

EL REGISTRO DE SAUROPODOMORPHA (DINOSAURIA) DE LA ARGENTINA

ALEJANDRO OTERO¹ Y LEONARDO SALGADO²

¹CONICET. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina. alexandros.otero@gmail.com

²CONICET. Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro. Av. General Roca 1242, R8332EXZ General Roca, Río Negro, Argentina. lsalgado@unrn.edu.ar

Resumen. Sauropodomorpha comprende a los dinosaurios herbívoros más abundantes y diversos, con un registro global. En la Argentina su registro es particularmente rico y abundante y sus taxones han dado luz a los hitos más importantes de la historia evolutiva de este grupo de dinosaurios saurisquios. El origen de Sauropodomorpha, la transición hacia Sauropoda, así como la diversificación de Diplodocoidea y Macronaria son, en gran medida, ejemplificados por el registro proveniente de las capas mesozoicas de la Argentina. En esta contribución se presenta el registro actualizado de los géneros válidos de Sauropodomorpha de la Argentina, incluyendo datos sobre la procedencia geográfica y estratigráfica y relaciones filogenéticas.

Palabras clave. Sauropodomorpha basales. Sauropoda. Diplodocoidea. Macronaria. Argentina. Registro fósil.

Abstract. THE RECORD OF SAUROPODOMORPHA (DINOSAURIA) OF ARGENTINA. Sauropodomorpha includes the most abundant and diverse herbivorous dinosaurs, with a worldwide record. In Argentina, its record is particularly rich and abundant, and its taxa have shed light to the most important milestones in the evolutionary history of this group of saurischian dinosaurs. The origin of Sauropodomorpha, the transition to Sauropoda and the diversification of Diplodocoidea and Macronaria are largely exemplified by the Mesozoic record from Argentina. In this contribution the updated record of the Sauropodomorpha genera of Argentina, including data on the geographic and stratigraphic record, origin and phylogenetic relationships, is presented.

Key words. Basal Sauropodomorpha. Sauropoda. Diplodocoidea. Macronaria. Argentina. Fossil record.

SAUROPODOMORPHA Huene, 1932 es uno de los grupos de dinosaurios más exitosos que habitaron todos los continentes, desde el Triásico Tardío (Carniense, aproximadamente 225 Ma) hasta el Cretácico Tardío (Maastrichtiense, 64 Ma) (Galton y Upchurch, 2004; Smith y Pol, 2007; Cerda *et al.*, 2012). Comprenden a un grupo basal, tradicionalmente denominado "prosaurópodos", y a los Sauropoda Marsh, 1878. Los sauropodomorfos basales fueron de pequeño a mediano tamaño, con largos cuellos y cráneos reducidos, mayormente bípedos (aunque algunas formas fueron también cuadrúpedas) que dominaron los ambientes continentales desde el Triásico Tardío hasta el Jurásico Temprano (Galton y Upchurch, 2004). "Prosauropoda" es un grupo tradicionalmente considerado como monofilético (Galton, 1990; Galton y Upchurch, 2004; Upchurch *et al.*, 2007). Sin embargo, en los últimos diez años, nuevos descubrimientos, redes-

cripciones de taxones ya conocidos y la aparición de nuevas y mejoradas matrices de datos filogenéticos, arrojaron nueva luz sobre este grupo, que pasó a considerarse como una asociación parafilética de sucesivos grupos hermanos a Sauropoda (Yates, 2007a; Apaldetti *et al.*, 2012; Otero y Pol, 2013) (Fig. 1.1). De esta manera, el término "Prosauropoda" cayó en desuso, siendo reemplazado por "Sauropodomorpha basales", los cuales básicamente incluyen a todos los dinosaurios sauropodomorfos que se encuentran por fuera del clado Sauropoda. Más allá de su naturaleza parafilética, las relaciones internas de este grupo se encuentran relativamente bien establecidas. En este sentido, las ramas más basales de este grupo se encuentran bien representadas por el registro sudamericano de *Eoraptor lunensis* Sereno, Rogers y Monetta, 1993, *Saturnalia tupiniquim* Langer, Abdala, Richter y Benton, 1999, *Chromogisaurus novasi* Ezcurra,

2010, *Panphagia protos* Martínez y Alcober, 2009, y *Pampadromaeus barberanai* Cabreira, Schultz, Bittencourt, Soares, Fortier, Silva y Langer, 2011, como los actores principales; el "núcleo" de los sauropodomorfos basales compuesto por los monofiléticos Plateosauridae y Massospondylidae (Galton y Upchurch, 2004; Apaldetti *et al.*, 2011, 2012), mientras que un creciente número de sauropodomorfos se ubican de manera sucesiva como grupos externos a Sauropoda (Pol *et al.*, 2011; Otero y Pol, 2013; Otero *et al.*, 2015).

Sauropodomorpha fue definido por Salgado *et al.* (1997a)

como "el clado que incluye al ancestro común más reciente de Prosauropoda y Sauropoda y a todos sus descendientes". Esta definición considera a ambos grupos de sauropodomorfos como monofiléticos, permitiendo una definición basada en el nodo. Teniendo en cuenta la naturaleza parafilética de las formas basales de Sauropodomorpha, es preferible una definición basada en la rama: "el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus* Bonaparte y Powell, 1980 pero no a *Passer* o *Triceratops* Marsh, 1889" (Sereno, 2007).

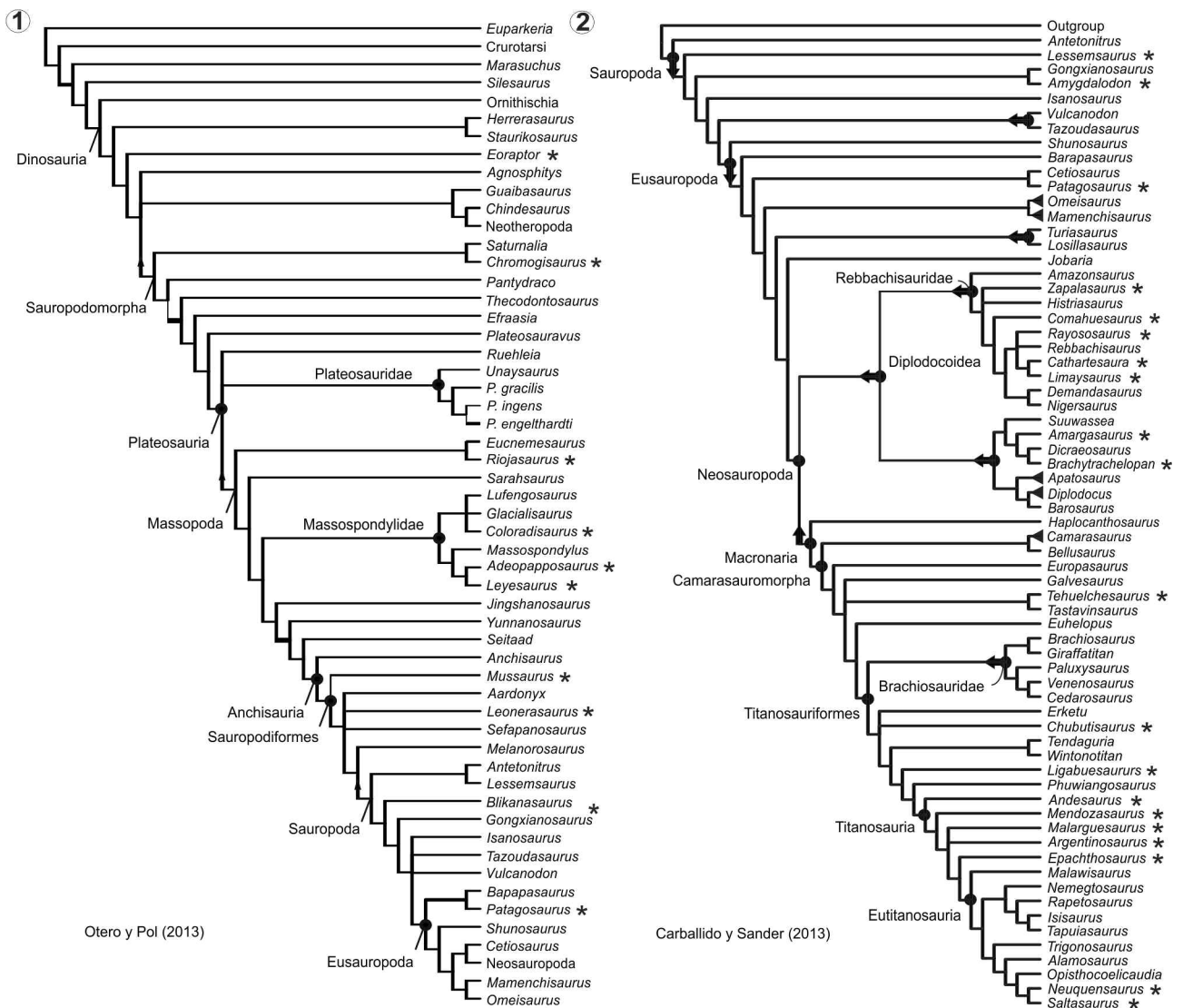


Figura 1. 1, Relaciones filogenéticas de los Sauropodomorpha basales. 2, Relaciones filogenéticas de Sauropoda. Los asteriscos denotan los sauropodomorfos con registro en Argentina.

Sauropoda es definido como el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus* pero no a *Melanorosaurus* Haughton, 1924 (Yates, 2007b). Con aproximadamente 150 especies válidas y una distribución mundial, Sauropoda comprende a los dinosaurios herbívoros dominantes desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico Tardío. Su plan corporal único, caracterizado por su gigantesco tamaño, locomoción graviportal, largos cuello y cola, y cráneos reducidos, hicieron de este grupo un ícono indiscutido en la cultura popular, desde los comienzos de los hallazgos (Sanz, 2007; Otero y Gasparini, 2014).

Hasta la fecha, la filogenia de jerarquías altas de los saurópodos está relativamente bien establecida, compuesta por Sauropoda basales (e.g., *Lessemsaurus* Bonaparte, 1999, del Triásico Superior de la Formación Los Colorados, provincia de La Rioja) y Eusauropoda (e.g., *Patagosaurus* Bonaparte, 1979, del Jurásico Medio de Cerro Cándor, provincia del Chubut), registradas en el Jurásico Inferior y Medio, una radiación de Neosauropoda, compuesta por Diplodocoidea (e.g., *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte, 1991, del Cretácico Inferior de la provincia del Neuquén) y Macronaria (e.g., titanosaurios y formas afines), del Jurásico Medio al Cretácico Superior (Carballido y Sander, 2013) (Fig. 1.2).

La Argentina ha sido un importante foco de descubrimientos y estudios en saurópodos desde fines del siglo XIX a la fecha (e.g., Salgado y Bonaparte, 2007). La presencia de abundantes afloramientos de rocas mesozoicas, así como también el estudio y la investigación constante llevada a cabo durante los últimos 40 años, ubican a la Argentina entre los centros más importantes a nivel mundial (Fig. 2).

En esta contribución ponemos al día el listado del registro de dinosaurios saurópodos conocidos en la Argentina desde una perspectiva histórica, incluyendo los primeros descubrimientos y estudios, los actores principales, así como también las diferentes líneas de investigación que se están llevando a cabo actualmente.

Abreviaturas institucionales. MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; MMCH, Museo Municipal "Ernesto Bachmann", Villa El Chocón, Neuquén, Argentina; PVL, Instituto "Miguel Lillo", San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina.

RESEÑA DE LOS PRINCIPALES GRUPOS DE SAUROPODOMORPHA

Sauropodomorpha basales (Anexo 1)

La ocurrencia de saurópodos basales en la Argentina se conoce desde la década de los sesenta, a partir de los trabajos pioneros de los paleontólogos argentinos Rodolfo Casamiquela y José Bonaparte (ver más abajo). Sin embargo, el registro más antiguo del grupo se remonta al año 1993, con el hallazgo de *Eoraptor lunensis*, de la Formación Ischigualasto (Carniense/Noriense, Triásico Superior; Martínez *et al.*, 2011), de la provincia de San Juan. *Eoraptor* fue inicialmente considerado un terópodo basal y esas afinidades permanecieron por un largo período de tiempo (Novas, 1994; Sereno, 1999, 2006; Tykoski, 2005; Ezcurra, 2010); incluso fue considerado como un saurisquio basal por fuera de Theropoda y Sauropodomorpha (Langer, 2004; Brusatte *et al.*, 2010). Luego de una re-preparación del material original, re-codificación e inclusión en matrices filogenéticas con mayor muestreo de taxones y caracteres, *Eoraptor* es actualmente considerado como un miembro basal de Sauropodomorpha (Martínez *et al.*, 2011; Sereno *et al.*, 2013; Otero *et al.*, 2015 y referencias allí citadas).

La Formación Ischigualasto es la que brindó más taxones basales de este grupo, además de *Eoraptor*: *Panphagia protos* y *Chromogisaurus novasi*. *Panphagia* es conocido a partir de un esqueleto incompleto, incluyendo material craneano y es actualmente considerado el saurópodo más primitivo, con un mosaico de caracteres de este grupo (e.g., supraoccipital amplio con muescas profundamente marcadas para la vena occipitalis externa y una cresta nugal baja), pero también con caracteres teropodios (e.g., receso flocular timpánico anterior de gran tamaño) (Martínez *et al.*, 2012). *Chromogisaurus* es un taxón cercanamente emparentado a *Saturnalia*, de la Formación Santa Maria, Brasil, y se conoce a partir de un esqueleto incompleto, cuyos caracteres compartidos con el taxón brasileño permiten reconocer una subfamilia propia, Saturnaliinae (Ezcurra, 2010).

La provincia de La Rioja también ha contribuido con una rica fauna de saurópodos. Bonaparte reportó la presencia de *Riojasaurus incertus* Bonaparte, 1967, del Triásico Superior de la Formación Los Colorados (Bonaparte, 1967, 1971), referido originalmente como un "prosaurópodo" melanosáurido, aunque menos robusto que las formas sudafric-



Figura 2. Ocurrencia de Saurópodomorpha en el territorio argentino. Las flechas no indican el lugar preciso de los hallazgos.

canas coetáneas (Bonaparte, 1971) (Fig. 3). Análisis filogenéticos recientes, sin embargo, muestran a *Riojasaurus* como un Massopoda basal (i.e., “el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus* pero no a *Plateosaurus* von Mayer, 1837”, Yates, 2007b), es decir, más cercano a formas como *Massos-*

pondyus Owen, 1854 que a *Melanorosaurus* (Upchurch *et al.*, 2007; Yates, 2007a; Otero *et al.*, 2015).

En 1978, Bonaparte presentó otro “prosaurópodo” de la Formación Los Colorados, *Coloradisaurus* (*‘Coloradia’*) *brevis* Bonaparte, 1978, referido en ese entonces como un Pla-

teosauridae, dadas las evidentes similitudes con *Plateosaurus* y *Lufengosaurus* Young, 1941 (Bonaparte, 1978, p. 329). Nuevas descripciones de *Coloradisaurus* muestran a este taxón como un miembro de Massospondylidae (Apaldetti *et al.*, 2012, 2014).

Los sauropodomorfos del Jurásico Inferior de la provincia de San Juan están representados por los massospondylidos *Adeopapposaurus mognai* Martínez, 2009 de la Formación Cañón del Colorado y *Leyesaurus marayensis* Apaldetti, Martínez, Alcober y Pol, 2011 de la Formación Quebrada del Barro.

La ocurrencia de sauropodomorfos basales en Patagonia tiene una historia que comienza aproximadamente hace medio siglo atrás. Entre 1961 y 1964, el Museo de La Plata y el Instituto "Miguel Lillo" (Tucumán) llevaron a cabo una serie de campañas lideradas por Rodolfo Casamiquela (Museo de La Plata) en la provincia de Santa Cruz, a capas de edad Triásico Superior (Formación Laguna Colorada), cerca de la estancia "El Tranquilo". Aquellas campañas sacaron a la luz los primeros hallazgos de sauropodomorfos basales

de la Argentina (Casamiquela, 1964). Una década después, se reporta la presencia de un nuevo sauropodomorfo basal, *Mussaurus patagonicus* Bonaparte y Vince, 1979, representado por individuos de pocos días de vida; los restos fueron hallados junto a cáscaras de huevos recuperadas pocos años antes en esa misma localidad. Un año después de este hallazgo, Casamiquela (1980) publica la presencia del género *Plateosaurus* en esa localidad, sobre la base de numeroso material postcraneano. Sin embargo, más tarde, esos materiales serían atribuidos a individuos adultos de *Mussaurus patagonicus* (Otero y Pol, 2013). En el año 2003 y más recientemente en 2012 y 2013, nuevas expediciones a la provincia de Santa Cruz lideradas por Diego Pol (Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew), resultaron en el hallazgo de nuevos y abundantes materiales de sauropodomorfos basales provenientes de la Formación Laguna Colorada. Los restos, que incluyen individuos juveniles, subadultos y adultos de *Mussaurus*, así como sus sitios de nidificación, permitieron el reconocimiento de una asociación extraordinaria (Smith *et al.*, 2014).



Figura 3. El sauropodomorfo basal *Riojasaurus incertus* de la Formación Los Colorados, provincia de La Rioja. Dibujo Gabriel Lio.

Leonerasaurus taquetrensis Pol, Garrido y Cerda, 2011, de la Formación Las Leoneras (probablemente Toarciense, Jurásico Inferior) de la provincia de Chubut, es el segundo saurópodomorfo basal registrado en Patagonia. *Leonerasaurus* es un ejemplar incompleto del que se conoce parte de un dentario y restos postcraneanos, incluido un sacro con cuatro elementos vertebrales, condición que lo acerca al origen de Saurópoda (Pol *et al.*, 2011).

Saurópoda (Anexo 1)

La definición de Saurópoda propuesta por Yates (2007a), basada en la rama usando a *Melanorosaurus* como taxón de referencia externo, ubica a *Lessemsaurus saurooides* del Triásico Superior de la Formación Los Colorados, como un saurópodo junto al sudafricano *Antetonitrus ingenipes* Yates y Kitching, 2003. Más allá del hecho que ambos taxones presentan numerosos estados de caracteres compartidos con Saurópoda/Eusaurópoda (Yates y Kitching, 2003; Pol y Powell, 2007; McPhee *et al.*, 2014), la presencia de simplesiomorfías clave, particularmente en los miembros (*e.g.*, morfología de la ulna y elementos de la mano y el ilion primitivo) exigen precaución al considerar a estos taxa como Saurópoda.

Amygdalodon patagonicus Cabrera, 1947 de la Formación Cerro Carnerero (Jurásico Medio) de la provincia del Chubut, es el saurópodo más primitivo hallado en Sudamérica, representado por materiales pertenecientes al menos a tres individuos. *Amygdalodon* fue tradicionalmente considerado como un eusaurópodo (Wilson, 2002; Rauhut, 2003; Upchurch *et al.*, 2004) sobre la base de estados de caracteres derivados en las vértebras. Sin embargo, nueva información proveniente de la anatomía dentaria ubica a *Amygdalodon* por fuera de Eusaurópoda (Carballido y Pol, 2010; Carballido y Sander, 2013).

Eusaurópoda. Este clado incluye a todos los saurópodos más cercanamente relacionados a *Saltasaurus* que a *Vulcanodon* Raath, 1972 (Wilson y Sereno, 1998).

Los eusaurópodos basales de la Argentina están representados por *Volkheimeria chubutensis* Bonaparte, 1979 y por *Patagosaurus fariasi* Bonaparte, 1979 de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio), provincia del Chubut. La primera especie está representada por un esqueleto incompleto, mientras que la segunda incluye varios especímenes

(Bonaparte, 1986; Rauhut, 2002). Sin embargo, estudios recientes basados en micromorfología dentaria corroboran que algunos individuos tradicionalmente referidos a *Patagosaurus* pertenecen a otro taxón (Holwerda *et al.*, 2015).

Neosaurópoda. Neosaurópoda fue definido por Salgado *et al.* (1997a) como el clado que incluye al ancestro común más reciente de Diplodocoidea y Camarasauromorpha y a todos sus descendientes.

Diplodocoidea. Neosaurópodos más cercanamente emparentados con *Diplodocus* Marsh, 1878 que con *Saltasaurus* (Wilson y Sereno, 1998).

El registro de saurópodos diplodocoideos de la Argentina incluye a los Dicraeosauridae, Rebbachisauridae y Diplodocidae. En este sentido, el primer registro de un diplodocoideo para América del Sur corresponde a un Dicraeosauridae hallado en 1991, grupo hasta ese entonces sólo conocido para el Jurásico Superior de Tanzania (Janensch, 1914, 1929). Es así que el hallazgo de *Amargasaurus cazau* en la Formación La Amarga (Barremiense, Cretácico Inferior), provincia del Neuquén, fue de gran importancia considerando que, en aquel entonces, el registro de saurópodos para Sudamérica estaba sesgado a los titanosaurios. *Amargasaurus* está representado por un esqueleto casi completo, incluyendo parte del basicráneo y techo craneano, y por un espécimen referido, constituido por una vértebra cervical. Este dicraeosáurido, con inusuales espinas neurales bifidas y extremadamente largas, junto a otros restos reportados también en la provincia del Neuquén (Coria *et al.*, 2012, 2013a; Gallina *et al.*, 2014a), constituyen posiblemente los últimos supervivientes de la familia Dicraeosauridae; los restantes miembros no sobrevivieron más allá del Jurásico Tardío (Whitlock, 2011).

Por más de quince años, *Amargasaurus* representó el único taxón de Dicraeosauridae para Sudamérica. Sin embargo, eso cambiaría en el año 2005 con el descubrimiento de *Brachytrachelopan mesai* Rauhut, Remes, Fechner, Cladera y Puerta, 2005, de la Formación Cañadón Calcáreo, provincia del Chubut. *Brachytrachelopan* no sólo incrementó el registro de esta familia en Sudamérica sino que también extendió su rango temporal hasta el Jurásico Superior (Titoniense). La característica más peculiar de este taxón, representado por un esqueleto parcial, es su cuello extremadamente corto, a lo que debe su nombre ("Dios de los pastores de cuello corto").

Sin lugar a dudas, los diplodocoideos mejor representados en la Argentina son los Rebbachisauridae. Este grupo fue conocido en nuestro país gracias al reporte de "*Rebbachisaurus*" *tessonei* Calvo y Salgado, 1995, proveniente de la Formación Candeleros (Cenomaniense inferior, Cretácico Superior), provincia del Neuquén. Para el momento en que "*R. tessonei*" fue erigido, el único punto de comparación era *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, del Cretácico Superior de Marruecos (Lavocat, 1954), con quien compartía varias sinapomorfías. Sin embargo, con el pasar del tiempo, nuevos registros de rebaquisáuridos en diferentes partes del mundo sacaron a la luz el hecho de que muchos de los caracteres que diagnosticaban al género *Rebbachisaurus* eran propios de un grupo más inclusivo de diplodocoideos, los Rebbachisauridae. Frente a esto, Salgado *et al.* (2004) propusieron una nueva combinación para este taxón, *Limaysaurus tessonei* (Calvo y Salgado, 1995).

Apenas un año después de la descripción de *Limaysaurus tessonei*, otro rebaquisáurido, *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1996 fue dado a conocer a partir de materiales fragmentarios provenientes de la Formación Rayoso (Aptiense, Cretácico Inferior), provincia del Neuquén. Este único espécimen se halla compuesto por una escápula incompleta y porciones de fémur y fíbula. Bonaparte (1996) advirtió en él ciertas similitudes con *Rebbachisaurus garasbae*, en cuanto a la morfología de la escápula, por lo que propuso una nueva familia de saurópodos, los Rebbachisauridae (Bonaparte, 1997), el taxón hermano de Dicraeosauridae y Diplodocidae, con una distribución temporal puramente cretácica (Carballido *et al.*, 2010; Whitlock, 2011). Actualmente se considera que *Rayososaurus* corresponde al Cretácico Superior, proveniente en realidad de los niveles inferiores de la formación cenomaniense Candeleros (Carballido *et al.*, 2010).

Desde que *Rayososaurus* fuera dado a conocer, pasaron casi diez años sin nuevos registros de rebbachisáuridos para la Argentina. *Cathartesaura anaerobica* Gallina y Apesteguía, 2005 de la Formación Huincul (Cenomaniense superior, Cretácico Superior), provincia de Río Negro, rompió con casi una década de esterilidad en el registro de este grupo. *Cathartesaura* es conocido por un esqueleto fragmentario pobremente preservado, aunque la presencia de autapomorfías en las vértebras cervicales y caudales justifica su identidad

taxonómica. Mención especial merece el espécimen MMCH-Pv-49, proveniente también de la Formación Huincul de los alrededores de Villa el Chocón (provincia del Neuquén). Está compuesto por una serie vertebral cervicodorsal exquisitamente preservada, más elementos apendiculares y ha sido catalogado como Rebbachisauridae indet. (Haluzá *et al.*, 2012), aunque con algunas similitudes con su coetáneo de Río Negro.

Un año después de la nominación de *Cathartesaura*, se dan a conocer los restos de otro rebbachisáurido, colectado entre 1995 y 1996 por José Bonaparte. Se trata de *Zapalasaurus bonapartei* Salgado, Carvalho y Garrido, 2006 proveniente de la Formación La Amarga, provincia del Neuquén, que constituye el registro más antiguo de un rebbachisáurido para la Argentina, extendiéndose al Barremiense/Aptiense (Cretácico Inferior) (Fig. 4).

Comahuesaurus windhausenii Carballido, Salgado, Pol, Canudo y Garrido, 2012 de la Formación Lohan Cura (Aptiense/Albiense, Cretácico Inferior), también de la provincia del Neuquén junto a *Zapalasaurus* y *Amazonsaurus*, forma parte de la primera radiación de este grupo para nuestro subcontinente.

Por último, el rebbachisáurido patagónico *Katepensaurus goicoecheai* Ibiricu, Casal, Martínez, Lamanna, Luna y Salgado, 2013 de la Formación Bajo Barreal (Cenomaniense/Turonense, Cretácico Superior), provincia del Chubut, es conocido a partir de vértebras cervicales, dorsales y caudales. Ibiricu *et al.* (2013) consideran a *Katepensaurus* un posible miembro de los Limaysaurinae, dentro de los Rebbachisauridae.

Finalmente, el hallazgo más reciente de un diplodocoideo para la Argentina corresponde a *Leinkupal laticauda* Gallina, Apesteguía, Canale y Haluzá, 2014b, de la Formación Bajada Colorada (Berriasiense/Valanginiense, Cretácico Inferior), provincia del Neuquén. Si bien el material es fragmentario y mal preservado, se identifican caracteres que permiten asignarlo a la familia Diplodocidae, constituyendo el registro más moderno para este grupo y el primero para Sudamérica (Gallina *et al.*, 2014b).

Camarasauromorpha. El clado Camarasauromorpha fue propuesto por Salgado *et al.* (1997a, p. 9) para incluir al ancestro común de Camarasauridae y Titanosauriformes, más todos sus descendientes. Este clado representa, junto a

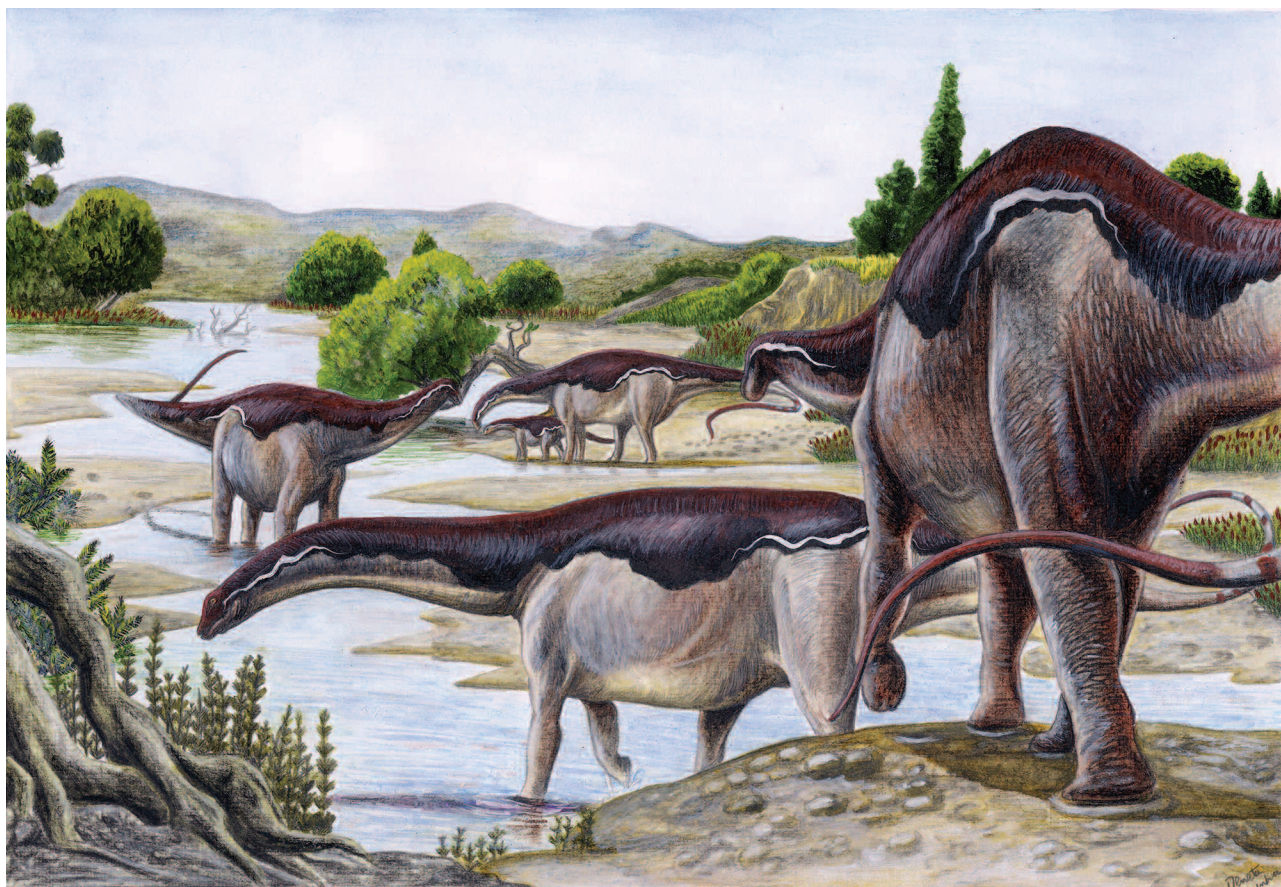


Figura 4. El diplodocoideo rebachisáurido *Zapalasaurus bonapartei* de la Formación La Amarga, provincia del Neuquén. Dibujo de Renata Cunha.

Macronaria (Wilson y Sereno, 1998), la primera radiación de los Neosauropoda no diplodocoideos, la cual está escasamente representada en Sudamérica (Salgado *et al.*, 1997a).

Tehuelchesaurus benitezi Vickers-Rich, Rich-Thomas, Giménez, Cúneo, Puerta y Vacca, 1999 de la Formación Cañadón Calcáreo (Kimmeridgiense/Titoniense, Jurásico Superior), provincia del Chubut, representa uno de los registros de Neosauropoda más antiguos para Sudamérica. Si bien originalmente fue relacionado con los "Cetiosauridae" (Rich *et al.*, 1999), la presencia de vértebras dorsales posteriores opistocélicas ubican a *Tehuelchesaurus* entre los Camarasauromorpha (Carballido *et al.*, 2011a).

Titanosauriformes. Este clado de neosauropodos fue erigido y definido por Salgado *et al.* (1997a, p. 12) como el ancestro común más reciente de *Giraffatitan brancai* (Janensch, 1914), *Chubutisaurus insignis* del Corro, 1975 y Titanosauria, más todos sus descendientes. Los titanosauriformes y todos sus clados anidados, se caracterizan mayormente por atributos

postcraneanos, particularmente apendiculares, entre los que se destacan un proceso preacetabular del ilion semicircular y el fémur con el tercio proximal medialmente inclinado (Wilson y Sereno, 1998; Wilson y Carrano, 1999).

El primer titanosauriforme basal reportado en la Argentina es *Chubutisaurus insignis*, de la Formación Cerro Barcino (Cenomaniense, Cretácico Superior), provincia del Chubut. *Chubutisaurus* fue encontrado en 1961 y colectado por del Corro en 1965. Originalmente ubicado dentro de una familia propia (Chubutisauridae; del Corro, 1975), *Chubutisaurus* fue posteriormente catalogado como un Sauropoda *incertae sedis* debido a la ausencia de caracteres compartidos con otros grupos (Salgado, 1993). Un exhaustivo estudio de la anatomía de *Chubutisaurus*, así como su contextualización en un marco filogenético actualizado, ubican a este taxón dentro de las formas basales de titanosauriformes (Carballido *et al.*, 2011b) (Fig. 5).

En la Formación Lohan Cura (Aptiense, Cretácico Inferior),

provincia del Neuquén, se han registrado otros dos titanosauriformes basales: *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 y *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte, González Riga y Apesteguía 2006. *Agustinia ligabuei*, representado por un único espécimen, fue originalmente referido a una familia propia, Agustiniidae, con afinidades con los Rebbachisauridae, sobre la base de la morfología general de las espinas neurales y la arquitectura laminar (Bonaparte, 1999). La presencia de osteodermos, sin embargo, relaciona a este taxón con Titanosauria (Upchurch *et al.*, 2004). *Ligabuesaurus* está representado por un esqueleto incompleto y fue originalmente referido como un titanosaurio basal por Bonaparte *et al.* (2006), quienes subrayaron la presencia de miembros an-

teriores relativamente largos, sugiriendo que esta condición no era exclusiva de los Brachiosauridae. Estudios filogenéticos recientes ubican a este taxón como un miembro basal de Titanosauriformes (Carballido y Sander, 2013) o bien como un Somphospondyli basal (D'Emic, 2012).

Finalmente, *Amargatitanis macni* Apesteguía, 2007 de la Formación La Amarga (Barremiense, Cretácico Inferior) de la provincia del Neuquén, fue referido inicialmente a Titanosauria, sobre la base de restos fragmentarios de vértebras caudales, escápula, fémur y astrágalo (Apesteguía, 2007). Sin embargo, estudios recientes han puesto en duda sus afinidades con los titanosaurios, principalmente por su preservación fragmentaria y la falta de sinapomorfías del clado

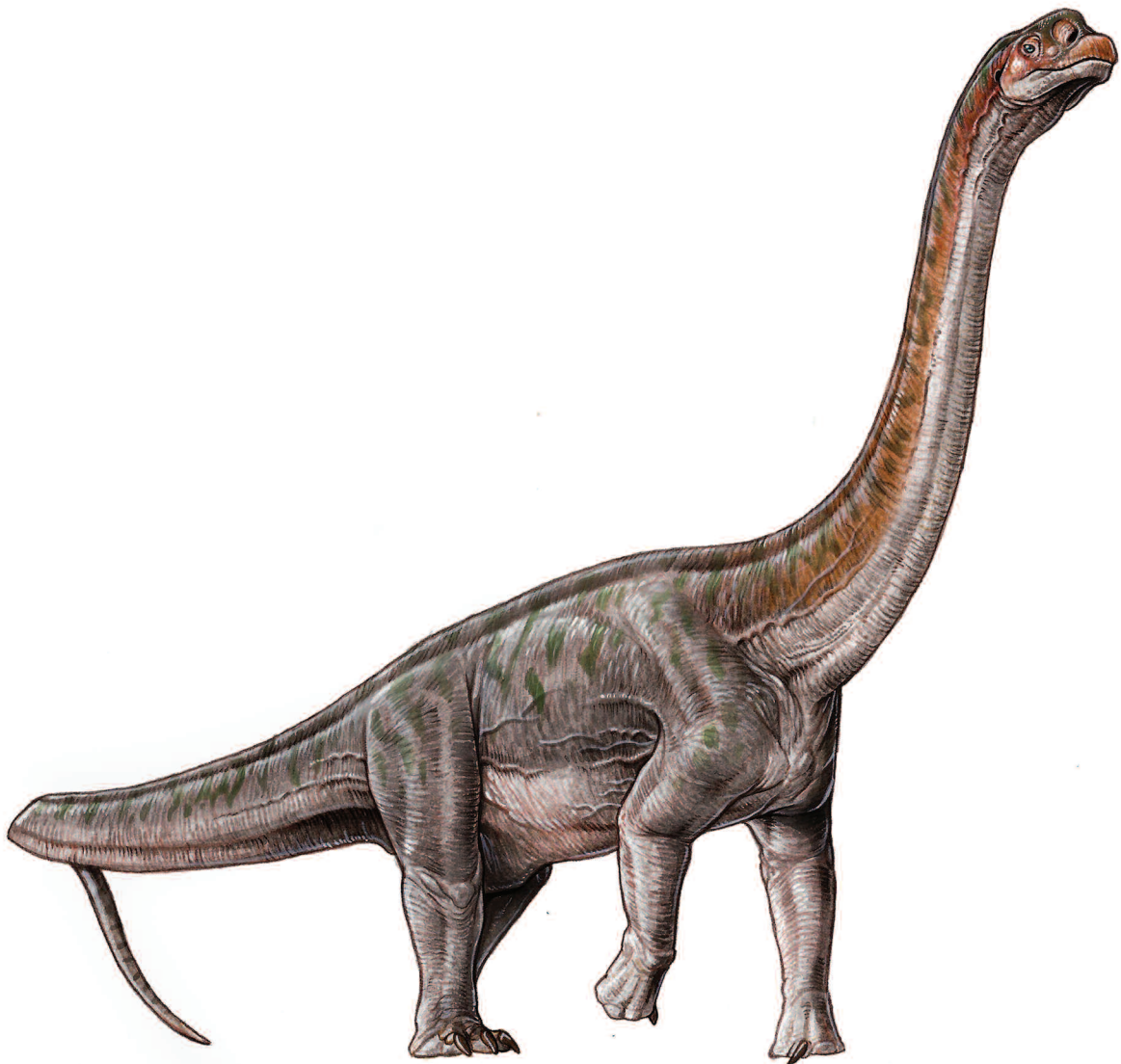


Figura 5. El titanosauriforme basal *Chubutisaurus insignis* de la Formación Cerro Barcino, provincia del Chubut. Dibujo Gabriel Lio.

Titanosauria (D'Emic, 2012; Mannion *et al.*, 2013).

Titanosauria. Sin lugar a dudas los titanosaurios son los saurópodos mejor representados en el registro fósil del territorio argentino, con aproximadamente 30 especies válidas. Titanosauria se define como el clado que incluye al ancestro común más reciente de *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte, 1991 y *Saltasaurus*, más todos sus descendientes (Wilson y Upchurch, 2003).

El conocimiento de los saurópodos en la Argentina vino de la mano de los titanosaurios y del paleontólogo británico Richard Lydekker, quien viajó a nuestro país en 1893 y 1894 para realizar descripciones exhaustivas de numerosos fósiles de vertebrados colectados por expediciones previas del Museo de La Plata. En sus *Contributions to the Study of the Fossil Vertebrates of Argentina* (Contribuciones al estudio de los fósiles de vertebrados de la Argentina), Lydekker (1893) reconoció la presencia del género *Titanosaurus*, erigido por él mismo casi diez años antes sobre la base de materiales colectados en la India. Asimismo, nominó varias especies de titanosaurios (ver más adelante), erigiendo además a la familia homónima.

Entre 1921 y 1924 el Museo de La Plata llevó a cabo una serie de exploraciones en el Norte de la Patagonia, lideradas por Santiago Roth y Walter Schiller, resultando en varios titanosaurios colectados, los que fueron estudiados en La Plata por Friedrich von Huene, profesor alemán de la Universidad de Tübingen, Alemania.

No fue sino hasta la década del ochenta que los registros de este clado de macronarios se hicieron recurrentes gracias a las expediciones sistemáticas realizadas por el paleontólogo José F. Bonaparte y que luego continuarán sus discípulos. Se presenta a continuación el registro de titanosaurios bajo un orden estratigráfico.

El registro de este clado en la Argentina comienza en el Cretácico Superior bajo. *Andesaurus delgadoi* de la Formación Candeleros (Cenomaniense inferior), provincia del Neuquén, corresponde no sólo a uno de los registros más antiguos de titanosaurios, sino también a la forma más primitiva de este grupo (como ya vimos, *Andesaurus* forma parte de la definición filogenética del clado), debido principalmente a la ausencia de procelia en las vértebras caudales medias, carácter que diagnostica a *Lithostrotia* (Upchurch *et al.*, 2004). La identidad de *Andesaurus* como un titanosaurio está dada,

entre otros caracteres, por la presencia de pleurocelos en vértebras dorsales ubicados en una depresión ovoide y vértebras caudales anteriores procélicas (Mannion y Calvo, 2010).

Argentinosaurus huinculensis Bonaparte y Coria, 1993 de la Formación Huincul (Cenomaniense superior, Cretácico Superior), provincia del Neuquén, es problemático debido a que diferentes opiniones han sido puestas en juego en cuanto a la interpretación de su anatomía. Salgado *et al.* (1997a) indican que las articulaciones extra hipófeno-hipantro en las vértebras dorsales posteriores están ausentes, por lo que consideran a este dinosaurio relacionado a los titanosaurios más derivados. Wilson (2002) lo considera un macronario basal debido a la presencia de vértebras dorsales posteriores opistocélicas. No debe descartarse ninguna posición hasta tanto los materiales sean reinterpretados.

Las capas cenomanienses de las provincias del Chubut y Santa Cruz han contribuido prolíficamente al conocimiento de los titanosaurios al sur del río Chubut, todos ellos provenientes de las formaciones Bajo Barreal (Cenomaniense/Turonense) y Lago Colhue Huapi (Coniaciense/Maastrichtiense). *Argyrosaurus superbus* Lydekker, 1893, hallado en Chubut en niveles actualmente atribuibles a la Formación Lago Colhue Huapi, es uno de los primeros titanosaurios dados a conocer en la Argentina (Lydekker, 1893). En su descripción original, Lydekker (op. cit.) implícitamente nombra como holotipo un miembro anterior casi completo, hoy en día restaurado y exhibido en el Museo de La Plata. Muchos otros materiales han sido referidos a este taxón por Lydekker y autores posteriores (*e.g.*, Powell, 2003), sobre la base de similitudes superficiales y proporciones, pero sin apomorfías compartidas. Algunos de esos materiales (los especímenes PVL 4628 y MACN-CH 217, colectados por José Bonaparte en la misma unidad) constituyen un taxón diferente, *Elaltitan lilloi* Mannion y Otero, 2012, representado por un esqueleto parcial que incluye elementos vertebrales dorsales y caudales, así como huesos de los miembros.

El titanosaurio *Epachthosaurus sciuttoi* Powell, 1990 proviene de la Formación Bajo Barreal; el holotipo es una vértebra dorsal y el paratipo una réplica de un esqueleto incompleto en su matriz original y expuesto del lado lateral. Cuenta además con un espécimen referido que representa

uno de los titanosaurios más completos conocidos hasta el momento (Martínez *et al.*, 2004).

Aelosaurus colhuehuapensis Casal, Martínez, Luna, Sciutto y Lamanna, 2007 fue hallado en el lago Colhue Huapi, provincia del Chubut (Formación Lago Colhue Huapi, Casal *et al.*, 2015). Se distingue de *A. rionegrinus* de la Cuenca Neuquina (ver más abajo) por la presencia de profundas fosas en las vértebras caudales anteriores, una delgada lámina que une la base de la lámina prespinal y el borde inferior de la faceta articular en la parte medial de las prezigapófisis (que define una fosa a ambos lados de la lámina prespinal) y vértebras caudales con el cono articular posterior en posición media (Casal *et al.*, 2007, p. 55).

Drusilasaura deseadensis Navarrete, Casal y Martínez, 2011, proviene de la Formación Bajo Barreal, en la provincia de Santa Cruz y cuenta con un esqueleto bastante incompleto, compuesto de vértebras dorsales y caudales, una vértebra sacra y una escápula. Se aguarda la inclusión de este taxón en una matriz filogenética para establecer sus relaciones de parentesco.

Un gran número de titanosaurios han sido registrados en capas turonienses/coniacienses, todos ellos provenientes de la zona norte de la Cuenca Neuquina y la mayoría reportados en la zona de influencia de Rincón de los Sauces y el sur de Mendoza. *Rinconsaurus caudamirus* Calvo y González Riga, 2003, de la provincia del Neuquén y *Mendozasaurus neguyelap* González Riga, 2003, de la provincia que le da origen a su nombre, son dos titanosaurios que provienen de capas provisionalmente referidas a la Formación o Subgrupo Río Neuquén (Cretácico Superior) (González Riga, 2003; Calvo y González Riga, 2003). Esto significa que, bajo el actual esquema estratigráfico propuesto por Garrido (2010), correspondería a la Formación Portezuelo o a la Formación Los Bastos. Tanto *Rinconsaurus* como *Mendozasaurus* están originalmente representados por una serie de vértebras caudales, que corresponden al holotipo, más un gran número de especímenes que corresponden a los paratipos. *Rinconsaurus* se caracteriza, entre otros caracteres, por la presencia de una combinación de vértebras caudales anficélicas, biconvexas y opistocélicas. El análisis filogenético original ubica a *Rinconsaurus* anidado junto a *Aelosaurus* a través de "prezigapófisis caudales relativamente

largas" (Calvo y González Riga, 2003). Sin embargo, *Rinconsaurus* no posee tres de las sinapomorfías que diagnostican a Aeolosaurini (*sensu* Franco-Rosas *et al.*, 2004): cuerpos vertebrales caudales anteriores y medios con el margen anterior inclinado hacia delante; arcos neurales dispuestos sobre el borde anterior del centro en las vértebras caudales medias; espina neural inclinada hacia adelante, al menos en las caudales medias.

Dos años después de su descripción original, fueron descubiertos nuevos restos asignables a *Mendozasaurus*, correspondientes a vértebras cervicales, lo que posibilitó expandir su diagnóstico original (González Riga, 2005). Asimismo, la presencia de elementos cervicales permitió, posteriormente incluirlo en el clado Lognkosauria, junto al gigantesco *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga y Kellner, 2007a de la Formación Portezuelo (Turoniense/Coniaciense, Cretácico Superior), de la provincia del Neuquén. Si bien Lognkosauria es definido como el ancestro común más reciente de *Mendozasaurus neguyelap* y *Futalognkosaurus dukei* y todos sus descendientes, y su diagnóstico se basa principalmente en caracteres cervicales (Calvo *et al.*, 2007a), las probables sinapomorfías propuestas para este clado están más ampliamente distribuidas, como lo demuestran recientes análisis filogenéticos (Gallina y Apes-teguía, 2011; Salgado *et al.*, 2014; Gallina y Otero, 2015).

La rica Formación Portezuelo proporcionó otros dos taxones, también provenientes del norte de la Cuenca Neuquina: *Malarguesaurus florenciae* González Riga, Previtera, y Pirrone, 2009 de la provincia de Mendoza y *Muyelensaurus pecheni* Calvo, González Riga y Pirrone, 2007 de la provincia del Neuquén. *Malarguesaurus* está representado por un individuo compuesto por una serie vertebral caudal incompleta y restos apendiculares muy fragmentarios. El análisis filogenético original ubica a este taxón como un Somphospondyli basal (González Riga *et al.*, 2009), junto a *Phuwiangosaurus* Martin, Buffetaut, Suteethorn, 1994, resultado compartido por Mannion *et al.* (2013), mientras que Carballido y Sander (2013) lo sitúan como un Titanosauria basal. En ambos análisis *Malarguesaurus* fue podado del consenso debido a su registro fragmentario. A pesar de ello, es probable que este taxón se encuentre filogenéticamente por fuera de Titanosauria debido a la ausencia de procelia

marcada tanto en las vértebras caudales anteriores como medias.

Muyelensaurus pecheni, hallado en las cercanías de la localidad neuquina de Rincón de Los Sauces, está representado por al menos cinco individuos, en una asociación monoespecífica que incluye material craneano y un postcráneo muy completo (Calvo *et al.*, 2007b).

De sedimentos santonienses (Cretácico Superior) proviene *Petrobrasaurus puestohernandezii* Filippi, Canudo, Salgado, Garrido, García, Cerda y Otero, 2011 de la Formación Plottier, provincia del Neuquén, compuesto por un individuo cuya preservación incluye un fragmento de vértebra cervical, vértebras dorsales y caudales y elementos apendiculares. Filippi *et al.* (2011a) indican que *Petrobrasaurus* se ubica filogenéticamente en una politomía en la base de Titanosauria (aunque no incluyen un cladograma con la posición de este taxón), con lo cual lo consideran un Titanosauria *incertae sedis*. Considerando la presencia de vértebras caudales anteriores y medias opistocélicas, muy probablemente se incluya en Lithostrotia.

Bonitasaura salgadoi Apesteguía, 2004 es otro taxón santoniense (Formación Bajo de La Carpa) de la provincia de Río Negro, representado por un único espécimen, muy completo y exquisitamente preservado. *Bonitasaura* es, sin dudas, uno de los titanosaurios mejor conocidos, del que se han realizado exhaustivas descripciones, incluyendo un análisis paleohistológico y tafonómico (Apesteguía, 2004; Pérez *et al.*, 2009; Gallina, 2011, 2012; Gallina y Apesteguía, 2011, 2015). Una de las características más notables de este taxón es la presencia del margen posterior del dentario edéntulo y afilado, con evidencias de alta vascularización, lo que permitió a Apesteguía (2004) inferir la presencia de un "pico", o una estructura similar. La presencia de centros vertebrales no fusionados al arco neural, sumado al abundante tejido fibrolamelar y a la ausencia de un Sistema Fundamental Externo, sugieren que el animal representado por el material holotipo de *Bonitasaura salgadoi* continuaba su crecimiento al momento de morir (Apesteguía, 2004; Gallina, 2011, 2012). Originalmente, este taxón fue relacionado a *Nemegtosaurus* Nowinski, 1971, *Quaesitosaurus* Kurzanov y Bannikov, 1983 y *Rapetosaurus* Curry Rogers y Forster, 2001, sobre la base de atributos craneanos compartidos, aunque sin la inclusión de un análisis filogenético (Apeste-

guía, 2004). Análisis filogenéticos recientes han demostrado la relación de *Bonitasaura* con formas sudamericanas como el clado Lognkosauria, *Muyelensaurus* y *Rinconosaurus* (Gallina y Apesteguía, 2011; Salgado *et al.*, 2014; Gallina y Otero, 2015).

La Formación Anacleto (Campaniense, Cretácico Superior), aflorante en las provincias de Río Negro y Neuquén es una de las unidades con el registro más rico de titanosaurios. *Neuquensaurus australis* (Lydekker, 1893) y *Laplatasaurus araukanicus* Huene, 1929 corresponden a los primeros dinosaurios reportados para esta unidad. *Neuquensaurus* (= *Titanosaurus*) *australis* fue nominado originalmente por Lydekker (1893) sobre la base de seis vértebras caudales, las cuales corresponden al holotipo, y posteriormente ampliado incluyendo el sacro (D'Emic y Wilson, 2011). Más tarde, Huene (1929) reconoce la existencia de dos "morfortipos" entre todos los materiales originalmente referidos a este taxón: uno más grácil, al que denominó *Titanosaurus australis*, y otro más robusto al que llamó *Titanosaurus robustus*, aunque sin proporcionar una diagnosis, lo cual lo condenó posteriormente al status de *nomen dubium* (Powell, 2003; Wilson y Upchurch, 2003). Salgado *et al.* (2005) describen nuevos materiales correspondientes a dos especímenes asignables a *Neuquensaurus australis*, provenientes de la localidad de Cinco Saltos, Río Negro, ampliando la diagnosis para esta especie. Posteriormente, un análisis osteológico del esqueleto apendicular del género arrojó luz sobre la identidad de *Neuquensaurus robustus*, presente tanto en los materiales de Lydekker (1893), Huene (1929) y Salgado *et al.* (2005), quedando pendiente la revisión del esqueleto axial para corroborar definitivamente la identidad taxonómica de *N. robustus* (Otero, 2010) (Fig. 6).

Los materiales originalmente referidos a *Laplatasaurus araukanicus* Huene, 1929 provienen de cinco localidades diferentes del Norte de Patagonia e incluyen restos postcraneanos de múltiples especímenes y diferentes condiciones de preservación. Esto, sumado a la ausencia de mapas de los sitios de hallazgos y de una diagnosis formal, hizo de *Laplatasaurus* un taxón problemático. Bonaparte y Gasparini (1979) hicieron el primer esfuerzo por aclarar el panorama en cuanto a la identidad taxonómica de este taxón, revisando los materiales y designando un lectotipo (una tibia y una fíbula). Pese a esto, la validez de los restantes materia-

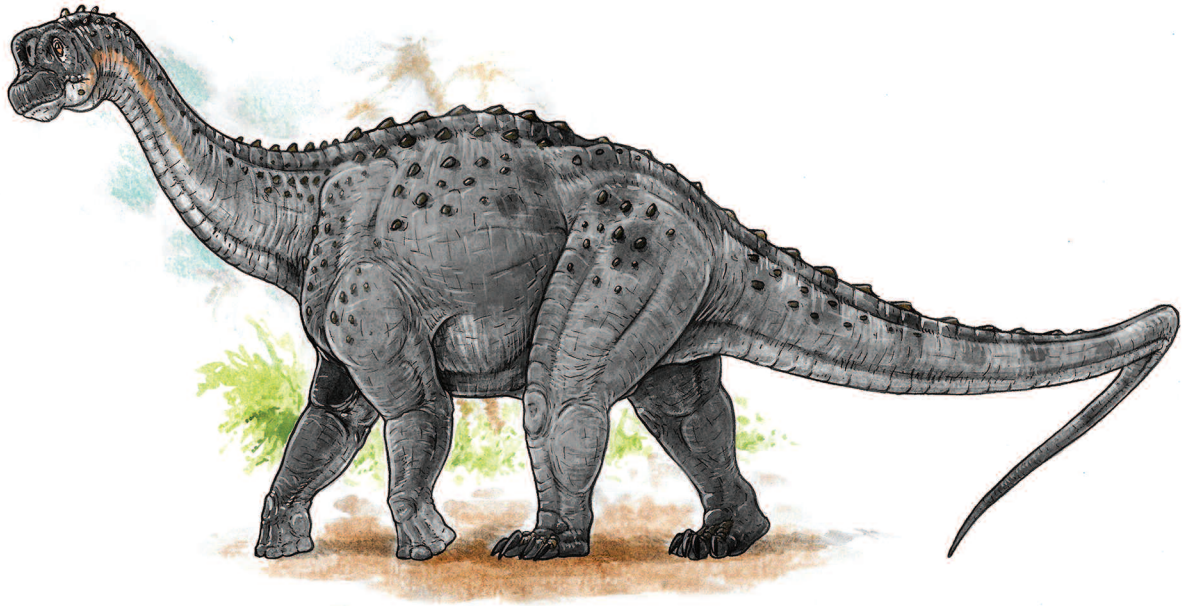


Figura 6. El titanosaurio saltosaurino *Neuquensaurus australis* de la Formación Anacleto, provincia del Neuquén. Dibujo Gabriel Lio.

les asignados al género permaneció sin resolver durante aproximadamente 25 años. Recientemente, Gallina y Otero (2015) revisaron todos los materiales referidos a *Laplata-saurus*, discutieron su validez y redescubrieron el lectotipo, incluyéndolo en una matriz filogenética por vez primera. El nombre de la especie fue retenido sólo para el lectotipo, en congruencia con Wilson y Upchurch (2003), mientras que el resto de los materiales referidos, sea por ausencia de elementos solapados o carencia de caracteres compartidos, fue designado como *Lithostrotia* indet., excepto los materiales de Rancho de Ávila, los cuales han sido referidos a cf. *Bonitasaura* por Gallina y Otero (2015).

Pellegrinisaurus powelli Salgado, 1996 proveniente de las cercanías de Cinco Saltos y Lago Pellegrini, provincia de Río Negro se compone de vértebras dorsales, una secuencia de 26 vértebras caudales y una porción proximal de fémur.

Reportado en Sierra Barrosa, *Barrosasaurus casamiquelai* Salgado y Coria, 2009 se compone de tres vértebras dorsales y se diferencia de otros titanosaurios coetáneos (e.g., *Neuquensaurus*, *Laplata-saurus*, *Pellegrinisaurus*) por características únicas en las láminas del arco neural (Salgado y Coria, 2009).

La localidad neuquina de Rincón de los Sauces ha contribuido con un número significativo de titanosaurios campianienses, a través del Museo Municipal "Argentino Urquiza". *Pitekunsaurus macayai* Filippi y Garrido, 2008 es un interesante titanosaurio, cuyo material cuenta con un basicráneo y restos de postcráneo. Si bien los autores proponen cierta afinidad con *Rinconosaurus* sobre la base de la morfología vertebral caudal, su inclusión en una matriz filogenética por Coria *et al.* (2013b) lo relaciona con Aeolosaurini. *Narambuentitan palomoi* Filippi, García y Garrido, 2011 es otro titanosaurio de los alrededores de Rincón de los Sauces que incluye material craneano, además de elementos vertebrales y apendiculares. *Narambuentitan* se ubica filogenéticamente como un *Lithostrotia* no eutitanosaurio, muy relacionado a *Epachthosaurus*, compartiendo con este último la presencia de vértebras caudales medias con una espina neural laminar y anteroposteriormente elongada (Filippi *et al.*, 2011b).

Finalmente, *Overosaurus paradisorum* Coria, Filippi, Chiappe, García, y Arcucci, 2013b es un titanosaurio de tamaño reducido, representado por una serie vertebral axial casi completa y muy bien preservada, a la que le falta sólo

la parte más anterior del cuello y la más posterior de la cola. Desafortunadamente, del esqueleto apendicular sólo se han preservado los iliones. El análisis filogenético presentado por Coria *et al.* (2013b) muestra a *Overosaurus* como un Aeolosaurini. *Overosaurus* representa una oportunidad única para el estudio de cambios seriales axiales en titanosaurios.

Dreadnoughtus schrani Lacovara, Lamanna, Ibiricu, Poole, Schroeter, Ullmann, Voegelé, Boles, Carter, Fowler, Egerton, Moyer, Coughenour, Schein, Harris, Martínez y Novas, 2014 proveniente de la Formación Cerro Fortaleza, es un titanosaurio no Lithostrotia de gran porte que incluye un 65% del esqueleto, lo que lo convierte en uno de los titanosaurios de talla gigantesca mejor representados. Otro titanosaurio de gran tamaño fue hallado en la provincia de Santa Cruz, *Puertasaurus reuilli* Novas, Salgado, Calvo, Agnolín, 2005 de la Formación Pari Aike (Maastrichtiense, Cretácico Superior). Al igual que *Argentinosaurus*, *Puertasaurus* posee vértebras dorsales extremadamente grandes y robustas, aunque sin material apendicular, por lo que estimaciones de masa corporal son difíciles de abordar sin un alto componente especulativo. Respecto de la proveniencia de *Dreadnoughtus* y *Puertasaurus*, es necesario destacar que estudios recientes sugieren que la zona de hallazgo de estos taxones corresponde a la Formación Mata Amarilla, cuya reciente datación radimétrica ha arrojado una edad cenomaniense para esta formación (Varela *et al.*, 2012a,b), poniendo en duda la hipótesis de la presencia de gigantismo extremo hacia finales del Cretácico. Finalmente, los registros de titanosaurios en sedimentos campanienses/maastrichtienses están representados en las provincias de Río Negro y Salta.

Aeolosaurus rionegrinus Powell, 1990, procedente originalmente de la Formación Angostura Colorada (Campaniense–Maastrichtiense), provincia de Río Negro, está compuesto por vértebras caudales y parte del esqueleto apendicular. Salgado *et al.* (1997b) reportan la presencia de este género en la Formación Los Alamitos (Campaniense–Maastrichtiense), en la misma provincia, sobre la base de elementos caudales y apendiculares. *Aeolosaurus* le da nombre a la subfamilia Aeolosaurini (Franco-Rosas *et al.*, 2004), cuya diagnosis está basada en caracteres caudales.

Antarctosaurus wichmannianus Huene, 1929, de la Formación Allen (Maastrichtiense), proveniente de la provincia de Río Negro fue uno de los primeros saurópodos de la Ar-

gentina en ser nominados. Su holotipo consta de un cráneo incompleto y un postcráneo incompleto, mayormente constituido por elementos apendiculares. Al día de hoy se espera una revisión de esta especie que incluya una descripción actualizada del material craneano.

Rocasaurus muniozi Salgado y Azpilicueta, 2000 es un Saltosaurini proveniente de la Formación Allen, cerca de la localidad rionegrina de General Roca. Su holotipo está compuesto por un individuo juvenil y hay varios ejemplares referidos.

También de la provincia de Río Negro y de la Formación Allen, *Bonatitan reigi* Martinelli y Forasiepi, 2004 es un titanosaurio que consta de un basicráneo, más una serie de materiales postcraneos originalmente incluidos en el holotipo, más un ejemplar referido (Martinelli y Forasiepi, 2004). Estos autores consideraron a este taxón como un miembro del clado Saltosaurinae (*sensu* Powell, 1992), aunque sin incluirlo en una matriz filogenética. Recientemente, Salgado *et al.* (2014) redescubrieron los materiales de este género, incluyendo elementos óseos inéditos y concluyeron sobre la existencia de cinco ejemplares. El análisis filogenético presentado por Salgado *et al.* (2014) muestra a *Bonatitan* como un miembro basal de un clado más inclusivo que abarca a Aeolosaurini y Saltosauridae.

Panamericansaurus schroederi Calvo y Porfiri, 2010, proveniente de la Formación Allen en la provincia del Neuquén, es un Aeolosaurini diagnosticado por atributos presentes en las vértebras caudales y en el húmero.

En 1980 se reporta la presencia de un titanosaurio en la provincia de Salta, *Saltasaurus loricatus*, proveniente de la Formación Lecho (Maastrichtiense). Este titanosaurio, miembro del clado Saltosaurini (*sensu* Salgado y Bonaparte, 2007), está representado por varios individuos, incluyendo material craneano y una inusual coraza de osteodermos, lo que le valió el nombre específico. Powell (1986, 2003) ofrece una descripción de estos materiales, incluyéndolos en una matriz filogenética y relacionándolos con *Neuquensaurus australis*. Cerda y Powell (2010), por su parte, aportaron al conocimiento detallado de la microestructura de las placas dérmicas de *Saltasaurus*, reconociendo un origen casi exclusivamente por mineralización directa. Recientemente, Zurrriaguz y Powell (2015) dieron nueva luz al conocimiento de la anatomía vertebral presacra de este titanosaurio, incluyendo una exhaustiva y actualizada descripción tanto de

las láminas como de las fosas vertebrales, demostrando que estas últimas estructuras poseen un valor sistemático mucho mayor de lo que se pensaba previamente.

PERSPECTIVA GENERAL

El registro argentino de sauropodomorfos es, en líneas generales, variado, completo y virtualmente continuo, abarcando formas antiguas y primitivas desde el Triásico Superior, a formas modernas y derivadas, en el Cretácico Superior. Sin lugar a dudas este último período es el que ha aportado la mayor cantidad de taxones, correspondientes todos ellos a saurópodos titanosaurios. Sin embargo, esta situación ha comenzado a nivelarse en los últimos años.

El registro de sauropodomorfos en el intervalo Triásico Superior–Jurásico Inferior es un claro ejemplo de ello. En los últimos diez años las formas basales han pasado a tener un papel protagónico en la Argentina debido, por un lado, a los descubrimientos tanto de formas triásicas, como *Panphagia* (Martínez y Alcober, 2009; Martínez *et al.*, 2012) y *Chromogisaurus* (Ezcurra, 2010; Martínez *et al.*, 2012), así como de formas jurásicas, como *Adeopapposaurus* (Martínez, 2009), *Leyesaurus* (Apaldetti *et al.*, 2011) y *Leonerasaurus* (Pol *et al.*, 2011). Asimismo, nuevos aportes al conocimiento de taxones ya conocidos han arrojado luz sobre aspectos anatómicos previamente no considerados, así como nuevas interpretaciones sobre sus relaciones filogenéticas, como es el caso de *Lessemsaurus* (Pol y Powell, 2007), *Eoraptor* (Serenó *et al.*, 2012) y *Coloradisaurus* (Apaldetti *et al.*, 2012, 2014). Por su parte, *Mussaurus patagonicus* fue conocido durante más de veinte años a partir de restos de pichones reportados por Bonaparte y Vince (1979). Esos ejemplares (con claros atributos plesiomórficos) fueron incluidos en análisis filogenéticos recuperando una posición basal dentro de Sauropodomorpha (Upchurch *et al.*, 2007). Esta situación se revirtió al conocerse que los materiales previamente asignados por Casamiquela (1980) a *Plateosaurus*, en realidad correspondían a ejemplares adultos de *Mussaurus* (Otero y Pol, 2013) y que las relaciones de parentesco de este último lo acercan a Sauropoda.

El registro de saurópodos correspondiente a la transición Jurásico Superior/Cretácico Inferior ha sido tradicionalmente un espacio semivacío que ha comenzado a llenarse con los registros de *Tehuelchesaurus* Vickers-Rich, Rich-

Thomas, Giménez, Cúneo, Puerta y Vacca, 1999 y *Brachytrachelopan*, del Jurásico Superior y un creciente número de formas del Cretácico Inferior, como *Comahuesaurus*, *Zapalasaurus* y *Leinkupal* (Diplodocoidea) y *Ligabuesaurus*, *Agustinia* y *Amargatitanis* (Titanosauriformes), que dan cuenta de una insospechada diversidad de clados de saurópodos para ese momento del Mesozoico.

Más allá de todos estos taxones que se han dado a conocer en los últimos años, intensivos trabajos de campo están siendo realizados actualmente por distintos museos y centros de investigación, a lo largo y ancho de nuestro país, a partir de los cuales se está colectando una prometedora masa crítica de materiales. Es de esperar que, una vez finalizada la preparación de esos nuevos ejemplares, pueda tenerse un panorama más acabado de la variada fauna de sauropodomorfos del Mesozoico de la Argentina.

AGRADECIMIENTOS

A G. Casal (UNPSJB) por el aporte de bibliografía y datos inéditos sobre la procedencia de materiales del sur de Chubut. Un agradecimiento especial a G. Lio y a las siguientes personas e instituciones, que permitieron gentilmente la reproducción de las siguientes figuras: F. Novas (Figura 3), Museo Paleontológico Egidio Feruglio (Figura 5), Museo "Ernesto Bachmann" (Figura 6). P. Gallina y R. Martínez aportaron valiosos comentarios que han enriquecido este trabajo. A Zulma Gasparini, por todo el apoyo brindado y sobre todo por su amistad.

REFERENCIAS

- Apaldetti, C., Pol, D. y Yates, A. 2012. The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications. *Palaeontology* 56: 277–301.
- Apaldetti, C., Martínez, R.N., Alcober, O.A. y Pol, D. 2011. A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), Northwestern Argentina. *PLoS ONE* 6: e26964. Doi:10.1371/journal.pone.0026964.
- Apaldetti, C., Martínez, R.N., Pol, D. y Souter, T. 2014. Redescription of the skull of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Late Triassic Los Colorados Formation of the Ischigualasto-Villa Unión Basin, northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 1113–1132.
- Apesteeguía, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften* 91: 493–497.
- Apesteeguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Research* 12: 533–546.
- Bonaparte, J.F. 1967. Dos nuevas "faunas" de reptiles triásicos de Argentina. *I International Symposium of Gondwana* (Mar del Plata), *Actas* 1: 286–306.
- Bonaparte, J.F. 1971. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina. *Opera Lilloana* 23: 1–183.

- Bonaparte, J.F. 1978. *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 15: 327–332.
- Bonaparte, J.F. 1986. Les Dinosauriens (Carnosauriens, Allosauriens, Sauropodes, Cetiosauriens) du Jurassique Moyen de Cerro Condor (Chubut, Argentina). *Annales de Paleontologie* 72: 325–386.
- Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. En: G. Arratia (Ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology, Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, München (A)* 30: 73–130.
- Bonaparte, J.F. 1997. *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1995. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 34: 116R.
- Bonaparte, J.F. 1999. An armoured sauropod from the Aptian of Northern Patagonia, Argentina. En: Y. Tomida, T.H. Rich y P. Vickers-Rich (Eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. National Science Museum Monographs, Tokyo, p. 1–12.
- Bonaparte, J.F. y Gasparini, Z.B. 1979. Los saurópodos de los grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. *5° Congreso Geológico Argentino* (Neuquén), *Actas* 2: 39–406.
- Bonaparte, J.F. y Vince, M. 1979. El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos (Saurischia, Prosauropoda), Triásico superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 76: 173–782.
- Bonaparte, J.F., González Riga, B.J. y Apesteguía, S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 364–376.
- 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.
- Calvo, J.O. y González Riga, B.J. 2003. *Rinconosaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 30: 333–353.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González-Riga, B.J. y Kellner, A.W. 2007a. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais Academia Brasileira Ciencia* 79: 529–41.
- Calvo, J.O., González Riga, B.J. y Porfiri, J.D. 2007b. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 65: 485–504.
- Carballido, J.L. y Pol, D. 2010. The dentition of *Amygdalodon patagonicus* (Dinosauria: Sauropoda) and the dental evolution in basal sauropods. *Comptes Rendus Palevol* 9: 83–93.
- 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* 3: 335–387.
- Carballido, J.L., Garrido, A., Canudo, J.I. y Salgado, L. 2010. Redescription of *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte (Sauropoda, Diplodocoidea), a rebbachisaurid from the early Late Cretaceous of Neuquén. *Geobios* 43: 493–502.
- Carballido, J.L., Rauhut, O.W.M., Pol, D. y Salgado, L. 2011a. Osteology and phylogenetic relationships of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 605–662.
- Carballido, J.L., Pol, D., Cerda, I. y Salgado, L. 2011b. The osteology of *Chubutisaurus insignis* Del Corro, 1975 (Dinosauria: Neosauropoda) from the "middle" Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 93–110.
- Casal, G.A., Allard, J.O. y Foix, N. 2015. Análisis estratigráfico y paleontológico del Cretácico superior en la Cuenca del Golfo San Jorge: nueva unidad litoestratigráfica para el Grupo Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 72: 81–99.
- Casal, G., Martínez, R., Luna, M., Sciutto, J.C. y Lamanna, M. 2007. *Aeolosaurus colhuehuapensis* sp. nov. (Sauropoda, Titanosauria) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico superior de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10: 53–62.
- Casamiquela, R.M. 1964. Sobre el hallazgo de dinosaurios triásicos en la Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Austral* 35: 10–11.
- Casamiquela, R.M. 1980. La presencia del género *Plateosaurus* (Prosauropoda) en el Triásico superior de la Formación El Tranquilo, Patagonia. *2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires), *Actas* 1: 143–156.
- Cerda, I.A. y Powell, J.E. 2010. Dermal armor histology of *Saltausaurus loricatedus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 389–398.
- Cerda, I.A., Carabajal, A.P., Salgado, L., Coria, R.A., Reguero, M.A., Tambussi, C.P. y Molly, J.J. 2012. The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. *Naturwissenschaften* 99: 83–87.
- Coria, R.A., Ortega, F., Succar, C., Currie, P. y Koppelhus, E. 2012. First record of a dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Valanginian) of Neuquén Basin. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 49: R44.
- Coria, R.A., Ortega, F., Currie, P. y Cárdenas, M. 2013a. An Early Cretaceous dinosaur assemblage from the Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 50: R13.
- Coria, R.A., Filippi, L.S., Chiappe, L.M., García, R. y Arcucci, A.B. 2013b. *Overosaurus paradasorum* gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3683: 357–376.
- Del Corro, G. 1975. Un nuevo saurópodo del Cretácico superior *Chubutisaurus insignis* gen. et sp. nov. (Saurischia, Chubutisauridae, nov.) del Cretácico superior (Chubutiano), Chubut, Argentina. *1° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán), *Actas*: 229–240.
- D'Emic, M.D. 2012. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 624–671.
- D'Emic, M.D. y Wilson, J.A., 2011. New remains attributable to the holotype of the sauropod dinosaur *Neuquensaurus australis*, with implications for saltasaurine systematics. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 61–73.
- 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.
- Filippi, L.S., Canudo, J.I., Salgado, L., Garrido, A.C., García, R.A., Cerda, I.A. y Otero, A. 2011a. A new sauropod titanosaur from the Plottier Formation (Upper Cretaceous) of Patagonia (Argentina). *Geologica Acta* 9: 1–12.
- Filippi, L.S., García, R.A. y Garrido, A.C. 2011b. A new titanosaur sauropod dinosaur from the Upper Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 505–520.
- Franco-Rosas, A.C., Salgado, L., Rosas, C.F. y Carvalho, I.S. 2004. Nuevos materiales de titanosaurios (Sauropoda) en el Cretácico superior de Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7: 329–336.
- Gallina, P.A. 2011. Notes on the axial skeleton of the titanosaur *Bo-*

- nitasauro salgadoi* (Dinosauria-Sauropoda). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 235–245.
- Gallina, P.A. 2012. Histología ósea del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria: Sauropoda) del Cretácico superior de Patagonia. *Ameghiniana* 49: 289–302.
- Gallina, P.A. y Apesteguía, S. 2011. Cranial anatomy and phylogenetic position of the titanosaurian sauropod *Bonitasaura salgadoi*. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 45–60.
- Gallina, P.A. y Apesteguía, S. 2015. Postcranial anatomy of *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda, Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* Doi: 10.1080/02724634.2014.924957.
- Gallina, P.A., Apesteguía, S., Haluza, A., Canale, J.I. y Otero, A. 2014a. The sauropod fauna of the Bajada Colorada Formation (Berriasian-Valanginian), Neuquén province, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 51: 11R.
- Gallina, P.A., Apesteguía, S., Haluza, A. y Canale, J.I. 2014b. A Diplodocid Sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. *PLoS ONE* 9: e97128. Doi: 10.1371/journal.pone.0097128
- Gallina, P.A. y Otero, A. 2015. Reassessment of *Laplatasaurus araukanicus* (Sauropoda: Titanosauria), from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*. Doi:10.5710/AMGH.08.06.2015.2911
- Galton, P.M. 1990. Basal Sauropodomorpha-Prosauropoda. En: D. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 320–344.
- Galton, P.M. y Upchurch, P. 2004. Prosauropoda. En: D. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* 2nd edition. University of California Press, Berkeley, p. 232–258.
- Garrido, A.C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 12: 121–177.
- González Riga, B.J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana* 40: 155–172.
- González Riga, B.J. 2005. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* (Sauropoda, Titanosauria) del Cretácico tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 42: 535–548.
- González Riga, B.J., Previtera, E. y Pirrone, C.A. 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research* 30: 135–148.
- Haluza, A., Canale, J., Otero, A., Pérez, L. y Scanferla, C. 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.
- Holwerda, F.M., Pol, D. y Rauhut, O.W.M. 2015. Using dental enamel wrinkling to define Sauropod tooth morphotypes from the Cañadón Asfalto Formation, Patagonia, Argentina. *PLoS ONE* 10: e0118100. Doi:10.1371/journal.pone.0118100.
- Huene, F. von. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo Argentino. *Anales del Museo de la Plata* 3: 1–194.
- Ibiricu, L.M., Casal, G.A., Martínez, R.D., Lamanna, M.C., Luna, M. y Salgado, L. 2013. *Katpensaurus goicoecheai*, gen. et sp. nov., a Late Cretaceous rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 1351–1366.
- Janensch, W. 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguru-Schichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. *Archiv für Biontologie* 3: 81–110.
- Janensch, W. 1929. Material und Formengehalt der Sauropoden in der Ausbeute der Tendaguru-Expedition. *Palaeontographica* (Supplement 7) 2: 1–34.
- Langer, M.C. 2004. Basal Saurischia. En: D. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*, 2nd edition. University of California Press, Berkeley, p. 25–46.
- Lavocat, R. 1954. Sur les dinosauriens du Continental Intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *Comptes Rendus 19th International Geological Congress* (Alger), *Actas* 1952: 65–68.
- Lydekker, R. 1893. The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata*, 2: 1–14.
- Mannion, P.D. y Calvo, J.O. 2010. Anatomy of the basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) *Andesaurus delgadoi* from the mid-Cretaceous (Albian-early Cenomanian) Río Limay Formation, Neuquén Province, Argentina: implications for titanosaur systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 155–181.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Barnes, R.N. y Mateus, O. 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society* 168: 98–206.
- Martinelli, A.G. y Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 6: 257–305.
- Martínez, R.N. 2009. *Adeoposaurus magnai* gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha) with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 142–164.
- Martínez, R.N. y Alcober, O.A. 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *PLoS ONE* 4: e4397. Doi: 10.1371/journal.pone.0004397
- Martínez, R.N., Haro, J.A. y Apaldetti, C.G. 2012. Braincase of *Panphagia protos* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 70–82.
- Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M.C. 2004. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 107–120.
- Martínez, R.N., Sereno, P.C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Renne, P.R., Montañez, I.P. y Currie, B.S. 2011. A basal dinosaur from the Dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea. *Science* 331: 201–210.
- 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.
- Novas, F.E. 1994. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 400–423.
- Otero, A. 2010. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 299–326.
- Otero, A. y Gasparini, Z. 2014. The history of the cast skeleton of *Diplodocus carnegii* Hatcher, 1901, at the Museo de la Plata, Argentina. *Annals of the Carnegie Museum* 82: 291–304.

- 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., Krupandan, E., Pol, D., Chinsamy, A. y Choiniere, J. 2015. A new basal Sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs. *Zoological Journal of the Linnean Societ* 174: 589–634.
- Pérez, L.M., Otero, A., Apesteguía, S. y Gallina, P.A. 2009. Estratigrafía y análisis tafonómico de *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía, en el sitio "La Bonita" (Cretácico superior, Río Negro, Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 11: 39–48.
- Pol, D. y Powell, J.E. 2007. New information on *Lessemsaurus sauro-poides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Argentina. *Special Papers in Palaeontology* 77: 223–243.
- Pol, D., Garrido, A. y Cerda, I.A. 2011. A new Sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the origin and evolution of the Sauropod-type sacrum. *PLoS ONE* 6: e14572. Doi:10.1371/journal.pone.0014572.
- Powell, J.E. 1986. [Revisión de los Titanosaurios de América del Sur. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina, 340 p. Inédita.]
- Powell, J.E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico superior del Noroeste Argentino. En: J.L. Sanz y A.D. Buscalioni (Eds.), *Los Dinosaurios y su Entorno Biótico. Actas del Segundo Curso de Paleontología de Cuenca*. Instituto "Juan de Valdéz", Cuenca, p. 165–230.
- Powell, J.E. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: paleobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Record of the Queen Victoria Museum Launceston* 11: 1–173.
- Rauhut, O.W.M. 2002. Los dinosaurios de la Formación Cañadón Asfalto. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 39: 15R–16R.
- Rauhut, O.W.M. 2003. Revision of *Amygdalodon patagonicus* Cabrera, 1947 (Dinosauria Sauropoda). *Mitteilungen des Museums für Naturkunde Berlin, Geowiss. Reihe* 6: 173–181.
- Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Gimenez, O., Cúneo, R., Puerta, P. y Vacca, R. 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *National Science Museum Monographs* 15: 61–84.
- Salgado, L. 1993. Comments on *Chubutisaurus insignis* Del Corro. *Ameghiniana* 30: 265–270.
- Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 2007. Sauropodomorpha. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R.A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, p. 188–228.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 2009. *Barrosasaurus casamiquelai* gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Anacleto Formation (Late Cretaceous: early Campanian) of Sierra Barrosa (Neuquén, Argentina). *Zootaxa* 2222: 1–16.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997a. Evolution of titanosaurid sauropods I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3–32.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997b. Presencia del género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Los Alamitos, Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina. *Revista Universidade Guarulhos, Geociencias* 2: 44–46.
- Salgado, L., Apesteguía, S. y Heredia, S.E. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous Saltasaurinae titanosaur from North Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 623–634.
- Salgado, L., Gallina, P.A. y Paulina Carabajal, A. 2014. Redescription of *Bonatitan reigi* (Sauropoda: Titanosauria), from the Campanian–Maastrichtian of the Río Negro Province (Argentina). *Historical Biology* 27: 525–548.
- Salgado, L., Garrido, A., Cocca, S. 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.
- Sanz, J.L. 2007. *Cazadores de dragones. Historia del descubrimiento e investigación de los dinosaurios*. Editorial Ariel, Barcelona, 420 p.
- Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137–2147.
- Sereno, P.C. 2006. The phylogenetic relationships of early dinosaurs: a comparative report. *Historical Biology* 19: 145–155.
- Sereno, P.C. 2007. Basal Sauropodomorpha: historical and recent phylogenetic hypotheses, with comments on *Ammosaurus major* (Marsh, 1889). *Special Papers in Palaeontology* 77: 261–289.
- Sereno, P.C., Martínez, R.N. y Alcober, O.A. 2012. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 12: 83–179.
- Smith, N.D. y Pol, D. 2007. Anatomy of a basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic Hanson Formation of Antarctica. *Acta Palaeontologica Polonica* 52: 657–674.
- Smith, R.M.H., Marsicano, C.A., Pol, D. y Mancuso, A.C. 2014. Ich-nology of sauropodomorph nests from Patagonia indicates Early Jurassic origin of herd-living and herding site fidelity. *4th International Paleontological Congress* (Mendoza), *Actas*: 227.
- Tykoski, R.S. 2005. [Anatomy, ontogeny, and phylogeny of *coelophysoid theropods*. Tesis Doctoral. University of Texas, Austin, Texas, 553 p. Inédita.]
- Upchurch, P., Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* 2nd edition. University California Press, Berkeley, p. 259–322.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. y Galton, P.M. 2007. A phylogenetic analysis of basal sauropodomorph relationships: implications for the origin of sauropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology* 77: 57–90.
- Varela, A.N., Veiga, G.D. y Poiré, D.G. 2012a. Sequence stratigraphic analysis of Cenomanian greenhouse palaeosols: A case study from southern Patagonia, Argentina. *Sedimentary Geology* 271–272: 67–82.
- Varela, A.N., Poiré, D.G., Martin, T., Gerdes, A., Goin, F.J., Gelfo, J.N. y Hoffmann, S. 2012b. U–Pb zircon constraints on the age of the Cretaceous Mata Amarilla Formation, Southern Patagonia, Argentina: its relationship with the evolution of the Austral Basin. *Andean Geology* 39: 359–379.
- 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: critique and cladistic analysis. *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. y Carrano, M.T. 1999. Titanosaurs and the origin of "wide-gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25: 252–267.
- Wilson, J.A. y Upchurch, P. 2003. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria – Sauropoda), the first dinosaur genus with a 'Gondwanan' distribution. *Journal of Systematic Palaeontology* 1: 125–160.
- Yates, A.M. 2007a. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Houghton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology* 77: 9–55.

- Yates, A.M. 2007b. Solving a dinosaurian puzzle: the identity of *Alivalia 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 B* 270: 1753–1758.
- Zurriaguz, V. y Powell, J.E. 2015. New contributions to the presacral osteology of *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of northern Argentina. *Cretaceous Research* 54: 283–300.

Recibido: 4 de junio de 2015

Aceptado: 12 de agosto de 2015

ANEXO 1 - Resumen del registro de Sauropodomorpha en la Argentina.

<i>Procedencia estratigráfica (Formación)</i>	<i>Taxón</i>	<i>Procedencia geográfica (Provincia)</i>	<i>Edad (piso)</i>	<i>Autor</i>
<i>Ischigualasto</i>	<i>Eoraptor lunensis</i>	<i>San Juan</i>	<i>Carniense medio</i>	<i>Sereno et al., 1993</i>
<i>Ischigualasto</i>	<i>Panphagia protos</i>	<i>San Juan</i>	<i>Carniense medio</i>	<i>Martínez y Alcober, 2009</i>
<i>Ischigualasto</i>	<i>Chromogisaurus novasi</i>	<i>San Juan</i>	<i>Carniense medio</i>	<i>Ezcurra, 2010</i>
<i>Los Colorados</i>	<i>Riojasaurus incertus</i>	<i>La Rioja</i>	<i>Noriense/Rhaetiense</i>	<i>Bonaparte, 1967</i>
<i>Los Colorados</i>	<i>Coloradisaurus brevis</i>	<i>La Rioja</i>	<i>Noriense/Rhaetiense</i>	<i>Bonaparte, 1978</i>
<i>Los Colorados</i>	<i>Lessemsaurus sauropoides</i>	<i>La Rioja</i>	<i>Noriense-Rhaetiense</i>	<i>Bonaparte, 1999a</i>
<i>Laguna Colorada</i>	<i>Mussaurus patagonicus</i>	<i>Santa Cruz</i>	<i>Sinemuriense</i>	<i>Bonaparte y Vince, 1979</i>
<i>Quebrada del Barro</i>	<i>Leyesaurus marayensis</i>	<i>San Juan</i>	<i>Jurásico Inferior*</i>	<i>Apaldetti et al., 2011</i>
<i>Cañón del Colorado</i>	<i>Adeopapposaurus mognai</i>	<i>San Juan</i>	<i>Jurásico Inferior*</i>	<i>Martínez, 2009</i>
<i>Las Leoneras</i>	<i>Leoneriasaurus taquetrensis</i>	<i>Chubut</i>	<i>Toarciense?</i>	<i>Pol et al., 2011</i>
<i>Cerro Carnerero</i>	<i>Amygdalodon patagonicus</i>	<i>Chubut</i>	<i>Toarciense/Bajociense</i>	<i>Cabrera, 1947</i>
<i>Cañadón Asfalto</i>	<i>Patagosaurus fariasi</i>	<i>Chubut</i>	<i>Aalenense/Batoniense</i>	<i>Bonaparte, 1979</i>
<i>Cañadón Asfalto</i>	<i>Volkheimeria chubutensis</i>	<i>Chubut</i>	<i>Aalenense/Batoniense</i>	<i>Bonaparte, 1979</i>
<i>Cañadón Calcáreo</i>	<i>Brachytrachelopan mesai</i>	<i>Chubut</i>	<i>Titoniense</i>	<i>Rauhut et al., 2005</i>
<i>Cañadón Calcáreo</i>	<i>Tehuelchesaurus benitezi</i>	<i>Chubut</i>	<i>Kimmeridgiense/Titoniense</i>	<i>Rich et al., 1999</i>
<i>Bajada Colorada</i>	<i>Leinkupal laticauda</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Berriasiense/Valanginiense</i>	<i>Gallina et al., 2014</i>
<i>Rayoso</i>	<i>Rayososaurus agrioensis</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Aptiense</i>	<i>Bonaparte, 1996</i>
<i>La Amarga</i>	<i>Amargasaurus cazauai</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Barremiense</i>	<i>Salgado y Bonaparte, 1991</i>
<i>La Amarga</i>	<i>Zapalasaurus bonapartei</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Barremiense/Aptiense</i>	<i>Salgado et al., 2006</i>
<i>Lohan Cura</i>	<i>Ligabuesaurus leanzai</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Aptiense</i>	<i>Bonaparte et al., 2006</i>
<i>Lohan Cura</i>	<i>Agustinia ligabuei</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Aptiense</i>	<i>Bonaparte, 1999b</i>
<i>Lohan Cura</i>	<i>Comahuesaurus windhauseni</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Aptiense/Albiense</i>	<i>Carballido et al., 2012</i>
<i>Candeleros</i>	<i>Limaysaurus tessonei</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Cenomaniense Inferior</i>	<i>(Calvo y Salgado, 1995)</i>
<i>Candeleros</i>	<i>Andesaurus delgadoi</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Cenomaniense Inferior</i>	<i>Calvo y Bonaparte, 1991</i>
<i>Huincul</i>	<i>Cathartesaura anaerobica</i>	<i>Río Negro</i>	<i>Cenomaniense Superior</i>	<i>Gallina y Apesteguía, 2005</i>
<i>Huincul</i>	<i>Argentinosaurus huinculensis</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Cenomaniense Superior</i>	<i>Bonaparte y Coria, 1993</i>
<i>Cerro Barcino</i>	<i>Chubutisaurus insignis</i>	<i>Chubut</i>	<i>Cenomaniense</i>	<i>del Corro, 1975</i>
<i>Bajo Barreal</i>	<i>Katpensaurus goicoecheai</i>	<i>Chubut</i>	<i>Cenomaniense/Turoniense</i>	<i>Ibiricu et al., 2013</i>
<i>Bajo Barreal</i>	<i>Epachthosaurus sciottoi</i>	<i>Chubut</i>	<i>Cenomaniense/Turoniense</i>	<i>Powell, 1990</i>
<i>Bajo Barreal</i>	<i>Drusilasaura deseadensis</i>	<i>Santa Cruz</i>	<i>Cenomaniense/Turoniense</i>	<i>Navarrete et al., 2011</i>
<i>Río Neuquén</i>	<i>Mendozasaurus neguyelap</i>	<i>Mendoza</i>	<i>Turoniense/Coniaciense</i>	<i>González Riga, 2003</i>
<i>Portezuelo</i>	<i>Futalognkosaurus dukei</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Turoniense/Coniaciense</i>	<i>Calvo et al., 2007</i>
<i>Portezuelo</i>	<i>Malarguesaurus florenaciae</i>	<i>Mendoza</i>	<i>Turoniense/Coniaciense</i>	<i>González Riga et al., 2009</i>
<i>Portezuelo</i>	<i>Muyelensaurus pecheni</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Turoniense/Coniaciense</i>	<i>Calvo et al., 2007</i>
<i>Río Neuquén</i>	<i>Rinconsaurus caudamirus</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Turoniense/Coniaciense</i>	<i>Calvo y González Riga, 2003</i>

ANEXO 1 - Continuación.

<i>Procedencia estratigráfica (Formación)</i>	<i>Taxón</i>	<i>Procedencia geográfica (Provincia)</i>	<i>Edad (piso)</i>	<i>Autor</i>
<i>Colhue Huapi</i>	Argyrosaurus superbus	<i>Chubut</i>	<i>Coniaciense/Maastrichtiense</i>	<i>Lydekker, 1893</i>
<i>Colhue Huapi</i>	Elaltitan lilloi	<i>Chubut</i>	<i>Coniaciense/Maastrichtiense</i>	<i>Mannion y Otero, 2012</i>
<i>Colhue Huapi</i>	Aelosaurus colhuehuapensis	<i>Chubut</i>	<i>Coniaciense/Maastrichtiense</i>	<i>Casal et al., 2007</i>
<i>Plottier</i>	Petrobrasaurus puestohernandezi	<i>Neuquén</i>	<i>Santoniense</i>	<i>Filippi et al., 2011</i>
<i>Bajo de La Carpa</i>	Bonitasaura salgadoi	<i>Río Negro</i>	<i>Santoniense</i>	<i>Apesteguía, 2004</i>
<i>Anacleto</i>	Neuquensaurus australis	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>(Huene, 1929)</i>
<i>Anacleto</i>	Laplatasaurus araukanicus	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Huene, 1929</i>
<i>Anacleto</i>	Pellegrinisaurus powelli	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Salgado, 1990</i>
<i>Anacleto</i>	Barrosasaurus casamiquelai	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Salgado y Coria, 2009</i>
<i>Anacleto</i>	Pitekunsaurus macayai	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Filippi y Garrido, 2008</i>
<i>Anacleto</i>	Narambuenatitan palomoi	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Filippi et al., 2011</i>
<i>Anacleto</i>	Overosaurus paradasorum	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Coria et al., 2013</i>
<i>Cerro Fortaleza</i>	Dreadnoughtus schrani	<i>Santa Cruz</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Lacovara et al., 2014</i>
<i>Pari Aike</i>	Puertasaurus reuilli	<i>Santa Cruz</i>	<i>Maastrichtiense</i>	<i>Novas et al., 2005</i>
<i>Angostura Colorada</i>	Aelosaurus rionegrinus	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Powell, 1986</i>
<i>Allen</i>	Antarctosaurus wichmannianus	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Huene, 1929</i>
<i>Allen</i>	Rocasaurus muniozi	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Salgado y Azpilicueta, 2000</i>
<i>Allen</i>	Bonatitan reigi	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Martinelli y Forasiepi, 2004</i>
<i>Allen</i>	Panamericansaurus schroederi	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Calvo y Porfiri, 2010</i>
<i>Lecho</i>	Saltasaurus loricatus	<i>Salta</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Bonaparte y Powell, 1980</i>

*Sin datos sobre el piso/edad.