ese momento. Recientemente se examinaron dos vértebras cervicales aisladas y fragmentarias, mediante CTscan (tomografía computada) donde fue posible identificar un patrón de neumatización procamerada (elementos vertebrales sin cámaras internas) en vértebras cervicales medias referidas a *Dicraeosaurus* sp. (Schwartz y Fritsch, 2006). Esas observaciones llevaron a la afirmación de que la neumaticidad del esqueleto axial en los dicraeosáuridos se redujo, en comparación con otros miembros de Diplodocoidea como *Diplodocus*, *Apatosaurus* y *Katepensaurus* (Wedel, 2005; Schwartz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007; Wedel, 2007; Wilson et al., 2011; Taylor y Wedel 2013; Ibiricu et al., 2017).

En el presente capítulo se brindan descripciones de la neumaticidad interna y sus correlatos osteológicos externos, efectuadas en base a observaciones directas en los materiales y tomografías computadas. Los huesos estudiados pertenecen al ejemplar Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005) y especímenes referidos a dicho taxón (MLL-Pv-002; MLL-Pv-004; MLL-Pv-016). Además, se brindan descripciones basadas en el ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Todos los materiales estudiados presentan un excelente estado de preservación e integridad y brindan información relevante sobre la delicada arquitectura laminar de los arcos neurales y cuerpos vertebrales, así como su interior. Además, se realizó un análisis cuantitativo, calculando la Proporción relativa del Espacio Aéreo (ASP) interno en vértebras cervicales de los dicraeosáuridos mencionados anteriormente. Los resultados obtenidos fueron comparados con los de otros saurópodos diplodocoideos.

Materiales y métodos

Los materiales analizados en la presente tesis de doctorado incluyen el espécimen Holotipo de *Pilmatueia faundezi* (Coria et al., 2019), consistiendo en una vértebra dorsal posterior (MLL-Pv-005) y especímenes referidos a este taxón: MLL-Pv-004 (una vértebra cervical media), MLL-Pv-002 (una vértebra cervical posterior), MLL-Pv-016 (una vértebra caudal media). Las tomografías computadas fueron tomadas utilizando un tomógrafo CT Prospped SX fast (General Electric), localizado en el "Sanatorio Plaza Huincul", de dicha localidad, Provincia del Neuquén, Argentina. En el caso de la vértebra cervical media (MLL-Pv-004), se obtuvieron 25 imágenes, siguiendo planos transversales con secciones de 3mm y espacios de 6mm. En la vértebra cervical posterior (MLL-Pv-002) se obtuvieron 39 secciones, siguiendo el plano frontal, con cortes de 5mm y espacios de 5mm. La vértebra dorsal posterior (MLL-Pv-005) fue escaneada, obteniendo 53 planos frontales, con secciones de 10mm, con intervalos de 10mm. Por último, debido al pequeño tamaño de la vértebra caudal MLL-Pv-016, las tomografías fueron tomadas en dos planos. Por un lado, siguiendo el plano frontal, resultando en 41 secciones de 3mm cada 6mm, y por otro, siguiendo un plano sagital, con un total de 33 imágenes de 5mm cada 5mm. Por otra parte, se tomografiaron dos vértebras cervicales del ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Particularmente, la quinta vertebra presacra (cervical media) y la décima vértebra presacra (cervical posterior). Las adquisiciones fueron tomadas en un equipo TOSHIBA AQUILION ONE (320 pistas), localizado en el Hospital Italiano, de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Ambos elementos presacros (vértebra cervical 5 y 10) se seccionaron con un espesor de corte de 0,5 mm, en intervalos de 0,25. La vértebra cervical media se secciono 2341 veces, mientras que la vértebra cervical posterior 3721 veces.

Las descripciones y comparaciones efectuadas aquí, siguen la nomenclatura de láminas y fosas vertebrales de saurópodos propuesta por Wilson (1999, 2012; Wilson et al., 2011). Además, se sigue el esquema de estructuras neumáticas propuesto por Wedel et al. (2000, 2003). La estimación del grado de neumaticidad fue basada en la proporción del espacio aéreo interno relativo (ASP). El concepto de ASP fue introducido por Wedel (2005), quien lo definió como la proporción del espacio aéreo interno de un hueso. Dicho análisis se efectuó en una vértebra cervical posterior, referida a *P. faundezi* (MLL-Pv-002)

(Windholz et al., 2019); y en dos vértebras cervicales (una vértebra cervical media y una vértebra cervical posterior) del ejemplar Holotipo de *A. cazaui* (MACN-N 15). La estimación ASP se realizó a través de la edición de las imágenes obtenidas a partir del CTscan, utilizando el software Adobe Illustrator CS5, y marcando el hueso en blanco y los espacios de aire en negro. Posteriormente, se utilizó el software ImageJ (Rasband, 2003) para cuantificar la proporción del área total ocupada por espacios neumáticos.

Descripción de las estructuras neumáticas en *Pilmatueia*

Vértebra cervical media

Las superficies laterales del cuerpo vertebral de MLL-Pv-004 tienen una amplia y profunda fosa de contorno elíptico (Fig. 8.1A,B), cuyo interior es rugoso, como en las vértebras cervicales medias de otros dicraeosáuridos, tales como *Lingwulong*, *Dicraeosaurus* y *Amargasaurus* (Janensch, 1929; Schwarz y Fritsch, 2006; Xu et al., 2018; MACN-N 15). Por el contrario, el dicraeosáurido basal *Suuwassea*, el espécimen Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv 49 y la mayoría de los otros diplodocoideos, presentan un par de fosas laterales, separadas por un tabique óseo medio (Hatcher 1901; Gilmore 1936; Calvo y Salgado 1995; Haluza et al., 2012) (Fig. 8.1C,D). El interior de la fosa lateral en MLL-Pv-004 presenta un par de fosas ovales conspicuas, a modo de forámenes, como en las vértebras cervicales de otros diplodocoideos, tales como *Apatosaurus*, *Diplodocus* (Wedel 2003, 2005) y Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv 49 (Fig 8.1B,D). La más larga está localizada en la parte dorsal de la fosa y mide 4 cm, mientras que la más pequeña se ubica en la región media del mismo y mide 3 cm. Las tomografías computadas muestran que el cóndilo anterior del cuerpo vertebral en MLL-Pv-004 es aneumático (Fig. 8.2), a diferencia de las vértebras cervicales de la mayoría de los diplodocoideos no-dicraeosáuridos como *Apatosaurus* y *Cathartesaura* (Wedel et al., 2000; Wedel, 2003; MPCA-232). Las fosas laterales son separadas una de la otra por un delgado tabique óseo y alcanzan su máxima profundidad en la región media del elemento vertebral (Fig. 8.2B 2,3). El canal neural es amplio, ocupa aproximadamente el 30% del ancho total de la vértebra en sección, a lo largo de toda su longitud. El mismo, no presenta forámenes internamente, al igual que las vértebras cervicales medias de *Dicraeosaurus* sp. (Schwarz y Fritsch, 2006).

El arco neural en MLL-Pv-004 presenta amplias láminas centrodiapofisiales anteriores, centrodiapofisiales posteriores, postzigodiapofisiales y prezigodiapofisiales. Estas láminas delimitan amplias y profundas fosas centrodiapofisiales, prezigapofisial centrodiapofisiales, postzigapofisial centrodiapofisiales y espinodiapofisiales. Además, el espécimen tiene un par de fosas centroprezigapofisiales y centropostzigapofisiales, ubicadas dorsolateralmente al canal neural (Fig. 8.1A). Las citadas fosas carecen de forámenes internos y ocupan al menos un tercio de la longitud total del elemento vertebral anteroposteriormente (Fig. 8.2).

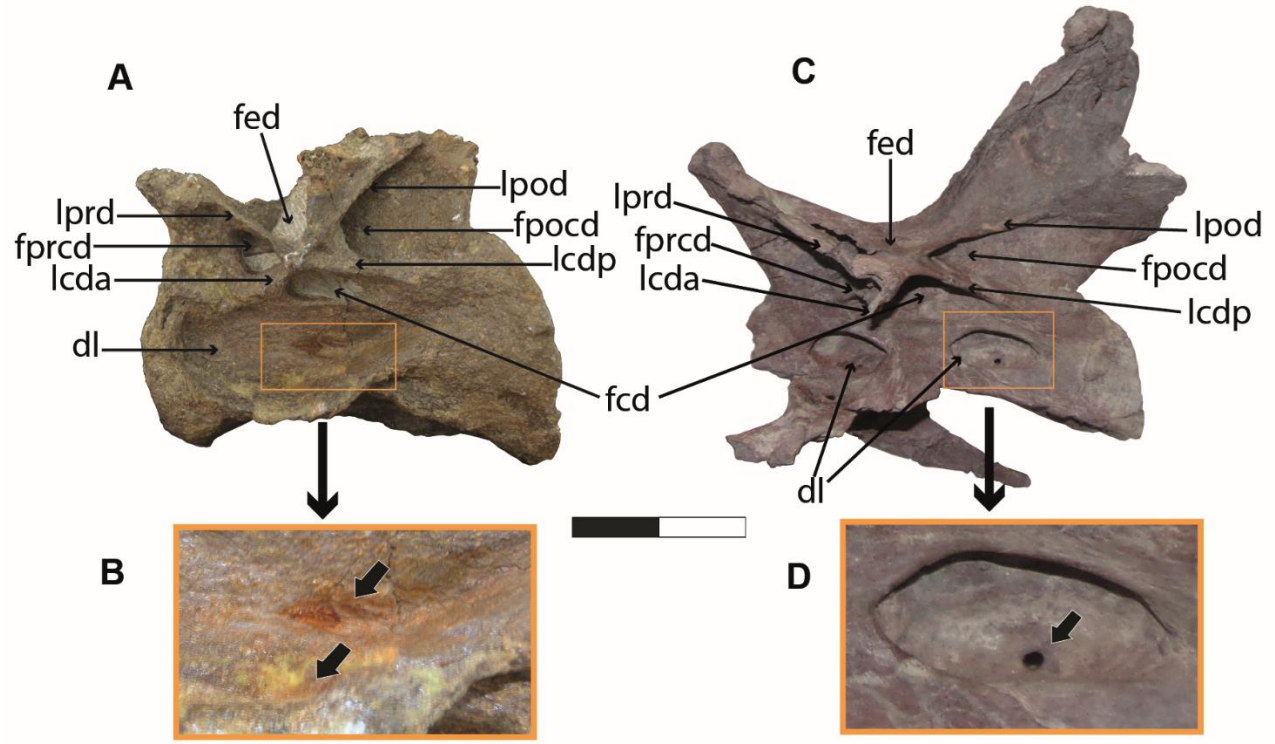


Figura 8.1. Comparación entre *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-004) y un saurópodo rebbachisáurido (tomado de Windholz et al., 2019). A, vértebra cervical media de *P. faundezi* (MLL-Pv-004) en vista lateral izquierda; B, detalle de forámenes en MLL-Pv-004; C, vértebra cervical media del espécimen Rebbachisauridae indet MMCH-pv 49, en vista lateral izquierda. D, detalle de forámenes en el espécimen MMCH-pv 49. Abreviaturas: dl, depresión lateral; fcd, fosa centrodiapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina

centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial. Escala: 10 cm.

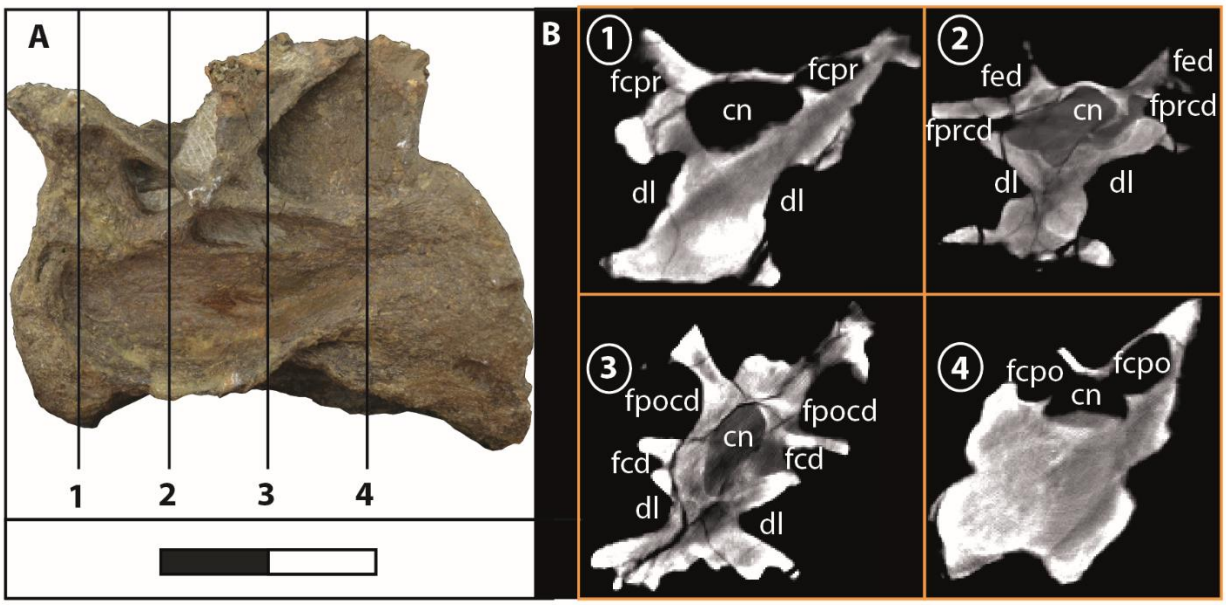


Figura 8.2. Vértebra cervical media de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-004) (tomado de Windholz et al., 2019). A, fotografía en vista lateral izquierda; B, tomográmas siguiendo planos transversales. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; fcd, fosa centrodiapofisial; fcpo, fosa centropostzigapofisial; fcpr, fosa centroprezigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial. Escala: 10 cm.

Vértebra cervical posterior

El cuerpo vertebral de MLL-Pv-002 presenta una profunda y amplia depresión que ocupa la mayor parte de su superficie lateral (Fig. 8.3A,B). Fosas laterales con características muy similares están presentes en las vértebras cervicales posteriores de otros flagellicaudados, tales como *Suuwassea*, *Diplodocus*, *Apatosaurus* y *Katepensaurus* (Britt, 1993; Wedel et al., 2000; Wedel 2003, 2005, 2009; O'Connor, 2004; Harris, 2006; Sereno et al., 2007; Ibiricu et al., 2017). Las tomografías computadas muestran que las fosas

laterales, en MLL-Pv-002, están separadas medialmente por un septo óseo extremadamente esbelto, como en el espécimen Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49 (Figs. 8.3 y 8.4B 1-3). Estas fosas laterales, comunican con sucesivas generaciones de pequeñas cámaras internas, localizadas en la base y parte superior del respectivo cuerpo vertebral, constituyendo una estructura de tipo camerada (Fig. 8.4). Por el contrario, las tomografías efectuadas en vértebras cervicales medias de *Dicraeosaurus* sp. muestran un patrón interno de tipo procamerado (Schwarz y Fritsch, 2006). Los valores de ASP (proporción de espacios aéreos) fueron obtenidos a través de planos frontales. El promedio de 3 secciones (una en la parte inferior del cuerpo vertebral, uno a la altura media y uno en su parte superior), dio como resultado un ASP de 0,26.

El arco neural de MLL-Pv-002, presenta la típica configuración de láminas y fosas previamente descripta en vértebras cervicales de otros dinosaurios saurópodos. Con profundas fosas centrodiapofisiales, prezigodiapofisiales, postzigodiapofisiales, espinodiapofisiales y centropostzigapofisiales (Fig. 8.3A). Todas las fosas presentan un contorno triangular y carecen de forámenes en sus superficies internas. MLL-Pv-002 presenta la espina neural bífida muy alta, típica de los dicraeosáuridos (Janensch, 1929; Salgado y Bonaparte, 1991; Rauhut et al., 2005; MACN-N 15; MPEF-PV 1716). Las tomografías computadas muestran que la región interna de la espina neural, tiene una leve variación en la densidad ósea, aunque no se identifican estructuras neumáticas, tales como cavidades o cámaras (Fig. 8.4B 4-6). Una condición similar ha sido identificada en las espinas neurales de las vértebras cervicales de otros dicraeosáuridos, tales como *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Schwarz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007; MACN-N 15; MPEF-PV 1716).

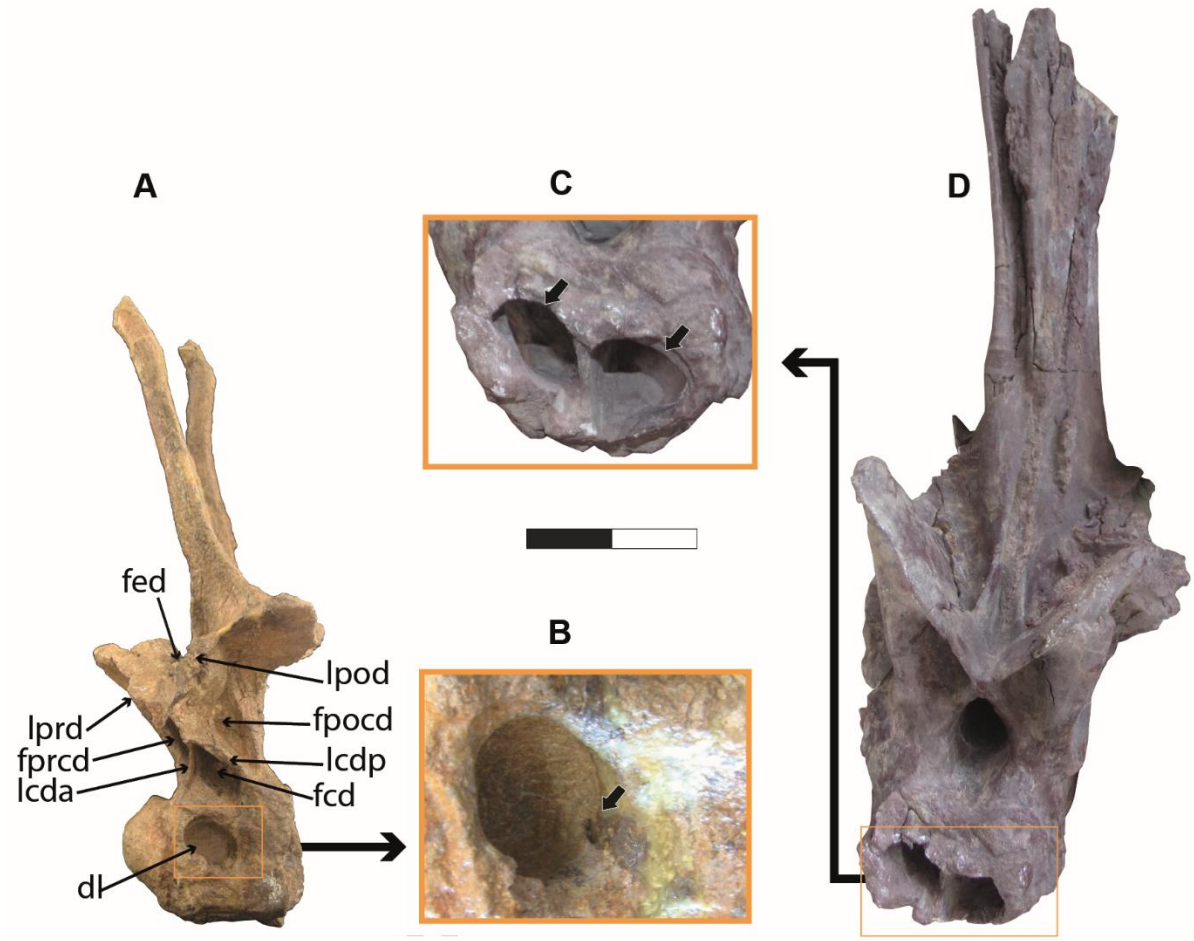


Figura 8.3. Comparación entre *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-002) y un saurópodo rebbachisáurido (tomado de Windholz et al., 2019). A, vértebra cervical posterior de *P. faundezi* (MLL-Pv-002) en vista lateral izquierda; B, detalle de forámenes en MLL-Pv-002; C, vértebra cervical posterior del espécimen Rebbachisauridae indet MMCH-pv 49, en vista anterior. D, detalle de forámenes en el espécimen MMCH-pv 49. Abreviaturas: dl, depresión lateral; fcd, fosa centrodiapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial; lcda, lámina centrodiapofisial anterior; lcdp, lámina centrodiapofisial posterior; lpod, lámina postzigodiapofisial; lprd, lámina prezigodiapofisial. Escala: 10 cm.

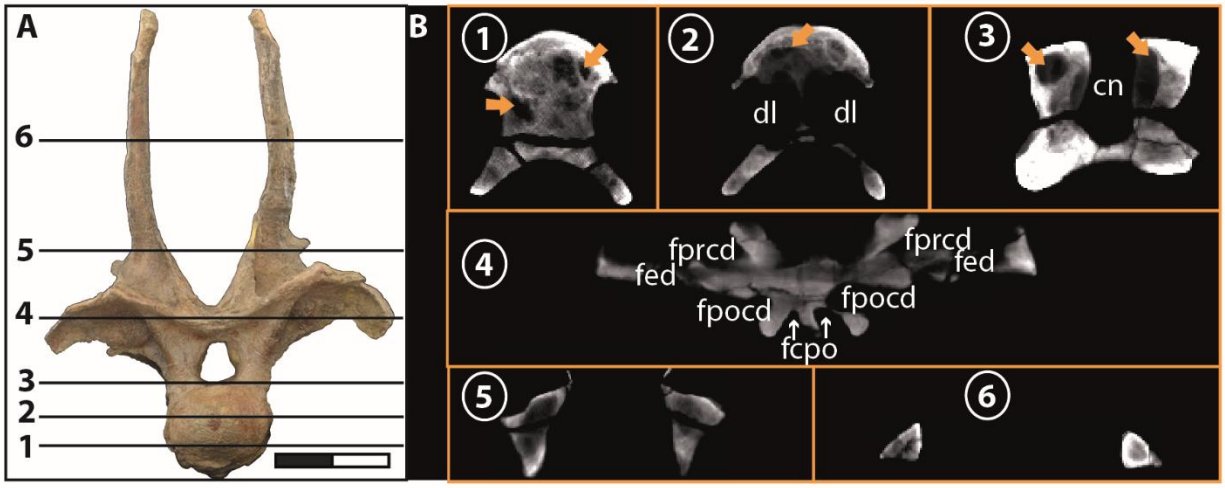


Figura 8.4. Vértebra cervical posterior de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-002) (tomado de Windholz et al., 2019). A, fotografía en vista anterior; B, tomográmas siguiendo planos frontales, las flechas naranjas indican cámaras internas. Abreviaturas: cn, canal neural; dl, depresión lateral; fcpo, fosa centropostzigapofisial; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial. Escala: 10 cm.

Vértebra dorsal posterior

El cuerpo vertebral de MLL-Pv-005, presenta una depresión lateral somera y amplia, carente de forámenes, como ocurre en las vértebras dorsales posteriores de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Lingwulong* (Janensch, 1929; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MPEF-PV 1716) (Fig. 8.5A). En contraste, las superficies laterales de los cuerpos vertebrales de las vértebras dorsales de los diplodocoideos no-dicraeosáuridos, tales como Diplodocidae indet. MPEF-Pv-1324 y Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49, presentan forámenes que comunican con el interior de los cuerpos vertebrales (Fig. 8.5B,C). Las tomografías computadas de MLL-Pv-005 muestran que el interior del cuerpo vertebral es completamente sólido, sin cámaras neumáticas (Fig. 8.6B1,2).

El arco neural tiene una fosa parapofisial centrodiapofisial amplia y profunda, una fosa parapofisial centroprezigapofisial pequeña y somera, una fosa postzigapofisial

espinodiapofisial y una fosa prezigapofisial espinodiapofisial profunda. Esta última, excava el tercio proximal de la superficie lateral de la espina neural bífida (Fig. 8.5A). Las tomografías computadas tomadas en la base del arco neural, revelan cámaras neumáticas, y muestran reducciones de densidad interna, que podrían representar el desarrollo de algunas áreas neumáticas que suben a la espina neural (Fig. 8.6B 3-6). No obstante, el hecho de que espinas neurales solidas han sido observadas en especímenes rotos de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Pilmatueia*, podría indicar que las áreas neumáticas, si las hubiera, se desarrollarían solo en las bases de las espinas neurales bífidas (Janensch, 1947; Schwarz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007; MACN-N 15; MLL-Pv-005).

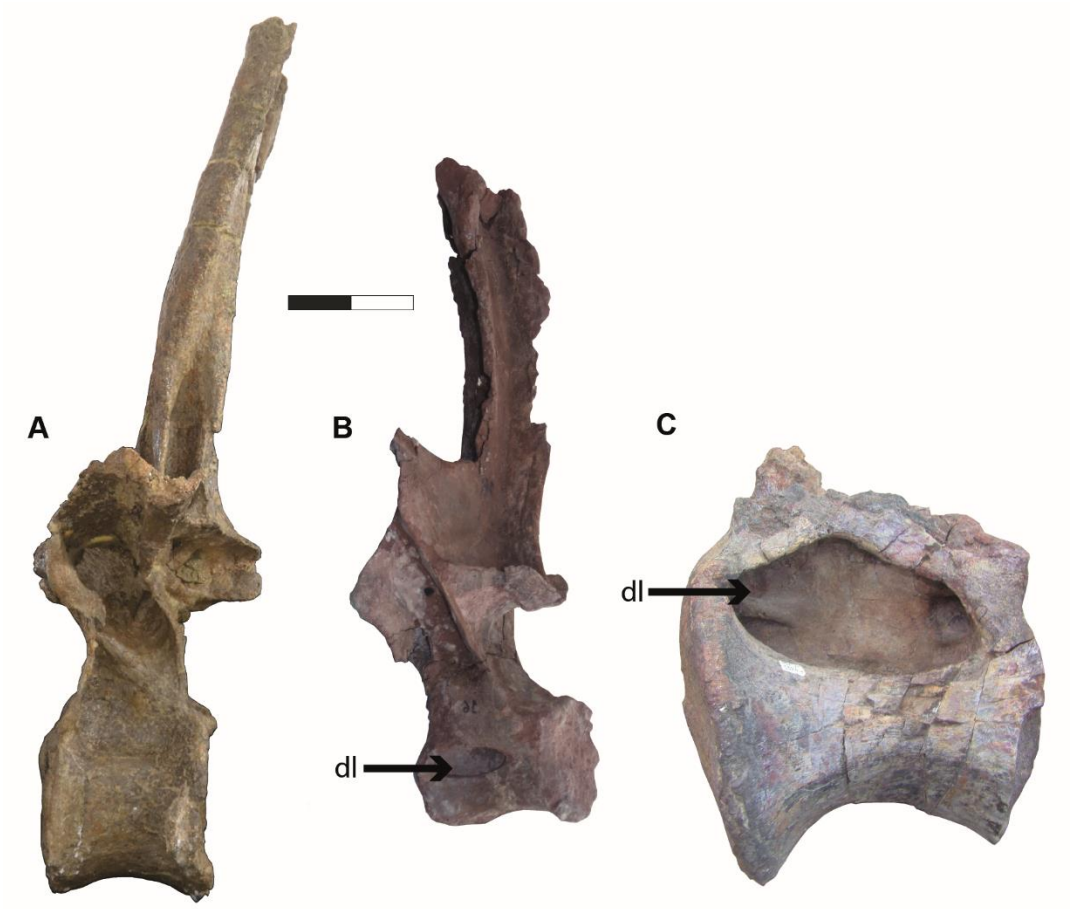


Figura 8.5. Comparación de vértebras dorsales de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005) con un saurópodo rebbachisáurido y un diplodócido, en vista lateral izquierda (tomado de Windholz et al., 2019). A, vértebra dorsal posterior de *P. faundezi* (MLL-Pv-005); B, vértebra dorsal posterior de Rebbachisauridae indet MMCH-pv 49, C, vértebra dorsal

posterior de Diplodocidae indet. MPEF-PV 1324. Abreviaturas: dl, depresión lateral. Escala: 10 cm.

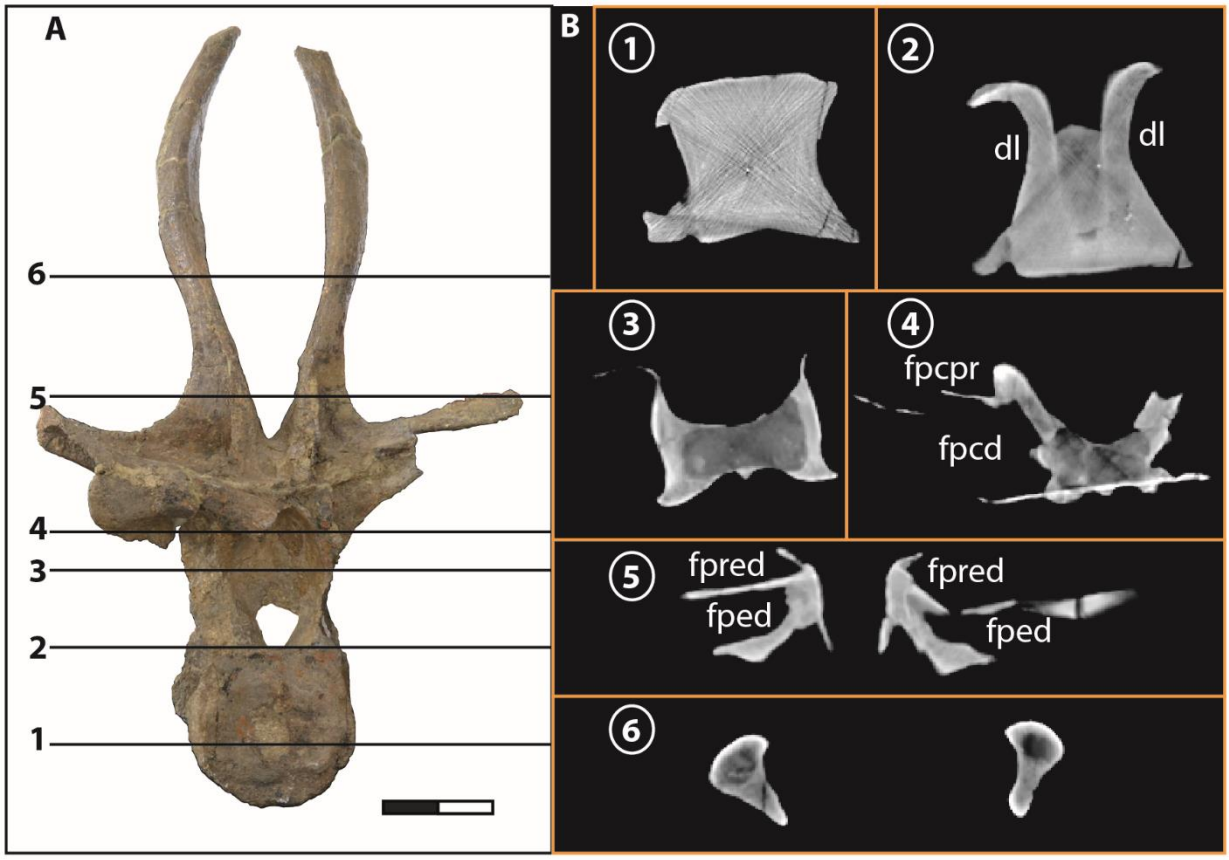


Figura 8.6. Vértebra cervical posterior de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005) (tomado de Windholz et al., 2019). A, fotografía en vista anterior; B, tomográmas siguiendo planos frontales. Abreviaturas: dl, depresión lateral; fpcd, fosa parapofisial centrodiapofisial; fpcpr, fosa parapofisial centroprezigapofisial; fped, fosa postzigapofisial espinodiapofisial; fpred, fosa prezigapofisial espinodiapofisial. Escala: 10 cm.

Vértebra caudal media

El cuerpo vertebral y arco neural de MLL-Pv-016 son virtualmente masivos y aneumáticos, careciendo de cámaras y forámenes (Figs. 8.7A,B y 8.8). Esta condición también está presente en las vértebras caudales medias de otros dicraeosáuridos, tales como

Suuwassea, *Lingwulong*, *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Amargatitanis* (Janensch, 1929; Harris, 2006; Xu et al., 2018; MACN-N 15; MACN PV N53). En contraste, en algunos diplodocoideos, como *Diplodocus*, *Barosaurus*, *Leinkupal*, *Tataouinea* y el espécimen Diplodocidae indet. MLL-Pv-013, hay una extensiva neumatización en los elementos caudales (Osborn, 1899; Hatcher, 1901; Lull, 1919; McIntosh, 2005; Fanti et al., 2013; Mannion y Barrett, 2013; Fanti et al., 2015; MMCH -Pv 63) (Fig 8.7C,D).

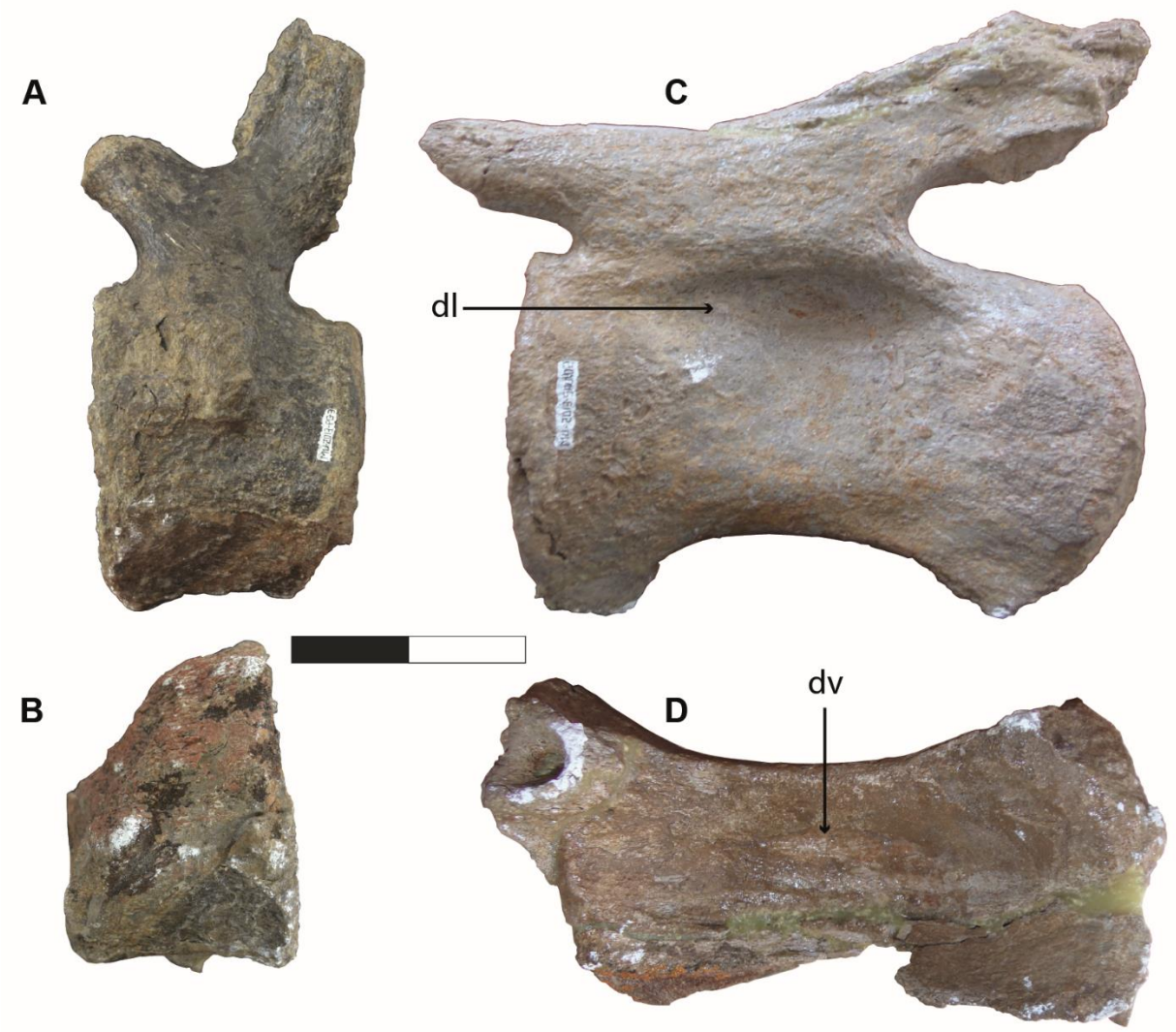


Figura 8.7. Comparación entre una vértebra caudal media de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-016) y un diplodócido (tomado de Windholz et al., 2019). A, vértebra de *P. faundezi* (MLL-Pv-0016) en vista lateral izquierda; B, MLL-Pv-0016 en vista ventral; C, vértebra de

Diplodocidae indet MLL-Pv-013 en vista lateral izquierda, D, MLL-Pv-013 en vista ventral. Abreviaturas: dl, depresión lateral; dv, depresión ventral. Escala: 10 cm.

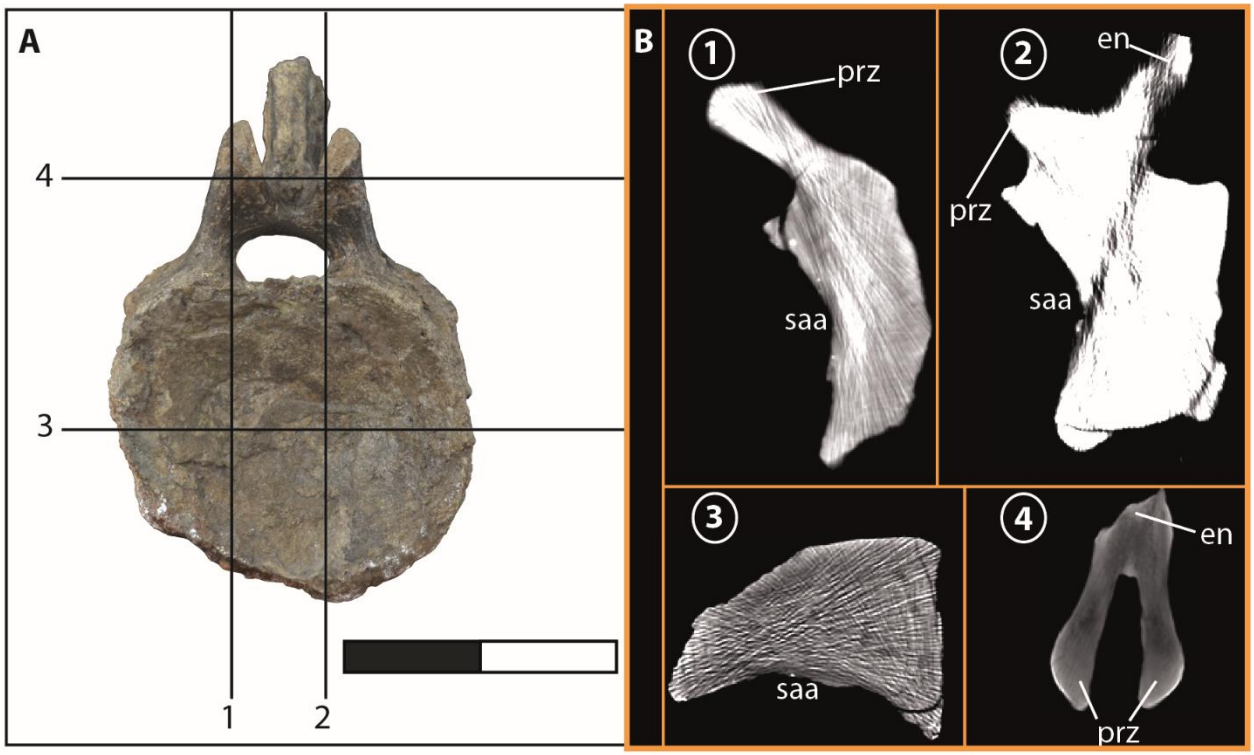


Figura 8.8. Vértebra caudal media de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-002) (tomado de Windholz et al., 2019). A, fotografía en vista anterior; B, tomográmas siguiendo planos parasagitales y frontales. Abreviaturas: prz, prezigapófisis; en, espina neural; saa, superficie articular anterior. Escala: 10 cm.

Descripción de las estructuras neumáticas en *Amargasaurus*

Vértebra cervical media

Las superficies laterales de los cuerpos vertebrales de las vértebras cervicales medias de *Amargasaurus*, tienen una amplia y profunda fosa de contorno elíptico, cuyo interior presenta una textura rugosa (Fig. 8.9A). La región anterior de dicha depresión lateral, presenta un profundo pleurocelo, de contorno elíptico, como en las vértebras cervicales medias de otros dicraeosáuridos, tales como *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia*

(Janensch, 1929; MLL-Pv-004). Las tomografías computadas de la vértebra presacra número 5 de MACN-N 15, muestran que el cóndilo anterior del cuerpo vertebral es aneumático, a diferencia de las vértebras cervicales de la mayoría de los diplodocoideos no-dicraeosáuridos como *Apatosaurus* y *Cathartesaura* (Wedel et al., 2000; Wedel, 2003; MPCA-232). No obstante, el interior del cuerpo vertebral está invadido por numerosas cámaras neumáticas de tamaños grandes, recordando el patrón descripto como "camerado" por Wedel (2005). El canal neural no presenta forámenes internamente, al igual que las vértebras cervicales medias de *Dicraeosaurus* sp. y *Pilmatueia* (Schwarz y Fritsch, 2006; MLL-Pv-004) (Fig. 8.9B). En este caso, los valores de ASP fueron obtenidos a través de planos frontales y transversales. El promedio de 3 secciones, tanto en los planos frontales como en los planos transversales, dio como resultado un ASP de 0,20.

El arco neural de las vértebras cervicales medias de *Amargasaurus*, presentan láminas centrodiapofisiales anteriores, centrodiapofisiales posteriores, postzigodiapofisiales y prezigodiapofisiales bien desarrolladas. Estas láminas delimitan amplias y profundas fosas centrodiapofisiales, prezigapofisial centrodiapofisiales, postzigapofisial centrodiapofisiales y espinodiapofisiales de contorno triangular. Además, tienen fosas centroprezigapofisiales reducidas, cuando se las compara con *Pilmatueia* (MLL-Pv-004) (Fig. 8.9A). Las tomografías computadas muestran que en la vértebra presacra número 5 de MACN-N 15, estas fosas carecen de forámenes internos y ocupan menos de un cuarto de la longitud total del elemento vertebral anteroposteriormente. La base del arco neural presenta una amplia fosa, mientras que la espina neural bífida es completamente aneumática, como en las vértebras cervicales de *Dicraeosaurus* y *Pilmatueia* (Janensch, 1947; Schwarz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007; MLL-Pv-002) (Fig. 8.9B).

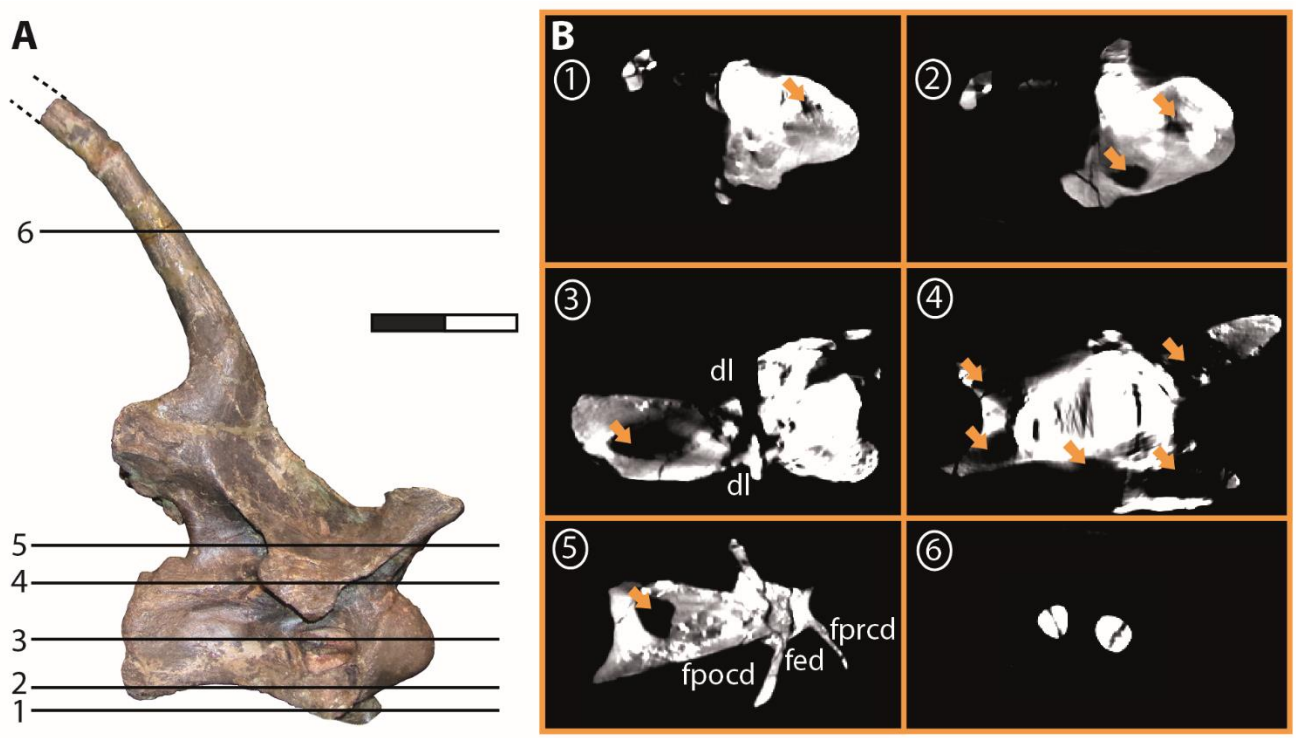


Figura 8.9. Vértebra presacra número 5 (vértebra cervical media) de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, fotografía en vista lateral derecha; B, tomográmas siguiendo planos frontales, las flechas naranjas indican cámaras internas. Abreviaturas: dl, depresión lateral; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial. Escala: 10 cm.

Vértebra cervical posterior

Los cuerpos vertebrales de las vértebras cervicales posteriores de *Amargasaurus*, presentan amplias y profundas depresiones, que ocupan la mayor parte de sus superficies laterales. Dichas depresiones laterales, presentan un profundo pleurocelo en su región anterior (Fig. 8.10A). Las tomografías computadas muestran que la vértebra presacra número 10 de *Amargasaurus* presenta amplias cámaras internas, constituyendo una estructura de tipo camerada (Fig. 8.10B). No obstante, la densidad de espacio aéreo interno es menor en comparación con la vértebra cervical posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-002), cuyo centro vertebral presenta un alto índice de cámaras internas. En este caso, los valores

de ASP fueron obtenidos siguiendo planos frontales y transversales. El promedio de 3 secciones en los dos casos, dio como resultado un ASP de 0,22.

El arco neural de las vértebras cervicales posteriores de *Amargasaurus*, presenta la típica configuración de láminas y fosas previamente descripta en vértebras cervicales de otros dinosaurios saurópodos. Con profundas fosas centrodiapofisiales, prezigodiapofisiales, postzigodiapofisiales y espinodiapofisiales (Fig. 8.10A). Las tomografías computadas de la vértebra presacra número 10, muestran que dichas fosas carecen de forámenes en sus superficies internas. Las mismas revelan una amplia fosa de contorno elíptico, situada en la base de la hemiespina derecha (Fig. 8.10B). La región interna de la espina neural bífida, carece de cavidades o cámaras, como en las espinas neurales de las vértebras cervicales posteriores de *Dicraeosaurus*, *Brachytrachelopan* y *Pilmatueia* (Schwarz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007; MLL-Pv-002; MPEF-PV 1716).

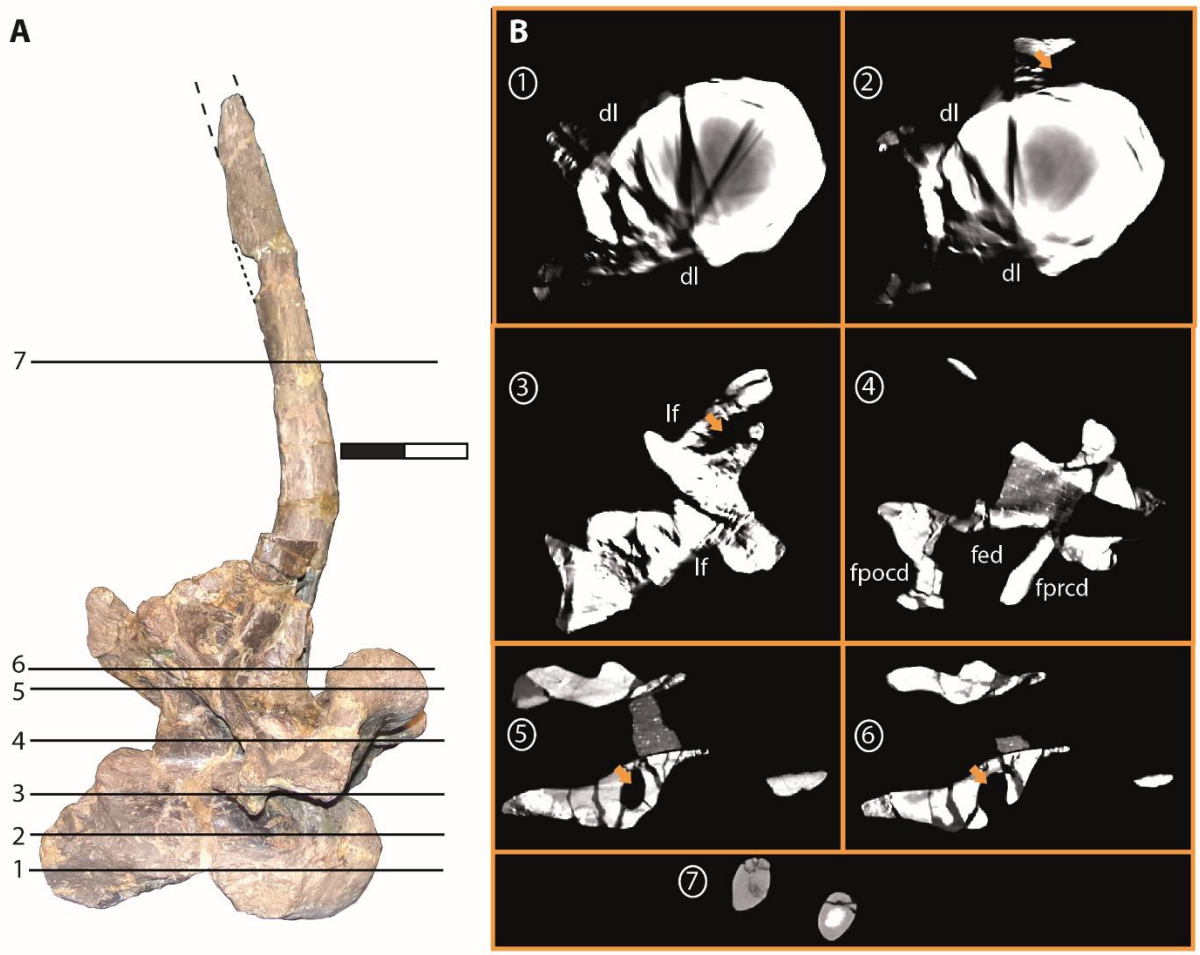


Figura 8.10. Vértebra presacra número 10 (vértebra cervical posterior) de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A, fotografía en vista lateral derecha; B, tomográmas siguiendo planos frontales, las flechas naranjas indican cámaras internas. Abreviaturas: dl, depresión lateral; fed, fosa espinodiapofisial; fpocd, fosa postzigapofisial centrodiapofisial; fprcd, fosa prezigapofisial centrodiapofisial. Escala: 10 cm.

Discusión

La presencia de cavidades internas relacionadas con algún grado de neumatización han sido reportadas en varios saurópodos diplodocoideos, tales como *Apatosaurus*, *Diplodocus* y *Katepensaurus* (Wedel, 2003; Ibiricu et al., 2017). Sin embargo, los dicraeosáuridos presentan una reducción relativa de la neumaticidad (Britt, 1993; Wedel et al., 2000; Wedel, 2003, 2005; O'Connor, 2004; Schwarz y Fritsch, 2006; O'Connor, 2006; Sereno et al., 2007; Fanti et al., 2013; Ibiricu et al., 2017) (Fig. 8.11).

Teóricamente, la presencia de forámenes combinado con grandes cavidades internas, proveen evidencia inequívoca de neumaticidad (Britt, 1993; Wedel et al., 2000; O'Connor, 2006; Yates et al., 2012). En este caso, los especímenes tomografiados presentan escasos correlatos osteológicos relacionadas con neumaticidad, tales como forámenes, fosas, superficies rugosas y cámaras. De este modo, *Pilmatueia* y *Amargasaurus* habrían tenido una neumaticidad reducida, como ha sido reportada previamente para otros dicraeosáuridos (Janensch, 1929, 1947; Salgado y Bonaparte, 1991; Rauhut et al., 2005; Harris, 2006; Schwarz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007; Yates et al., 2012; Windholz et al., 2019).

Las vértebras cervicales analizadas en el presente capítulo de *Pilmatueia* (MLL-Pv-002; MLL-Pv-004) y *Amargasaurus* (MACN-N 15), presentan una condición externa muy similar, cuyos cuerpos vertebrales tienen amplias depresiones laterales; aunque únicamente MLL-Pv-004, presenta un par de forámenes en su interior. Las imágenes de MLL-Pv-004 obtenidas a partir del CTscan, no son concluyentes con respecto a si estas aberturas se comunican o no con algún tipo de cámara interna, aunque los tamaños de los forámenes coinciden mejor con estructuras de naturaleza neumática en lugar de forámenes neurovasculares. La vértebra cervical posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-002) y las

vértebras cervicales de *Amargasaurus* (MACN-N 15), muestran sin duda, grandes cámaras junto con sucesivas subdivisiones en pequeños cámaras que ocupan la mayor parte del centro vertebral. Windholz et al. (2019), destacaron que este patrón en *Pilmatueia* (MLL-Pv-002), representa el primer hueso de tipo camerado registrado en un saurópodo dicraeosáurido. Dicha condición es comparable con las vértebras cervicales de *Amargasaurus* (MACN-N 15), que difiere sustancialmente del patrón procamerado reportado para *Dicraeosaurus* sp. (Schwarz y Fritsch, 2006; Schwarz et al., 2007).

Las vértebras dorsales y caudales de los diplodócidos *Diplodocus*, *Apatosaurus* y Diplodocidae indet. MLL-Pv-013, y los rebbachisáuridos, como *Nigersaurus*, *Tataouinea* y Rebbachisauridae indet. MMCH-Pv-49, presentan un patrón de neumaticidad interna bien desarrollado (Sereno et al., 2007; Fanti et al., 2013, 2015; Ibiricu et al., 2017) (Fig. 8.11). De este modo, la base del arco neural de la vértebra dorsal posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-005), muestra la presencia de una gran cámara interna, que se extendería hasta la base de la espina neural bífida. En contraste, el cuerpo vertebral de MLL-Pv-005 y la vértebra caudal media de *Pilmatueia* (MLL-Pv-016) carecen de forámenes, fosas y cámaras internas. Esta morfología interna de los cuerpos vertebrales en MLL-Pv-005 y MLL-Pv-016, coincide con la condición descrita como acamerada por Wedel et al. (2000) y Wedel, (2003).

Como se reportó previamente, el grado de desarrollo de la neumaticidad en el esqueleto axial de los dicraeosáuridos es bajo, cuando se lo compara con otros taxones diplodocoideos (Janensch, 1947; Schwartz y Fritsch, 2006; Schwartz et al., 2007; Wedel, 2007; Wilson et al., 2011). Esta afirmación es consistente con los datos obtenidos, ya que el promedio de ASP recuperado a partir del cuerpo vertebral de la vértebra cervical posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-002) es 0,26 (Windholz et al., 2019), en la quinta vértebra presacra de *Amargasaurus* (MACN-N 15) es de 0,20 y en la décima vértebra presacra es de 0,22. La media del ASP obtenido en el centro vertebral de una vértebra cervical posterior de *Apatosaurus* es de 51 y en *Barosaurus* es de 0,66 (Wedel, 2005). Los valores de ASP obtenidos en los diplodócidos anteriormente mencionados, fueron recuperados a partir de tomografías computadas siguiendo planos transversales (Wedel, 2005), mientras que en el caso de *Pilmatueia* siguieron secciones frontales; y en *Amargasaurus* siguieron tanto

secciones frontales, como transversales. Sin embargo, si consideramos que los valores de ASP proporcionan una medida de la proporción del espacio aéreo ocupado por el aire dentro de un hueso, no debería ser relevante el hecho de que la comparación se obtuviera de planos diferentes.

Las tomografías de ambos dicraeosáuridos presentadas en este capítulo, revelan un mayor grado de neumatización respecto al espécimen identificado como *Dicraeosaurus* sp. por Schwarz y Fritsch, (2006). En el ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) las estructuras neumáticas alcanzaron las vértebras cervicales medias, no así en *Pilmatueia* (MLL-Pv-004). No obstante, la vértebra cervical posterior de *Pilmatueia* (MLL-Pv-002) presenta un mayor espacio aéreo interno, respecto a la vértebra cervical posterior de *Amargasaurus* (MACN-N 15).

Hasta la fecha, no existen tomografías disponibles de los otros miembros de la familia Dicraeosauridae, como *Brachytrachelopan mesai* (MPEF - PV 1716), *Suuwassea emiliae* (Harris y Dodson, 2004) y *Lingwulong shenqi* (Xu et al., 2018). Desafortunadamente no se consiguió permiso para para escanear el ejemplar Holotipo de *Brachytrachelopan mesai* (MPEF - PV 1716) respetando los plazos de la presente tesis. No obstante, *Brachytrachelopan mesai* (MPEF - PV 1716) carece de correlatos osteológicos externos externos que indiquen algún grado de invasión en la región interna del esqueleto. Basado exclusivamente en correlatos osteológicos externos, parece ser que las vértebras presacras de las formas basales *Suuwassea* y *Lingwulong*, presentan un mayor grado de neumatización respecto a las formas más derivadas de la familia (Harris, 2006; Xu et al., 2018).

Las vértebras largas anteroposteriormente con mayor complejidad en las estructuras internas, son usualmente registradas en los saurópodos de cuello largo, como *Giraffatitan* y *Sauroposeidon*; y son usualmente consideradas una adaptación, relacionada con una reducción de la masa corporal (Britt, 1993, 1997; Wedel, 2003, 2009; Farmer, 2006; O'Connor, 2006; Schwarz et al., 2007). En términos comparativos, los dicraeosáuridos presentan un tamaño corporal menor que los taxones anteriormente citados, lo cual se combina con un bajo grado de neumaticidad (Rauhut et al., 2005).

Considerando la diversidad de dicraeosáuridos conocida hasta la fecha, todos los taxones parecen tener tamaños corporales comparables (Fig. 8.12). Por lo que, el muestreo de especímenes realizado más la carencia de series ontogenéticas, no permite la posibilidad de correlacionar el desarrollo de la neumatización con el tamaño del cuerpo dentro de la familia.

Finalmente, los resultados obtenidos sugieren que el desarrollo de la neumatización en *Pilmatueia*, es mayor en la base del cuello, tal como muestra la vértebra cervical posterior MLL-Pv-002 (Windholz et al., 2019). Esto es consistente con los hallazgos de O'Connor, (2006) y Benson et al. (2011) respecto a los terópodos, y con el hallazgo de Wedel, (2005, 2007), quienes sostienen que el cuello es la región del esqueleto con neumatización más constante en los sauropodomorfos. Es decir que se ha observado una tendencia a gran escala, en que la base del cuello en los saurísquios, es generalmente más neumatizada que el resto del esqueleto axial. Curiosamente, en el ejemplar Holotipo de *Amargasaurus* (MACN-N 15) el mayor desarrollo de neumaticidad lo muestra la vértebra cervical media (vértebra presacra número 5).

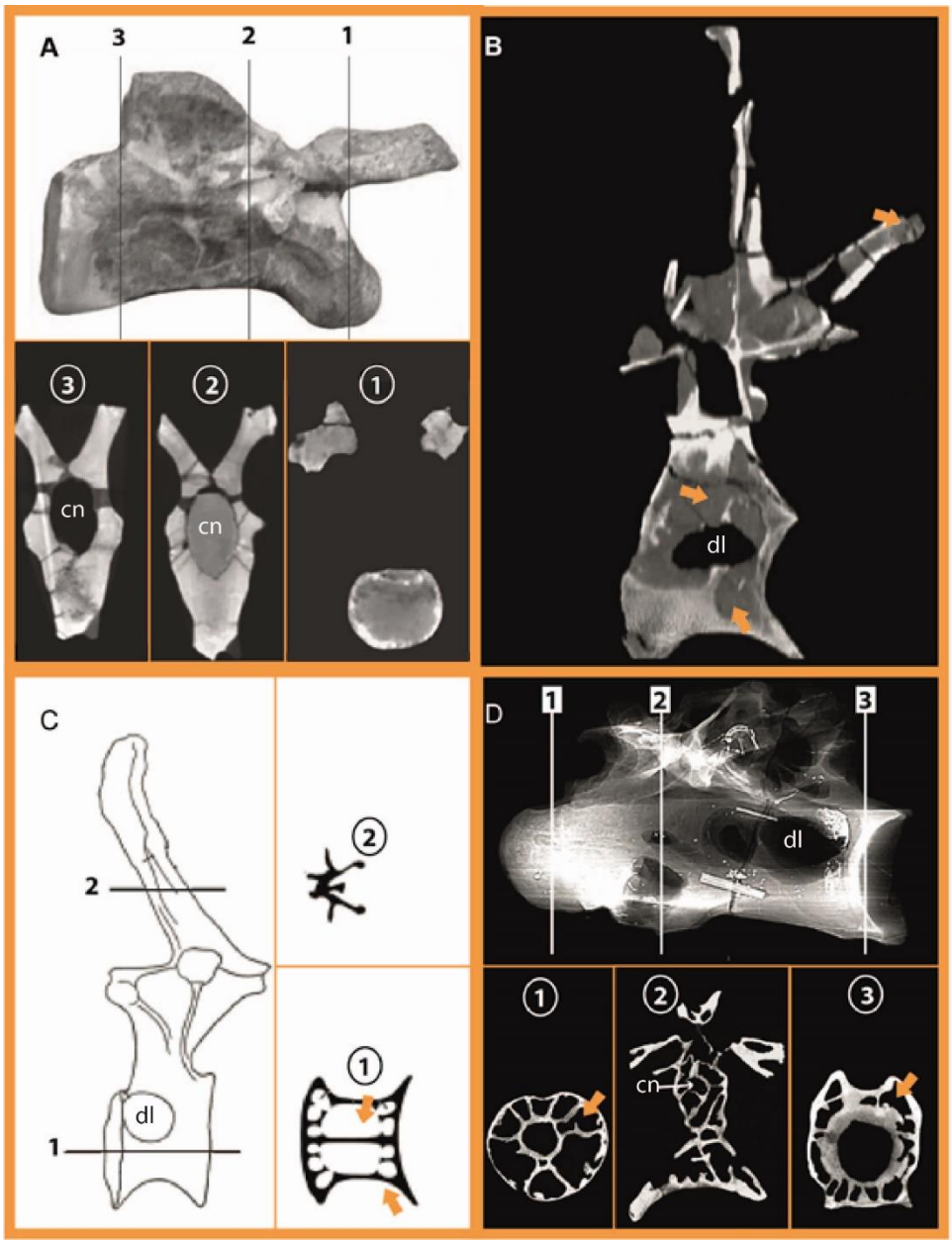


Figura 8.11. Comparación entre imágenes obtenidas en CTscan de vértebras presacras de saurópodos diplodocoideos (tomado de Windholz et al., 2019). A, vértebra cervical media de *Dicraeosaurus*, en vista lateral derecha (modificado de Schwarz y Fritsch, 2006); vértebra dorsal media-posterior de *Katepensaurus*, en vista posterolateral derecha (modificado de Ibiricu et al., 2017); vértebra dorsal posterior de *Diplodocus*, en vista lateral izquierda (modificado de Wedel, 2005); vértebra cervical media de *Apatosaurus*, en vista

lateral izquierda (modificado de Wedel, 2003). Abreviaturas: cn, neural canal; dl, depresión lateral. Imagen fuera de escala.

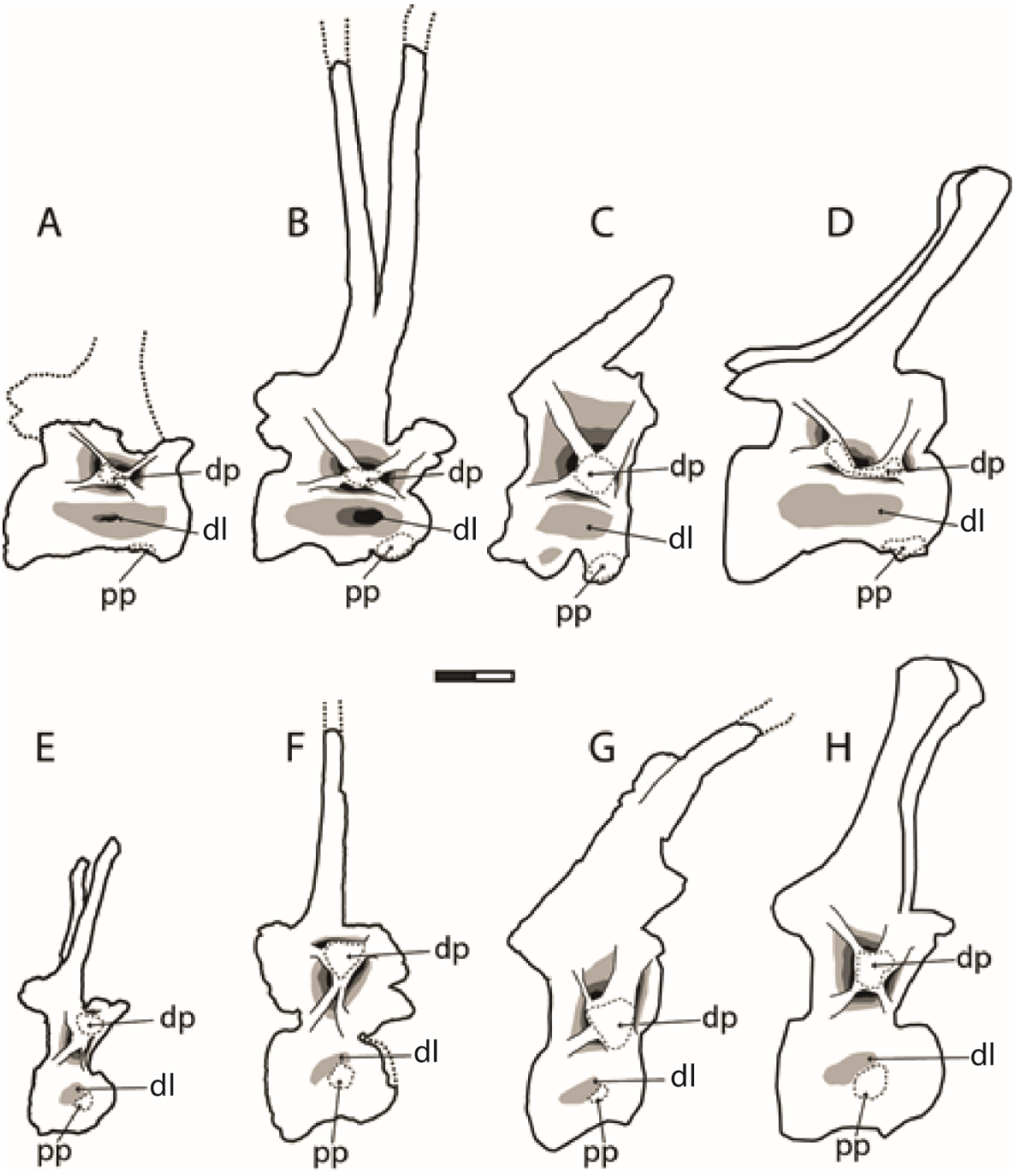


Figura 8.12. Dibujo comparativo entre vértebras cervicales de dicraeosáuridos (tomado de Windholz et al., 2019). A, vértebra presacra 8? de *Pilmatueia* (MLL-Pv-004); B, vértebra

presacra 8 de *Amargasaurus* (MACN-N 15); C, vértebra presacra 8? De *Brachytrachelopan* (MPEF-PV 1716); D, vértebra presacra 8 de *Dicraeosaurus*, modificada de Janensch, (1929); E, vértebra presacra 12? de *Pilmatueia* (MLL-Pv-002); F, vértebra presacra 12 de *Amargasaurus* (MACN-N 15); G, vértebra presacra 12? de *Brachytrachelopan* (MPEF-PV 1716); H, vértebra presacra 12 de *Dicraeosaurus*, modificada de Janensch, (1929). Abreviaturas: dl, depresión lateral; dp, diapófisis; pp, parapófisis. Escala: 10 cm.

Conclusiones

En la presente tesis se comunican las primeras tomografías realizadas en el ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N); puntualmente en una vértebra cervical media (V.C. 5) y una vértebra cervical posterior (V.C. 10). Los resultados obtenidos son comparables con aquellos identificado por Windholz et al. (2019), donde se reconocen estructuras internas de tipo camerada, en una vértebra cervical de *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-002). De este modo, la reducción relativa de la neumaticidad en los dicraeosáuridos es confirmada, cuando se los compara con las estructuras internas cameradas presentes en otras familias de diplodocoideos.

Los cuerpos vertebrales de los individuos mencionados anteriormente (MACN-N 15; MLL-Pv-002), presentan grandes cámaras de aire, que habrían estado relacionadas a divertículos neumáticos, por lo que revelan un mayor grado de neumaticidad respecto a *Dicraeosaurus* sp. (Schwarz y Fritsch, 2006). La evidencia presentada por los especímenes examinados sugiere que hay cierta variabilidad en el desarrollo de la neumaticidad dentro de la familia Dicraeosauridae, y que debe tenerse en cuenta para la evaluación de las relaciones filogenéticas dentro del clado y sus implicaciones paleobiológicas.

Las tomografías obtenidas en el ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) muestran que el mayor desarrollo de neumaticidad ocurre en la región media del cuello (vértebra presacra número 5), en contraposición don los datos obtenidos en otros dinosaurios saurisquios, incluso en *Pilmatueia faundezi* (Windholz et al., 2019), cuya región más neumatizado ocurre en las vértebras cervicales más posteriores.

Bibliografía

Benson, R.B. Butler, R.J. Carrano, M.T. y O'Connor, P.M. 2011. Air filled postcranial bones in theropod dinosaurs: physiological implications and the 'reptile'–bird transition. Biological Reviews 87, 168-193.

Britt, B.B. 1993. Pneumatic Postcranial Bones in Dinosaurs and Other Archosaurs. Unpublished PhD thesis, University of Calgary, Calgary 1-383.

Britt, B.B. 1997. Postcranial pneumaticity. En Currie, P.J. y Padian, K. (eds) The Encyclopedia of Dinosaurs, Academic Press 590–593.

Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995: *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. Gaia 11, 13-33.

Coria, R.A. Windholz, G.J. Ortega, F. y Currie, P.J. 2019. A new dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Mulichinco Formation, Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina. Cretaceous Research 93, 33-48.

Fanti, F. Cau, A. Hassine, M. y Contessi, M. 2013. A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. Nature Communications 4, 2080.

Fanti, F. Cau, A. Cantelli, L. Hassine, M. y Auditore, M. 2015. New information on *Tataouinea hannibalis* from the Early Cretaceous of Tunisia and implications for the tempo and mode of rebbachisaurid sauropod evolution. PLoS ONE 10, e0123475.

Farmer, C.G. 2006. On the origin of avian air sacs. Respiratory Physiology and Neurobiology 154, 89-106.

Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*: with special reference to specimens in the Carnegie Museum. Memoirs of the Carnegie Museum 11, 175-300.

Haluza, A., Canale, J.I. Otero, A. Perez, L.M. y Scanferla, C.A. 2012. Changes in vertebral laminae across the cervicodorsal transition of a well-preserved rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Cenomanian of Patagonia, Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology 32, 219-224.

Harris, J.D. 2006. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the upper Jurassic Morrison formation of Montana, USA. Palaeontology 49, 1091-1121.

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

Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. Memories Carnegie Museum 1, 1-4.

Ibiricu, L.M. Lamanna, M.C. Martínez, R.D.F. Casal, G.A. Cerda, I.A. Martínez, G. y Salgado, L. 2017. A novel form of postcranial skeletal pneumaticity in a sauropod dinosaur: Implications for the paleobiology of Rebbachisauridae. Acta Palaeontologica Polonica 62, 221-236.

Janensch, W. 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. Archiv für Biontologie 3, 81-110.

Janensch, W. 1929. Die Wirbelsaule Der Gattung *Dicraeosaurus*. Palaeontographica Supplement 7, 39-133.

Janensch, W. 1947. Pneumatizität bei Wirbeln von Sauropoden und anderen Saurischiern. Palaeontographica Supplement 7, 1-25.

Lull, R.S. 1919. The sauropod dinosaur *Barosaurus* Marsh: redescription of the type specimens in the Peabody Museum, Yale University. Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences 6, 5-42.

Mannion, P.D. y Barrett, P.M. 2013. Additions to the sauropod dinosaur fauna of the Cenomanian (early Late Cretaceous) Kem Kem beds of Morocco: palaeobiogeographical implications of the mid-Cretaceous African sauropod fossil record. Cretaceous Research 45, 49-59.

McIntosh, J.S. 2005. The genus *Barosaurus* Marsh (Sauropoda, Diplodocidae). En Tidwell, V. y Carpenter, K. (eds) ThunderLizards: The Sauropodomorph Dinosaurs, Indiana University Press, Bloomington 38-77.

McIntosh, J.S. Coombs, W.P. y Russell, D.A. 1992. A new diplodocid sauropod (Dinosauria) from Wyoming, USA. Journal of Vertebrate Paleontology 12, 158-167.

O'Connor, M.P. 2004. Pulmonary pneumaticity in the postcranial skeleton of extant aves: a case study examining Anseriformes. Journal of Morphology 261, 141-161.

O'Connor, P.M. 2006. Postcranial pneumaticity an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. Journal of Morphology 267, 1199-1226.

Osborn, H.F. 1899. A skeleton of *Diplodocus*, recently mounted in the American Museum. Science 10, 870-874.

Rasband, W. 2003. Image J. National Institutes of Health, Bethesda, MD. http://rsb.info.nih.gov/ij/

Rauhut, O.W.M. Remes, K. Fechner, R. Cladera, G. y Puerta, P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. Nature 435, 670-672.

Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae *Amargasaurus cazaui* gen. et sp. nov. de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. Ameghiniana 28, 333-346.

Schwarz, D. y Fritsch, G. 2006. Pneumatic structures in the cervical vertebrae of the Late Jurassic Tendaguru sauropods *Brachiosaurus brancai* and *Dicraeosaurus*. Eclogae Geologicae Helvetiae 99, 65-78.

Schwarz, D. Frey, E. y Meyer, C.A. 2007. Pneumaticity and soft−tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. Acta Palaeontologica Polonica 52, 167-188.

Sereno, P.C. Wilson, J.A. Witmer, L.M. Whitlock, J.A. y Maga, A. 2007. Structural Extremes in a Cretaceous Dinosaur. PLoS ONE 2, e1230.

Taylor, M.P. y Wedel, M.J. 2013: Why sauropods had long necks; and why giraffes have short necks. PeerJ 1, e36.

Wedel, M.J. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 23, 344-357.

Wedel, M.J. 2005. Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. En Wilson, J.A. y Curry-Rogers, K. (eds) The Sauropods: Evolution and Paleobiology, University of California Press, Berkeley 201–228.

Wedel, M.J. 2007. What pneumaticity tells us about 'prosauropods' and vice versa. Special Papers in Palaeontology 77, 207-222.

Wedel, M.J. 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology 311, 611-628.

Wedel, M.J. Cifelli, R.I. y Sanders, R.K. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. Acta Paleontologica Polonica 45, 343-388.

Wilson, J.A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. Journal of vertebrate Paleontology 19, 639-653.

Wilson, J.A. 2012. New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan 32, 91-110.

Wilson, J.A. D'Emic, M.D. Ikejiri, T. Moacdieh, E.M. y Whitlock, J.A. 2011. A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. PLoS ONE 6, e17114.

Windholz, G.J. Coria, R.A. y Zurriaguz, V.L. 2019. Vertebral pneumatic structures in the Early Cretaceous sauropod dinosaur *Pilmatueia faundezi* from northwestern Patagonia, Argentina. Lethaia 00, 1-13.

Xu. Upchurch, P. Mannion, P.D. Barrett, P.M. Regalado-Fernandez, O.R. Mo, J. y Liu, H. 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. Nature Communications 9, 1-2700.

Yates, A.M. Wedel, M.J. y Bonnan, M.F. 2012: The early evolution of postcranial skeletal pneumaticity in sauropodomorph dinosaurs. Acta Palaeontologica Polonica 57, 85-100.

CAPÍTULO IX: PALEOHISTOLOGÍA DE *AMARGASAURUS CAZAUI* Y *AMARGATITANIS MACNI.* IMPLICANCIAS PALEOBIOLÓGICAS Y METODOLÓGICAS

Introduccion

La paleohistología es una disciplina que se encarga del estudio de los tejidos que se conservan en el registro fósil, tales como huesos y cartílagos (Currie y Padian, 1997). La misma, ha resultado ser muy útil para realizar estudios de tipo paleobiológicos, los cuales han permitido inferir diferentes aspectos de los organismos fósiles tales como, maduración sexual, maduración somática, edad, longevidad, tazas de crecimiento, dimorfismo sexual, etc. (Sander, 2000; Klein y Sander, 2008; Lee y Werning, 2008; Hedrick et al., 2014; Waskow y Sander, 2014; Cerda et al., 2017). Entre los organismos extintos, el grupo que más atención ha recibido son los dinosaurios no avíanos, y a su vez dentro de estos, los Sauropoda; esto puede deberse principalmente a cuestiones vinculadas al gigantismo alcanzado por ciertos grupos, los cuales, en muchos casos habrían superado los 30 metros de largo y las 50 toneladas (Upchurch et al., 2004; Klein y Sander, 2008; Hedrick et al., 2014; Waskow y Sander, 2014; Carballido et al. 2017; Cerda et al., 2017).

Pese a la gran cantidad de estudios paleohistológicos efectuados en saurópodos, existen aún diversos grupos que han sido poco explorados en este aspecto, como lo son los Dicraeosauridae. Los únicos estudios que han profundizado en aspectos paleobiológicos de los dicraeosáuridos a partir del estudio de su microestructura ósea corresponden a los efectuados por Sander (2000) y Hedrick et al. (2014). En el primero de estos, el cual se enmarca en un estudio paleohistológico de huesos apendiculares de dinosaurios saurópodos de la formación Tendaguru, se estudiaron elementos asignados a *Dicraeosaurus hansemanni* y *D. sattleri*. Dicho análisis resulto en que los individuos muestreados presentan un patrón de crecimiento comparable al de otros saurópodos y que los mismos habrían alcanzado la madurez sexual antes de alcanzar el tamaño adulto. Por su parte, Hedrick et al. (2014) estudiaron huesos largos pertenecientes al ejemplar Holotipo de *Suuwassea emiliae*. La información osteohistológica de esta última contribución permitió identificar al individuo como sexualmente maduro, pero no somáticamente; ya que al

momento de su muerte habría alcanzado aproximadamente un 75%-80% de su tamaño adulto.

Considerando tanto la importancia de los estudios paleohistológicos en saurópodos, como la escasa información que se tiene al respecto dentro de Dicraosauridae, este capítulo se enfoca en el análisis paleohistológico de dos especies sudamericanas de este grupo: *Amargasaurus cazaui* y *Amargatitanis macni*. Específicamente la microestructura ósea del fémur, húmero y costilla dorsal de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N-15) y el fémur de *Amargatitanis macni* (MACN-PV-N53). Se pretende caracterizar la histología de los ejemplares Holotipo de *Amargasaurus cazaui* y *Amargatitanis macni* y emplearla para: 1- establecer el estadio ontogenético al que corresponden los individuos muestreados; 2- determinar el grado de correspondencia entre los estadios ontogenéticos brindados por la histología y rasgos anatómicos vinculados a la maduración de los individuos, tales como el grado de fusión de las suturas neurocentrales de los elementos vertebrales; 3- comparar los datos obtenidos con los publicados previamente para *Dicraeosaurus* y *Suuwasea*; 4- evaluar, en el caso particular de *Amargasaurus*, cuál de los elementos estudiados preserva un mayor número de marcas de crecimiento, y por lo tanto, representa una mejor opción para efectuar estudios de tipo esqueletocronológicos (i.e. cuál de los elementos es mejor para inferir edad mínima y absoluta).

Osteohistología

Para realizar estudios basados en la microestructura de ejemplares fósiles se debe observar una serie de elementos que permiten describir, caracterizar y comparar las muestras. En primera instancia, basándose en la arquitectura ósea se pueden reconocer dos tipos de tejidos; el "hueso compacto" y el "hueso esponjoso". En el hueso compacto el volumen de tejido óseo es mayor que el ocupado por los poros, mientras que en el hueso esponjoso ocurre lo opuesto. A su vez, el hueso esponjoso puede clasificarse, según un grado creciente de porosidad como: finamente esponjoso, fuertemente esponjoso y trabecular (Francillon Vieillot et al., 1990; Wedel, 2003).

Además, debe considerarse si el tejido está conformado por "hueso primario", "secundario" o una combinación de ambos (el tejido primario es aquel que se forma por procesos osteogenéticos en el momento de la formación del órgano, mientras que el secundario se deposita tras la reabsorción de tejido óseo preexistente) (Geneser, 2003). Una vez localizado el tejido primario (en caso de que esté presente), debe evaluarse el tipo de matriz que la conforma. La diferenciación entre matrices está relacionada con la orientación de los empaquetamientos de fibras colágenas, que pueden clasificarse en tres categorías; las mismas van de menor organización a mayor organización (matriz ósea entretejida- matriz ósea pseudolamelar- matriz ósea lamelar) (Francillon Vieillot et al., 1990; Ricqlès et al., 1991; Geneser, 2003). A su vez, el tejido óseo puede presentar unas estructuras particulares denominadas fibras extrínsecas o fibras de Sharpey, las cuales se relacionan con inserción de tejidos blandos, tales como músculos, tendones, ligamentos o dermis (Francillon Vieillot et al., 1990; Ricqlès et al., 1991; Geneser, 2003).

Otro parámetro a observar son la densidad, forma y orientación de lagunas de osteocítos. Generalmente, cuando las mismas están asociadas a tejidos de rápida deposición (matriz entretejida) son abundantes y tienen aspectos redondeados, mientras que en tejidos de menor tasa de deposición (matriz lamelar) suelen ser menos abundantes y presentan un aspecto alargado comparativamente (Ricqlès et al., 1991; Geneser, 2003).

En cuanto a la vascularización, se debe discriminar en presencia (tejido óseo vascular) - ausencia (tejido óseo avascular) de canales vasculares. A su vez, dentro del tejido vascular, los canales pueden ser clasificados según su histogénesis, estructura y orientación espacial. Histogénesis: primarios (formados durante la mineralización inicial del tejido), secundarios (surgen luego de la remoción de tejido una matriz ósea preexistente). Estructura: se reconocen canales vasculares simples (vasos sanguíneos se encuentran circundados únicamente por la matriz ósea recién depositada) y canales vasculares que forman osteones (depositación centrípeta de tejido sobre la superficie interna de los canales, pueden ser primarios o secundarios). Orientación espacial: los canales vasculares deben ser orientados respetando la forma y geometría del hueso en su totalidad. Existen canales dispuestos en una única dirección (longitudinal, circular, radial u

oblicua) y canales vasculares orientados en más de una dirección (laminar, plexiforme y reticulado) (Castanet et al., 1993; Geneser, 2003).

Por otra parte, en un estudio paleohistológico se deben registrar las marcas de crecimiento. Las mismas son cualquier variación tisular sufrida como consecuencia de una variación en la tasa de crecimiento del individuo. Existe una gran diversidad de marcas de crecimiento, a continuación se desarrollaran aquellas mencionadas en el marco de la presente tesis. Líneas de crecimiento detenido (LCDs): corresponden a un cese completo en el crecimiento del individuo por un periodo temporario. Los estudios previos proponen que dichas estructuras se forman durante épocas del año desfavorables y son de naturaleza estacional (Castanet et al., 1993). Capa circunferencial externa o sistema externo fundamental: tejido periosteal depositado en la región más periférica de los huesos, generalmente de matriz lamelar o pseudolamelar, avascular y con un gran agrupamiento de LCDs fuertemente agrupadas; esta estructura histológica se la relaciona con la maduración somática del individuo (Chinsamy, 2005).

Por último, cabe destacar que toda la terminología considerada anteriormente puede ser integrada en una clasificación de los principales tipos de huesos compactos. Aquí se desarrollará únicamente aquellos casos citados en la presente contribución. Hueso fibrolamelar: hueso primario de origen periosteal, altamente vascularizado, con osteones primarios y con una matriz de tipo entretejida. Hueso zonal y azonal: las zonas generalmente están conformadas por tejidos de rápida deposición (pseudolamelar o fibrolamelar), mientras que los annuli presentan tejidos de deposición lenta (lamelar o pseudolamelar) con menor vascularización que en las zonas. Hueso haversiano: tejido de origen secundario con abundantes osteones de Havers de distintas generaciones. Puntualmente, el hueso haversiano denso se da cuando el tejido está compuesto por sucesivas generaciones de osteones secundarios íntimamente asociados (sin restos de tejido primario intersticial) (Castanet et al., 1993; Geneser, 2003).

Materiales y métodos

Muestreo y preparación técnica

El muestreo incluyó los ejemplares Holotipo de *Amargasaurus cazaui* MACN-N 15 y *Amargatitanis macni* MACN PV N53. Ambos especímenes se encuentran depositados en la colección de paleontología de vertebrados del "Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina. En el caso de *A. cazaui* se extrajo una muestra de una fractura natural en el sector anterior del fémur izquierdo, tomado en la línea media de la diáfisis. Para ello se empleó un mini torno *Dremel*® equipado con un disco diamantado de 30 mm. Asimismo se tomaron muestras mediante una broca diamantada de 30 mm de diámetro, montada en un taladro eléctrico. Esta última técnica, denominada comúnmente como "drill coring" fue propuesta por Sander (2000) para el muestreo de huesos apendiculares de dinosaurios saurópodos y permite obtener un testigo de geometría cilíndrica del material muestreado. La técnica de "drill coring" fue empleada para extraer muestras de la diáfisis a la altura media del húmero izquierdo, en su superficie anterior y posterior. Una costilla dorsal de *Amargasaurus* fue muestreada en la porción proximal del vástago, en donde se extrajo una sección completa de la misma. Por su parte, en *A. macni* se muestreo la superficie anterior y posterior del fémur derecho a la altura media de la diáfisis, nuevamente con "drill coring".

La preparación técnica de los materiales estudiados en la presente tesis fue llevada a cabo en las instalaciones del "Museo Provincial Carlos Ameghino", situado en la ciudad de Cipoletti, Río Negro, Argentina.

Dado que la realización de cortes delgados de los huesos es una técnica destructiva, este tipo de metodología acarrea ciertas complicaciones cuando se la aplica a ejemplares fósiles. La misma radica en que se suele trabajar con piezas únicas, que en muchos casos son ejemplares holotipos, tal como en el caso de los ejemplares estudiados en esta tesis. Para lidiar con este problema, una de las soluciones es obtener, además de fotos en distintas vistas, copias en tres dimensiones que reproduzcan fielmente la anatomía del elemento muestreado. Una forma de realizar estos moldes es preparando una base de plastilina donde se apoya el elemento fósil y un anillo del mismo material que rodee la muestra; posteriormente esta estructura es rellenada por una solución liquida constituida por 120mg de goma de silicona (Fig. 9.1A). Una vez que la silicona se endurece completamente y se retira de su interior el fósil, ya es posible rellenarla con una resina acrílica de base acuosa.

Cuando dicha resina se solidifique completamente y conservare la morfología e incluso textura del elemento en cuestión, debe extraerse (Fig. 9.1B,C). Una vez obtenido el calco en tres dimensiones exitosamente, el mismo debe reemplazar el sector muestreado en la pieza original (Fig. 9.1D). En el caso de los elementos muestreados por "drill coring" la restauración es mucho más sencilla, ya que esta metodología únicamente deja una perforación que puede ser rellenada en los elementos muestreados.

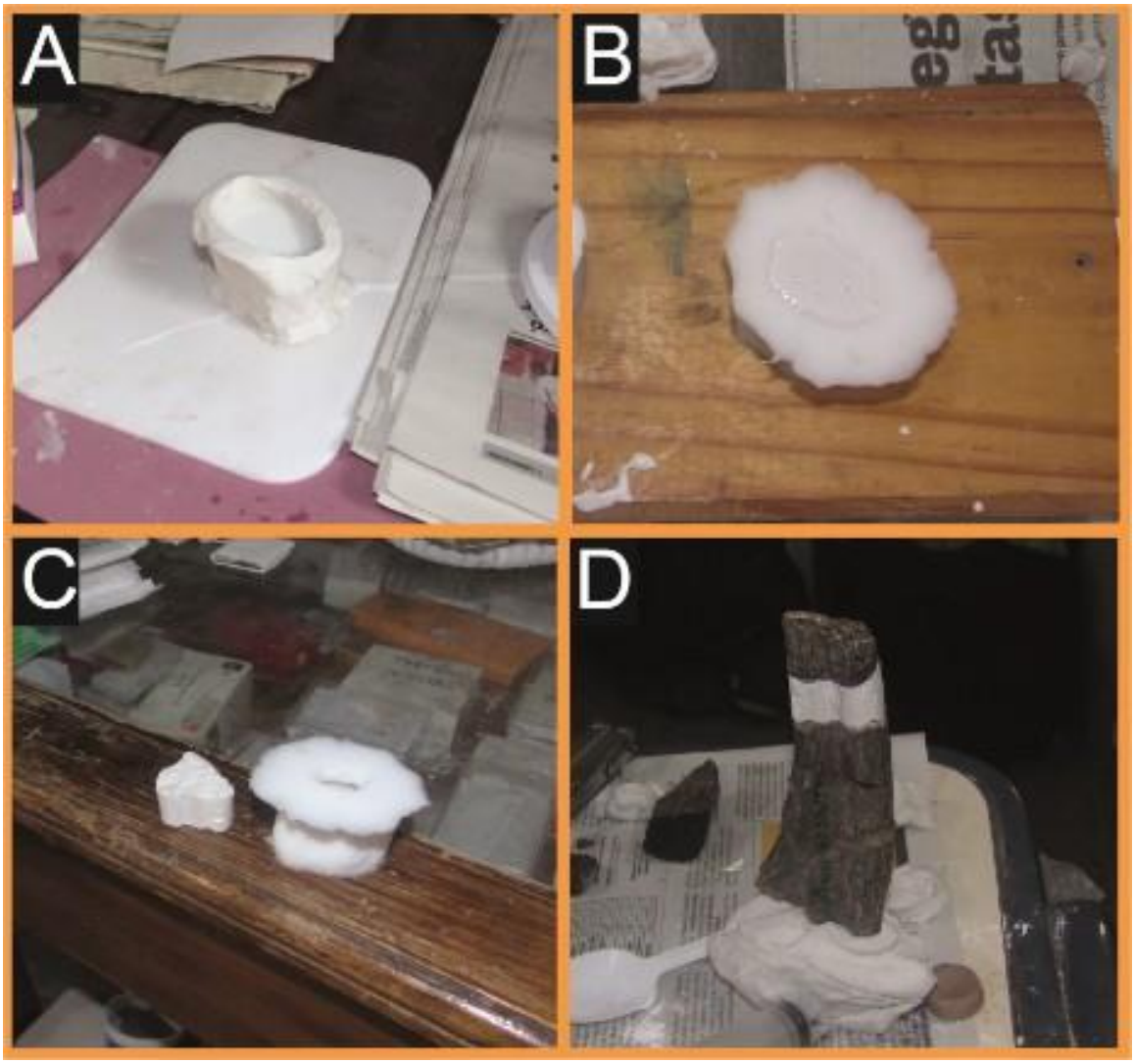


Figura 9.1. Secuencia de pasos efectuados para restauración de un elemento muestreado para obtener secciones delgadas. En este caso, una costilla dorsal de *Amargasaurus cazaui*.

A, fósil embebido en goma de silicona; B, molde de goma de silicona relleno con resina acrílica de base acuosa; C, calco de resina terminado; D, costilla dorsal restaurada.

El siguiente paso es embeber la muestra fósil en resina epoxy cristal de dos componentes (resina DICAST LY 554 y endurecedor DICURE HY 554) libre de solventes y de viscosidad media y esperar que la misma fragüe por completo. Una vez llevado a cabo este procedimiento, dicho taco de resina es cortado en el medio; para ello se emplea una sierra de precisión con un disco de corte diamantado MK-303 extremadamente fino, el cual debe estar lubricado y refrigerado constantemente con un líquido refrigerante (en este caso, aceite soluble) para evitar el sobrecalentamiento (Fig. 9.2A). La citada sierra de precisión presenta un tope que permite regular el espesor de la muestra, la transmisión es a correa y el eje de la sierra gira a 2400 RPM. El motor es normalizado y blindado de 0,75 HP y 2400 RPM. Luego estos tacos son lavados cuidadosamente y puestos a secar por varias horas (Fig. 9.2B). Dado que la superficie cortada presenta algunas irregularidades producidas por el disco de corte; ésta es pulida con carburo de silicio de grano 400 y agua (si la superficie cortada es rugosa o se observa alguna irregularidad en el corte, se comienza con una granulometría de 180 poniendo énfasis en los lugares de mayor espesor). En caso de cambiar de granulometría, se lava cuidadosamente la muestra y el vidrio utilizado como base para evitar la contaminación. Este procedimiento se hace manualmente sobre un vidrio o por medio de una devastadora automática que posee un plato giratorio de fundición de hierro de 27,5 cm de diámetro, con un disco de vidrio del mismo diámetro adherido por encima del plato (Fig. 9.2C). Esta máquina presenta un motor de 1 HP por 1500 RPM. Cuando se consigue una superficie totalmente homogénea se pone a secar la muestra. Una vez que dicha muestra está totalmente seca, su superficie pulida se cubre sucesivamente por capas de una solución constituida por 40% de resina de epoxi, un 10% de líquido endurecedor y 50% de alcohol etílico para diluir la solución. Este procedimiento es reiterado sucesivas veces hasta notar que la superficie de hueso no absorba más el líquido y de esta manera quede saturado por completo. Luego se espera aproximadamente 48 horas para que la solución mencionada anteriormente se seque. De este modo, se procede con el pegado de las muestras en un portaobjeto de vidrio esmerilado (Fig. 9.2D). Para ello utiliza un adhesivo anaeróbico estructural (de marca Trabasil), posteriormente las muestras son expuestas a luz UV (ultra violeta) para que seque el pegamento. Una vez seco, la muestra

ya está en condiciones de ser cortada; este procedimiento se lleva a cabo con la sierra de precisión anteriormente mencionada. Dado que la muestra obtenida no es lo suficientemente delgada para ser atravesada por la luz cuando se lo observa en un microscopio petrográfico, esta debe ser desbastada con carburo de cilicio de granulometría 400 nuevamente, hasta conseguir el espesor deseado. Dicho espesor es aquel que permite que la muestra sea atravesada completamente y de una manera homogénea por la luz del microscopio, sin perder ningún sector del corte. Finalmente las muestras obtenidas son rotuladas para su posterior estudio.

Figura 9.2. Preparación de secciones delgadas para estudio paleohistológico. A, maquina con disco de corte; B, tacos con las muestras embebidas en resina; C, pulido de los cortes; D, pegado de las muestras a un vidrio esmerilado.

Parámetros a considerar en el estudio de las muestras

En la presente Tesis de Doctorado se realizaron descripciones de la microestructura ósea de *Amargasaurus cazaui* MACN-N 15 y *Amargatitanis macni* MACN PV N53 y comparaciones con las muestras efectuadas en *Dicraeosaurus hansemanni*, *D. sattleri* y *Suuwassea emiliae* (Sander, 2000; Hedrick et al., 2014). Además se efectuaron estimaciones del estadio ontogenético relativo en *A. cazaui* y *A. macni*, siguiendo la propuesta de Klein y Sander, (2008). Esta consiste en inferir la madurez de los individuos a través de la identificación de estadíos ontogenéticos histológicos (nominados como HOS). Los autores describieron y caracterizaron 13 HOS basándose en la combinación de 7 tipos diferentes de tejidos óseos en huesos apendiculares de saurópodos. Cada uno de ellos presenta una serie de atributos, tales como el patrón de vascularización, el grado de remodelación secundaria y la presencia de marcas de crecimiento. Posiblemente los HOS más importantes sean el 8 y el 12. En el primero aparecen las líneas de crecimiento detenido (LCDs) y posiblemente los individuos habrían alcanzado la madurez sexual; mientras que en el HOS 12 comienza a depositarse la capa circunferencial externa, y se la relacionaría con la maduración somática.

Para evaluar el grado de correspondencia que existe entre los estadios ontogenéticos brindados por la histología y las evidencias osteológicas macroscópicas relacionadas con la maduración, se utilizó bibliografía basada en vertebrados actuales y sus correlatos en ejemplares fósiles (Carballido y Sander, 2013; Hofmann y Sander, 2014). Carballido y Sander, (2013), utilizaron un criterio en base a los estadios que observaron en vértebras presacras del macronario basal *Europasaurus holgeri*; y reconocieron 5 estadios ontogenéticos morfológicos (MOS) en vértebras cervicales y 4 en dorsales. Entre los cuales, en las cervicales los MOS 1, 2 y 3 se correlacionan con elementos inmaduros, cuyas suturas neurocentrales no están completamente fusionadas; no obstante, los MOS 4 y 5, se caracterizan por presentar las suturas neurocentrales completamente fusionadas. A su vez, el MOS 5 se diferencia del 4 por la complejidad y profundidad de sus fosas. En el caso de las vértebras dorsales, los MOS 1, 2 y 3 representan elementos inmaduros y el 4, elementos maduros con láminas y fosas bien desarrolladas.

Por último, se realizó un conteo de marcas de crecimiento en los tres elementos muestreados en *A. cazaui* (fémur, húmero y costilla) y se realizó una estimación de cuál es

el hueso que mejor conserva dichas estructuras histológicas. Además, los resultados fueron comparados con aquellos publicados en saurópodos (Wascow y Sander, 2014).

Descripción histológica

Amargasaurus cazaui MACN-N 15

Costilla dorsal: (Fig. 9.3A-C).

El hueso cortical está constituido principalmente por tejido óseo compacto, mientras que el sector medular está conformado por hueso esponjoso. La región perimedular presenta una alta densidad de osteonas secundarias revestidas por tejido lamelar, constituyendo un hueso haversiano denso; mientras que el resto del hueso compacto es de tipo primario y está altamente vascularizado. Cabe destacar que hay una inusual fila de osteones secundarios, que atraviesan el tejido primario en el sector lateral de la corteza. En el tejido primario predominan los canales vasculares longitudinales, aunque a menudo son radiales y algunos se anastomosan con canales circulares. Las fibras intrínsecas en su mayoría tienen un bajo grado de organización, formando una matriz de tejido fibrolamelar, con lagunas de osteocítos de contorno redondeado. La muestra presenta abundantes fibras de Sharpey en su región medial. La misma tiene al menos 7 (siete) LCDs, concentradas especialmente en la región más externa de la corteza; donde se observa una reducción en el grado de vascularización.

Húmero: (Fig. 9.3D,E).

La región cortical de la muestras está conformada por hueso compacto, mientras que la región medular está constituida por tejido esponjoso. La mayor parte de la muestra está remodelada, invadida por osteonas secundarias con una matriz de tipo lamelar que alcanzan la región más externa de la corteza. El tejido primario está preservado en la parte más externa de los cortes, ocupando aproximadamente 1/3 de la corteza. El mismo está altamente vascularizado, con canales mayormente circunferenciales, anastomosados a escasos canales longitudinales. Las lagunas de osteocítos son redondeadas y el grado de ordenamiento de las fibras intrínsecas es relativamente alto, evidenciado por el grado de birrefringencia, constituyendo una matriz de tipo pseudolamelar. Los cortes presentan

variaciones laterales, manifestadas con un leve cambio en sus propiedades ópticas. El número mínimo de LCDs contados en ambas muestras (superficie anterior y posterior) es de 4 (cuatro) y se sitúan en la en la región cortical de las muestras.

Fémur: (Fig. 9.3F,G).

La muestra está constituida por tejido óseo compacto y en su mayoría primario, con eventuales osteonas secundarias distribuidas irregularmente en toda la muestra. El tejido está altamente vascularizado, con canales mayormente circulares, aunque en la región cortical se observan algunos canales vasculares circulares que se anastomosan con canales vasculares longitudinales. Las fibras intrínsecas se organizan formando un tejido pseudolamelar, con lagunas de osteocítos redondeadas. El número mínimo de LCDs contados en la presente muestra es de 5 (cinco) y se distribuyen relativamente equidistantes en la toda la superficie de la muestra.

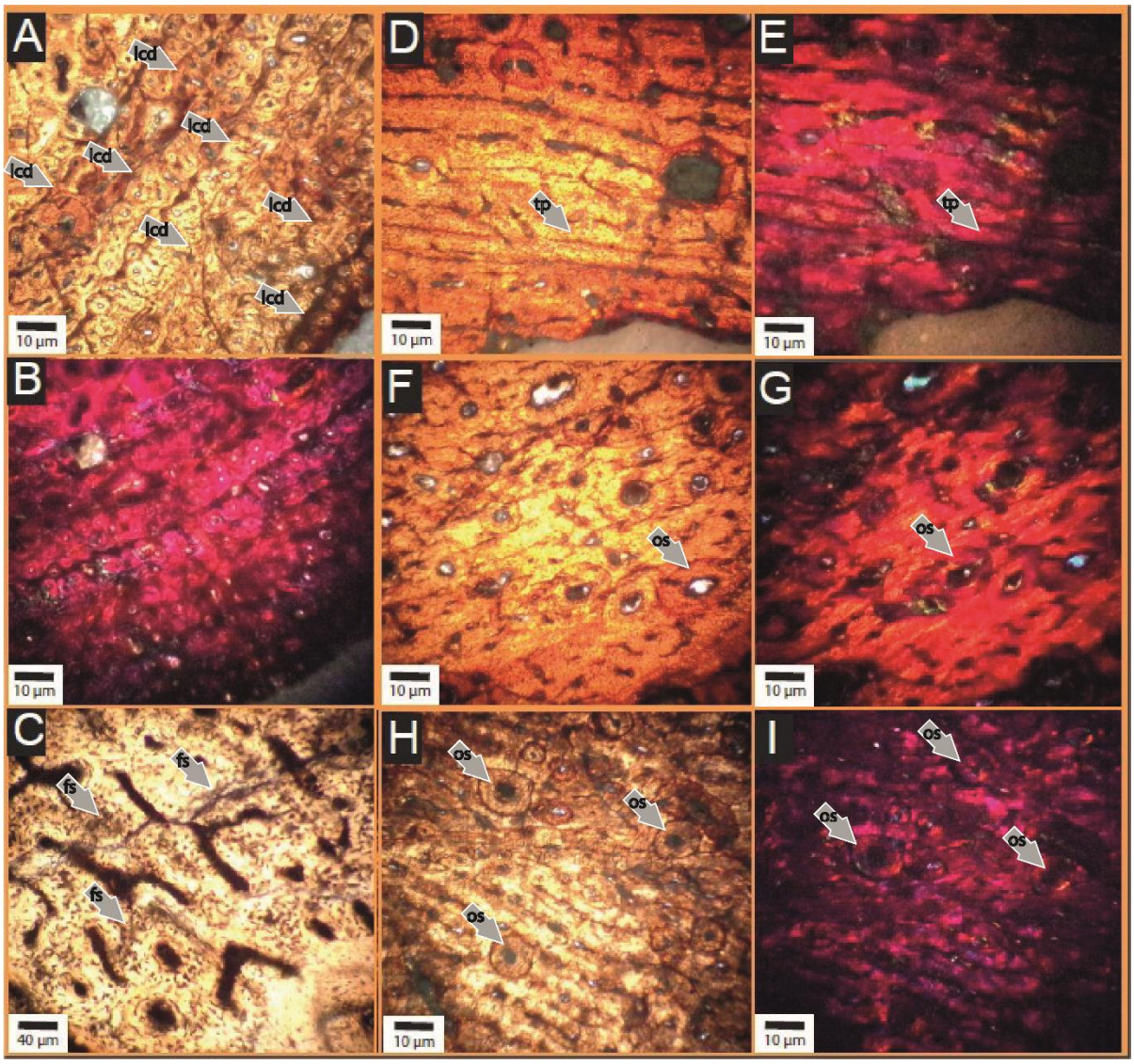


Figura 9.3. Cortes histológicos del ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). A y B costilla dorsal bajo luz normal y luz polarizada con filtro lambda; C, detalle de las fibras de Sharpey en costilla dorsal; D y E, corteza anterior del húmero observada bajo luz normal y luz polarizada con filtro lambda; F y G, corteza posterior del húmero observada bajo luz normal y luz polarizada con filtro lambda; H e I, corteza anterior del fémur observada bajo luz normal y luz polarizada con filtro lambda. Abreviaturas: fs, fibras de sharpey; lcd, líneas de crecimiento detenido; os, osteonas secundarias; tp, tejido primario.

Amargatitanis macni MACN PV N53

Fémur: (Fig. 9.4)

Aproximadamente ¼ de cada muestra está conformada por tejido óseo primario, concentrado especialmente en la región cortical externa. La mayor parte de ambos cortes presentan una alta tasa de remodelación, invadida prácticamente en su totalidad por osteonas secundarias revestidas por tejido lamelar, resultando en un hueso haversiano denso. Allí, el ordenamiento de las fibras intrínsecas es moderado y presenta leves variaciones laterales en cuanto a su grado de birrefringencia, revelando la presencia de una matriz pseudolamelar con las lagunas de osteocítos alargadas que copian la estructura de las fibras circundantes. La matriz del tejido primario presenta un grado de organización bajo (monorrefringente), constituyendo un tejido de tipo fibrolamelar, con lagunas de osteocítos de contorno circular. Mientras que dicho tejido, está pobremente vascularizado en la muestra extraída de la superficie anterior, el mismo presenta abundantes canales vasculares en la región posterior. La organización de los canales vasculares es predominantemente longitudinal tanto en la región anterior como posterior de la corteza. El número mínimo de LCDs contados en la muestra anterior es de 13 (trece) y se registran desde la región medular hasta la corteza, aunque en esta última el espacio entre ellas es mucho menor. La corteza anterior presenta además fibras de Sharpey, especialmente en la región más periférica del hueso. El número mínimo de LCDs contados en la muestra posterior es de 6 (seis) y se sitúan en la región más cortical de la muestra.

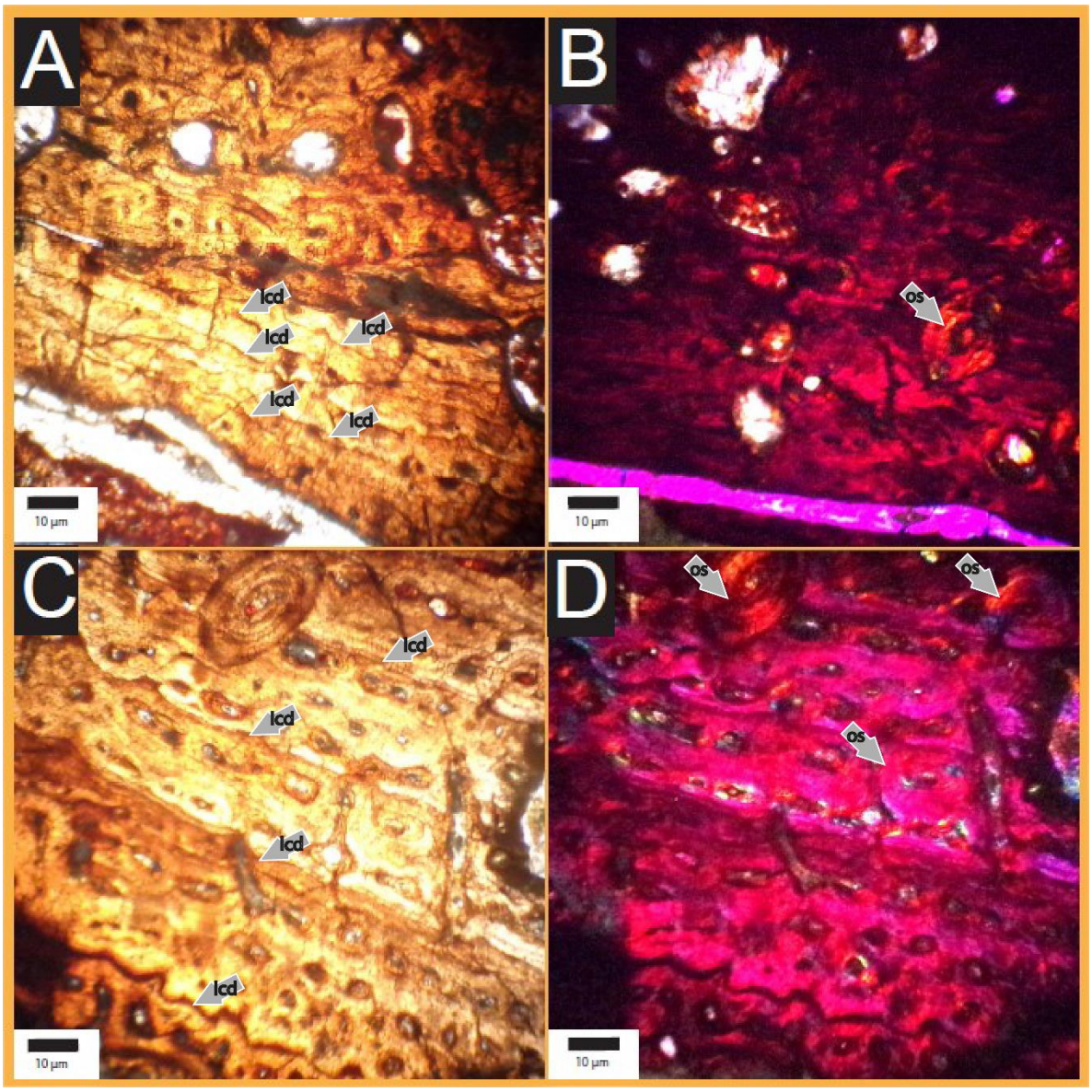


Figura 9.4. Cortes histológicos efectuados a la altura media de la diáfisis del fémur del ejemplar Holotipo de *Amargatitanis macni* (MACN PV N53); imágenes de la izquierda bajo luz normal, imágenes de la derecha bajo luz polarizada con filtro lambda. A y B, detalle del tejido cortical de la región anterior; C y D, detalle del tejido cortical de la región posterior. Abreviaturas: lcd, líneas de crecimiento detenido; os, osteonas secundarias.

Discusión

Estadío ontogenético

La paleohistología ha sido una herramienta ampliamente empleada para determinar el estadio ontogenético y la dinámica del crecimiento de las formas extintas. La misma se ha utilizado repetidamente en dinosaurios no-avianos, particularmente en sauropodomorfos, y los resultados obtenidos históricamente se los han comparado con formas actuales, tales como reptiles y aves (Sander, 2000; Klein y Sander, 2008; Lee y Werning, 2008; Hedrick et al., 2014; Waskow y Sander, 2014; Cerda et al., 2017). Por ejemplo, los estudios efectuados en reptiles actuales muestran que la madurez sexual es previa a la madurez somática, esto se ve reflejado en un claro cambio en la organización de las fibras intrínsecas (de pobre a bien organizadas) y/o un decrecimiento en el espaciamiento de marcas de crecimiento sucesivas. La microestructura ósea de los Sauropodomorpha es muy similar, por lo que se asume que es posible extrapolar dicha interpretación al citado clado de dinosaurios (Lee y Werning, 2008; Cerda et al., 2017).

A pesar de que no existen estructuras histológicas que pueden correlacionarse directamente con la maduración sexual, Sander (2000) propuso que dicho evento habría dado lugar a una disminución en la tasa de crecimiento del individuo, y por lo tanto, a una menor tasa de deposición de tejido óseo reflejada en el tipo de matriz y en la presencia de marcas de crecimiento (dicho patrón es ampliamente observado en tetrápodos actuales). De este modo, se interpreta que sendos individuos habrían alcanzado la madurez sexual. Considerando la propuesta de Klein y Sander, (2008), la histología de los individuos aquí estudiados indicaría un HOS 11; ya que presentan una alta tasa de remodelación ósea y una gran cantidad de líneas de crecimiento detenido, menos espaciadas en la parte más externa de la región cortical de las muestras. A su vez, la microestructura ósea de *A. macni* muestra un mayor grado de remodelación ósea y una mayor cantidad de LCDs más espaciados que en las muestras obtenidas de *A. cazaui*, por lo que el primer individuo representa un estadio ontogenético más avanzado. Dado que ambos carecen de "capa circunferencial externa", los individuos no habrían alcanzado la madurez somática, aunque no se descarta la posibilidad de que esta estructura pudo haber sido removida durante el muestreo o la preparación mecánica de los materiales.

En términos generales, la histología de los ejemplares Holotipo de *Amargasaurus cazaui* y *Amargatitanis macni* presentan una alta tasa de remodelación ósea y un alto

número de líneas de crecimiento detenido. Esta condición es similar a la identificada por Sander (2000), en los individuos asignados a *Dicraeosaurus sattleri* (specimen no. ab 19; O 3; ab 2; O 2; M 1) y *D. hansemanni* (dd 3032). No así, en el caso la tibia perteneciente al ejemplar Holotipo de *Suuwaseea emiliae* (ANS 21122), donde el grado de remodelación es considerablemente menor que en los individuos aquí presentados (Hedrick et al., 2014; fig. 3). Estos autores infieren un HOS 8-9 para ANS 21122 (siguiendo a Klein y Sander, 2008); basado en la presencia de osteones primarios bien formados, alta vascularización, eventuales osteones secundarios y la presencia de escazas líneas de crecimiento detenido.

Relación entre cambios histológicos y morfológicos durante la ontogenia

Cuando se trata de dilucidar el estadio ontogenético de un vertebrado fósil, generalmente los paleontólogos realizan estimaciones basadas en rasgos morfológicos o correlatos osteológicos externos, tales como el grado de fusión de las suturas craneales o el de las suturas neurocentrales de los elementos vertebrales. Estos cambios, no obstante, no se han vinculados con eventos específicos de la historia de vida de los individuos, tales como maduración sexual y/o maduración somática (Hofmann y Sander, 2014).

Las vértebras presacras correspondientes al ejemplar Holotipo de *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y las vértebras caudales del ejemplar Holotipo de *Amargatitanis macni* (MACN PV N53) presentan suturas neurocentrales fuertemente fusionadas. En base a trabajos previos efectuados en formas actuales y fósiles, se conoce que las suturas neurocentrales completamente cerradas generalmente ocurren en los especímenes completamente crecidos somáticamente, aunque también puede ocurrir en la maduración sexual (Carballido y Sander, 2013; Hofmann y Sander, 2014). De este modo se infiere que los rasgos que indican maduración esquelética (como la fusión completa de suturas neurocentrales en las vértebras) son adquiridos previamente a la maduración somatica (inferida por la formación de un sistema externo fundamental y definida como el detenimiento del crecimiento corporal completo).

Esqueletocronología

Una manera de estimar la edad en formas de vertebrados actuales, es a partir del conteo de marcas de crecimiento en los huesos apendiculares. En las formas fósiles, esta metodología puede ser más dificultosa, debido a la preservación de las muestras. Conocer la edad de los ejemplares fósiles permite dilucidar como se modifican ciertos caracteres en una especie determinada durante su ontogenia; y por lo tanto, reconocer el estado taxonómico de los ejemplares fosiles examinados (Sander, 2000; Klein y Sander, 2008; Lee y Werning, 2008; Hedrick et al., 2014; Waskow y Sander, 2014; Cerda et al., 2017).

Un rasgo particular de la histología de los neosaurópodos radica en la ausencia de marcas de crecimiento tales como annuli y LCDs en sus huesos apendiculares, al menos durante gran parte de la ontogenia (Cerda et al., 2017). Por esta razón, suele ser difícil estimar la edad en los individuos pertenecientes al citado grupo. Así, estudios previos llevados a cabo en macronarios basales, sostienen que las costillas dorsales son buenos elementos para realizar estimaciones de edad (Wascow y Sander, 2014). Los cortes efectuados en *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) soportan dicha hipótesis, ya que el número mínimo de LCDs identificadas en la costilla es de 7, mientras que en el húmero es de 4 y el fémur es de 5. Por lo que la costilla preservó un mayor número de LCDs respecto a los huesos largos.

Dinámica de crecimiento de los dicraeosauridae

Los saurópodos, han sido relacionados con un crecimiento rápido e ininterrumpido durante las primeras etapas de la ontogenia, esta dinámica de crecimiento, en muchos casos le permitió obtener a estas formas tamaños gigantescos. En etapas más tardías de la ontogenia, su crecimiento se habría vuelto cíclico (alternando periodos en los que el animal habría crecido, con ciclos donde no lo habría hecho) evidenciado en la histología a través de marcas de crecimiento (Cerda et al., 2017).

En términos generales, la histología indica que el crecimiento de los Dicraeosauridae habría sido similar al registrado previamente en individuos pertenecientes a otros clados de neosaurópodos (Sander, 2000; Hedrick et al., 2014; Waskow y Sander, 2014). En la presente contribución apoyamos las hipótesis previas que sostienen que los

individuos asignados a la familia Dicraeosauridae habrían tenido un crecimiento continuo durante las primeras etapas de la ontogenia. El mismo se habría vuelto cíclico en las etapas más tardías, soportado por marcas de crecimiento tales como LCDs y annuli y zonas.

Conclusiones

En el presente capitulo se estudió la histología ósea de dos dicraeosáuridos de Patagonia (*Amargasaurus cazaui* MACN-N 15 y *Amargatitanis macni* MACN PV N53). Sendos individuos no reflejan una maduración somática, aunque los resultados obtenidos sugieren que habrían alcanzado la madurez sexual. Además el presente estudio muestra que *Amargatitanis* MACN PV N53 representa un estadio ontogenético más avanzado que *Amargasaurus* MACN-N 15. En ambos individuos las suturas neurocentrales están completamente fusionadas, por lo que los datos histológicos indican que la maduración esquelética es previa a la maduración somática. Por otra parte, en el caso de MACN-N 15 (*Amargasaurus*) se encontró que las costillas dorsales son buenos elementos para hacer estimaciones de edad. Finalmente, la histología indica que el crecimiento de los Dicraeosauridae habría sido similar al registrado previamente en individuos pertenecientes a otros clados de neosaurópodos.

Bibliografía

Carballido, J.L. y Sander, P.M. 2013. 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, 335-387.

Carballido, J.L. Pol, D. Otero, A. Cerda, I.A. Salgado, L. Garrido, A.C. Ramezani, J. Cúneo, N.R. y Krause, J.M. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. Proc. R. Soc. B 284, 20171219.

Castanet J. Francillon H. Meunier F.J. y De Ricqlès A. 1993. Bone and individual aging. En: Brian K.H. (Ed.) Bone Growth-B, CRC. Press, Boca Raton, 245-283.

Cerda, I.A. Chinsamy, A. Pol, D. Apaldetti, C. Otero, A. y Powell, J.E. 2017. Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs. PLoS ONE 12, e0179707.

Chinsamy, A. 2005. The microstructure of dinosaur bones: deciphering biology through fine scale techniques. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 631-632.

Francillon Vieillot, H. de Buffrénil, V- Castanet, J. Géraudie, J. Meunier, F.J. Sire, J.Y. Zylberberg, L. y Ricqlès, A. 1990. Skeletal biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. In: Carter JG, editor. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. New York: Van Nostrand Reinhold 1, 471-548.

Geneser, F. 2003. Tejido esquelético. Histología. En: Bruel, A. Christensen, E. Jensen, J. y Qvortrup, K. (eds.) Editorial Panamericana. 263-297.

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, 295-304.

Hofmann, R. y Sander P.M. 2014. The first juvenile specimens of *Plateosaurus engelhardti* from Frick, Switzerland: isolated neural arches and their implications for developmental plasticity in a basal sauropodomorph. PeerJ 2, e458.

Klein, N. y Sander, M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. Paleobiology 34, 247-263.

Lee, A.H. y Werning, S. 2008. Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models. Proceedings of the Natural Academy of Science 105, 582-587.

Ricqlès, A. de Meunier, F.J. Castanet, J. y Francillon Vieillot, H. 1991. Comparative microstructure of bone. En: Hall, B.K. (ed) Bone. CRC, Boca Raton 1-78.

Sander, P.M. 2000. Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. Paleobiology 26, 466-488.

Upchurch, P. Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: Weishampel, D.B. Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.) The Dinosauria, Second Edition. Berkeley, University of California Press. 259-322.

Waskow, K. y Sander, P.M. 2014. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus sp.* (Sauropoda), Journal of Vertebrate Paleontology 34, 852-869.

Wedel, M.J. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 23, 344-357.

CAPÍTULO X: CONCLUSIONES GENERALES

La familia Dicraeosauridae presenta las siguientes sinapomorfías (Ver Apéndice 1): presencia de una prominente púa, dirigida ventralmente en el margen posteroventral del escamoso (**Carácter 60, estado 1**); presencia de una distintiva cresta nucal de disposición sagital en el supraoccipital (**Carácter 76, estado 1**); presencia de un foramen supraoccipital (**Carácter 77, estado 1**); presentar una sección transversal de la sínfisis del dentario de contorno subtriangular (**Carácter 107, estado 1**); presencia de una tuberosidad en la superficie labial del dentario, cercano a la sínfisis (**Carácter 108, estado 1**); presentar la esquina anterolateral de la fila de dientes del dentario desplazada labialmente, en vista oclusal (**Carácter 114, estado 1**); presentar una relación ancho/alto en vértebras cervicales menor a 0,5 (**Carácter 130, estado 0**); la presencia de pleurocelos simples en el centro de las vértebras cervicales anteriores (**Carácter 160, estado 0**); presencia de fosas neumáticas pares en la superficie ventral de vértebras cervicales anteriores (**Carácter 163, estado 1**); presencia de espinas neurales inclinadas anteriormente en vértebras cervicales medias (**Carácter 172, estado 1**); presentar vértebras cervicales medias y posteriores carentes de fosa lateral a la prezigapófisis (**Carácter 188, estado 0**); presencia de hemiespinas paralelas de las vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores (**Carácter 216, estado 1**).

A su vez, los Dicraeosauridae de Gondwana conforman un grupo natural caracterizado por presentar un diámetro máximo de la fenestra supratemporal menor a 1,2 veces el diámetro mayor del foramen magnum (**Carácter 73, estado 1**); espinas neurales en las vértebras cervicales medias considerablemente más altas que el arco neural (**Carácter 171, estado 2**); el ángulo recto entre las láminas postzigodiapofisial y espinopostzigapofisial en vértebras cervicales medias (**Carácter 173, estado 1**); espinas neurales bífidas al menos hasta la vértebra dorsal 9 (**Carácter 255, estado 2**); una hendidura de la línea media a lo largo de la superficie dorsal de la espina neural, en las vértebras dorsales posteriores (**Carácter 289, estado 1**); una expansión transversal distal de la ulna menor a 1,3 veces el ancho mínimo de la diáfisis (**Carácter 400, estado 0**); una relación entre la longitud del prefrontal en vista lateral / su altura mayor a 3 (**Carácter 488, estado 1**); y procesos paraoccipitales en vista dorsal al menos dos veces más largos que anchos (**Carácter 489, estado 1**).

Finalmente, los Dicraeosauridae de América del Sur son recuperados como un grupo monofilético (confirmando la hipótesis 2 propuesta en la presente Tesis) caracterizado por poseer prominentes quillas ventrales en las vértebras cervicales (**Carácter 136, estado 0)**; vértebras cervicales con espinas neurales bífidas con morfología cilíndrica en sus cúspides (**Carácter 145, estado 1**); la parapófisis en la vértebra dorsal 3 ubicada entre el borde anterior del centro vertebral y las prezigapófisis (**Carácter 251, estado 1**); y láminas espinopostzigapofisiales simples en las vértebras dorsales posteriores (**Carácter 286, estado 0**).

Las especies de Dicraeosauridae de Patagonia son reconocidas como válidas a partir de la identificación de nuevas combinaciones de caracteres que incluyen varios caracteres autapomórficos a saber:

Brachytrachelopan mesai es una especie de Dicraeosauridae del Jurásico Superior diagnosticada por la presencia de cuerpos vertebrales cervicales tan largos como altos; espinas neurales de las vértebras dorsales 2 y 3 con base recta y con el tercio proximal bruscamente inclinado hacia delante; espinas neurales bífidas con forma de "V" en sección transversal a la altura media y base, desde la vértebra dorsal 2 hasta la vértebra dorsal 6; las vértebras dorsales anteriores presentan un prominente hipósfeno de contorno similar a "media luna"; las vértebras dorsales posteriores presentan espinas neurales de morfología sigmoidea en vista lateral; la longitud del cuerpo vertebral de la vértebra dorsal 2 es mayor al de la vértebra dorsal 1; y la ausencia de lámina centroparapofisial posterior, en vértebras dorsales medias y posteriores

Pilmatueia faundezi es una especie de Dicraeosauridae del Cretácico Inferior diagnosticada por la presencia las vértebras cérvico-dorsales con crestas orientadas dorsoventralmente sobre la superficie anterior de la lámina centrodiapofisial anterior; vértebras dorsales posteriores con un par de profundas fosas, localizadas posteriormente a la base de la espina neural bífida, separadas por una delgada lámina sagital; vértebras cervicales medias con carillas articulares de las prezigapófisis pequeñas y divergentes dorsolateralmente en vista anterior; lámina horizontal interna en la fosa prezigapofisial centrodiapofisial de las vértebras cervicales; forámen y una prominente lámina en la superficie medial de las costillas cervicales medias; quilla ventral en vértebras cervicales medias bífida, en sentido anterior y posterior, formando una "X"; la presencia de una

lámina accesoria entre las láminas centrodiapofisial posterior y centroparapofisial posterior, en vértebras dorsales medias y posteriores; y la presencia de tres láminas infrahiposfenales, dos con disposición ventrolateral y una sagital, en vértebras dorsales medias y posteriores. Los resultados obtenidos recuperan a *Pilmatueia* más cercanamente relacionado con *Bajadasaurus*, que con los otros miembros de Dicraeosauridae, por lo que se rechaza la hipótesis 1 propuesta en esta Tesis.

Amargasaurus cazaui es una especie de Dicraeosauridae del Cretácico Inferior diagnosticada por la presencia de un surco estrecho que comunica las fosas parietal y postparietal, en el supraoccipital; una fosa postparietal al menos cinco veces más corta que la fosa parietal y visible dorsalmente; toberas del basioccipital fusionadas; vértebras cervicales anteriores con una espina neural bífida dirigida posteriormente, cuya altura supera al menos una vez la longitud del respectivo centro vertebral; vértebras cervicales medias con una fosa lateral de contorno elíptico, con una robusta lámina ósea dispuesta en dirección anteroventral-posterodorsal, que divide la cavidad en dos partes, una anterior más amplia y otra posterior más pequeña; primer espina neural simple ocurre en la vértebra dorsal 10, mucho más posteriormente que en otros dicraeosáuridos; fosa pequeña y somera de contorno triangular en la superficie lateral de la base del pedúnculo púbico del ílion; procesos basipterigoideos paralelos, en vista posteroventral; espinas neurales bífidas, dispuestas posterodorsalmente en vértebras cervicales medias; y la presencia de una lámina espinal accesoria en vértebras cervicales posteriores.

Amargatitanis macni es una especie de Dicraeosauridae del Cretácico Inferior diagnosticada por poseer las siguientes autapomorfías (marcadas por un asterisco), así como una única combinación de estados de caracteres: 1-vértebra caudal anterior con una profunda fosa prezigapofisial centrodiapofisial y portadora de una lámina vertical interna (*); 2-espina neural en vértebra caudal anterior dirigida anterodorsalmente (*); 3-astrágalo con una profunda fosa posterior en forma de media luna, que tiene tres forámenes (*); 4-cuarto trocánter bajo, localizado a la altuda media del fémur (compartido con otros flagellicaudados).

Los Dicraeosauridae son un grupo de dinosaurios saurópodos caracterizado por una reducción de la neumaticidad en el esqueleto axial, cuando se lo compara con otros

diplodocoideos. En las vértebras cervicales de las formas de dicraeosáuridos *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-002), se reconocieron estructuras internas de tipo camerada, mientras que en un ejemplar asignado al género *Dicraeosaurus* se identificó un patrón procamerado. Las estructuras internas identificadas en los dicraeosáuridos, difieren sustancialmente del patrón camelado presente en las vértebras cervicales de los diplodocoideos no-dicraeosáuridos. Por consiguiente, se confirma una reducción relativa de la neumaticidad en el esqueleto de los dicraeosáuridos y se infiere que existe variabilidad en el grado de desarrollo de las estructuras neumáticas dentro de la citada familia (rechazando la hipótesis 3 propuesta en la presente Tesis). Dicha variabilidad debe ser ponderada a la hora de establecer las relaciones filogenéticas dentro del clado y sus implicaciones paleobiológicas.

Finalmente, se estudió la microestructura ósea a través de cortes histológicos efectuados en dos ejemplares Holotipo de Dicraeosauridae: *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) y *Amargatitanis macni* (MACN Pv N53). Ambos individuos presentan una alta densidad de líneas de crecimiento detenido (LCDs) y carecen de un sistema externo fundamental, por lo que se infiere que no habrían alcanzado la maduración somática, aunque reflejarían el alcance de la madurez sexual. *Amargatitanis* (MACN PV N53) presenta una mayor cantidad de LCDs, por lo que indica un estadio ontogenético más avanzado que en *Amargasaurus* (MACN-N 15). Sendos individuos presentan suturas neurocentrales completamente fusionadas, por lo que la información histológica sugiere que la maduración esquelética es previa a la maduración somática. Particularmente, las muestras tomadas en *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15) sugieren, para los dicraeosáuridos, lo propuesto previamente para otros grupos de saurópodos, donde las costillas dorsales son buenos elementos para realizar estimaciones de edad.

Perspectivas futuras

El conocimiento de la osteologia obtenido en la presente Tesis, permitió indagar sobre problematicas relacionadas con la paleobiología de la familia Dicraeosauridae a través de un tema tranversal, como es la paleohistologia.

La adquisición de habilidades como la elaboración de cortes paleohistologicos realizados en los ejemplares Holotipo de *Amargasaurus* (MACN-N 15) y *Amargatitanis* (MACN PV N53) permitió profundizar en nuevas lineas de investigación, tales como el estudio de la dinámica y tasas de crecimiento, aplicado en formas fósiles. Este mismo estudio, será continuado en el marco de un proyecto postdoctoral, donde se realizará un muestreo taxonómico más amplio dentro de los Dicraeosauridae.

El estudio de la osteología detallada de los dicraeosáuridos de Argentina, despertó algunos interrogantes a cerca de las posibles explicaciones de su modo de vida, como la naturaleza funcional de la presencia de espinas neurales bifidas hipertrofiadas (carácter mas conspicuo del grupo y a su vez mas enigmático). La funcionalidad de estas estructuras y su aspecto en vida han sido objeto de discusión, aunque su naturaleza permanece incierta, interpretándose de diversas maneras (Paul, 1994; Bailey, 1997; Salgado y Bonaparte, 1991; Schwarz et al., 2007; Gallina et al., 2019).

Por un lado, la espina neural bífida de los dicraeosáuridos pudo haber estado cubierta por un estuche córneo que representaría una adaptación relacionada con la defensa. Está hipótesis parece poco probable, ya que se trata de estructuras extremadamente esbeltas que podrían romperse con facilidad, especialmente en las formas derivadas como *Amargasaurus* (MACN-N 15) y *Bajadasaurus* (MMCh-PV 75) cuyas espinas neurales presentan un grado de desarrollo extremo. Tambien se ha hipotetizado la presencia de una joroba que actuaba como un reservorio de grasas, en la región media comprendida entre cada hemiespína. Finalmente, se ha interpretado una estructura a modo de vela sobre el cuello y lomo, relacionada con funciones de termorregulación o exhibición sexual hacia las hembras. De este modo, tanto el aspecto en vida, como la potencial funcionalidad de la espina neural bífida en los Dicraeosauridae siguie siendo objeto de debate. Como prespectiva a futuro se propone analizar muestras de cortes histológicos que arrojen luz sobre los tipos tejidos blandos que habrían estado vinculados a las citadas estructuras y su disposición espacial.

Bibliografía

Bailey, J.B. 1997. Neural spine elongation in dinosaurs: sailbacks or buffalo-backs? J. Paleontol 71, 1124-1146.

Gallina, P.A. Apesteguía, S. Canale, J.I. y Haluza, A. 2019. A new long-spined dinosaur from Patagonia sheds light on sauropod defense system. Scientific Reports 9, 1392.

Paul, G.S. 1994. Dinosaur art and restoration notes: *Dicraeosaurs*. The Dinosaur Report 8.

Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae *Amargasaurus cazaui* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. Ameghiniana 28, 333-346.

Schwarz, D. Frey, E. y Meyer, C.A. 2007. Pneumaticity and soft−tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. Acta Palaeontologica Polonica 52, 167-188.

APÉNDICES

Apéndice 1: lista de caracteres

En la presente sección se muestra la lista de caracteres anatómicos analizada en esta Tesis. La misma consta de 492 caracteres distribuidos en 129 caracteres craneanos y 363 caracteres postcraneanos. A su vez, los diferentes estados que pueden tomar cada carácter se expresa entre paréntesis. Dicha lista de caracteres respeta una secuencia, tanto anatómica como topográfica, contando a su vez con subtítulos que indican las distintas regiones consideradas (ej. Cráneo, vértebras, cinturas, miembros, etc.), este tipo de ordenamiento le permitirá al lector realizar un seguimiento adecuado de lo que se está tratando. Los caracteres nuevos fueron anexados al final de la lista del apéndice 1, bajo el subtítulo "caracteres nuevos".

Cráneo

1- Margen anterior del premaxilar transicional con el proceso nasal. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 1).

2- Margen anterior del premaxilar transicional con el proceso nasal, posición del punto de inflexión en vista lateral. Cercano al foramen subnarinal (0); significativamente posterior al foramen subnarinal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 2).

3- Superficie externa del premaxilar. Sin surcos vasculares orientados anteroventralmente originados en una abertura en el contacto con el premaxilar (0); presenta los surcos vasculares (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017 carácter 3).

4- Forma del premaxilar en vista dorsal. Masivo, con un proceso ascendente proporcionalmente corto y distintivo (0); unidad simple, distinción entre el cuerpo y el proceso casi ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 4).

5- Ángulo entre los márgenes lateral y medial del premaxilar en vista dorsal. mayor a 40° (0); 17° - 40° (1); menor a 17° (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 5).

6- Borde posteroventral del proceso ascendente del premaxilar en vista lateral. Cóncavo (0); recto (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 6).

7- Borde posteroventral del proceso ascendente del premaxilar, orientación del punto más ventral. Vertical (0); inclinada posterodorsalmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 7).

8- Forma del proceso posterolateral y lateral del premaxilar. Carente de contacto en la línea media (0); presenta contacto en la línea media formando una marcada depresión (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 8).

9- Profundidad (dorsoventral) de la porción anterior del premaxilar. Homogénea o se amplía gradualmente (0); se ensancha mucho abruptamente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 9).

10- Posición del foramen subnarinal y del foramen maxilar anterior. Bien distanciado uno del otro (0); separados por una estrecha lámina ósea (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 10).

11- Maxilar, gran foramen anterior a la fosa preantorbital, separado por un estrecho puente óseo. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 11).

12- Maxilar, gran foramen anterior a la fosa preantorbital, separado por un estrecho puente óseo. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 12).

13- Localización del foramen maxilar anterior. Dispuesto dorsalmente, fuera del contacto premaxilar-maxilar (0); situado en el límite de contacto de premaxilar-maxilar (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 13)

14- Maxilar, canal que conecta la fenestra antorbital y la fosa preantorbital. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 14).

15- Maxilar, extensión posterior del proceso dorsal: anterior o coincide con el proceso posterior (0); extendiéndose posteriormente al posterior proceso (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 15).

16- Contacto maxilar-cuadradoyugal. Pequeño o ausente (0); amplio (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 16).

17- Fosa preantorbital. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 17).

18- Fosa preantorbital, si está presente. Con bordes difusos (0); tapada por una delgada y distintiva cresta (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 18).

19- Fenestra preantorbital. Reducida o ausente (0); presente, ocupando al menos el 50 de la fosa preantorbital (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 19).

20- Diámetro máximo de la fenestra antorbital. Menor al 90% del diámetro máximo de la órbita (0); mayor o igual al 90% del diámetro máximo de la órbita (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 20).

21- Extensión anterior de la fenestra antorbital. Restringido posteriormente a la fosa preantorbital (0); alcanza dorsalmente la fosa preantorbital (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 21).

22- Forma del margen dorsal de la fenestra antorbital. Recto o convexo (0); cóncavo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 22).

23- Posición de las narinas externas. Retraídas al nivel de las órbitas, inclinadas lateralmente (0); retraídas en una posición entre las órbitas, inclinadas dorsalmente o dorsolateralmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 23).

24- Máximo diámetro de las narinas externas. Más corto que el diámetro máximo de la órbita (0); más largo que el diámetro máximo de la órbita (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 24).

25- Forma del margen medial del prefrontal. Sin una distintiva proyección anteromedial (0); curva distintiva que encierra la esquina anterolateral del frontal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 25).

26- Tamaño del proceso posterior prefrontal. Pequeño, no se proyecta lejos de la sutura frontal-nasal (0); elongado, próximo al parietal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 26).

27- Forma del proceso posterior del prefrontal. Recto (0); con forma de gancho (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 27).

28- Contacto en la línea media de los frontales (sínfisis). Sutura distinguible (0); fusionado en individuos adultos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 28).

29- Longitud anteroposterior del frontal. Largo, mayor a 1,4 veces el ancho transversal mínimo (0); corto, menor a 1,4 veces el ancho transversal mínimo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 29).

30- Forma de la sutura frontal-nasal. Plana o levemente encorvada en sentido anterior (0); con forma de "V", dirigida posteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 30).

31- Muesca anterior distintiva entre los dos frontales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 31).

32- Superficie dorsal de los frontales. Sin surcos pares dispuestos anterodorsalmente (0); surcos presentes, se extienden en el nasal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 32).

33- Borde lateral de los frontales en vista dorsal. Recto (0); fuertemente cóncavo (1). Carácter 31 (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 33).

34- Contribución del frontal con el margen dorsal de la órbita (medido en línea recta en vista lateral). Menor a 1,5 veces la contribución del prefrontal (0); al menos 1,5 veces la contribución del prefrontal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 34).

35- Margen lateral libre del frontal. Rugoso (0); suave (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 35).

36- Contribución del frontal con el margen de la fenestra supratemporal. Presente (0); ausente, frontal excluido del margen de la fosa (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 36).

37- Posición de la región medial de la sutura frontal-parietal. Cercana al borde anterior de la fenestra supratemporal (0); cercana al borde posterior de la fenestra supratemporal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 37).

38- Foramen pineal entre los frontales y parietales. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 38).

39- Punto más anterior de la órbita. Anterior a la fenestra infratemporal lateral (0); coincidiendo o posteriormente a la fenestra infratemporal lateral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 39).

40- Longitud anteroposterior del margen ventral de la órbita. Amplio, con el margen orbital subcircular (0); reducido, con un margen orbital agudo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 40).

41- Proceso posterior postorbital. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 41).

42- Contribución del yugal con la fenestra antorbital. Reducido o ausente (0); amplio, bordeando aproximadamente un tercio de su perímetro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 42).

43- Contacto del yugal con el ectopterigoides. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 43).

44- Proceso posteroventral del yugal. Corto y amplio (0); estrecho y alargado (1). Carácter 42 se podria mejorar un poquito, es algo ambiguo (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 44).

45- Proceso dorsal del yugal. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 45).

46- Espolón del yugal se proyecta anterodorsalmente a la fenestra antorbital. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 46).

47- Posición del extremo anterior del cuadradoyugal. Posterior a la medialínea de la órbita (0); en el margen anterior de la órbita o más allá (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 47).

48- Ángulo entre el proceso anterior y dorsal del cuadradoyugal. Menor o igual a 90º, de manera que el eje es vertical (0); mayor a 90º, con el eje dirigido posterodorsalmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 48).

49- Proceso anterior del lagrimal. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 49).

50- Porción dorsal de la eminencia lateral del lagrimal. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 50).

51- Forma de la porción dorsal de la eminencia lateral del lagrimal. Protuberancia superficial (0); con forma de espolón proyectado lateralmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 51).

52- Forma de la superficie articular del cuadrado. Cuadrangular en vista ventral, orientado transversalmente (0); aproximadamente triangular (1); esbelta, superficie en forma de media luna con proceso medial dirigido anteriormente (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 52).

53- Borde transversal corto en el lado posterior de la rama ventral del cuadrado, cercano a la superficie articular de la mandíbula inferior. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 53).

54- Profundidad de la fosa del cuadrado. Superficial (0); profundamente invaginada (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 53).

55- Segunda fosa superficial medial al reborde pterigoideo en el eje cuadrado. Ausente (0); presente, profundizándose hacia el extremo anterior (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 55).

56- Margen dorsal del cuadrado. Cóncavo, tal que el reborde pterigoideo es distinto del eje cuadrado (0); recto, sin una clara distinción de la extensión posterior del reborde pterigoideo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 56).

57- Extremo posterior del cuadrado. Corto y robusto (0); elongado y esbelto (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 57).

58- Extensión anterior del escamosal. Restringido a la región postorbital (0); se extiende mucho más allá del margen posterior de la órbita (1); se extiende más allá del margen anterior de la órbita (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 58)

59- Contacto escamosal-cuadradoyugal. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 59).

60- Margen posteroventral del escamoso. Suave, con una proyección ventral corta y roma (0); con una prominente púa, dirigida ventralmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 60).

61- Contribución del parietal en la fenestra supratemporal. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 62).

62- Porción del parietal que contribuye en el techo del cráneo, longitud anteroposterior/ancho transversal. Amplia, mayor al 50% (0); estrecha, 7-50% (1); prácticamente no existe, menor al 7% (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 63).

63- Parietal, distancia que separa la fenestra supratemporal. Menor a 1,5 veces la longitud del eje largo de la fenestra supratemporal (0); al menos 1,5 veces la longitud del eje largo de la fenestra supratemporal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 64).

64- Borde dorsal del proceso posterolateral del parietal en vista posterior. Recto y orientado ventrolateralmente, de manera que la fenestra supratemporal está ligeramente orientada posteriormente (0); convexo, de manera que el postorbital y la fenestra supratemporal no son visibles (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 65).

65- Altura (dorsoventral) del proceso occipital del parietal. Bajo, igual o menor al diámetro del forámen magnum (0); alto, casi el doble del diámetro del forámen magnum (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 66).

66- Extremo distal del proceso occipital del parietal. Orientado ventrolateralmente, de manera que el borde dorsolateral es recto o convexo (0); curvo lateralmente, de manera que el borde dorsolateral se convierte en cóncavo distalmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 67).

67- Borde horizontal del parietal distintivo, separando la porción dorsal de la posterior. Ausente (0); presente, delimitando una distintiva fosa por debajo del borde (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 68).

68- Foramen postparietal. ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 69).

69- Cara posterior del proceso paraoccipital (popr). Suave-plana (0); con un borde longitudinal a lo largo del proceso paraoccipital, extendiéndose desde la esquina dorsomedial a la ventrolateral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 70).

70- Extremo distal del proceso paraoccipital. Expandido verticalmente (0); no expandido (borde dorsal y ventral subparalelo), (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 71).

71- Extremo distal del proceso paraoccipital en vista lateral. Recto (0); curvo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 72).

72- Fenestra supratemporal. Presente y amplia (el diámetro anteroposterior es al menos el 5% del ancho del occipital), (0); ausente o reducida (el diámetro anteroposterior es menor al 5% del ancho del occipital), (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 73).

73- Diámetro máximo de la fenestra supratemporal. Mayor a 1.2 veces el diámetro máximo del foramen magnum (0); menor a 1.2 veces el diámetro mayor del foramen magnum (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 74).

74- Margen anterodorsal del supraoccipital. Cóncavo internamente, asociado a un canal que se extiende ventralmente en la superficie interior (0); recto (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 75).

75- Extensión dorsal del supraoccipital. Alto, de manera que el borde dorsolateral es fuertemente sinuoso (0); bajo, con el borde dorsolateral recto (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 76).

76- Cresta nucal sagital del supraoccipital. Amplia, pero pobremente desarrollada (0); estrecha y distintiva (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 77).

77- Foramen del supraoccipital (foramen occipital externo) cercano al contacto con el parietal. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 78).

78- Tamaño de la crista prootica. Rudimentaria (0); expandida lateralmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 79).

79- Superficie articular del cóndilo occipital en vista dorsal. Con un estrecho cuello condilar (0); continuo, carece de cuello condilar (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 80).

80- Contribución del basioccipital en el borde dorsal del cuello condilar occipital. Presente y amplio, aproximadamente 1/3 del borde dorsal entero (0); recudido o ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 81).

81- Distancia desde la base del cóndilo occipital hasta la base del tubérculo basal en vista lateral. Corta, el área del medio con forma de “U” en vista lateral (0); larga, con una porción plana entre el cóndilo occipital y el tubérculo basal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 82).

82- Depresión en el área posterolateral del basioccipital, entre el foramen magnum y el tubérculo basal. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 83).

83- Foramen subcondilar (entre el cóndilo occipital y el tubérculo basal). Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 84).

84- Forma del tubérculo basal. Globular (0); con bordes afilados (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 85).

85- Ancho del tubérculo basal. Menor a 1,3 veces el ancho del cóndilo occipital (0); 1,3 a 1.85 veces el ancho del cóndilo occipital (1); mayor a 1,85 veces el ancho del cóndilo occipital (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 86).

86- Tubérculo basal. Distintivo del basipterigoideos (0); reducido a un leve bulto en la superficie ventral del basipterigoideos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 87).

87- Forma de la superficie posterior del tubérculo basal. Convexa (0); plana (1); levemente cóncava (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 88).

88- Superficie posteroventral del tubérculo basal. Continua (0); marcada por un abrupto borde transversal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 89).

89- Ángulo del eje del tubérculo basal. Paralelo (0); formando un ángulo y apuntando hacia el cóndilo occipital (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 90)

90- Borde anterior del tubérculo basal. Recto o convexo (0); cóncavo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 91).

91- Tubérculo basal en vista posterior. Inclinado ventrolateralmente (0); ventral, formando una línea horizontal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 92).

92- Foramen que separa en dos al tubérculo basal. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 93).

93- Receso basiesfenoides/ basipterigoideos. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 94).

94- Procesos basipterigoideos. Ampliamente divergente, mayor a 60º (0); intermedio, de 31º a 60º (1); estrechamente divergentes, menor a 31º (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 95).

95- Orientación de los procesos basipterigoideos. Mayor a 75º respecto al techo del cráneo, normalmente perpendicular (0); ángulo menor al 75º del techo craneano, normalmente a 45º aprox. (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 96).

96- Relación entre la longitud y el ancho transversal basal de los procesos basipterigoideos. Menor a 4 (0); entre 4 y 7 (1); mayor a 7 (2). (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 97).

97- Área entre los procesos basipterigoideos y el rostrum del paraesfenoides. Es una región subtriangular ligeramente cóncava (0); forma una profunda cavidad a modo de ranura que pasa posteriormente entre la base de los procesos basipterigoideos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 98).

98- Orientación de la porción más proximal de los procesos basipterigoides. Procesos no paralelos (0); paralelos entre sí (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 99).

99- Extremo distal de los procesos basipterigoideos en vista posteroventral. Divergentes (0); paralelos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 100).

100- Expansión lateral del extremo distal de los procesos basipterigoideos. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 101).

101- Surco en el borde dorsal del rostrum del paraesfenoides. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 102).

102- Foramen óptico. Par (0); impar (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 103).

103- Forma del contacto palatobasal. Pterigoides con pequeña faceta (0); con una faceta con forma de gancho orientada dorsomedialmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 104).

104- Posición del borde transversal del pterigoides (proceso ectopterigoides). Entre la órbita y la fenestra antorbital (0); anterior a la fenestra antorbital (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 105).

105- Articulación anterior del vómer. Maxilar (0); premaxilar (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 106).

106- Forma del margen anteroventral del dentario. Redondeado suavemente (0); proceso triangular proyectado fuertemente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 107).

107- Forma de la sección cruzada de la sínfisis del dentario. Rectangular y largo (0); subtriangular, estrechándose hacia el extremo ventral (1); subcircular (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 108).

108- Tuberosidad en la superficie labial del dentario, cercano a la sínfisis. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 109).

109- Esquina anterolateral del dentario. No se expande lateralmente (más allá de la rama mandibular), (0); expandido más allá de la rama mandibular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 110).

110- Eminencia coronoidea de la mandíbula. Expresada fuertemente, por encima de la porción de dientes (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 111).

111- Foramen surangular. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 112).

112- Fenestra mandibular externa. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 113).

113- Forma del hocico en vista dorsal (índice premaxilar-maxilar). Menor al 67% (0); 67-85% (1); mayor al 85% (2). (ver index PMI en Whitlock et al., 2010). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 114).

Dientes

114- Forma de la fila de dientes en vista oclusal. Siguiendo la curvatura del dentario (0); la esquina anterolateral de la fila de dientes desplazada labialmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; 115).

115- Longitud de la fila de dientes. Restringida anteriormente a la órbita (0); restringida anteriormente a la fenestra antorbital (1); restringido anteriormente al foramen subnarinal (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 116).

116- Número de dientes por dentario. Mayor a 17 (0); 10-17 (1); 9 o menos (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 117).

117- Número de dientes de reemplazamiento por alveolo. 3 o menos (0); 4 o más (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 118).

118- Oclusión de los dientes corona a corona. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 119).

119- Forma de la faceta de desgaste de los dientes. Con forma de V (0); planar (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 120).

120- Patrón oclusal de los dientes. Facetas de desgaste pares (0); facetas simples (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 121).

121- Valores de SI (longitud de la corona/ ancho mesiodistal) para la corona de los dientes. Menor a 3,4 (0); 3,4 o mayores (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 122).

122- Orientación de la corona de los dientes. Ligeramente alineados anterolingualmente, superposición de coronas dentales (0); alineados a lo largo del eje de la mandíbula, coronas no superpuestas (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 123).

123- Forma de la sección transversal en la mitad de la corona de los dientes. Forma de "D" (0); cilíndricarácter (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 124).

124- Orientación relativa de los dientes respecto al eje largo de la mandíbula. Perpendicular (0); orientados anteriormente (1); orientado posteriormente (2). (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 125).

125- Surcos longitudinales en la superficie lingual de los dientes. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 126).

126- Espesor del esmalte asimétrico labiolingualmente en dientes. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 127).

127- Dentículos marginales en los dientes. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 128).

POSTCRÁNEO

Vértebras cervicales

128- Bifurcación de la espina neural en las vértebras presacras. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 129).

129- Número de vértebras cervicales. <13 (0); 14–15 (1); 16 o más (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 130).

130- Relación ancho/alto en vértebras cervicales. Menor a 0,5 (0); 0.5–1,5 (1); mayor a 1,5 (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 131).

131- Neumatoporos en vértebras cervicales (pleurocelos). Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 132).

132- Neumaticidad interna en vértebras cervicales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 133).

133- Desarrollo de la neumaticidad interna en vértebras cervicales. Con cavidades simples y grandes (0); con numerosas cavidades pequeñas y complejas (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 134).

134- Pequeña fosa en la esquina posteroventral de las vértebras cervicales, posteroventral al pleurocelo. Ausente (0); superficial, elongada anteroposteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 135).

135- Quilla ventral en la línea media del centro en vértebras cervicales. Prominente (0); reducida a una simple cresta (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 136).

136- Surco longitudinal en la superficie ventral de las vértebras cervicales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; 137).

137- Proyección posterior en los procesos transversos de vértebras cervicales. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 138).

138- Extensión de la lámina centrodiapofisial posterior en vértebras cervicales. Restringida anteriormente (0); ubicada por debajo del extremo posterior del canal neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 139).

139- Segunda lámina centrodiapofisial posterior corta uniéndose con la diapófisis en vértebras cervicales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 140).

140- Foramen en el sector dorsal de la lámina postzigodiapofisial en la parte anterior de la espina neural de vértebras cervicales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 141).

141- Epipófisis en vértebras cervicales. Reducida o ausente (0); pronunciada (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 142).

142- Epipófisis neumatizadas en vértebras cervicales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 143).

143- Bifurcación de las espinas neurales en vértebras cervicales. Las tres primeras cervicales (0); todas las cervicales medias (1); las cervicales medias y posteriores (2); solo las cervicales posteriores (3). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 144).

144- Espina neural simple en vista anterior/posterior en vértebras cervicales. Con bordes laterales paralelos (0); extremo distal expandido lateralmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 145).

145- Cúspide de las espinas neurales cervicales bífidas. Comprimidas lateralmente (0); redondeadas (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 146).

146- Extremo distal del proatlas. Redondeado (0); estrecho y elongado (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 147).

147- Labio anteroventral en el atlas. Ausente, el borde anterior del atlas es recto en vista lateral (0); presente, el borde anterior del atlas es cóncavo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 148).

148- Foramen entre los procesos ventrolaterales posteriores del atlas. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 149).

149- Proceso anteromedial de la neurapófisis del atlas. Pobremente desarrollada (0); fuertemente desarrollada (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 150)

150- Pequeño espolón que sobresale lateralmente en la base de la neurapófisis del atlas. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 151).

151- Neurapófisis del atlas. Se estrecha gradualmente a lo largo de su longitud (0); conserva el mismo ancho en toda su longitud (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 152).

152- Neurapófisis del atlas. sin foramen (0): con foramen (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 153).

153- Fosa neumática en el borde ventrolateral del centro del axis, situada posteriormente a la parapófisis. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 154).

154- Lámina preespinal en el axis. De ancho constante (0); con una tuberosidad en su extremo anterior expandida transversalmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 155).

155- Lámina postespinal del axis. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 156).

156- Espina neural de axis. Proyectada más allá del borde posterior del centro (0); alcanza el borde posterior el centro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 157).

157- Relación entre la altura total de las vértebras cervicales anteriores / longitud del centro vertebral. < 0,9 (0); 0,9-1,2 (1); > 1,2 (2) (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 158).

158- Longitud del centro de las vértebras cervicales 2 y 3. Incremento de longitud moderado CV3 <1,3 × CV 2 (0); incremento de longitud considerable CV 3 al menos 1,3 × CV 2 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 159).

159- Borde posterior del cóndilo anterior del cuerpo, en vértebras cervicales anteriores. Inclinado anteriormente (0); inclinado posteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 160).

160- Pleurocelo en el centro de las cervicales anteriores. Simple (0); dividido (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 161).

161- Pleurocelo atravesado por uno o dos forámenes grandes, en vértebras cervicales anteriores y medias. Ausente (0); presente, cercarácter de la línea media del centro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 162).

162- Cresta longitudinal en la superficie ventral de vértebras cervicales anteriores. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 163).

163- Fosas neumáticas pares en la superficie ventral de vértebras cervicales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 164)

164- Lámina preespinal en vértebras cervicales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 165) .

165- Pleurocelo atravesado por uno o dos forámenes grandes, en vértebras cervicales anteriores y medias. Ausente (0); presente, cercarácter de la línea media del centro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 166).

166- Desarrollo de la lámina espinoprezigapofisial en la base de la prezigapófisis, en vértebras cervicales anteriores y medias. Prominente (0); reducida a una cresta ancha o totalmente interrumpida (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 167).

167- Altura de la espina neural en vértebras cervicales anteriores y medias. Alta, proyectada por encima del nivel de las postzigapófisis (0); termina en el nivel de las postzigapófisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 168)..

168- Fosa elongada dorsoventralmente en la superficie lateral de la espina neural en vértebras cervicales anteriores y medias (fosa espinodiapofisial). Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 169).

169- Relación entre la longitud del cuerpo/altura de la cara posterior en vértebras cervicales medias. 2,5–3,2 (0); 3,3–4,4 (1); 4,5 o más (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 170).

170- Pre-epipófisis en vértebras cervicales medias. A la altura de la prezigapófisis (0); considerablemente anterior a la prezigapófisis, formando un espolón (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 171). Observación: Tschopp et al. (2015) definen la pre-epipófisis como una rugosidad o cresta por debajo de la prezigapófisis que conecta con la prdl anteriormente.

171- Altura de la espina neural en vértebras cervicales medias. Menor a la altura del arco neural (0); similar a la altura del arco neural (1); considerablemente más alta que el arco neural (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 172).

172- Orientación de la espina neural en vértebras cervicales medias. Vertical (0); inclinada anteriormente (1); inclinada posteriormente (2). (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 173).

173- Ángulo entre las láminas postzigodiapofisial y espinopostzigapofisial en vértebras cervicales medias. Agudo (0); ángulo recto (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 174).

174- Pleurocelos divididos en cervicales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 175).

175- Subdivisiones de los pleurocelos en cervicales medias y posteriores. dividido en un sector anterior y uno posterior por un septo óseo (0); dividido en tres o más excavaciones laterales resultando en una morfología compleja (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 176).

176- Neumatización en la superficie lateral del centro en vértebras cervicales medias y posteriores. Desarrollada, pleurocelo dividido sobre la mitad del medio (0); reducida, con una fosa sobre la parapófisis, si está presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 177).

177- Pleurocelo extendiéndose en la superficie dorsal de la parapófisis en vértebras cervicales medias y posteriores. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 178).

178- Cresta longitudinal en la superficie ventral de vértebras cervicales medias y posteriores. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 179).

179- Quilla ventral en vértebras cervicales medias. Simple (0); bífida, conectando posterolateralmente los bordes ventrolaterales del centro (1); bífida, en sentido anterior y posterior formando una cruz (2). (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 180).

180- Fosa situada en la superficie ventral del cuerpo separada por una quilla, en vértebras cervicales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 181).

181- Borde lateral, posterior a la parapófisis en vértebras cervicales medias y posteriores. Continuo (0); marcado por un profundo surco extendiéndose anteroposteriormente a lo largo del borde (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 182).

182- Tuberosidad rugosa en la esquina anterodorsal del lado lateral del cuerpo en vértebras cervicales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 183).

183- Reborde longitudinal en la parte posterior del margen lateroventral del centro en vértebras cervicales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 184).

184- Superficie articular de las prezigapófisis en vértebras cervicales medias y posteriores. Plana (0); fuertemente convexa transversalmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 185).

185- Pre-epipófisis en vértebras cervicales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 186).

186- Extremo anterior de la lámina espinoprezigapofisial en vértebras cervicales medias y posteriores. Vertical (0); fuertemente inclinada en sentido lateral, a veces techando una fosa lateral (1); (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 187).

187- Fosa lateral en la prezigapófisis de vértebras cervicales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 188).

188- Fosa lateral a la prezigapófisis en vértebras cervicales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 189).

189- Fosa prezigapofisial centrodiapofisial en vértebras cervicales medias y posteriores. subdividida en dos cavidades por una cresta (0); varias láminas accesorias subdividen la fosa en varias particiones pequeñas (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 190).

190- Lámina centroprezigapofisial en vértebras cervicales medias y posteriores. Simple (0); dividida dorsalmente, con ambas divisiones conectando con la prezigapófisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 191).

191- Procesos transversos en vértebras cervicales medias y posteriores. Lámina centrodiapofisial posterior (pcdl) y lámina postzigodiapofisial (podl) se reúnen en la base del proceso transverso (0); pcdl y podl no se reúnen anteriormente, la fosa postzigapofisial centrodiapofisial se extiende sobre la cara posterior del proceso transverso (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 192).

192- Lámina horizontal accesoria en el centro de la fosa espinodiapofisial en vértebras cervicales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 193).

193- Lámina centrodiapofisial posterior (pcdl) en vértebras cervicales medias y posteriores. Simple (0); bifurcada hacia el extremo anterior (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 194).

194- Lámina centropostzigapofisial (cpol) en vértebras cervicales medias y posteriores. Simple (0); dividida, con la parte medial conectando la lámina intrapostzigapofisial (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 195).

195- Lámina intrapostzigapofisial proyectada posteriormente al margen posterior del arco neural, formando una prominente proyección subrectangular en vista lateral, en vértebras cervicales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 196).

196- Fosa postzigodiapofisial centrodiapofisial y fosa espinopostzigapofisial en vértebras cervicales medias y posteriores. Separadas (0); conectadas por un forámen (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 197).

197- Longitud del centro sin contar el cóndilo/altura del centro en vértebras cervicales medias y posteriores (índice de elongación EI). Menor a 2,0 (0); 2,0–2,6 (1); mayor a 2,6 (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 198).

198- Quilla ventral en vértebras cervicales posteriores. Situada anteriormente (0); restringida a la región posterior del centro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 199).

199- Prezigapófisis en vértebras cervicales posteriores. Coinciden o están por delante del cóndilo del centro (0); se sitúan por detrás del cóndilo articular del centro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 200).

200- Margen posterior de la cara articular de la prezigapófisis en vértebras cervicales posteriores. Confluente con la postzigapófisis (0); bordeado por un surco conspicuo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 201).

201- Lámina espinoprezigapofisial en vértebras cervicales posteriores. Continua (0); desarrollada como una proyección, por debajo de la espina neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 202).

202- Lámina lateral accesoria conectando las láminas postzigodiapofisial y espinoprezigapofisial en vértebras cervicales posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 203).

203- Lámina accesoria en la fosa postzigapofisial centrodiapofisial con el borde libre mirando lateralmente, en vértebras cervicales posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 204).

204- Lámina accesoria en la fosa postzigapofisial centrodiapofisial con el borde libre mirando posteriormente, en vértebras cervicales posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 205).

205- Postzigapófisis en vértebras cervicales posteriores. Coinciden o terminas posteriormente al borde posterior del centro (0); terminan anteriormente al borde posterior del centro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 206).

206- Lámina intrapostzigapofisial (tpol) en vértebras cervicales posteriores. Conectada directamente con el techo del canal neural (0); conectada con una lámina vertical con el techo del canal neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 207).

207- Epipófisis en vértebras cervicales posteriores. Transversalmente comprimidas (0); dorsoventralmente comprimidas (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 208).

208- Lámina espinal accesoria en vértebras cervicales posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 209).

209- Fosa elongada dorsoventralmente en la superficie lateral de la espina neural en vértebras cervicales posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 210).

210- Borde horizontal rugoso por debajo de la cuspide de la espina neural en su superficie lateral. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 211).

211- Superficie media de la espina neural bífida en vértebras cervicales posteriores. Presenta una lámina que conecta la base con la cúspide de la espina (0); suave (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 212).

212- Espina neural en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores. Vertical (0); inclinada anteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 213).

213- Lámina prezigodiapofisial de aspecto rugoso en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 214).

214- Lámina preespinal en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 215

215- Tubérculo medio en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 216).

216- Orientación de la espina neural bífida en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores. Divergente (0); paralela o convergente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 217).

217- Divergencia de las espinas bífidas en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores. Amplia (0); estrecha, distancia de la cúspide de las hemiespinas igual al ancho del canal neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 218).

218- Proyección anterior de la diapófisis con la prezigapófisis adyacente, en vértebras cervicales posteriores, dorsales anteriores y medias. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 219).

219- Longitud de las costillas cervicales. Largas, alcanzando posteriormente el extremo posterior del centro (0); cortas, no alcanzan el extremo posterior del centro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 220).

220- Longitud de las costillas cervicales. Superpuestas a varios centros posteriores (0); se extiende no más que la vértebra subsiguiente en la secuencia (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 221).

221- Posición relativa de la costilla cervical en el centro. No se proyecta por debajo del centro (0); se proyecta por debajo del centro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 222).

222- Espolón proyectado posteriormente en el borde dorsolateral de las costillas cervicales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 222).

223- Tubérculo de costillas cervicales anteriores y medias. Casi vertical (0); dirigido hacia arriba y atrás (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 224)

224- Proceso anterior de las costillas cervicales posteriores. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 225).

225- Proceso anterior de las costillas cervicales posteriores. Mucho más largo anteroposteriormente que alto en dirección dorsoventral (0); reducido a un proceso corto o ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 226).

226- Proceso anterior en costillas cervicales posteriores. Redondeado en vista lateral (0); con una punta aguda en vista lateral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 227).

227- Proceso subtriangular redondeado en vista lateral (posteroventral al tubérculo), en costillas cervicales posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 228).

228- Eje de las costillas cervicales posteriores. Casi rectas y dirigidas hacia atrás y un poco hacia arriba (0); en la misma dirección, pero con la parte distal hacia abajo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 229).

Vértebras dorsales

229- Número de vértebras dorsales. 13 o más (0); 11 ó 12 (1); 10 (2); 9 (3). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 230).

230- Longitud del centro de las vértebras dorsales (sin contar el cóndilo). Permanece aproximadamente el mismo largo en toda la secuencia (0); acortándose posteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 231).

231- Desaparición de la opistocelia en vértebras dorsales, con un prominente cóndilo. Entre la dorsal 2 y la dorsal 3 (0); entre la dorsal 3 y la dorsal 4 o más posteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 232).

232- Pleurocelos en vertebras dorsales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 233).

233- Neumaticidad interna en el centro de las vértebras dorsales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 234).

234- Estructuras neumáticas en el centro de las vértebras dorsales. Simple, con grandes espacios de aire (1); compleja, el interior del centro con pequeños espacios de aire (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 235).

235- Cámaras neumáticas pares situadas dorsolateralmente al canal neural de vértebras dorsales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 236).

236- Orientación de los procesos transversos en vertebras dorsales. Horizontal o levemente inclinado dorsalmente (0); mayor a 30º de inclinación en sentido dorsal desde la horizontal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 237).

237- Lámina espinoprezigapofisial en vértebras dorsales con espina neural simple (no bífida). Separada a lo largo de toda su longitud (0); junta distalmente formando una lámina preespinal simple (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 238).

238- Lámina espinodiapofisial en vértebras dorsales. Lámina siguiendo la curvatura de la espina neural y la diapófisis en vista anterior (0); no sigue la curvatura de la espina neural y la diapófisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 239).

239- Fosa en la línea media de la espina neural de vértebras dorsales (con espina no bífida). Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 240).

240- Extremo dorsal de la lámina postespinal en vértebras dorsales. Plana o convexa transversalmente (0); cóncava transversalmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 241).

241- Transición de espinas bífidas a simples en vértebras dorsales. Gradual (0); abrupto (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 242).

242- Articulación hipósfeno-hipantro en vértebras dorsales. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 243).

243- Primera aparición del hipósfeno en vértebras dorsales. En la dorsal 3 (0); en la dorsal 4 en adelante (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 244).

244- Lámina infrahiposfenal en vértebras dorsales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 245).

245- Longitud del centro de las vértebras dorsales 1 y 2. dorsal 1 > dorsal 2 (0); dorsal 2 > dorsal 1 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 246).

246- Localización del pleurocelo en las primeras vértebras dorsales. Ocupando la parte anterior y media del centro (0); ocupando la parte posterior del centro (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 247).

247- Pleurocelo en las primeras dorsales anteriores. Se vuelven más grandes a lo largo de la serie (0); se vuelven más pequeños a lo largo de la serie (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 248).

248- Quilla ventral en vértebras dorsales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 249).

249- Posición de los procesos transversos en vértebras dorsales anteriores. Alto, considerablemente por encima del borde dorsal del cótilo posterior (0); bajo, aproximadamente al mismo nivel del borde dorsal del cótilo posterior (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 250).

250- Forma de superficie medial de las hemiespinas, de las vértebras dorsales anteriores. Amplio y redondeado (0); estrecho y con forma de "V" (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 251).

251- Parapófisis en la vértebra dorsal 3. Se encuentra en la parte superior del centro (coincide con ella), (0); se encuentra entre la parte superior del centro y las prezigapófisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 253).

252- Pleurocelo en el centro de las vértebras dorsales anteriores y medias. Situado enteramente en el cuerpo (0); invadiendo los pedicelos del arco neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 254).

253- Forma del hipósfeno en vértebras dorsales anteriores y medias. Romboidal (0); laminar (1); triangular (2). (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 255).

254- Altura tomada por encima de las postzigapófisis (espina neural) / altura por debajo del pedicelo en el arco neural de vértebras dorsales medias. 2.1 o mayor (0); menor a 2.1 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 256).

255- Forma de la espina neural en vértebras dorsales. Simple, la forma bífida no se extiende más allá de la tercera v. dorsal (0); bífida hasta la cuarta, pero no pasa la v.

dorsal 6 (1); espina neural bífida al menos hasta la v. dorsal 9 (2). (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 257).

256- Lámina accesoria oblicua que conecta la lámina postespinal con la lámina espinopostzigapofisial en vértebras dorsales medias. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 258).

257- Pleurocelo en el cuerpo de las vértebras dorsales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 259).

258- Lámina vertical que divide el pleurocelo en vértebras dorsales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 260).

259- Altura del arco neural en vértebras dorsales medias y posteriores, tomada por debajo de las postzigapófisis (pedicelo) dividido la altura del cótilo posterior. <0,8 (0); 0,8 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 261).

260- Lámina prezigoparapofisial en vértebras dorsales medias y posteriores. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 262).

261- Localización de la parapófisis en vértebras dorsales medias y posteriores. Posterior al borde anterior del centro (0); por encima del borde anterior del centro, o desplazado anteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 263).

262- Lámina centroparapofisial anterior en vértebras dorsales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 264).

263- Lámina centroparapofisial posterior en vértebras dorsales medias y posteriores. Ausente (0); presente, (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 265).

264- Lámina centroparapofisial posterior en vértebras dorsales medias y posteriores. Lámina simple (0); lámina doble (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 266).

265- Lámina accesoria en la región entre las láminas centrodiapofisial posterior y centroparapofisial posterior en vértebras dorsales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 267).

266- Lámina accesoria que une el hipósfeno con la base de la lámina centrodiapofisial posterior en vértebras dorsales posteriores y medias. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 268).

267- Lámina centropostzigapofisial en vértebras dorsales medias y posteriores. Simple (0); dividida, con una lámina lateral conectando con la lámina centrodiapofisial posterior (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 269).

268- Neumatoporos infradiapofisiales entre las láminas centrodiapofisial anterior y posterior, en vértebras dorsales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 270).

269- Longitud de los procesos transversos en vértebras dorsales medias y posteriores. Cortos (0); largos, proyectados más de 1,3 veces la anchura del cótilo posterior (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 271).

270- Borde dorsal de los procesos transversos en vértebras dorsales posteriores y medias. Recto o curvo ventralmente en el extremo distal (0); con una protuberancia dorsal bien desarrollada (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 272).

271- Largo anteroposterior de la espina neural en vertebras dorsales medias y posteriores. Respetando aproximadamente el mismo largo en toda la espina (0); estrechándose dorsalmente, de manera que sea triangular en vista lateral; con la base aproximadamente dos veces más larga que el extremo distal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 273).

272- Lámina accesoria orientada anterodorsalmente que surge desde la lámina spdl hacia la espina neural en vértebras dorsales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 274).

273- Amplitud del extremo distal de la espina neural en vértebras dorsales medias y posteriores. Mucho más estrecha transversalmente que anteroposteriormente (0); igual o más amplia transversalmente que anteroposteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 275).

274- Proceso aliforme triangular en la espina neural de las vértebras dorsales medias y posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 276).

275- Proyección lateral del proceso aliforme triangular en la espina neural de las vértebras dorsales medias y posteriores. No supera lateralmente las postzigapófisis (0); alcanza o supera lateralmente el nivel de las postzigapófisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 277).

276- Relación entre la longitud del centro/altura de la superficie articular posterior, en vértebras dorsales posteriores. 1,0 o mayor (0); corto, menor a 0,1 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 278).

277- Relación anchura/altura de la superficie articular posterior en vértebras dorsales. 1,0 o menor (0); mayor a 1,0 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 279).

278- Forma del cuerpo vertebral en vértebras dorsales posteriores. Anficélico (0); levemente opistocélico (1); fuertemente opistocélico (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 280).

279- Forma del pleurocelo en vértebras dorsales posteriores. Oval o circular (0); subtriangular con vértice dorsal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 281).

280- Altura por encima de las postzigapófisis (espina neural), dividido la altura del pedicelo hacia abajo, en vértebras dorsales posteriores. Menor a 3,1 (0); 3,1 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 282).

281- Fosa parapofisial centrodiapofisial en vértebras dorsales posteriores. Relativamente somera (0); profunda y triangular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 283).

282- Lámina espinoprezigapofisial en vértebras dorsales posteriores. Ausente o muy reducida (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 284).

283- Postzigapófisis en vértebras dorsales posteriores. Casi horizontales, de manera que el ángulo que forman es grande (0); carillas articulares oblicuas, con un ángulo casi de 90º (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 285).

284- Hipósfeno-hipantro en vértebras dorsales posteriores. Bien desarrollado (0); pobremente desarrollado (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 285).

285- Lámina espinopostzigapofisial en dorsales posteriores. Simple (0); dividida (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 287).

286- Lámina espinopostzigapofisial medial en dorsales posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 288).

287- Base de la espina neural (por encima de los procesos transversos) en dorsales posteriores. Más larga que ancha (0); tan larga como ancha (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 289).

288- Orientación de la espina neural en dorsales posteriores. Vertical (0); inclinada anteriormente (1); inclinada posteriormente (2). (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 290).

289- Hendidura de la línea media a lo largo de la superficie dorsal de la espina neural en vértebras dorsales posteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 291).

290- Altura de la espina neural en dorsales posteriores y/o sacras. Menor a dos veces la longitud del centro (0); 2-3 veces la longitud del centro (1); más de tres veces la longitud del centro (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 292).

291- Cabeza de las costillas dorsales. Área entre el tubérculo y el capítulo plana (0); puente oblicuo que conecta el borde medial y lateral en la base de la cabeza de la costilla (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 293).

292- Neumatoporos en costillas dorsales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 294).

293- Orientación del tubérculo en costillas dorsales medias. Se extiende fuera del eje de la costilla (0); sigue la dirección recta del eje de la costilla (1); sigue la curvatura medial del eje de la costilla (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 295).

Vértebras sacras

294- Número de vértebras sacras. 4 (0); 5 (1); 6 (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 296).

295- Pleurocelo en el centro de las vértebras sacras. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 297).

296- Superficie ventral de la costilla III sacra. Suave (0); con un puente óseo oblicuo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 298).

297- Cara lateral de la espina neural en vértebras sacras. Solo con la lámina espinodiapofisial bien desarrollada (0); con una lámina accesoria que conecta la spdl y la lámina preespinal o postespinal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 299).

298- Lámina espinodiapofisial en sacras. Reducida (no conecta con la diapófisis) o ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 300).

299- Lámina espinodiapofisial en sacras. Paralelas unas con otras (0); convergen en la cúspide de la espina neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 301).

Vértebras caudales

300- Depresión elípticarácter entre la lámina espinal lateral y la lámina postespinal en vértebras caudales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 302).

301- Extremo distal de la espina neural de contorno triangular, en vértebras caudales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 303).

302- Forma de la espina neural en vértebras dorsales posteriores, sacras y caudales anteriores en vista anteroposterior. Rectangular en la mayor parte de su extensión (0); con forma de pétalo, extendiéndose transversalmente a través del 75% de su longitud y luego se estrecha (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 304).

303- Forma del cuerpo de la primera vértebra caudal. Procélicarácter (0); anfipláticarácter (1); opistocélicarácter (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 305).

304- Sección transversal del centro de las caudales más anteriores. Con el margen ventral redondeado (0); con el margen ventral agudo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 306).

305- Fosas neumáticas en el centro de las vértebras caudales más anteriores. Reducida o ausente (0); con grandes pleurocelos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 307).

306- Fosas neumáticas adicionales en la esquina posterodorsal del centro en las vértebras caudales más anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 308).

307- Forma de los procesos transversos de las vértebras caudales más anteriores. Triangular, estrechándose distalmente (0); con forma de ala (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 309).

308- Forma de las costillas de las vértebras caudales más anteriores, transición de forma de ala a normal. Entre Cd 1 y Cd 2 (0); Cd 4 y Cd 5 (1); Cd5 y Cd 6 (2); Cd 6 y Cd 7 (3); Cd 7 y Cd 8 o posteriormente (4). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 310).

309- Lámina accesoria que conecta las prezigapófisis con las postzigapófisis en vértebras caudales más anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 311).

310- Altura de la espina neural de las vértebras caudales más anteriores. Menor a 1,5 veces la altura del centro (0); 1,5 veces la altura del centro o más (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 312).

311- Lámina lateral de la espina neural en las vértebras caudales más anteriores. Presenta la mimas anchura en toda su extensión (0); se expande en dirección anteroposterior hacia el extremo distal y se vuelve más rugosa (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 313).

312- Forma del centro vertebral en las caudales anteriores (excluyendo la primera). Anfipláticarácter o anficélicarácter (0); procélica/distopláticarácter (1); levemente procélicarácter (2); procélicarácter (3). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 314).

313- Superficie ventral del centro vertebral de caudales anteriores. Sin forámenes situados irregularmente (0); forámenes irregulares presentes en algunas vértebras caudales anteriores (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 315).

314- Pneumatoporos en el centro vertebral de vértebras caudales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 316).

315- Pneumatoporos en el centro vertebral de vértebras caudales anteriores. Restringidos a forámenes (0); grandes cámaras o fosas (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 317).

316- Pneumatoporos en el centro vertebral de vértebras caudales anteriores. Desaparecen en la vértebra caudal 15 (0); llegan hasta la 16 o más posteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 318).

317- Longitud del centro de las vértebras caudales anteriores. Similar respectivamente entre las primeras 20 (0); aproximadamente el doble entre las primeras 20 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 319).

318- Articulación zigapofisial cóncava-convexa en vértebras caudales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 320).

319- Pre-epipófisis ventrolateral a la carilla articular de las prezigapófisis en vértebras caudales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 321).

320- Procesos transversos de las vértebras caudales anteriores. Superficie ventral dirigida lateralmente o ventralmente (0); dirigida dorsalmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 322).

321- Láminas diapofisiales anteriores (acdl-prdl) de los procesos transversos en vértebras caudales anteriores. Reducida o ausente (0); presente y bien definida (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 323).

322- Forma de las láminas centrodiapofisiales anteriores en vértebras caudales anteriores. Simple (0); dividida (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 324).

323- Láminas diapofisiales posteriores de los procesos transversos (pcdl, podl) en vértebras caudales anteriores. Reducidas o ausentes (0); presentes y bien definidas (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 325).

324- Procesos transversos expandidos anteroposteriormente en vértebras caudales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 326).

325- Relación entre el ancho máximo mediolateral máximo y la longitud anteroposterior de la espina neural en vértebras caudales anteriores. Menor a 1,0 (0); 1,0 o más (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 327).

326- Lámina espinoprezigapofisial en vertebras caudales anteriores. ausente o presente como pequeñas crestas que desaparecen rápidamente en el margen anterolateral de la espina neural (0); presente, se extiende hacia la cara lateral de la espina neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 328).

327- Contacto entre las láminas espinoprezigapofisial y espinopostzigapofisial en vértebras caudales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 329).

328- Lámina preespinal en vértebras caudales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 330).

329- borde anterior engrosado de la lámina prespinal, en vértebras caudales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 331).

330- Lámina preespinal en vértebras caudales anteriores. Terminar en o debajo del margen dorsal de la espina neural (0); se proyecta por encima de la espina neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 332).

331- Lámina postespinal en vértebras caudales anteriores. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 333).

332- Lámina postespinal o rugosidad de la espina neural en vértebras caudales anteriores. Terminar en o debajo del margen dorsal de la espina neural (0); se proyecta por encima de la espina neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 334).

333- Borde hiposfenal en vértebras caudales anteriores. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 335).

334- Forma de la espina neural en las vértebras caudales anteriores. Simple (0); levemente bifurcada (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 336).

335- Relación entre el ancho mediolateral máximo y ancho mediolateral mínimo, de la espina neural en vértebras caudales anteriores. < 2,0 (0); 2,0 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 337).

336- Expansión lateral del extremo distal de la espina neural de vértebras caudales anteriores. Gradual, se expande a través del último tercio de la espina neural (0); abrupto, restringido al cuarto distal de la espina neural (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 338).

337- Cresta ventrolateral en vértebras caudales anteriores y medias. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 339).

338- Agujero longitudinal en la superficie ventral del cuerpo vertebral en las vértebras caudales anteriores y medias. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 340).

339- Profundidad del agujero ventral, en el cuerpo vertebral de vértebras caudales anteriores y medias. Somera, 10mm o menos (0); profunda, más de 10mm. (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 341).

340- Relación entre la longitud del centro y la altura posterior, en vértebras caudales medias. < 1,7 (0); 1,7 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 342).

341- Superficie lateral del cuerpo vertebral en vértebras caudales medias. Sin cresta longitudinal a la altura media (0); cresta longitudinal presente, con centro hexagonal en vista anteroposterior (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 343).

342- Forma de la superficie articular del centro vertebral en vértebra caudales medias. Cilíndrico (0); cuadrangular (1); trapezoidal (2); con margen ventral plano y bordes laterales redondeados (3). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 344).

343- Superficie ventral del cuerpo vertebral en vista lateral, en vértebras caudales medias. Levemente curvado (0); porción mayor recta, con expansiones en ambos extremos para formar las facetas de los chevrones restringidas aproximadamente al último cuarto de la longitud del centro vertebral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 345).

344- Superficie articular posterior en vértebras caudales medias. Cóncava (0); plana (1); convexa (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 346).

345- Arcos neurales de las vértebras caudales medias. En el punto medio del cuerpo vertebral, con proyecciones iguales en ambos extremos (0); en la mitad anterior del centro vertebral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 347).

346- Prezigapófisis en vértebras caudales medias. Libre (0); interconectadas por una lámina ósea creando una fosa triangular, junto con la lámina espinoprezigapofisial (1); interconectadas por una lámina delimitando medialmente una fosa elípticarácter (2). (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 348).

347- Posición de las prezigapófisis en vértebras caudales medias. Coinciden o superan el borde anterior del centro (0); por detrás del borde anterior del centro vertebral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 349).

348- Orientación de la espina neural en vértebras caudales medias. Dispuesta posteriormente (0); vertical (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 350).

349- Extremo anterior de la cúspide de la espina neural, en vértebras caudales medias. Suave (0); con una proyección anterodorsal, de manera que el borde anterior de la espina neural es levemente cóncavo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 351).

350- Superficie articular del cuerpo vertebral en vértebras caudales medias y posteriores. Más alto que ancho o equidistante (0); más ancho que alto (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 352).

351- Espina neural de las vértebras caudales medias y posteriores. La cúspide de la espina neural supera el borde posterior de las postzigapófisis (0); la cúspide de la espina neural coincide con el borde posterior de las postzigapófisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 353).

352- Espina neural en vértebras caudales medias y posteriores. Dirigida posteriormente, superando más del 50% del centro vertebral subsiguiente (0); corta, no se extiende más allá del borde posterior del centro vertebral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 354).

353- Posición de las prezigapófisis en vértebras caudales posteriores. Coincide o supera el borde anterior del cuerpo vertebral (0); no alcanza el borde anterior del cuerpo vertebral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 355).

354- Forma de la superficie articular del centro en vértebras caudales distales. Platicélico (0); biconvexo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 356).

355- Relación entre la altura y longitud del centro vertebral en vértebras caudales distales. < 4,0 (0); 4,0-6,5 (1); > 6,5 (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 357).

356- Número de vértebras caudales distales biconvexas. 10 o menos (0); más de 30 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 358).

357- Ultimas costillas caudales. Caudal 12 o anteriormente (0); caudal 13 (1); caudal 14 (2); caudal 15-17 (3); caudal 18 o posteriormente (4). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 359).

358- Foramen en costillas caudales. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 360).

359- Canal hemal cerrado mediante un puente óseo. Ausente en algunos (0); presente en todos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 361).

360- Canal hemal cerrado mediante un puente óseo. Presente en algunos (0); ausente en todos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 362).

361- Chevrones con proyecciones anterior y posterior. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 363).

362- Cresta medial en la superficie anterior de los chevrones. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 364).

363- Cresta en el borde posterior del vástago de los chevrones en vista lateral. Continuo (0); con forma escalonada (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 365).

364- Superficie lateral de los chevrones anteriores y medios. Suave (0); marcado por una cresta horizontal justo debajo de las superficies de articulación (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 366).

365- Fosa en la superficie medial del extremo proximal de los chevrones medios. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 367).

366- Longitud anteroposterior de los chevrones. Corto, cercarácter del 50% de la longitud del cuerpo vertebral (0); largo, similar al centro vertebral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 368).

Cintura escapular

Escápula

367- Longitud de la escapula/ amplitud mínima de la hoja escapular. > 5.5 (0); 5.5 o menor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 369).

368- Longitud del acromion/longitud escapular. > 0,54 (0); 0,46-0,54 (1); < 0,46 (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 370).

369- Angulo de la hoja escapular, respecto al coracoides. > 80° (0); 80° o menor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 371).

370- Angulo entre el borde acromial y la lámina distal. < 70° (0); 70°-81° (1); > 81° (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 372).

371- Parte dorsal del margen posterior del proceso acromial escapular. Convexo o recto (0); concavidad con forma de U (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 373).

372- Posición del proceso acrimial de la escapula. Situado próximo al nivel glenoideo (0); situado próximo al punto medio de la hoja escapular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 374).

373- Área posterior a la cresta acromial y la lámina escapular distal. Escavada (0); plana, o levemente convexa (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 375).

374- Superficie glenoidea escapular, orientación. Relativamente plana u orientada lateralmente (0); medialmente cóncava (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 376).

375- Forma del borde acromial en vista lateral. Recto (0); cóncavo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 377).

376- Proceso dorsal distinto cercarácter del extremo distal del borde acromial de la hoja escapular. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 378).

377- Forma del borde ventral de la hoja escapular en vista lateral. Recto (0); curvo ventralmente, hacia su extremo distal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 379).

378- Escapula. Sin cicatriz muscular, distal a la región glenoidea (0); con cicatriz muscular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 380).

379- Proyección subtriangular en la porción anterior del borde ventral de la hoja escapular. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 381).

380- Expansión del extremo distal de la hoja escapular. Amplio, al menos 2 veces el ancho más estrecho del eje en vista lateral (0); estrecho, menos de 2 veces (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 382).

381- Forma del extremo distal de la hoja escapular. Con esquinas dorsal y ventral, distintivas (0); redondeado (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 383).

Coracoides

382- Forma del margen anteroventral del coracoides. Redondeado (0); rectangular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 384).

383- Profundo surco infraglenoideo en el coracoides. Reducido o ausente (0); distintivo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 385).

Placa esternal

384- Forma de las placas esternales. Semicircular u oval (0); subtriangular con el borde posterior ensanchado (1); elípticarácter con el margen ventral cóncavo (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 386).

385- Borde en la superficie ventral de la placa esternal. Ausente (0); amplio y somero, o elongado y prominente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 387).

386- Extremo anterior de la placa esternal. Expandido dorsoventralmente (0); plano, no expandido (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 388).

387- Borde posterior de las placas esternales. Convexo (0); recto (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 389).

Miembros anteriores

388- Relación de la longitud de los miembros anteriores respecto a los miembros posteriores. 0,76 o mayor (0); menor a 0,76 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 390).

389- Relación húmero a fémur. < 0,7 (0); 0,7-0,76 (1); 0,77-0,89 (2); > 0,90 (3). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 391).

Húmero

390- Índice de robustez del húmero. Grácil (menor a 0,27) (0); medio (0,28-0,32) (1); robusto (mayor a 0,33). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 392).

391- Torcedura de la diáfisis del húmero. Menor o ausente (0); alta, superficie distal al menos a 40º respecto a la superficie proximal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 393).

392- Forma de la sección transversal de la diáfisis del húmero. Circular, relación distancia transversal/anteroposterior de 1,5 o menos (0); elíptica, relación distancia transversal/anteroposterior mayor a 1,5 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 394).

393- Esquina proximolateral del húmero pronunciada. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 395).

394- Expansión proximal del húmero. Simétrico (0); asimétrico, esquina proximomedial más pronunciada que la próximolateral (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 396).

395- Extremo proximal del húmero expandido lateralmente en vista anterior-posterior. Expandido, margen lateral cóncavo (0); no expandido (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 397).

396- Tubérculo rugoso y prominente en el centro de la porción proximal cóncava de la superficie anterior del húmero. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 398).

Ulna

397- Longitud ulna/húmero. < 0,65 (0); 0,66-0,76 (1); > 0,76 (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 399).

398- Proceso condilar proximal de la ulna. Subigual en longitud (0); con el brazo anterior más largo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 400).

399- Ángulo formado entre la rama anterior y lateral de la superficie articular anterior de la ulna. 90º (0); agudo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 401).

400- Expansión transversal distal de la ulna. Leve, < 1,3 veces el ancho mínimo del eje (0); amplio, 1,3 veces el ancho mínimo del eje, o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 402).

Radio

401- Diámetro máximo del extremo proximal del radio, dividido su longitud máxima. < 0,3 (0); 0,3 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 403).

402- Radio, superficie articular distal para la ulna. Reducida y suave (0); bien desarrollada, con uno o dos bordes longitudinales distintivos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 404).

403- Orientación del cóndilo distal del radio en vista anterior. Perpendicular, a menos de 15 ° respecto al eje largo de la diáfisis (0); al menos 15º respecto al eje de la diáfisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 405).

404- Amplitud distal del radio. <1.8 la amplitud de la diáfisis (0); al menos 1.8 veces la amplitud de la diáfisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 406).

Carpo y Metacarpo

405- Número de huesos carpales. 3 o más (0); 2 (1); 1 o menos (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 407).

406- Carpales. como bloques (0); como discos comprimidos proximodistalmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 408).

407- Forma de los metacarpianos. Extendido (0); delimitado, con ejes subparalelos y superficies articulares que se extienden a la mitad de su longitud (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 409).

408- Forma de la superficie articular proximal de los metacarpianos. Curva, formando un ángulo recto (0); con forma de “U” (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 410).

409- Relación entre el metacarpiano más largo y el radio. < 0,40 (0); 0,40 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 411).

410- Longitud del metacarpiano I. más corto que el IV (0); más largo que el IV (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 412).

411- Relación entre la altura dorsoventral y el ancho mediolateral del extremo proximal del metacarpiano I. < 1,8 (0); 1,8 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 413).

412- Robustez del metacarpiano III (longitud/ancho transversal distal). Robusto, <2,9 (0); intermedio, 2,9-3,5 (1); esbelto, > 3,5 (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 414).

413- Superficie articular proximal del metacarpiano V. Igual o más pequeño que (0); más largo que la superficie articular proximal de los metacarpianos III y IV (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 415).

Falange manual

414- Lámina ósea que se proyecta desde el margen proximoventral de la falange manual I-1. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 416).

Cintura pélvica

Ilion

415- Relación entre la altura del ilion sobre el pedúnculo púbico y su longitud anteroposterior. <0,40 (0); 0,40 o más (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 417).

416- Forma del proceso preacetabular del ilion. Puntiagudo, o acuñado (0); con el margen anterior semicircular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 418).

417- Orientación del extremo anterior del proceso preacetabular del ilion en vista dorsal. Dirigido anterolateralmente (0); dirigido lateralmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 419).

418- Ángulo conformado entre el borde ventral del lóbulo ilíaco anterior y la superficie anterior del proceso púbico. 90º (0); ángulo agudo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 420).

419- Forma del margen dorsal del ilion. Plano (0); semicircular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 421).

420- Punto más alto sobre el margen dorsal del ilion. Posterior a la base del proceso púbico (0); anterior a la base del proceso púbico (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 422).

421- Relación entre la longitud del pedúnculo púbico con su ancho lateromedial. > 0,80 (0); 0,80 o menos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 423).

422- Fosa lateral de contorno triangular en la base del pedúnculo púbico del ilion. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 424).

423- Tubérculo prominente en la región postacetabular del ilion. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 425).

Púbis

424- Desarrollo del proceso ambiens del pubis. Pequeño, no diferenciado del borde anterior del pubis (0); evidente, pero no desarrollado (1); prominente, con forma de gancho (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 426).

425- Longitud del contacto puboisquiático del pubis. Menor al 0,41 de la longitud total del pubis (0); 0,41 o mayor que la longitud total del pubis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 427).

426- Participación del pubis en el acetábulo. Igual o mayor a la del isquion (0); menor que la del isquion (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 428).

Isquion

427- Superficie articular acetabular del isquion. Mantiene su ancho en toda su extensión (0); es más estrecho transversalmente en su región central y se expande en las articulaciones con el ilion y pubis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 429).

428- Margen acetabular del isquion en vista lateral. Plano (0); cóncavo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 430).

429- Pedunculo iliaco del isquion. pedúnculo ilíaco recto o ensanchado en curva suave distalmente (0); estrecho, con forma de “cuello” (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 431).

430- Articulación del isquion para el pubis/ longitud anteroposterior del pedicelo púbico. < 1,5 (0); 1,5 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 432).

431- Cicatriz muscular en el extremo proximal del isquion. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 433).

432- Fosa lateral en la diáfisis del isquion. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 434).

433- Forma del eje distal del isquion. Con forma de lámina, con profundidad medial y lateral similar (0); triangular, el espesor del eje isquiático aumenta medialmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 435).

434- Forma de la sección transversal de los ejes distales isquiáticos. Con forma de V, con un ángulo de aproximadamente 50º uno respecto al otro (0); plano, casi coplanar (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 436).

435- Expansión transversal del eje isquiático distal. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 437).

436- Expansion posterodorsal del extremo distal del isquion. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 438).

Miembros posteriores

Fémur

437- Índice de robustez del fémur. Grácil <0,22 (0); intermedio, 0,22-0,25 (1); robusto > 0,25 (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 439).

438- Tuberosidad lateral del fémur. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 440).

439- Forma del margen lateral de la diáfisis femoral. Recto (0); el tercio próximal dirigido medialmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 441).

440- Forma de la sección transversal del fémur. Similar al diámetro anteroposterior (0); 125-150% del diámetro anteroposterior (1); al menos 185% del diámetro anteroposterior (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 442).

441- Posición del punto más alto de la cabeza femoral en vista anterior. Por encima del punto de máxima curvatura del borde ventral de la cabeza femoral (0); desplazado lateralmente, por encima de la porción principal del eje (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 443).

442- Superficie ventral de la cabeza femoral. Confluente con el eje (0); escalonado (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 444).

443- Máximo espesor anteroposterior de la diáfisis del fémur. Menos que, o igual a la mitad anteroposterior de los cóndilos distales (0); mayor a la mitad anteroposterior de los cóndilos distales (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 445).

444- Foramen nutricio en la superficie anterior de la diáfisis del fémur. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 446).

445- Borde prominente en la superficie posterior del fémur, entre el trocánter mayor y la cabeza femoral. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 447).

446- Cuarto trocánter del fémur. No visible anteriormente (0); prominente, visible anteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 448).

447- Cuarto trocánter del fémur. Presente, como un borde bajo (0); extremadamente reducido, como virtualmente ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 449).

448- Posición del cuarto trocánter del fémur. Desplazado distalmente (0); en la mitad proximal de la diáfisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 450).

449- Forma de los cóndilos distales del fémur. Superficie articular restringida a la porción distal (0); expandida hacia la región anterior del fémur (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 451).

Tibia

450- Longitud tibia/fémur < 0,68 (0); 0,68 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 452).

451- Forma de la superficie articular proximal de la tibia. Subcircular o comprimida transversalmente (0); comprimida anteroposteriormente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 453).

452- Forma de la superficie articular proximal de la tibia. Subrectangular o suboval (0); subtriangular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 454).

453- Cresta transversal corta en la superficie anteromedial del extremo distal de la tibia. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 455).

454- Cresta cnemial de la tibia en vista anterior. Redondeada (0); subtriangular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 456).

455- Superficie posterior de la cresta cnemial de la tibia. Suave (0); con un distintivo trocánter fibular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 457).

456- Borde lateral del extremo proximal de la tibia forma una proyección, posterior a la cresta cnemial. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 458).

Fíbula

457- Extremo proximal con cresta dirigida anteromedialmente que se extiende detrás de la cresta cnemial de la tibia. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 459).

458- Inserción del M. iliofibularis en la tibia. Localizado en la mitad de la diáfisis (0); localizado por encima de la mitad de la diáfisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 460).

Astrágalo

459- Morfología del astrágalo en vista anterior. Rectangular (0); en forma de cuña, estrechando medialmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 461).

460- Dimensiones del astrágalo en vista dorsal. Se ensancha medialmente o no cambia de ancho (0); se estrecha medialmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 462).

461- Longitud proximodistal / anchura transversal del astrágalo. < 0,55 (0); 0,55 o mayor (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 463).

462- Relación entre ancho mediolateral/ longitud anteroposterior del astrágalo. 1,6 o mayor (0); < 1,6 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 464).

463- Longitud del proceso ascendente del astrágalo. limitado a dos tercios anteriores del ancho anteroposterior del astrágalo (0); se extiende más allá de dos tercios del ancho anteroposterior del astrágalo (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 465).

464- Faceta fibular del astrágalo. Dispuesta lateralmente (0); dispuesta posterolateralmente, con el margen anterior visible en vista posterior (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 466).

465- Proceso óseo dirigido lateralmente, subyace al extremo distal de la fibula. Presente (0); ausente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 467).

466- Esquina dorsomedial del astrágalo en vista posterior. Corta y prominente (0); larga y estrecha (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 468).

Calcáneo

467- Calcáneo. Comprimido proximodistalmente (0); globular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 469).

Metatarso

468- Relación de la longitud proximodistal del metatarsiano I al metatarsiano V. 1,0 o mayor (0); < 1,0 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 470).

469- Superficie dorsal-anterior del metatarsiano I. Sin forámenes (0); varios forámenes presentes (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 471).

470- Orientación del eje transversal de la superficie articular proximal del metatarsiano I. ángulo próximo a 15º (0); perpendicular al eje de la diáfisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 472).

471- Robustez del metatarsiano I (ancho transversal proximal/máxima longitud). Grácil < 0,8 (0); robusto, 0,8 o más (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 473).

472- Orientación del eje transversal de la superficie articular distal del metatarsiano I. dorsomedialmente al eje de la diáfisis (0); perpendicular al eje de la diáfisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 474).

473- Proyección posterolateral del cóndilo distal del metatarsiano I. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 475).

474- Proyección distolateral del metatarsiano I. pequeña y despuntado, no se proyecta considerablemente lateral al borde dorsal de la superficie articular distal (0); prominente y puntiagudo, alcanzando más lateralmente que el borde dorsal de la superficie articular distal (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 476).

475- Rugosidad en los márgenes medios laterales de los metatarsianos I-III, próximos al extremo distal. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 477).

476- Robustez del metatarsiano II (anchura transversal media proximal y distal/ máxima longitud). Esbelto, <0,53 (0); intermedio, 0,53-0,65 (1); robusto, >0,65 (2). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 478).

477- Margen lateral del metatarsiano II en vista proximal. Cóncavo (0); recto (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 479).

478- Rugosidad en el margen dorsolateral del metatarsiano II, cerca del extremo distal. Superficial (0); bien desarrollada, se extiende hasta el centro de la diáfisis (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 480).

479- Proyección posterolateral del cóndilo distal del metatarsiano II. Ausente (0); presente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 481).

480- Contorno de la superficie articular proximal del metatarsiano IV. Con un distintivo borde cóncavo posterolateralmente (0); subtriangular (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 482).

481- Forma de la superficie articular proximal del metatarsiano V. Triangular (0); romboidea (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 483).

482- Relación entre el ancho mediolateral máximo del extremo proximal/ extremo distal del metatarsiano V. 1,6 o mayor (0); < 1,6 (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 484).

Falange pedal

483- Falange pedal I-1. Las superficie proximal y ventral se reúnen a 90º (0); esquina proximoventral delgada subyacente metatarsiano I (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 485).

484- Forma de la superficie articular distal de la falange pedal I-1. Ancho transversal máximo supera 1,1 veces la altura anteroposterior (0); ancho transversal máximo es 1,1 veces la altura anteroposterior, o menos (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 486).

485- Falange pedal II-2. Bien desarrollada y rectangular en vista dorsal (0); reducida, con un contorno con forma de “D” (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 487).

486- Falange pedal III-1 y IV-1. Igual o más larga que ancha (0); más ancha que larga (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 488).

487- Surco en la superficie lateral de las falanges ungueales. Sigue la curvatura de la garra (0); recto lateralmente (1). (Tomado de Tschopp y Mateus, 2017; carácter 489).

Caracteres nuevos

488- Prefrontal en vista lateral, longitud tomada a la altura media / altura. Corto, menor o igual a 3 (0); largo, mayor a 3 (1). Nuevo.

489- Proceso paraoccipital en vista dorsal. Reducido (0); muy desarrollado, al menos dos veces más largo que ancho (1). Nuevo.

490- Orientación de la espina neural en vértebras cervicales anteriores. Vertical (0); inclinada anteriormente (1); inclinada posteriormente (2). Nuevo.

491- Tubérculo medio en vértebras cervicales medias. Ausente (0); presente (1). Nuevo.

492- Láminas infrahiposfenales en vértebras dorsales. Simple (ventral al hipósfeno) (0); doble (dispuestas ventrolateralmente) (1); tres láminas (una ventral y dos ventrolaterales) (2). (Modificado de Upchurch, Tomida y Barrett, 2004).

Apéndice 2: Listado de los cambios en la polarización de caracteres realizados sobre la matriz publicada de Tschopp y Mateus (2017). Ver lista de caracteres (Apéndice 1).

Carácter 23: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que las narinas están retraídas entre las órbitas.

Carácter 34: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el frontal contribuye menos de 1,5 veces al borde dorsal de la órbita, respecto al prefrontal.

Carácter 40: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **?**, ya que el margen ventral de la órbita está roto.

Carácter 60: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **1**, ya que el margen posteroventral del escamoso presenta un prominente espolón.

Carácter 60: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Kaatedocus siberi*, se cambió a **1**, ya que el escamosal presenta un prominente espolón.

Carácter 60: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **1**, ya que el escamosal presenta un prominente espolón.

Carácter 89: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Kaatedocus siberi*, se cambió a **0**, ya que los ejes más largos de cada rama del tubérculo basal son paralelos.

Carácter 90: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el tubérculo basal es convexo ventralmente.

Carácter 91: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que el tubérculo basal se dirige ventrolateralmente, en vista posterior.

Carácter 90: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **0**, ya que el borde ventral del tubérculo basal es recto.

Carácter 91: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el tubérculo basal se dirige ventrolateralmente.

Carácter 93: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que carece de receso basiesfenoides-basipterigoideos.

Carácter 128: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **1**, ya que las espinas neurales de las vértebras presacras son bifurcadas.

Carácter 130: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que la relación alto-ancho de las vértebras cervicales es menor a 0,5.

Carácter 132: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que presenta neumaticidad interna en vértebras cervicales (Ver capítulo VIII).

Carácter 132: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **?**, ya que no hay tomografías de las vértebras cervicales, por lo que no se conoce su patrón interno.

Carácter 133: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Cathartesaura anaeróbica*, se cambió a **?**, ya que la vértebra dorsal conservada no presenta fracturas naturales y no existen tomografías.

Carácter 133: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las vértebras cervicales presentan cavidades internas simples y grandes.

Carácter 134: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que el cuerpo vertebral de las vértebras cervicales, presentan una fosa posteroventral en su superficie lateral.

Carácter 134: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **1**, ya que las vértebras cervicales presentan una fosa en la región posteroventral, de la superficie lateral del cuerpo vertebral.

Carácter 137: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **0**, ya que los procesos transversos de las vértebras cervicales no presentan una proyección posterior, en vista dorsal.

Carácter 139: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **0**, ya que las láminas centrodiapofisiales posteriores son simples en vértebras cervicales.

Carácter 141: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que las vértebras cervicales anteriores y medias presentan epipófisis.

Carácter 142: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las epipófisis carecen de neumaticidad interna.

Carácter 144: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Cathartesaura anaeróbica*, se cambió a **?**, ya que la espina neural de la vértebra cervical conservada, está rota en su base.

Carácter 145: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que las cúspides de las espinas neurales bífidas en vértebras cervicales son redondeadas.

Carácter 145: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **0**, ya que la cúspide de la espina neural de las vértebras cervicales es comprimida transversalmente.

Carácter 158: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la vértebra cervical 3 incrementa su longitud de una forma moderada, respecto a la vértebra precedente.

Carácter 159: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el borde posterior del cóndilo anterior está inclinado anteriormente, en las vértebras cervicales anteriores.

Carácter 160: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Kaatedocus siberi*, se cambió a **1**, ya que los pleurocelos son dobles en las vértebras cervicales anteriores.

Carácter 163: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **?**, ya que carece de vértebras cervicales anteriores.

Carácter 164: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que las vértebras cervicales anteriores no tienen lámina preespinal.

Carácter 169: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Cathartesaura anaeróbica*, se cambió a **0**, ya que la relación entre la longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara posterior, en vértebras cervicales medias es igual a 2,3 (ver apéndice Lista de Caracteres).

Carácter 172: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **0**, ya que la espina neural es vertical en las vértebras cervicales medias.

Carácter 171: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **2**, ya que la espina neural en vértebras cervicales medias, es considerablemente más alta que el arco neural.

Carácter 172: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **2,** ya que las vértebras cervicales medias tienen la espina neural inclinada posteriormente.

Carácter 174: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **1**, ya que las vértebras cervicales medias y posteriores presentan un pleurocelo dividido.

Carácter 175: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **?**, ya que las depresiones laterales no son complejas, en las vértebras cervicales medias y posteriores.

Carácter 174: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las depresiones laterales son simples, en vértebras cervicales medias y posteriores.

Carácter 175: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **?**, ya que las depresiones laterales de las vértebras cervicales medias y posteriores, no son complejas.

Carácter 174: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que las vértebras cervicales medias y posteriores, presentan un pleurocelo simple.

Carácter 176: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **0**, ya que las depresiones laterales son pares, una anterior y una posterior, en vértebras cervicales medias y posteriores.

Carácter 176: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **1**, ya que la neumatización es reducida, con una fosa sobre la parapófisis, en vértebras cervicales medias y posteriores.

Carácter 180: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que la superficie ventral de las vértebras cervicales presenta quillas y fosas pares.

Carácter 182: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la esquina anterodorsal lateral de las vértebras cervicales carecen de tubérculo rugoso.

Carácter 182: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que la esquina anterodorsal lateral de las vértebras cervicales carecen de tubérculo rugoso.

Carácter 183: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **1**, ya que las vértebras cervicales medias y posteriores, presentan bordes longitudinales en la parte posterior del margen lateroventral del centro vertebral.

Carácter 186: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que el extremo anterior de la lámina espinoprezigapofisial es vertical, en las vértebras cervicales medias y posteriores.

Carácter 186: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el extremo anterior de la lámina espinoprezigapofisial es vertical, en vértebras cervicales medias y posteriores**.**

Carácter 188: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **0**, ya que las fosas prezigapofisiales centrodiapofisiales en las vértebras cervicales medias y posteriores son simples.

Carácter 187: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las vértebras cervicales carecen de fosa lateral a la prezigapófisis.

Carácter 188: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la fosa prezigapofisial centrodiapofisial carece de subdivisión, en vértebras cervicales medias y posteriores.

Carácter 189: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **?**, ya que las vértebras cervicales medias y posteriores, carecen de la fosa prezigapofisial centrodiapofisial.

Carácter 190: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que las láminas centroprezigapofisiales, en vértebras cervicales medias y posteriores son simples.

Carácter 191: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la lámina centrodiapofisial posterior se reúne

con la lámina postzigodiapofisial en la base del proceso transverso, en las vértebras cervicales medias y posteriores.

Carácter 191: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que la lámina centrodiapofisial posterior se reúne con la lámina postzigodiapofisial en la base del proceso transverso, en vértebras cervicales medias y posteriores.

Carácter 193: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **0**, ya que las láminas centrodiapofisiales posteriores en vértebras cervicales medias y posteriores son simples.

Carácter 194: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **0**, ya que las láminas centropostzigapofisiales en vértebras cervicales medias y posteriores son simples.

Carácter 194: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que la lámina centropostzigapofisial es simple, en vértebras cervicales medias y posteriores.

Carácter 198: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las vértebras cervicales posteriores presentan quillas ventrales en la región anterior.

Carácter 199: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **0**, ya que las prezigapófisis coinciden con el borde anterior del cuerpo vertebral, en las vértebras cervicales posteriores.

Carácter 200: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que las prezigapófisis no presentan un surco en vértebras cervicales posteriores.

Carácter 200: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las prezigapófisis de las vértebras cervicales posteriores, carecen del surco transversal.

Carácter 200: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que las prezigapófisis de las vértebras cervicales posteriores, carecen de un surco transversal.

Carácter 203: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que la fosa postzigapofisial centrodiapofisial carece de lámina accesoria, en vértebras cervicales posteriores.

Carácter 205: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **0**, ya que las postzigapófisis, coinciden con el borde posterior del cuerpo vertebral en vértebras cervicales posteriores.

Carácter 206: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **1**, ya que las vértebras cervicales posteriores, presentan una lámina vertical ventral a la lámina intrapostzigapofisial.

Carácter 206: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que la lámina intrapostzigapofisial no conecta directamente con el techo del canal neural, en las vértebras cervicales posteriores.

Carácter 206: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **1**, ya que la lámina intrapostzigapofisial no conecta directamente con el techo del canal neural, en vértebras cervicales posteriores.

Carácter 207: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las epipófisis son comprimidas transversalmente en vértebras cervicales posteriores.

Carácter 208: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que las vértebras cervicales posteriores, presentan una lámina espinal accesoria.

Carácter 211: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el sector medio de las hemiespinas presenta un borde óseo, en vértebras cervicales posteriores.

Carácter 212: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **1**, ya que la espina neural se proyecta dorsoanteriormente, en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores.

Carácter 215: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Leinkupal laticauda*, se cambió a **1**, ya que presenta un tubérculo medio en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores.

Carácter 215: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **0**, ya que las vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores, carecen de tubérculo medio.

Carácter 215: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **?**, ya que la región media de las hemiespinas, de las vértebras cervicales posteriores, no ha sido preparada, mientras que las vértebras dorsales anteriores carecen de tubérculo medio.

Carácter 217: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que las espinas bífidas en vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores, presentan una amplia divergencia.

Carácter 218: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que las vértebras cervicales posteriores, dorsales anteriores y medias, carecen de una proyección anterior a la diapófisis y adyacente a las prezigapófisis.

Carácter 224: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las costillas cervicales presentan un proceso anterior.

Carácter 226: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que el proceso anterior presenta una prominente punta en vista lateral.

Carácter 227: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las costillas cervicales, carece del proceso subtriangular redondeado en vista lateral.

Carácter 229: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **1**, ya que el ejemplar Holotipo presenta 12 vértebras dorsales.

Carácter 231: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que las vértebras dorsales medias y posteriores, siguen siendo fuertemente opistocélicas.

Carácter 231: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **1**, ya que las vértebras dorsales medias y posteriores, son fuertemente opistocélicas.

Carácter 232: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que las vértebras dorsales carecen de verdaderos pleurocelos.

Carácter 236: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **1**, ya que los procesos transversos están inclinados más de 30º laterodorsalmente, en vertebras dorsales.

Carácter 240: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el extremo dorsal de la lámina postespinal es convexo transversalmente, en vértebras dorsales.

Carácter 240: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que el extremo dorsal de la lámina postespinal es convexo transversalmente, en vértebras dorsales.

Carácter 241: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **1**, ya que la fusión de la espina neural es abrupta en las vértebras dorsales.

Carácter 244: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Brachiosaurus altithorax*, se cambió a **1**, ya que las vértebras dorsales presentan láminas infrahiposfenales.

Carácter 245: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la vértebra dorsal 2 es más corta que la 1.

Carácter 245: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **1**, ya que la vértebra dorsal 2 es más larga que la 1.

Carácter 252: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las depresiones laterales solo invaden el cuerpo vertebral, en las vértebras dorsales anteriores y medias.

Carácter 252: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que las depresiones laterales solo invaden el cuerpo vertebral, en las vértebras dorsales anteriores y medias.

Carácter 254: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la espina neural es considerablemente más alta que el pedicelo, en las vértebras dorsales medias.

Carácter 258: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Galeamopus pabsti*, se cambió a **0**, ya que los pleurocelos laterales carecen de una lámina vertical en las vértebras dorsales medias y posteriores.

Carácter 259: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que la altura del pedicelo/ altura del cótilo posterior del cuerpo vertebral, es mayor a 0,8; en las vértebras dorsales medias y posteriores.

Carácter 260: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las vértebras dorsales medias y posteriores presentan láminas prezigoparapofisiales.

Carácter 261: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que la parapófisis está situada en la misma línea que el borde anterior del cuerpo vertebral; en las vértebras dorsales medias y posteriores.

Carácter 261: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Galeamopus pabsti*, se cambió a **0**, ya que las parapófisis coinciden con el borde anterior del cuerpo vertebral en vista lateral, en las vértebras dorsales medias y posteriores.

Carácter 262: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que la lámina centroparapofisial anterior está presente; en las vértebras dorsales medias y posteriores.

Carácter 264: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Giraffatitan brancai*, se cambió a **0**, ya que la lámina centroparapofisial posterior es simple en las vértebras dorsales medias y posteriores.

Carácter 264: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Ligabuesaurus leanzai*, se cambió a **0**, ya que las láminas centroparapofisiales posteriores de las vértebras dorsales medias y posteriores son simples.

Carácter 268: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Giraffatitan brancai*, se cambió a **1**, ya que presenta un neumatoporo infradiapofisial en las vértebras dorsales.

Carácter 276: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que los centros vertebrales de las vértebras dorsales posteriores, son tan largos como altos.

Carácter 288: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **1**, ya que la espina neural de las vértebras dorsales posteriores se dispone dorsoanteriormente.

Carácter 289: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **1**, ya que la espina neural simple de las vértebras dorsales posteriores, presenta un borde cóncavo en su superficie dorsal, a modo de hendidura.

Carácter 289: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **1**, ya que la espina neural de las vértebras dorsales posteriores, presenta un borde cóncavo en su superficie dorsal.

Carácter 292 codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las costillas dorsales carecen de neumatoporos.

Carácter 299 codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las láminas espinodiapofisiales del sacro, no se conectan distalmente entre sí.

Carácter 302: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **1**, ya que la espina neural de las vértebras dorsales posteriores presentan un contorno lobulado en vista anteroposterior.

Carácter 303: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **?**, ya que no conservó la primera vértebra caudal.

Carácter 305: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las vértebras caudales anteriores carecen de fosas neumáticas.

Carácter 312: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que las vértebras caudales anteriores son procélicas-distopláticas.

Carácter 313: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las vértebras caudales anteriores carecen de forámenes en la superficie ventral.

Carácter 314: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las vértebras caudales anteriores carecen de pleurocelos.

Carácter 320: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **1**, ya que las vértebras caudales anteriores tienen procesos transversos dirigidos laterodorsalmente.

Carácter 321: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Limaysaurus tessonei*, se cambió a **1**, ya que las láminas centrodiapofisiales anteriores son desarrolladas en las vértebras caudales anteriores.

Carácter 326: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **?**, ya que las vértebras caudales no preservaron la espina neural.

Carácter 327: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **?**, ya que las vértebras caudales no preservaron la espina neural.

Carácter 329: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **?**, ya que las vértebras caudales no preservaron la espina neural.

Carácter 336: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **?**, ya que las vértebras caudales no preservaron la espina neural.

Carácter 337: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que los centros vertebrales carecen de bordes ventrolaterales; en vértebras caudales anteriores y medias.

Carácter 340: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la relación entre la longitud del centro vertebral y la altura de la cara articular posterior, en vértebras caudales medias, es 0,9 (ver apéndice Lista de Caracteres).

Carácter 343: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el borde ventral de las vértebras caudales medias en vista lateral es curvo.

Carácter 344: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la superficie posterior del centro vertebral es cóncava en las vértebras caudales medias.

Carácter 347: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las prezigapófisis coinciden aproximadamente con el borde anterior del cuerpo vertebral, en vértebras caudales medias.

Carácter 348: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **0** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **?**, ya que no se conservaron las espinas neurales de las vértebras caudales.

Carácter 350: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la superficie articular de vértebras caudales medias y posteriores es subigual en alto y ancho.

Carácter 354: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que las vértebras caudales distales son platicélicas.

Carácter 355: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la relación entre la altura y longitud del centro vertebral en vértebras caudales distales es de 2,5.

Carácter 361: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Apatosaurus ajax*, se cambió a **1**, ya que los chevrones carecen de una proyección anterior y posterior.

Carácter 367: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la relación entre la longitud de la escapula/ amplitud mínima de la hoja escapular, es mayor a 5,5.

Carácter 369: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que el ángulo conformado entre la hoja escapular respecto al coracoides, es menor a 80º.

Carácter 370: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **2**, ya que el ángulo conformado entre el borde acromial y la lámina distal, es mayor a 81º.

Carácter 372: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el acromion se sitúa próximo al nivel glenoideo.

Carácter 373: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que el área posterior al borde acromial es convexa.

Carácter 375: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que los bordes distales de la hoja escapular son paralelos.

Carácter 375: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que el borde distal de la escapula es recto.

Carácter 375: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **0**, ya que el borde distal de la escapula es recto (ver apéndice Lista de Caracteres).

Carácter 377: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el borde ventral de la hoja escapular es recto, en vista lateral.

Carácter 377: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Suuwassea emiliae*, se cambió a **0**, ya que el borde ventral de la escapula es recto (no curvo ventralmente).

Carácter 379: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la porción anterior de la escápula, carece de un borde ventral.

Carácter 380: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que el extremo distal de la escapula, es levemente más ancho que el ancho mínimo de la hoja escapular.

Carácter 381: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que el extremo distal de la hoja escapular tiene esquinas bien definidas.

Carácter 381: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el extremo distal de la escápula presenta esquinas distintivas.

Carácter 382: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que el margen anteroventral del coracoides es rectangular.

Carácter 383: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el coracoides carece de surco infraglenoideo.

Carácter 389: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que la relación húmero / fémur es menor a 0,7.

Carácter 391: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Dicraeosaurus hansemanni*, se cambió a **0**, ya que el húmero carece de torsión.

Carácter 400: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la relación entre el ancho transversal distal de la ulna / el ancho mínimo de la diáfisis, es menor a 1,3.

Carácter 402: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la superficie articular distal del radio carece de bordes distintivos.

Carácter 403: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el radio es recto.

Carácter 418: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **?**, ya que el proceso púbico del ilion está roto.

Carácter 421: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que la relación entre la longitud del pedúnculo púbico / ancho lateromedial, da como resultado 0,75.

Carácter 423: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Brachytrachelopan mesai*, se cambió a **0**, ya que la región postacetabular del ilion carece de tubérculo.

Carácter 442: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Giraffatitan brancai*, se cambió a **0**, ya que la superficie ventral de la cabeza femoral es suave (no escalonada).

Carácter 444: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el fémur carece del foramen nutricio.

Carácter 448: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el cuarto trocánter del fémur, está desplazado distalmente (ver apéndice Lista de Caracteres).

Carácter 451: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la articulación proximal de la tibia es comprimida transversalmente.

Carácter 452: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la articulación proximal de la tibia presenta un contorno rectangular.

Carácter 453: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la tibia carece de una cresta en la superficie anteromedial del extremo distal.

Carácter 454: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **1** en *Ligabuesaurus leanzai*, se cambió a **0**, ya que el margen anterior de la cresta cnemial en la tibia es redondeado.

Carácter 456: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que la tibia carece del borde lateral en el extremo proximal.

Carácter 457: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la fíbula carece de un proceso por detrás de la cresta cnemial.

Carácter 460: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que el astrágalo se estrecha medialmente, en vista dorsal.

Carácter 461: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que la relación longitud proximodistal / anchura transversal del astrágalo, es igual a 0,7.

Carácter 466: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la esquina dorsomedial del astrágalo es corta y prominente.

Carácter 469: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el metatarsiano I carece de forámenes.

Carácter 470: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que el extremo proximal del metatarsiano I forma un ángulo de 15º.

Carácter 471: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **0**, ya que la relación del ancho transversal proximal / máxima longitud, en el metatarsiano I, es igual a 0,66.

Carácter 472: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya el extremo distal de la superficie articular del metatarsiano I, es perpendicular al eje principal.

Carácter 473: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que el cóndilo distal del metatarsiano I, presenta una proyección posterolateral.

Carácter 474: codificado en la matriz de Tschopp y Mateus (2017) como **?** en *Amargasaurus cazaui*, se cambió a **1**, ya que el metatarsiano I presenta una proyección distolateral prominente.

Apéndice 3: Se eliminaron los siguientes caracteres de la matriz de Tschopp y Mateus (2017):

Se eliminó el **carácter 61** por ser redundante con el **carácter 60**.

Ca60: Margen posteroventral del escamoso. Suave, con una proyección ventral corta y roma (0); con una prominente púa, dirigida ventralmente (1).

Ca61: Margen posteroventral del escamoso. Suave, sin una proyección ventral (0); con una proyección ventral (1).

Tanto el carácter 60, como el 61 se refieren a la forma del margen posteroventral del escamoso. A su vez, los estados de caracteres propuestos por Tschopp y Mateus, (2017) referidos a una proyección ventral corta y una proyección ventral larga, son ambiguos. En la presente tesis ambos caracteres son tratados como uno solo, cuyos estados son: ausencia de proyección ventral - presencia de proyección ventral.

Se eliminó el **carácter 251** por ser redundante con el **carácter 252**.

Ca251: Forma de superficie medial de las hemiespinas, de las vértebras dorsales anteriores. Amplio y redondeado (0); estrecho y con forma de "V" (1).

Ca252: Forma de superficie medial de las hemiespinas, de las vértebras dorsales anteriores. Redondeada transversalmente (0); subtriangular (1).

Los caracteres 251 y 252 propuestos por Tschopp y Mateus, (2017) son redundantes, ya que en ambos casos se contempla la morfología de la región media de cada hemiespina en vértebras dorsales anteriores. Sendos estados contemplan las mismas posibilidades, con un estado plesiomórfico que consiste en una base redondeada y un estado apomórfico referido a una base de contorno subtriangular o con forma de "V".

Se modificaron los siguientes caracteres de la matriz de Tschopp y Mateus (2017):

Carácter 96, se agregó un tercer estado para discriminar los procesos basipterigoideos muy desarrollados de *Dicraeosaurus*, *Amargasaurus* y *Bajadasaurus* (Fig. 1). La presencia de procesos basipterigoideos muy desarrollados ocurre en las formas derivadas de

Dicraeosauridae, y es un carácter que las diferencia de las formas basales de la citada familia, como *Lingwulong* e incluso de otros grupos de saurópodos, como *Kaatedocus* (Tschopp y Mateus, 2013; Xu et al., 2018) (Fig. 1).

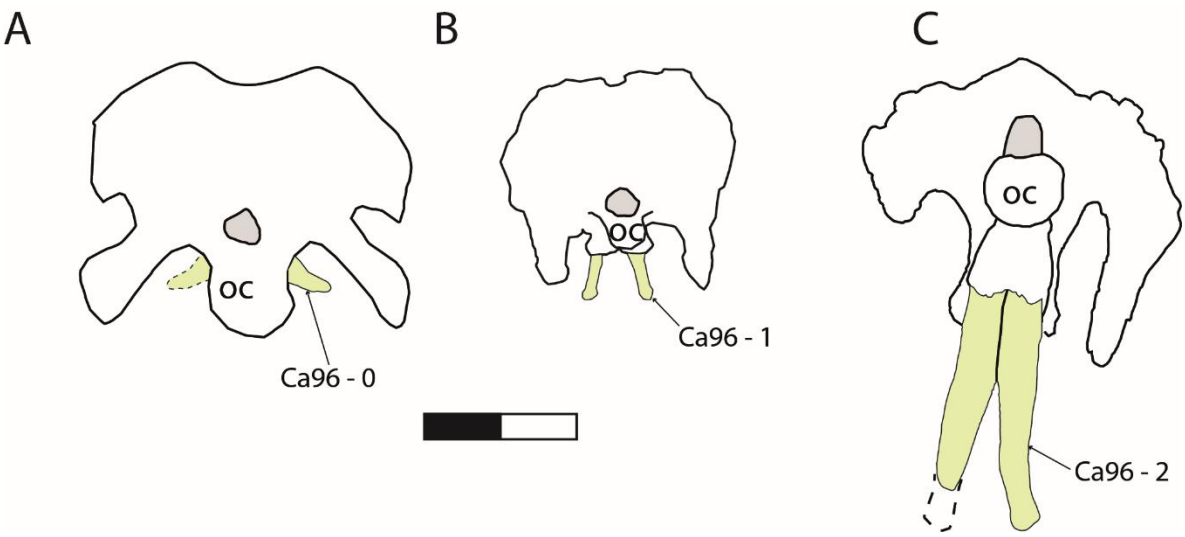


Figura 1. Cráneo de saurópodos en vista posterior izquierda. A, *Omeisaurus* (redibujado de He et al., 1988); B, *Kaatedocus* (redibujado de Tschopp y Mateus, 2013); C, *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Abreviaturas: Ca, carácter; oc, cóndilo occipital. Véase el **carácter 96** (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017). Escala: 10 cm.

Carácter 124, se agregó un tercer estado para discriminar la orientación relativa de los dientes de *Bajadasaurus* (Fig. 2). La presencia de dientes dispuestos posterodorsalmente en las mandíbulas inferiores es un carácter que diferencia *Bajadasaurus* de otros diplodocoideos como *Nigersaurus* cuya disposición de los dientes es anterodorsalmente (Fig. 2).

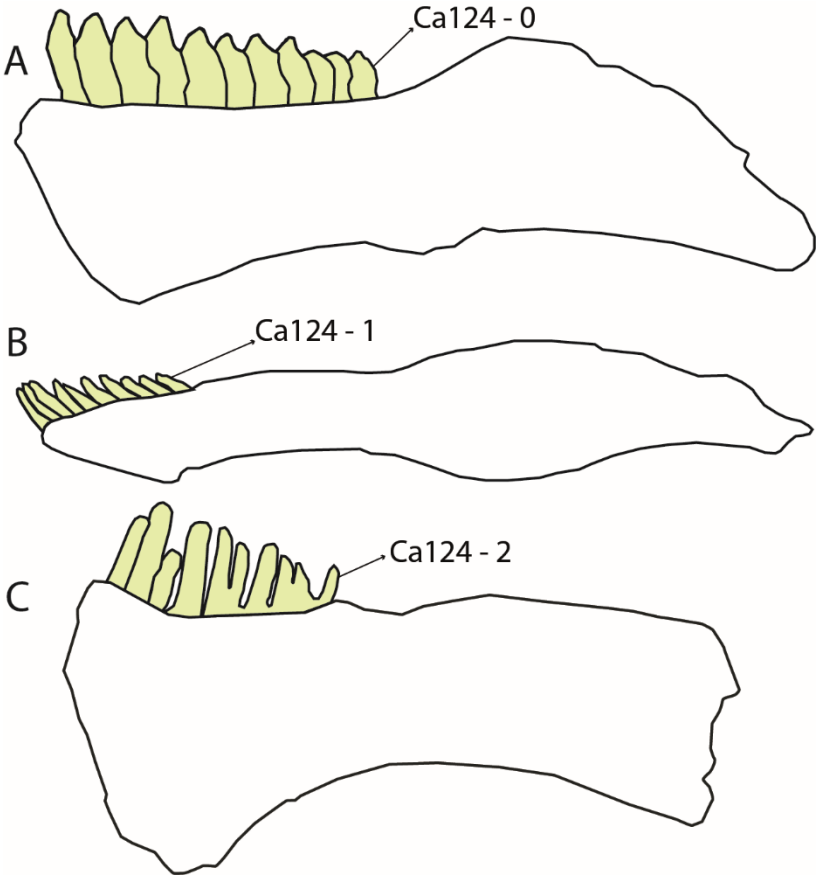


Figura 2. Mandíbula inferior de neosaurópodos en vista lateral izquierda. A, *Camarasaurus* (redibujado de Tschopp et al., 2015); B, *Nigersaurus* (redibujado de Tschopp et al., 2015); C, *Bajadasaurus pronuspinax* (MMCh-PV 75). Abreviaturas: Ca, carácter. Véase el **carácter 124** (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017). Imagen fuera de escala.

Carácter 172, se agregó un tercer estado para discriminar las espinas neurales inclinadas posteriormente en las vértebras cervicales medias de *Amargasaurus* (Fig. 3). La presencia de espinas neurales dispuestas posterodorsalmente en vértebras cervicales medias, es un carácter que diferencia *Amargasaurus* de otros dicraeosáuridos, como *Pilmatueia*, *Bajadasaurus*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus*, cuyas espinas neurales se proyectan anterodorsalmente (Janensch, 1929; MLL-Pv-010; MMCh-PV 75; MPEF-PV 1716) (Fig. 3).

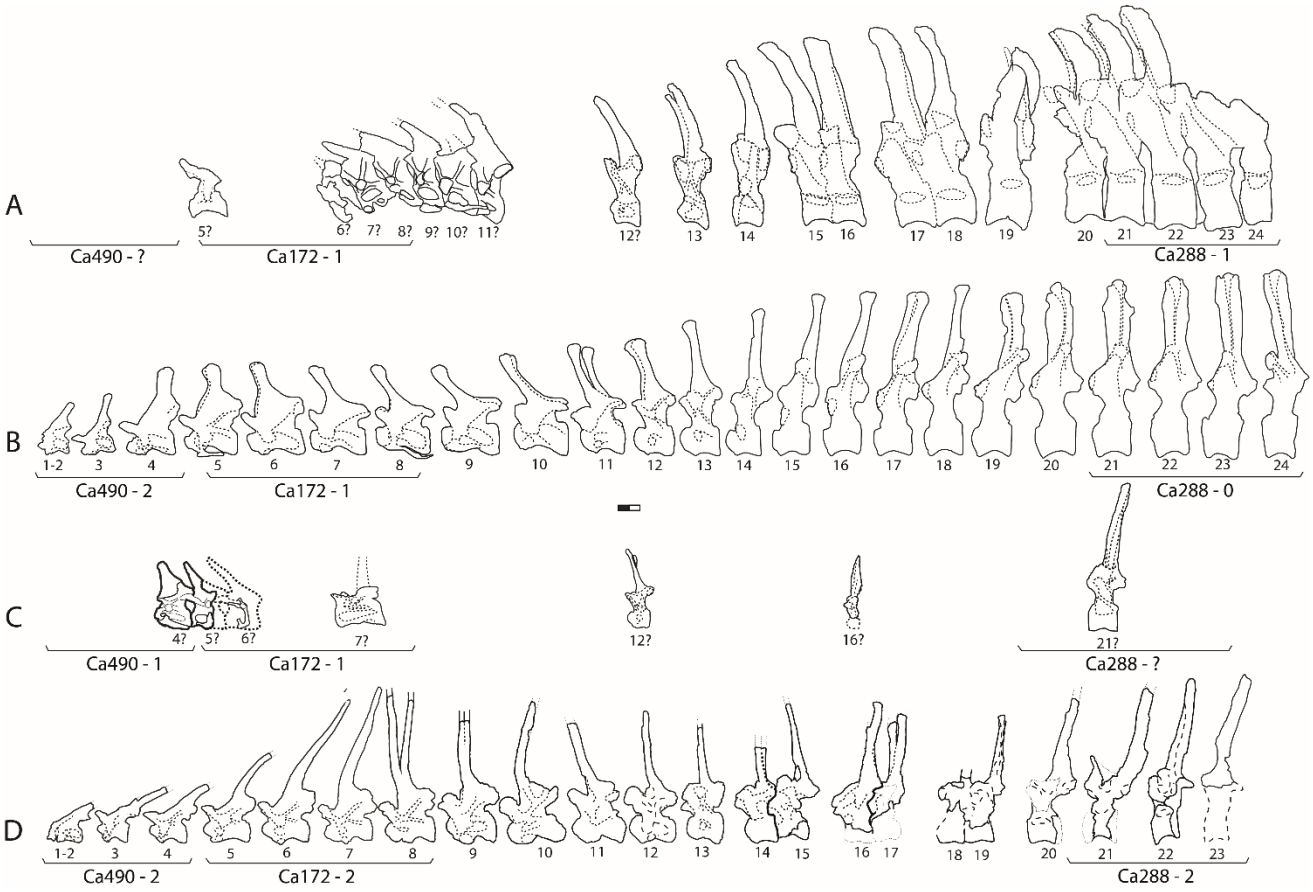


Figura 3. Secuencia de vértebras presacras de dicraeosáuridos, en vista lateral izquierda. A, *Brachytrachelopan mesai* (MPEF-PV 1716); B, *Dicraeosaurus hansemanni*, editado de (Janensch, 1929); C, *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005); D, *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Abreviaturas: Ca, carácter. Véase el **carácter 172**, **288** y **490** (nuevo), orientación de la espina neural en vista lateral. Escala 10cm.

Carácter 179, se agregó un tercer estado para discriminar la quilla bifurcada anteriormente y posteriormente de *Pilmatueia* (Fig. 4). La presencia de quillas ventrales en vértebras cervicales es un elemento ampliamente distribuido dentro de los diplodocoideos, cuyas quillas ventrales pueden ser simples, como en *Kaatedocus siberi*, bifurcadas posteriormente como en *Dicraeosaurus hansemanni* y, bifurcadas anterior y posteriormente, como en *Pilmatueia faundezi* (Fig. 4).

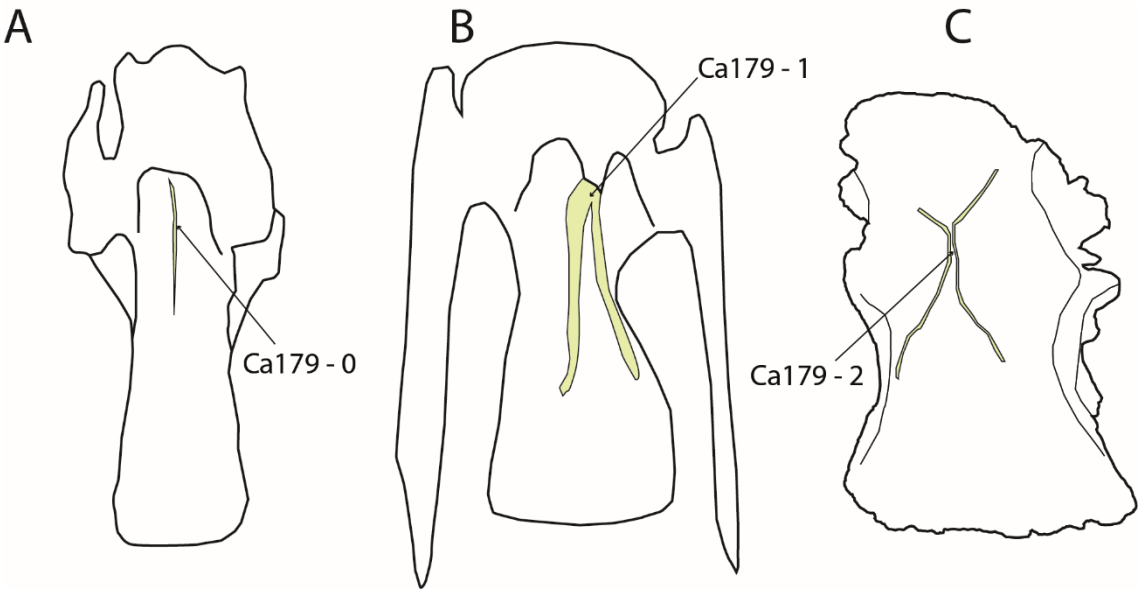


Figura 4. Vértebras cervicales de flagellicaudados en vista ventral. A, *Kaatedocus siberi* (redibujado de Tschopp et al., 2015); B, *Dicraeosaurus hansemanni* (redibujado de Tschopp et al., 2015); C, *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-004). Abreviaturas: Ca, carácter. Véase el **carácter 179** quilla ventral en vértebras cervicales (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017). Imagen fuera de escala.

Carácter 253, se le agregó un tercer estado para discriminar los hipósfenos de contorno triangular, presente en las vértebras dorsales anteriores y medias de *Dicraeosaurus* y *Brachytrachelopan* (Fig. 5). Hipósfenos de contorno triangular es un carácter que ocurre en las vértebras dorsales de los dicraeosáuridos, tales como *Pilmatueia*, *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929; MLL-Pv005; MPEF-PV 1716). La citada morfología es distinta a la presente en otros diplodocoideos, como *Apatosaurus louisae* (Gilmore, 1936) cuyos hipósfenos presentan un contorno rómbico (Fig. 5).

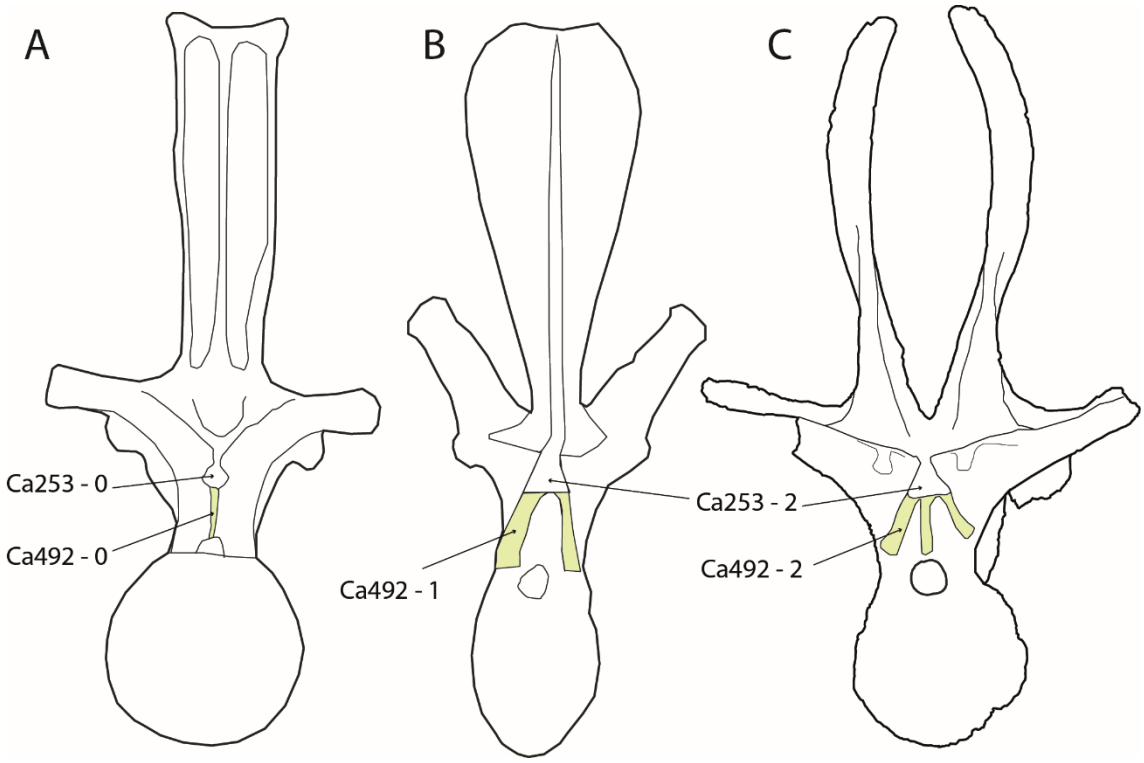


Figura 5. Vértebras dorsales posteriores de flagellicaudados en vista posterior. A, *Apatosaurus louisae*, editado de Gilmore (1936); B, *Dicraeosaurus hansemanni*, editado de Janensch (1929); C, *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-005). Abreviaturas: Ca, carácter. Véase el **carácter 253** forma del hipósfeno y **492** cantidad de láminas infrahiposfenales (Modificado de Upchurch et al., 2004). Imagen fuera de escala.

Carácter 255, el estado apomórfico se separó en dos, para diferenciar los taxones cuyas espinas neurales bífidas alcanzan las vértebras dorsales más posteriores. Dentro de Diplodocoidea, espinas neurales bífidas en la serie vertebral presacra ocurren únicamente en los flagellicaudados (Dicraeosauridae + Diplodocidae). En los diplodócidos las espinas neurales completamente bífidas alcanzan las vértebras dorsales más anteriores; mientras que en los dicraeosáuridos *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus*, alcanzan las vértebras dorsales medias (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716). Las formas más derivadas de los Dicraeosauridae, como *Pilmatueia* y *Amargasaurus*, presentan espinas completamente bífidas hasta las vértebras dorsales más posteriores (MACN-N 15; MLL-Pv005) (Fig. 5).

Carácter 288, se agregó un tercer estado para contemplar las espinas neurales en vértebras dorsales posteriores inclinadas posteriormente de *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Fig. 3). Por el contrario, en *Dicraeosaurus* las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores son verticales, mientras que en *Brachytrachelopan* se dirigen anterodorsalmente (Janensch, 1929; MPEF-PV 1716) (Fig. 3).

Carácter 346, se agregó un tercer estado para diferenciar las fosas de contorno elíptico presentes en las vértebras caudales medias de *Amargasaurus* y *Pilmatueia* (Fig. 6). La citada fosa en otros flagellicaudados, como *Diplodocus longus*, presenta un contorno triangular (Fig. 6).

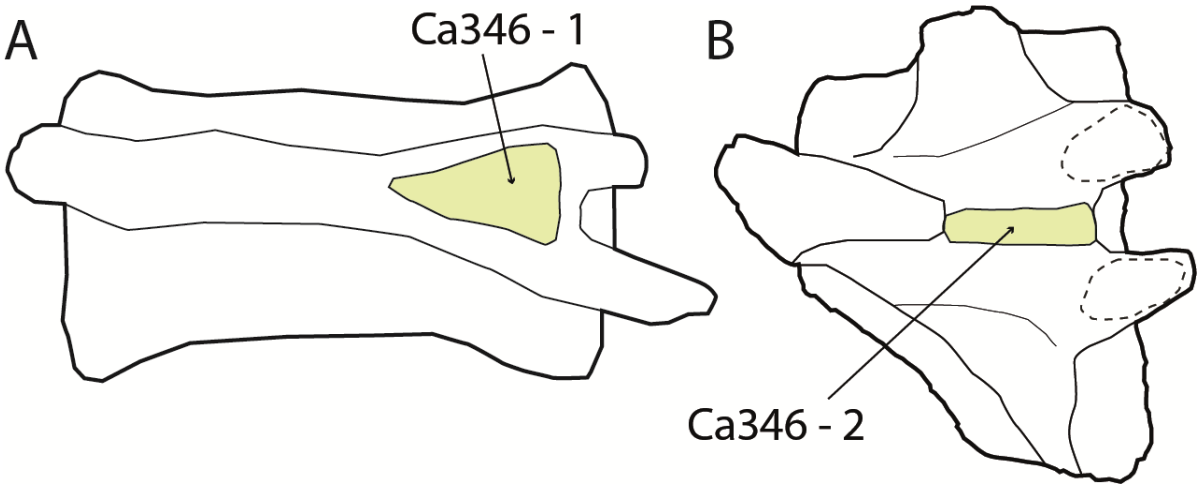


Figura 6. Vértebras caudales de flagellicaudados en vista dorsal. A, *Diplodocus longus* (redibujado de Tschopp et al., 2015); B, *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-016). Abreviaturas: Ca, carácter. Véase el **carácter 346** lámina intraprezigapofisial delimitando una fosa (Modificado de Tschopp y Mateus, 2017). Imagen fuera de escala.

Carácter 492 es una modificación del carácter 20 propuesto por Upchurch et al. (2004); aquí se le agregó un tercer estado para discriminar las formas que presentan láminas infrahiposfenales triples (Fig. 5). Tres láminas infrahiposfenales ocurre convergentemente en las vértebras dorsales de *Pilmatueia faundezi* y *Apatosaurus ajax*. Un par de láminas infrahiposfenales dispuestas ventrolateralmente es un carácter observado en los

dicraeosáuridos *Brachytrachelopan* y *Dicraeosaurus*; mientras que láminas infrahiposfenales simples, de disposición sagital es ampliamente distribuido en los diplodócidos, como *Apatosaurus louisae* (Janensch, 1929; Gilmore, 1936; MPEF-PV 1716) (Fig. 5).

Caracteres nuevos:

Se agregaron cuatro caracteres (**carácter 488**; **carácter 489**; **carácter 490**; **carácter 491**) (Figs 3, 7, 8 y 9).

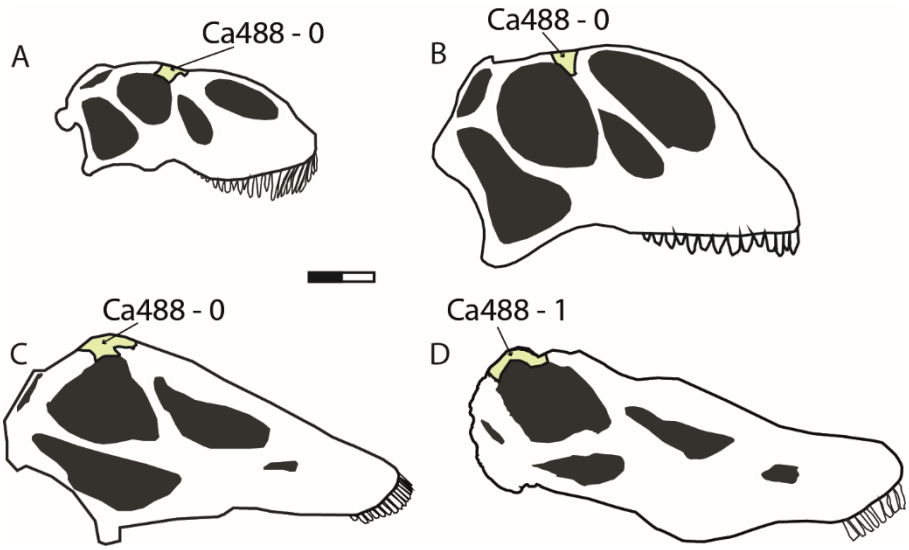


Figura 7. Cráneo de saurópodos en vista lateral. A, *Shunosaurus lii*, editado de Chatterjee y Zheng (2002); B, *Camarasaurus*, editado de Zheng (1996); C, *Galeamopus pabsti*, editado de Tschopp y Mateus (2017); D, *Amargasaurus cazaui* (MACN-N 15). Abreviaturas: Ca, carácter. Véase el **carácter 488** (nuevo), relación entre la longitud del prefrontal en vista lateral / su altura. Escala: 10 cm.

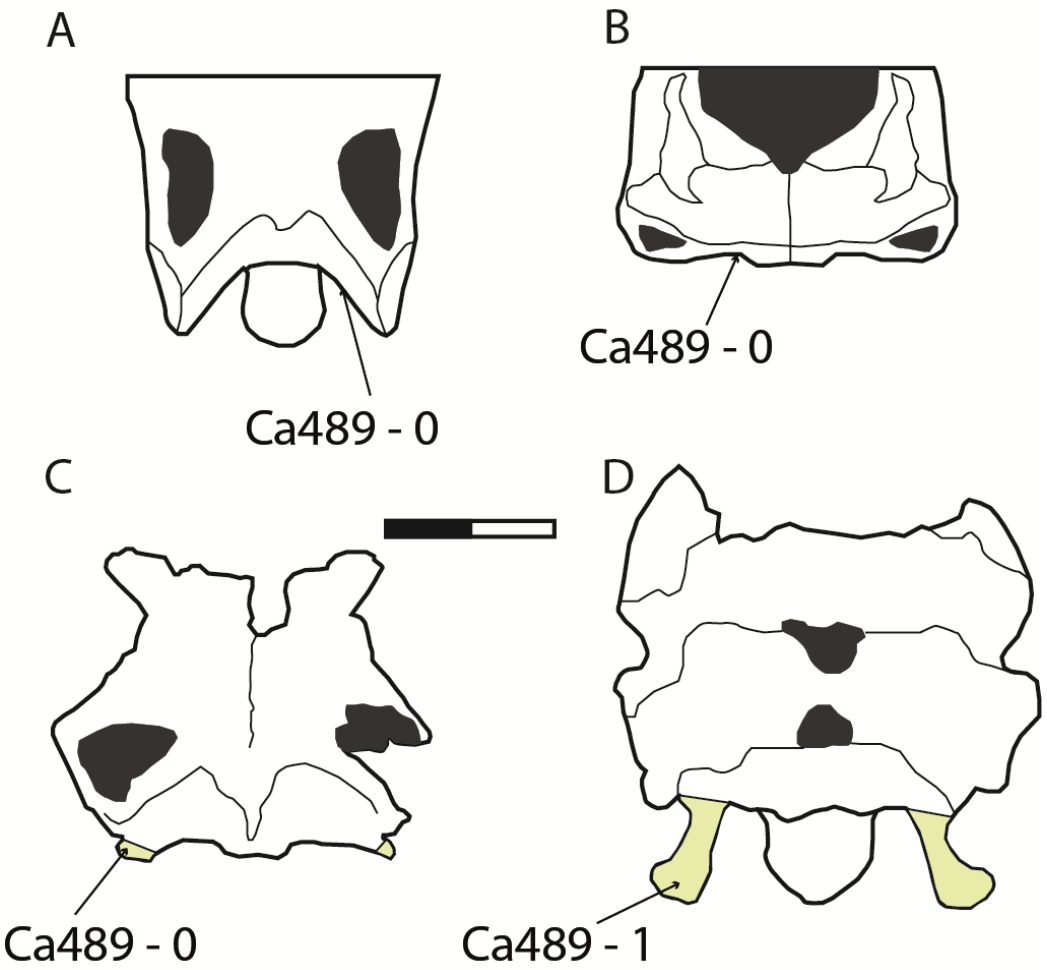


Figura 8. Cráneo de saurópodos en vista dorsal. A, *Shunosaurus lii*, editado de Chatterjee y Zheng, (2002); B, *Galeamopus pabsti*, editado de Tschopp y Mateus, (2017); C, *Lingwulong shenqi*, editado de Xu et al. (2018); D, *Dicraeosaurus hansemanni*, editado de Janensch, (1929). Abreviaturas: Ca, carácter. Véase el **carácter 489** (nuevo), grado de desarrollo del proceso paraoccipital. Escala: 10 cm.

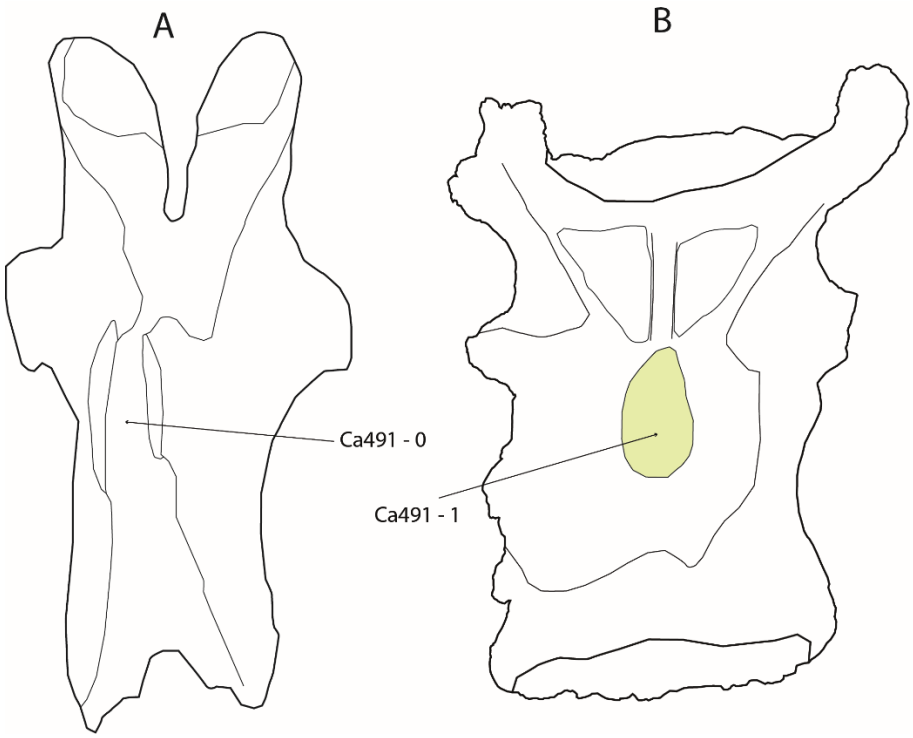


Figura 9. Vértebras cervicales medias de flagellicaudados, en vista dorsal. A, *Kaatedocus siberi*, editado de Tschopp et al. (2015); B, *Pilmatueia faundezi* (MLL-Pv-004). Abreviaturas: Ca, carácter. Véase el **carácter 491** (nuevo), ausencia-presencia de tubérculo medio en vértebras cervicales medias. Imagen fuera de escala.

Lista de taxones agregados a la matriz de Tschopp y Mateus (2017):

Amargatitanis macni, escoreado basado en el ejemplar Holotipo (MACN N 53).

Bajadasaurus pronuspinax, escoreado en base del ejemplar Holotipo (MMCh-PV 75).

Pilmatueia faundezi, escoreado en base del ejemplar Holotipo (MLL-Pv-005), paratipo (MLL-Pv-002) y materiales referidos (MLL-Pv-004; 009; 010; 014; 015; 016; 017).

Lingwulong shenqi, codificado en base a la publicación Xu et al. (2019).

Apéndice 4: codificación de los estados de caracteres distribuidos en 39 taxones de dinosaurios saurópodos

Shunosaurus_lii

10001000000???000?00?000000000001?000000000000??0?0?00000?00?000000?00?0
0000?0?00000?000?000000000100000000000?00?000000000000100?000000000?0??00?
???0??0101??0000?000?1000???00?0000000??000?000000?00000??000?100???00?00011
?0000000?01??1??0??1???0?1000000?1?000?00?00?00010000?000?000?000?000000000?0
01?0?10?1?000??00?0000?0000??0?000000?0000?0?0000000?00?0010?00?10?0?001010
0?001000000101??000010?01?000000000000?0000000000000000000??0?0000111??000?00?
??0?00100??0?0??000101001O?00000101?00000

Omeisaurus

10001011000???000?00?000000000010?00101000000000??0?0??000000010?0?0?00?1
0??10?000??0000??01000?0????000000000?00?000000010002?110011110?00?????????
?0??0010100?00?102?10011000010?100??0?000000100?00100??00??0?0???00100000?
00101110000000??00000??0?00100010000010?000011010?1020?0?01000?0??011000000
0010001000?0?0??0000000?00?0?00000010??000000?0000100???201000?0??100?00100
00?010010001?21?1000?2101011100000001000001000001010000000000?10010000?0000
0100001000000000?000001001O?11000000000000

Mamenchisaurus

100000110?????000?00?00100001000l0??0101000000000?001?0000000010000000000?
010000?0?000?0000??100000000?0000?00100000000000001001211110111l?01?3?0?00
????0???01010???0?10001001000???00000?0??00000001?0?0000010000?10000000000?0?
????10111100000000?0000?000011001010010?0000001010?1020010010010000?0011000
0?000?00100003?0??0?0000000000?00000000??00?0?0?0000000??0?0100????0??100?0?
1??010?00?00?011??000010110?00??0110010?000100?0000100010?00?1100100??00000
01000?10?0??01000??0?00??000????00?11?00?0?

Jobaria_tiguidensis

10000001?0000?000?00?00100001000?01010100???00000?0?0???0000000100000000?1
0?0???1?01000??0???0????????0?00000??0?000000000000000?10?01010001O?1??0?????
00?110000011?01?0?10010000000?10100100000100000?1010011001?000???100000001

000??10??00000?0???0??0??100000?001110?00000000101000000?0?00000?0?11?000?0
010000?0??000??00000001000100l0?00000?000000?101000100?0?1011000?????0??011
1???00?0101?11?00000?1110l110?1100010?000000?10001?00100010010010110010?00
1000110?1???1?011??0?00?????????????0000?

Camarasaurus

1000110110000?000?00?00100001000000100110011100000?00100000001111010001000
1000000000100000011000000000100000001100010000000010110011 00?011001010000
0010000102001010100100?10011001?000000000?01001000?000001001001000000000000
0001000101110000001000000000001011010001 10?00100100111112100101011010002 1
10010?0010001000?000??0000000110?10010001100?010000?000001000000010100?000
12000011100000121000110001012111100110111012000000101000100001000 10?21010
1100101000110000011001011000000?011?000000010?1?0?

Giraffatitan_brancai

1100111100010000100000010000100000110100001110001101010000000001001000000
1001000101000010001110000001100000000110011 00[01][01]0100101001111111100 11
1?0?10?11001?0101010001001120100100000110101011100111002 10??01111?00??00??
??0000000010?111110000001?0?100000?000100110001100011111111101200010101000
0011110010000100 00?00?1111100[01]0100100011010000000?001001?1011011[01]003?
01100[01]0?000200111100[01]10112000?3001111101010011101111120001000110001 00
0011001001112000001011001101111111010100?10?00?000?0?0?0001100?00

Brachiosaurus_altithorax

110??111?0????????0???0??00110??10?1?1??0???????0????1??????0?0?10?0???00?0??0?
?01??102???????00?????????????????????1100000?001?10??111??1?????????????????????
????0????0?????????????????11???????0??????0??????????????0??????????1??11000100
0?0?1???????001?0100011110000111011101200010101100 0?121?0000?00?0000?0??0?0
????0000000001?0100010?0?????????????1?????????????????????????????00?????30??1
111??????????1????2??110101?01?????????????111200?1010?0????????????????????
??????????????0??01

Ligabuesaurus_leanzai

??????????0?????0?0???

????????????????????????????????????000101001010?2111???100000?1?????????????????
???????????1100???0??0010??01000001?0?0010???000?0?1???0????????????111100101?
?0???1??1??00?001?00??10????0?10110?12???000001?0?????????????????????????????
??001201?10000110???????30?0111????
???????11???1?????????????????????????0112???0000?0000?0?0001????01??1?1100?011?
0000????????0?

Isisaurus_colberti

??
??0?11110?0100000?0????????????1??01?
?10?000?1010??????0?000?0??01000000?0?00000??000?001???0???0001000??11110010
10?1????1?0?10?000100011100000000010???2??00??????0???0200???000?000?????3?0?
?0000000?000100101000010101021010000?1?????01100???1???00?1010001000??????0?
?110?0111??????????????0110011000?00101000100?????????????????????????????????
????????????????????0?

Haplocanthosaurus_priscus

??
??0?11100?0110?00?0????????????1?0101
110?000110010001??1?001000?00100001?0?0000?1000??10????011??0?????01110?0110
00?01000110?0001001010111000001100110101000101001000000111000?001?10100000
01000000000000010011000000?010000?101001????1001??00??0?0200?0101000001????
????????????????????????????010000110001000010010010010100000?0??????????????1?
????????????????????????0?1

Limaysaurus_tessonei

????????????????????????1?00000101010001101?????1?00?201?002000211010000?11?00?
010011?010000?000100101?0?1?????????????0?01?1?1110?111000000000??0??????????
??2?1110000?000?1001001???00000001000100001?0??1000??000?000???011??00??0?1?
?110?1?100?1???0001??0??001010?10?000010??10???0?1?11?11??01?0???????00110101
1?10001???0?110??11110010100000?0020?0?100?01111??101??????121?11?0000100100
2????00?11001111?0??1????00????????11?0?001111110010?10010110001?00???0???011
???1???1?1110?02??0??0?????002??

Cathartesaura_anaerobica

??
??0??11?000?00????????????????????????
?????0????10010????0?0?01000000001?0??1010??000?1?0???0??????????????????????
??001?0001?010000???00110
0??1111?1?10?000?002010?000?1??????0????????121011??????00????????????????????
????????????????01?????????????????10010110?01?0????????????????????????????????
???????1??

Zapalasaurus_bonapartei

??
???1????01?0????0????????????????1?0?
00?00??10?????0?????????????0??00???0??1???0?????????????????0?????????????????????
???11????1????000??10?10?0??
?0??0?010??00?102000?101001??1111001
????????????????????0?0100000100?????????????0?100000?0??????????0111???????0???
?????????

Nigersaurus_taqueti

0?11211000?01?1?0?01?01000000101010?011011?01?11???201?0020002??010?0001?1?
0?010111011010101100110?1??10?1?020101121201010111011100111000010001 0?0??????
??????1?11100000111?10011010?00?0?01110100000110?01000?1001?00????0010000?
10?1??11011110??0?1???0???0??0010100110000 11?0??0??000?0?11111001?????????111
???????1?000???0??????1101?0?01001?0?102??0?10?????10???????????120010?0010100
00???????0?01?0??1??0?00????????????0??1?????0?1?1?100100?0?1??10101?0??????001
1???110?????????????????0??????????

Demandasaurus_darwini

0??12???0??
??????????????????????????0????0?2???0011?111???110?00?000????????????00?12??1?
0?00???0????100?0??????0?010000000???1??1??0??0?1???????01100000000???1101???0
??0?0?????????????101??10??001????10?1000?111111???2?????????1112?001?0100?0??0
001100?11?10010001001111301 0?1?1101?????0???000???????????????????????????????

??????????????????????????????1110100100100201001010??????????????????????????
?????????????????

Dicraeosaurus_hansemanni

0?111??0111110??110?0?1?00011000101000??0???????110????????11011110100101001
1111000000000100012121000101?11110???11111011111100110010?00100001000011???
?00011200000100000002110?1000100101000?00000000000000000100000110110001010
0000?10100?011010100000?0010020100?1011100010110010?001?101000110120001010
10001000014011[01]10??0001100011010111001000?0130000000001000?100000110101
1200110?0001000?????010010001110000??????????100110?0020101010110111100110
10000100000111011111100?100001111111000????11211

Brachytrachelopan_mesai

??
??1?01??10000000???1???????????????0?0?
?00000?2110?1?00?10100000?0000000000000001?000010??100010?0?????10100?0110
10100010?0011020100?10110?0010100010?000?10100001112????0?010??1????????????
??
???????????????????10??10??0???
????????????01

Amargasaurus_cazaui

??????????????????????1?000110000000000??0???????0??????????1111001111010101111
1000100000?0000212101110?????????????????????????1001101000000100?1?10001010
002000001000000?2210?1000110000000?001000000000000001010000000010011?000010?
10100?0110101???00?01010?0200?10111000?0100010?000?1010?001212?021??0?0001?
?0?1????100??0??1????????????????00?01000?20??0?1?00???????????0112001?0?00010
10?????0101100000101000??????????100010110?????????????1001?0100000000001010
0111?11?0??000111??????????????1120?

Suuwassea_emilieae

0?111??00?0?????????????????0???0??0100??0??????1???1000?1?1111101101001001011?
110000002010010?1?????11???1110???11?2?????1110011?0110011100010?10?11?1?000
002010101000001011010001?001101110?0000010?000?0?????????1010110110010??00?

1111001?0??????00111100??????????????????????????????????????002??????????10????
??1110?1???????????????????00?113010????0???00????0??????011100100?0001000?00?
??2001001??10?11100????????1?
100011110010?????01?020?

Amphicoelias_altus

??
???1????????????????????????????????????
???0?????????????1??001000?0?1?
??????0????100011100010001010?000000100010001???????????0?????????????????????
??
???????????????????????????????0100010?00000?????????????????????????????????????
?????1

Apatosaurus_ajax

??????????????????????????1????01?010??????????1???1101?111??1??0?0?00100010?01
0011010200101??1?0??????????????????????????????1??1100?0110010??1?????????????
???????0100001010101?000001001011101000?0000110000?100110001110001001?011
??0010?0?0?1?01010?0???0110???0??11???001???1100??10?11??100???1010100?1001?0
011110?01?01?0111111010001000?010000000?0?????????0111???0102001?0?0101010??
0???????????111???????????????????????10?01??001011???????0?00?0????????0???????
????????????????????????112

Apatosaurus_louisae

0?112110?10010111011011011101??010010?1101??011100?1100?11101100010?001000
00001001001010110100100001??011???????1?1????111100111[12]1??0?01100101?0?1
?0001?00?11110?001001001101[01]101?0[01]0001001011101000?1000[01]00[01]00010
0011000111111?112001??0010001001110?00110000110001100010000010?10[01]0101
1001110111101?0???0000110130?11?10000[01]011010111101001000[01]00100000[01]00
0010111200001100001110011010011010???102000001101011112111011010000010?00
101?001011010210111000000000001011011011100??001011121010??0111100200

Brontosaurus_excelsus

??

??1?11??0?0110?0???0??????????????10??
??11?001??10101??00001000?11?01000?000?0101?00??0110000111100100120 11??0010
00?01[01]001?000000001000011000[01]0000?10?11001011001?1010111?1010010?1001
2?011110?0100110111111010001110?0100?0?00001?????01?0?[01][01]???01010001011
101010[01][01][01]0?020000011???1101??????????10?011?[01]010100010[01]10102101
01010[01]0000?011??0011111110????????????????????????

Brontosaurus_yahnahpin

??
??1?2110?11110010?00???????000020010
001?10??????????1?0??????????1???00?????????1?????0111000??1?10??0????1???0?0?0
?0?1?0?010??????1?00??10001???1011010?101110010001000???????10?1???????1110??
0001?01111100100?1110?01?000?100001??????????????0012000100100100011 00??2000
00110101110211111?0?1????????????????????????????????????0001011011111100?0?0?
1???????10?1?11??????

Brontosaurus_parvus

??
??1111100?111001[01]210???????00?2[12]
0[01]101000000001001[01]101?000101000?11011000?0001010[0 1][0 1]00?[0
1]01[01]100011100011012[01]111000?00000100011110001101[01]1001101010010?1101
101?10100100?100010?0100[01]001001?0011010001001101111110 1000[01][01][01]0?0
100000[01]000?1?????1?0?11???0112000[0 1]00100[0 1]010?????0200000[0
1]11[01][01]110121110100010001101001010001?11010110001[01]000[01]100??11??1[0
1]????????????????12?00?00??????????

Tornieria_africana

????????????????????????01?1??00?0?1????????????????????????1111111????001100010
1101001011101?1?0????0????????????????????????????1??1?1??0????????????????????
????????2??00??011???????????0??0????????????????????1100?????1???????????00?0??
????????00??0???????????0?01????2111????01
10?????????????01[01]10?010?0??0?1??????????????011001000110010??1001?11000001

1111??????????????00011??00???0101101011110100000000010???10??011??1100???????
???????????????0???

Supersaurus_vivianae

??
??1?1110011001?0???0?????????????01??
1?1011[12]0100111[01]0[01]1101111111?000110??????010????????????0????1????????1
10000000?000?0?10?00000111001111[01][01]11001?1100020111[01]00110001111??111
010?1101?[01]011110?0[01]0011011111101001010101100000101001?????01001000?01
120100111010000?????????????????????????????000111?102000000101010??????????
????11010101?????????????????????????????????1

Supersaurus_lourinhanensis

??
??1??111?00??1?????????????????????
?????????11000?11?11?????10?1?10110?000100?011?01????00???10010??011????1000?
000?0010?00000111101110111000101100??01111001101?111????????0?0??1????2011??
1?????????????????01??
??
???????????

Leinkupal_laticauda

??
??1??????????0?????????????????????????
???????0???????????????0????00????0?????0??????1??1?????????????????????????????
??0?0101?1??2?1???000101??1
11??1???
??
0?

Galeamopus_hayi

????????????????????????1?111?1?0010?111??0?????????????????????2?1000010100111001
0010110101111101?000010?????????????????????????1??1??1?10010111?1???????????1
??10????101001001100?????11111101001?001?0?0?11000110011?1000??00100100?1?1?

??0?0??????001?1100??1?1??????????????0?????????1???????????1??11??????111??012?
11???1?1?1?1???????????1101100?001010010?????????????011101000010010002000??1
01?00120110010101100?001000010?1010?000?1?1010???????????????10010?111101?01
????????1??01?11?????00???

Galeamopus_pabsti

0?112110110111111111111101110101010011?1101?100111101100111101210101?100001
1000100111002010111?1100011001?10001111011?11011110011[1
2]111011110101021011111100102211100111101111001100000001110010110100100000
0111001111011?10000100100100?10110?0?0?0?0??00?1?1?1?110101001100010??10?0?
10110010?0100?0001???
???????????021101000?1001000??????2011001111111101011100011?0001?01?100000??
?????110101?00000??1000101111101101?110101112001101101000020?

Diplodocus_carnegii

??
??1111101111[01]00111?0???????1012010
10?0011001010011000??00111001010[01]0110100010100[01]0111011010001100100100
211110001000001[01]00[01]111012110111011111110000011011110110011111111?01101
111001011141012111111101111111110100111011102110010010 1????40000[01]000101
11010[01]0010010001[01]00????????????????????????????100[01]100[01]02010[01]00001
01011010?010000010100?11111001100?0?0001110?11??11?100?0001

Diplodocus_hallorum

??
??1?11??1?1100010??0?????????????????
??????0???1100???0011100101000?101?0?10010?0110?01010001100?00100211110?010
010011001111000?101000111[01]1110000[01]1101?110110001111[01]10011?11110000
11141012?111111011111111101001[01]1011102111[01]11001111??40000[01]0111[01]1
1101000[01]1[01]11000?????0110000?10?101?0??????????100110?102[01]101001[01]10
1101010[01]??000?010?00?11[01]1???1100??10?01111?1100?11111????1

Kaatedocus_siberi

0?01211001010?1?11011110001?0?100101011?0????011111110111011111[01]10111000

0[01]11101000[01]1201[01]00101111010[01]?0???1000?1?1011?????1110?11?11??01100
0010200010000000?10001000101111[01]100110000001111110?10000101001101100101
0011111100100100100??
??
??
????????????????????????????????????010?

Barosaurus_lentus

??
??1?111011100[01]11[01]20[01]?????????
???????????111201001110010001111111[01]10111102000101011011101111001110?1001
00311110001000001[01]0010110001101110[01]111111000[01][01]1101[01]10011000[01
]10[01]01?[01]110111100001113[01]1121110110011111111001001[01]10101031000100
101?1??300000010?011001000?10110001100?10110001???????????????????001??01010
1000?101010110111???0?001???0???111111101?100001111001?0111??0????0

Pilmatueia_faundezi

??
??1??????1?011010000000???1??????????????00?
?000000??100?1002100000000?00000000?00000001?0000000010011000????????00?01?
0???0?1??????????20???011101010100010?111?101000012?2?????????00??????????????
??????????????????????00??0001020000??0?????????????120200110?0001010???????????
??1002??100000????????????????????????????
??????????????112

Bajadasaurus_pronusp

??????????00??????????1?00011000000000??0??????100?101001011111001011?1010?11
?1000000000100002121????0???11?0?11?1?1??1111120011?01?????0?000???1????????0
0?????????00000?21?0?????????00?00?00000??
??
??
??
???????111??

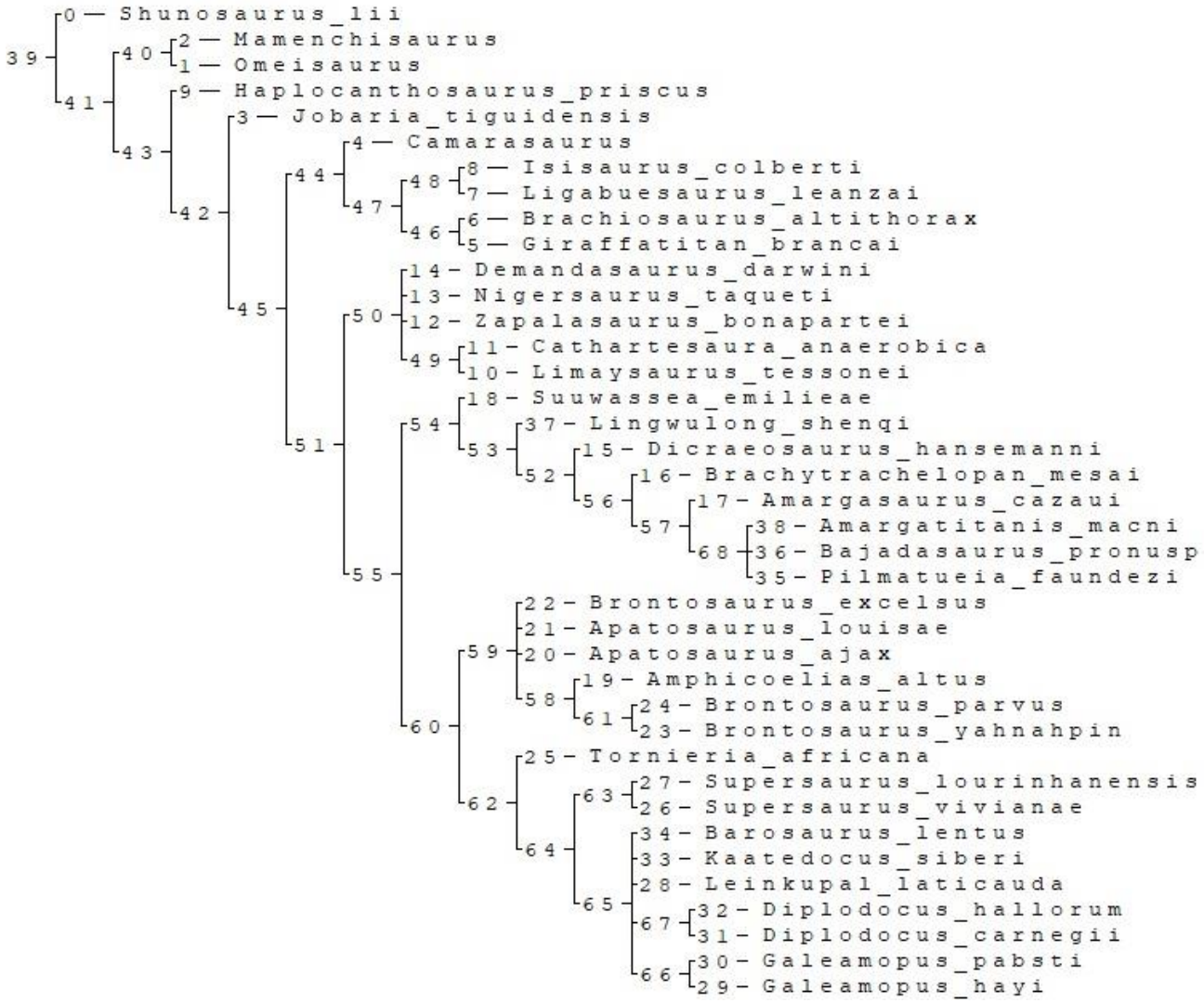
Lingwulong_shenqi

??????????????????????1?00011000111001??0????????????????0?111000?10101000?11?
111010?020100?????????10??????0??????1??1??1?10011?11??10??000????0????????????
??0?01?00000?1000?10?01?0?00000?0000100?00000000??000?0?0???01??0????????100
??11010?0?????001????000?10010?0?10?00010???0??01??0?1002?1?10?0100110?001?0
1?0?11???01?????101?????0?000?000000000011???????010?0??1202001?0?0001000???
??121?10001??10000??????????10?000?001?0?10?11??1?200?1010000001100??1???????
????????????????????????00001

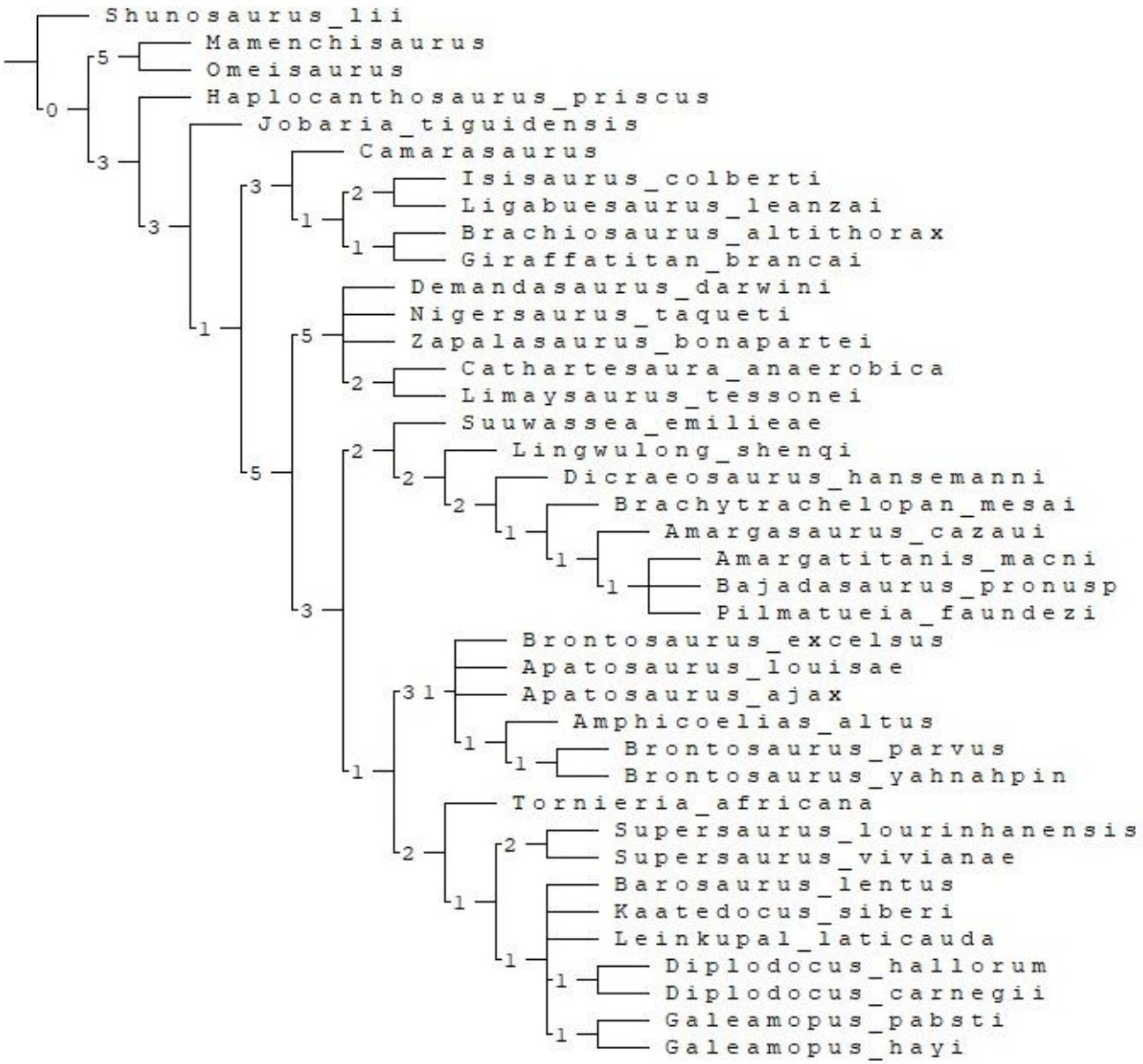
Amargatitanis_macni

??
??
??
???0???0001?0??100???0?10?00??0
???0?10??00?00?1???
??????????????????010101??0020011010000000000?0100111111?0??00????????????????
??????

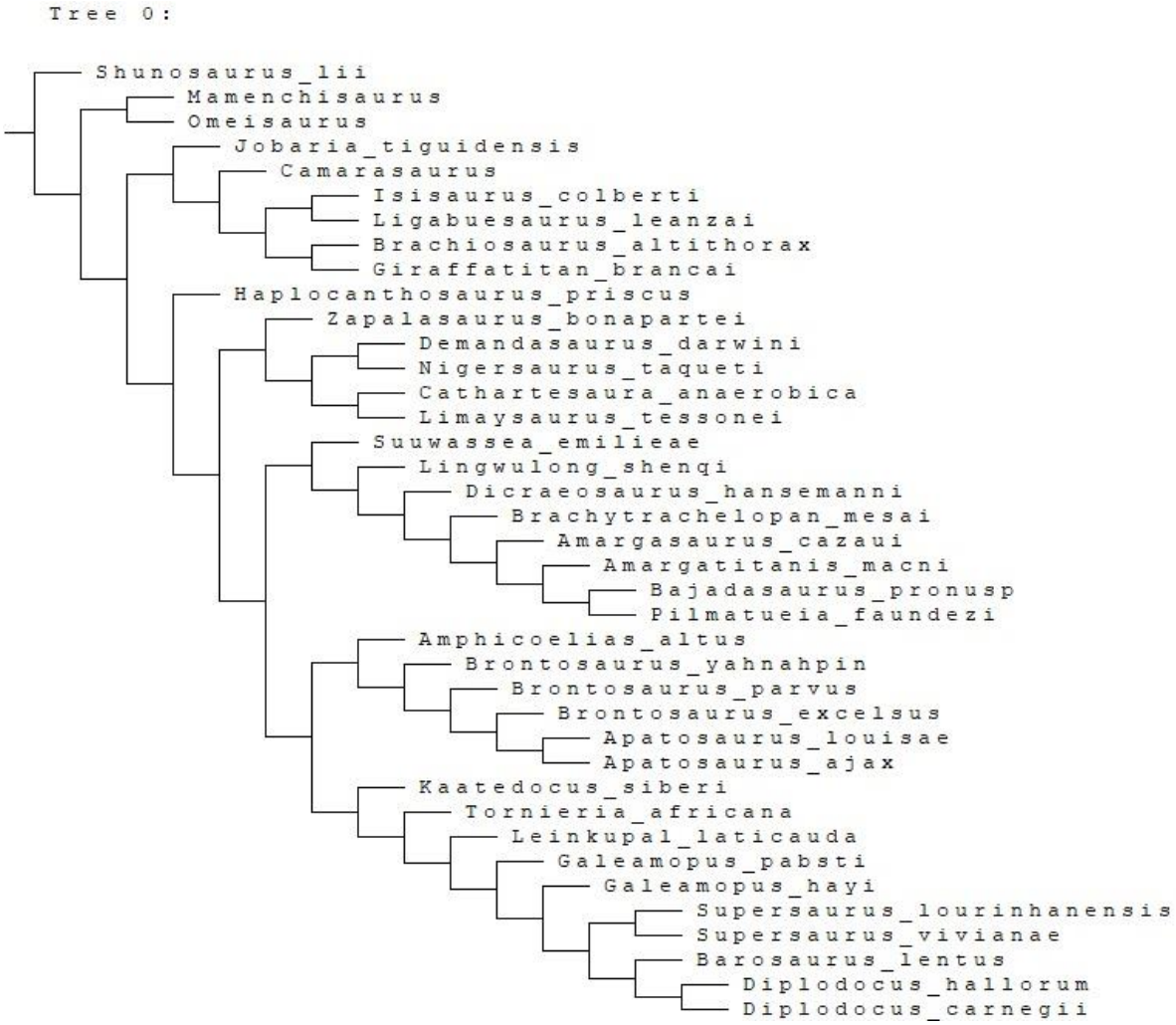
Apéndice 5. Cladograma del consenso estricto mostrando las relaciones filogenéticas de los OTUs (unidades taxonómicas operativas) del presente estudio y producido por el programa TNT.



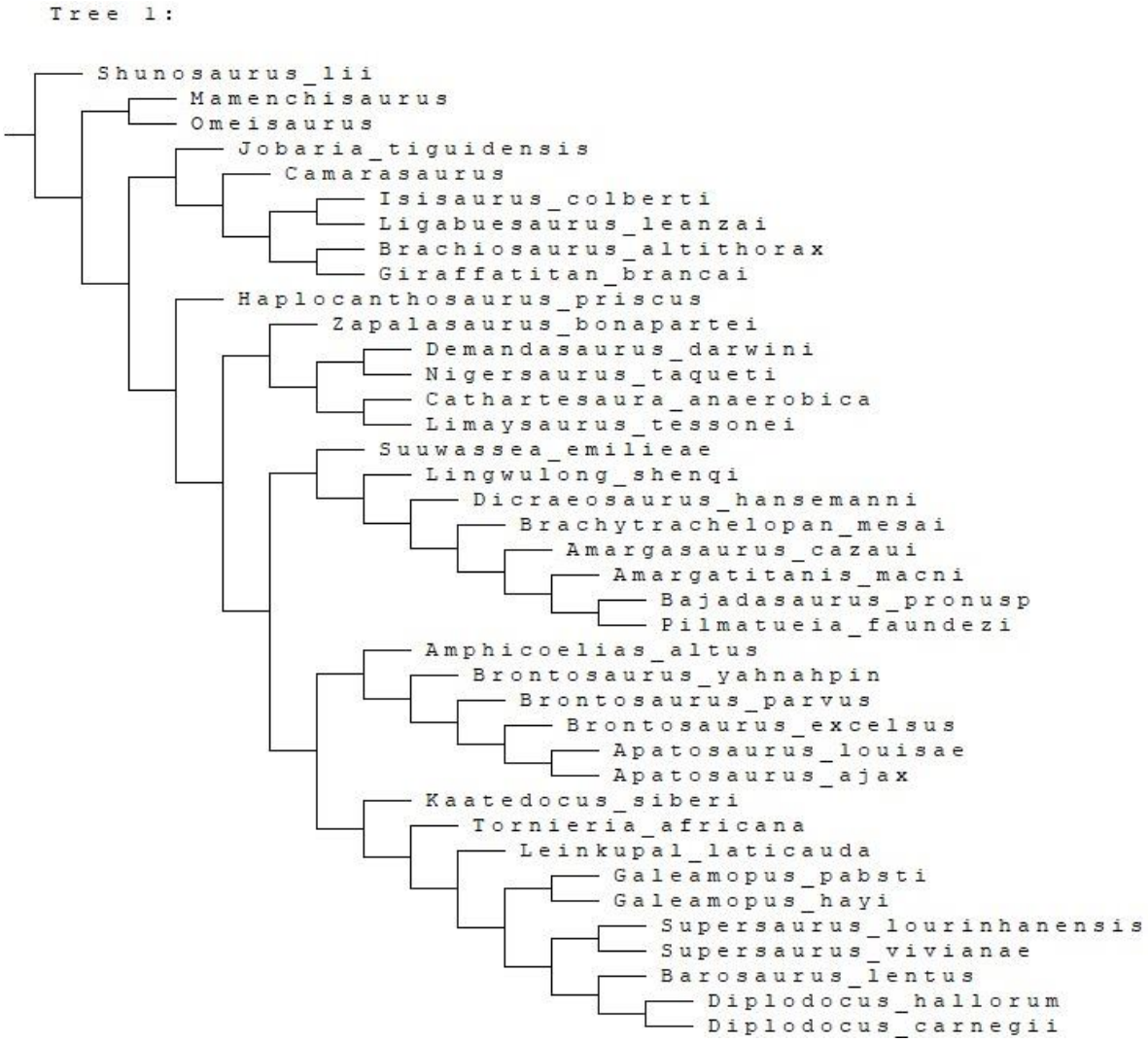
Apéndice 6. Cladograma del consenso estricto mostrando las relaciones filogenéticas de los OTUs (unidades taxonómicas operativas). Los números en los nodos muestran los valores del soporte de Bremer.



Apéndice 7. 1 de 10 árboles más parsimoniosos.

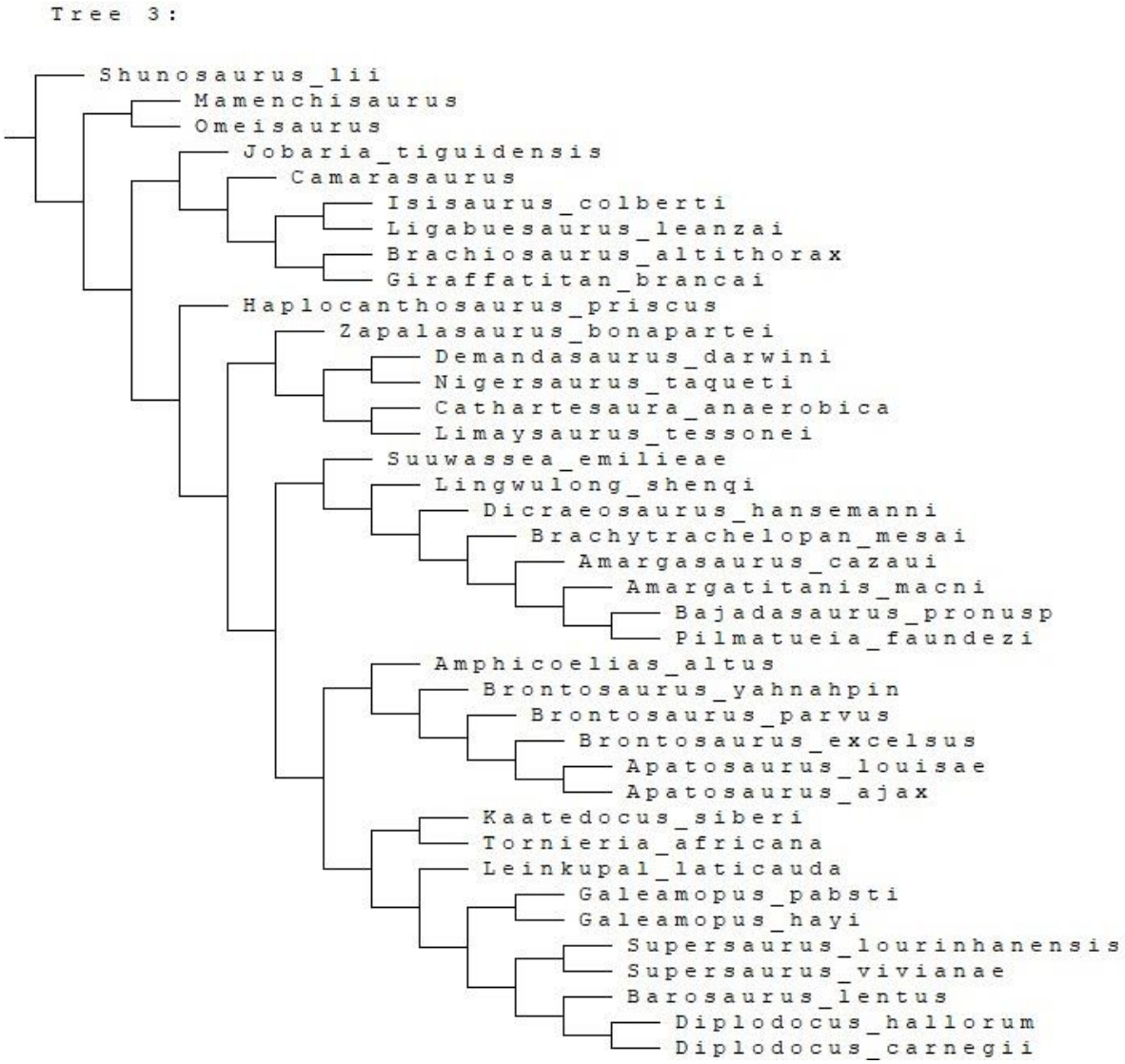


Apéndice 8. 2 de 10 árboles más parsimoniosos.

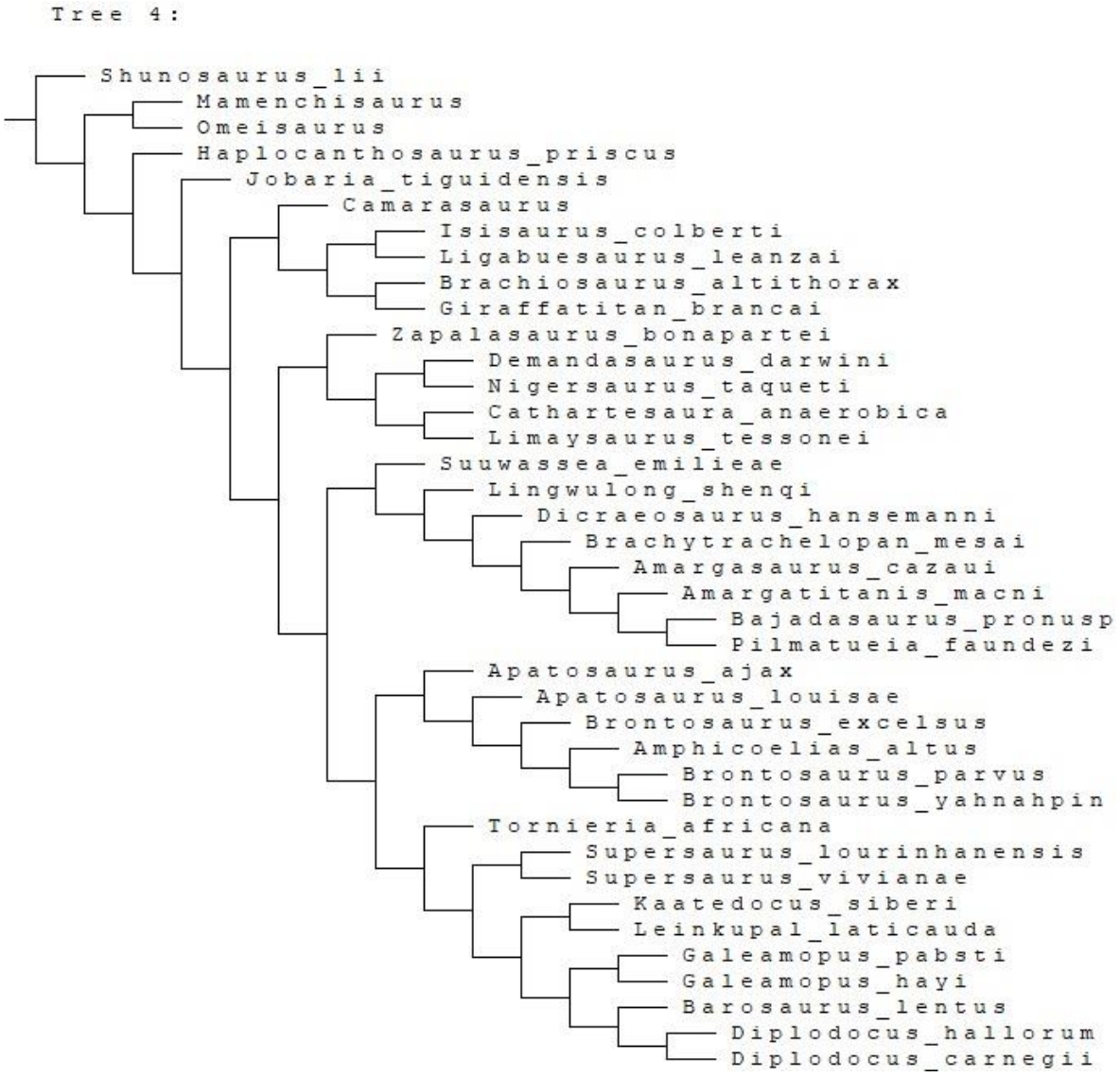


Apéndice 9. 3 de 10 árboles más parsimoniosos.

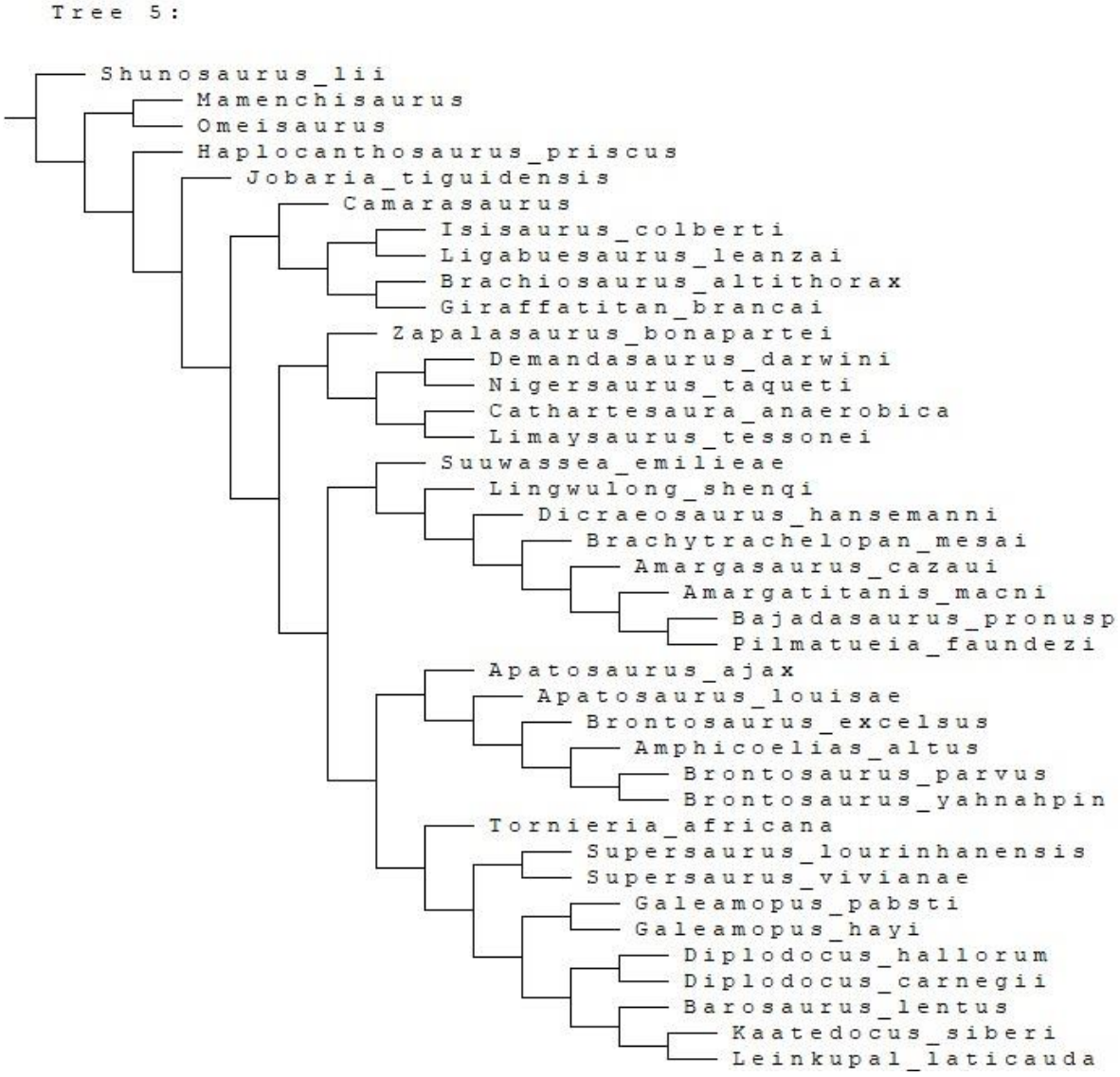
Apéndice 10. 4 de 10 árboles más parsimoniosos.



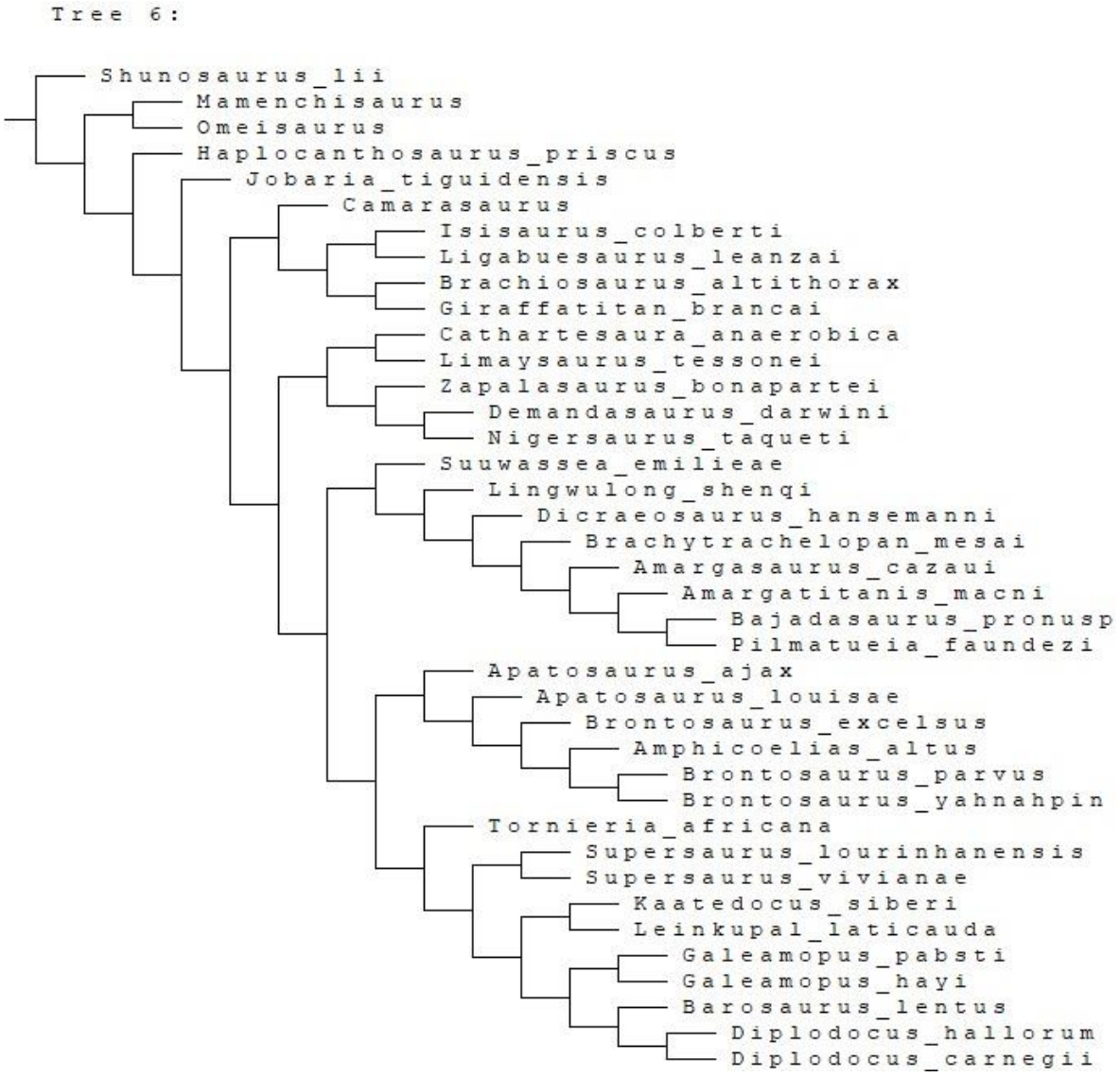
Apéndice 11. 5 de 10 árboles más parsimoniosos.



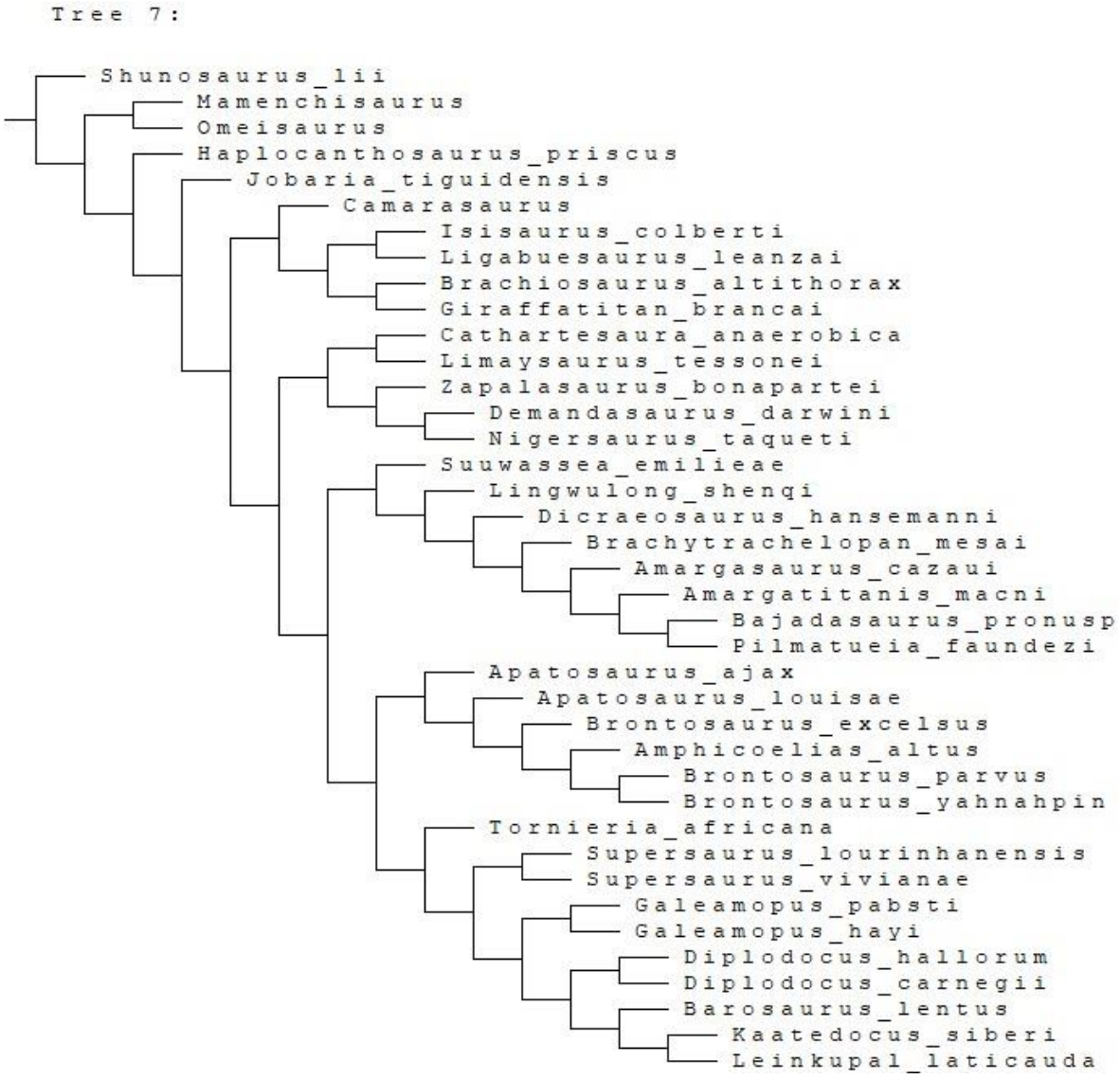
Apéndice 12. 6 de 10 árboles más parsimoniosos.



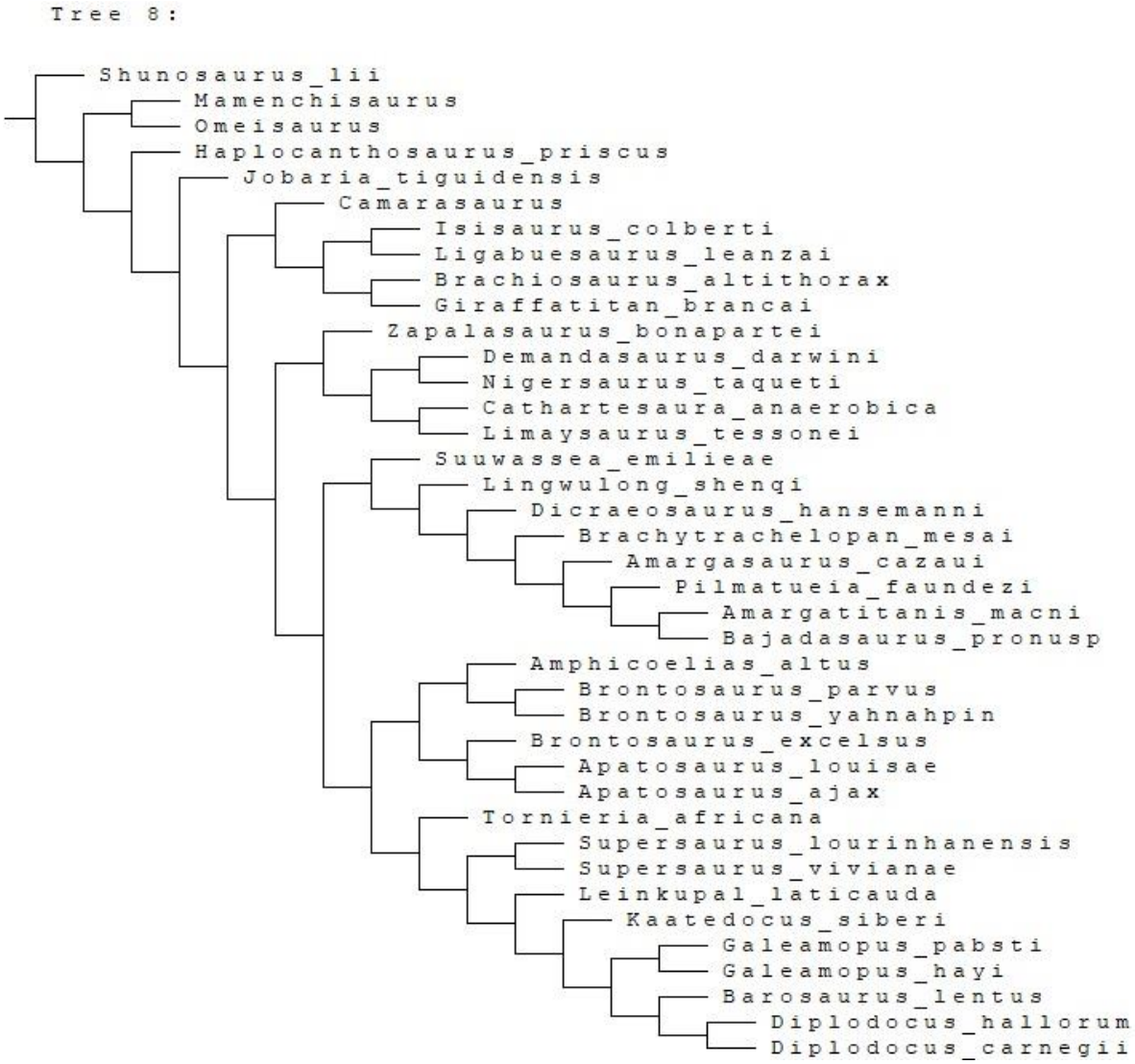
Apéndice 13. 7 de 10 árboles más parsimoniosos.



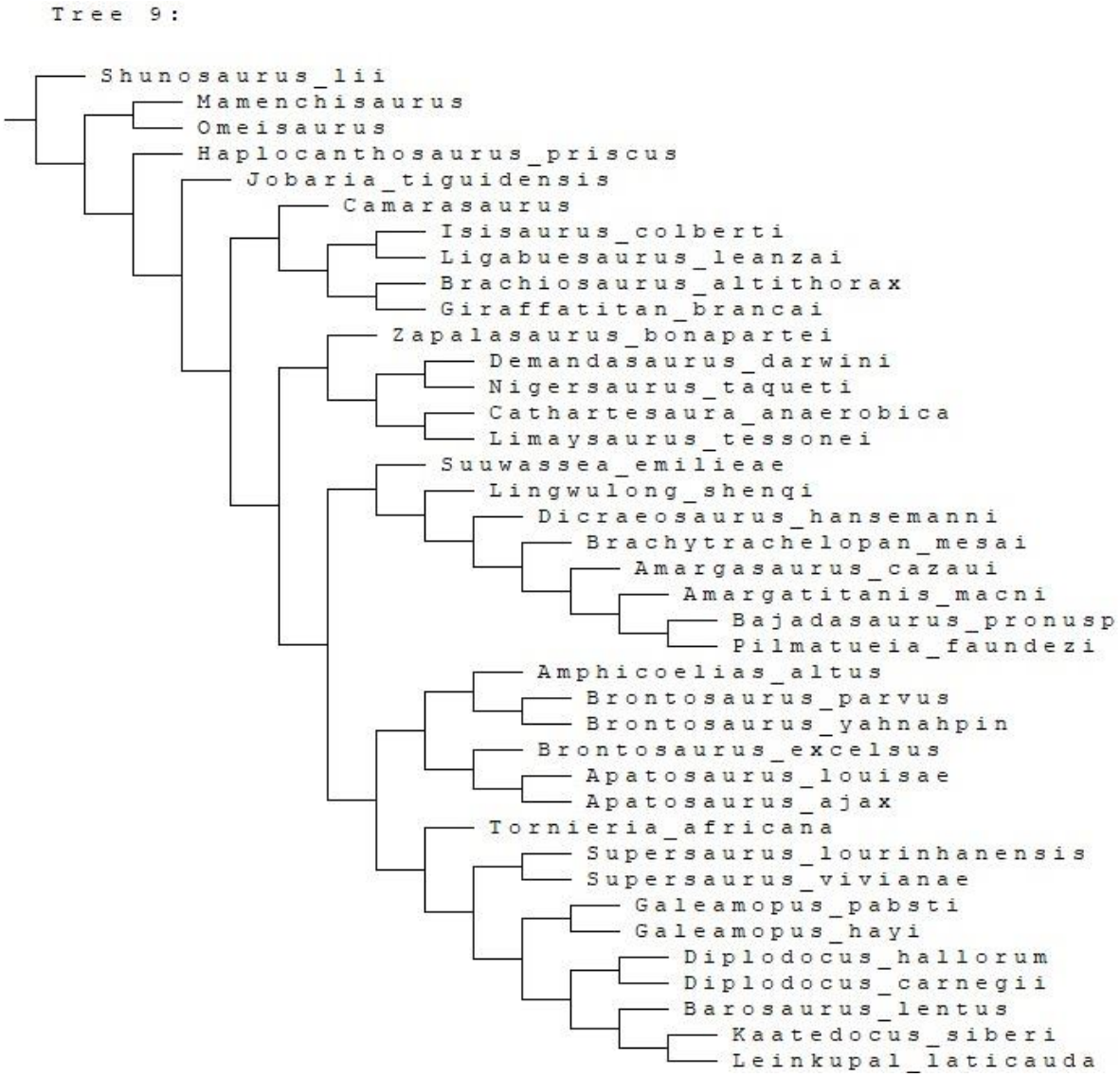
Apéndice 14. 8 de 10 árboles más parsimoniosos.



Apéndice 15. 9 de 10 árboles más parsimoniosos.



Apéndice 16. 10 de 10 árboles más parsimoniosos.



Bibliografía apéndices

Chatterjee, S. y Zheng, Z. 2002. Cranial anatomy of *Shunosaurus*, a basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of China. Zoological Journal of the Linnean Society 136, 145-169.

Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*: with special reference to specimens in the Carnegie Museum. Memoirs of the Carnegie Museum 11, 175-300.

Janensch, W. 1929. Die Wirbelsaule Der Gattung *Dicraeosaurus*. Palaeontographica Supplement 7, 39-133.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2013. The skull and neck of a new flagellicaudatan sauropod from the Morrison Formation and its implication for the evolution and ontogeny of diplodocid dinosaurs. Journal of Systematic Palaeontology 11, 853-888.

Tschopp, E. y Mateus, O. 2017. Osteology of *Galeamopus pabsti* sp. nov. (Sauropoda: Diplodocidae), with implications for neurocentral closure timing, and the cervico-dorsal transition in diplodocids. PeerJ 5, e3179.

Tschopp, E, Mateus, O. y Benson, R.B.J. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). PeerJ 3, e857.

Upchurch, P. Tomida, Y. y Barrett, P.M. 2004. A new specimen of *Apatosaurus ajax* (Sauropoda: Diplodocidae) from the Morrison Formation of Wyoming, USA. National Science Museum Monographs, Tokyo 26, 1-108.

Xu, X. Upchurch, P. Mannion, P.D. Barrett, P.M. Regalado-Fernandez, O.R., Mo, J. y Liu, H. 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. Nature communications 9, 1-2700.

Zheng, Z. 1996. Cranial anatomy of *Shunosaurus* and *Camarasaurus* (Dinosauria: Sauropoda) and the phylogeny of the Sauropoda. Tesis Doctoral, Texas Tech University, 1-194.