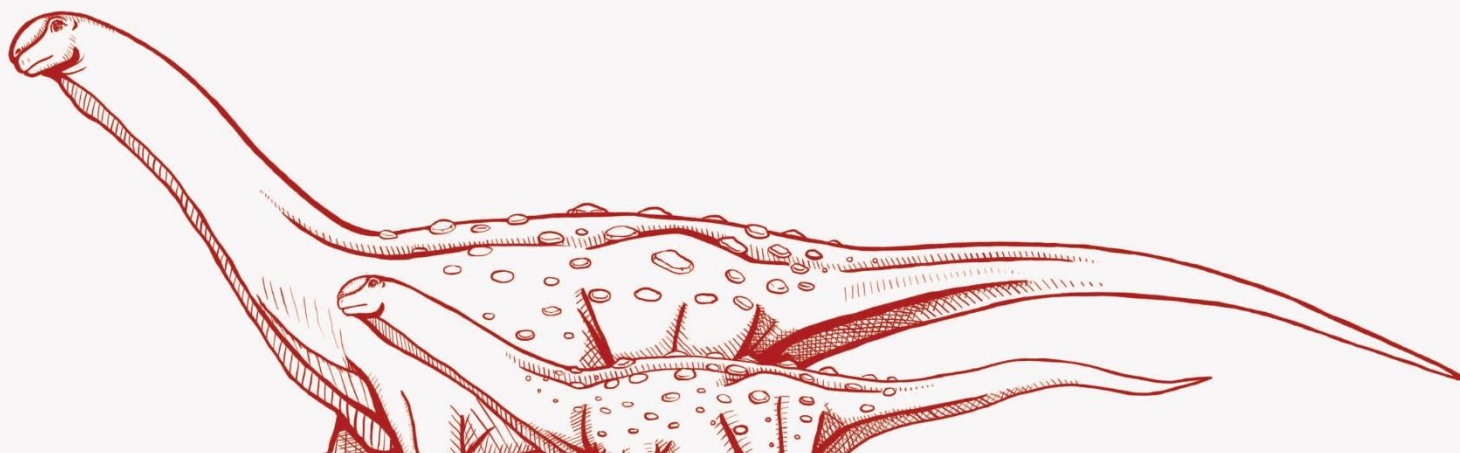


CARACTERIZACIÓN OSTEOLÓGICA Y ONTOGENÉTICA DE UN EJEMPLAR JUVENIL DE UN SAURÓPODO TITANOSAURIO

Licenciatura en Paleontología

MARTÍN E. SCHENARDI

Dra. Virginia L. Zurriaguz.
CONICET - IIPG, General Roca, Río Negro, Argentina



Trabajo final de grado

Caracterización osteológica y ontogenética de un ejemplar juvenil de un saurópodo titanosaurio

Martin E. Schenardi

Martín.eduardo.sch@gmail.com

Licenciatura en Paleontología



**Universidad Nacional de Río Negro
Estados Unidos 750, 8332 General Roca**

**Directora: Dra. Virginia L. Zurriaguz.
CONICET - IIPG, Instituto de Investigación de Paleobiología y Geología
(IIPG), Universidad Nacional de Río Negro. Av. Julio Argentino Roca 1242,
8332, General Roca, Río Negro, Argentina
vlzurriaguz@unrn.edu.ar**

Índice

Resumen.....	5
Abstract.....	5
1. Introducción.....	7
2. Objetivos.....	9
3. Marco geológico.....	10
4. Materiales y métodos.....	10
4.1. Abreviaciones.....	10
4.2. Abreviaciones institucionales.....	11
4.3. Metodología.....	11
5. Paleontología sistemática.....	12
6. Resultados.....	13
6.1. Descripción y comparación.....	13
6.1.1. Centro de vértebra dorsal MCS-Pv 174/41.....	13
6.1.2. Centro vertebral caudal MCS-Pv 174/66.....	14
6.1.3. Escápula MCS-Pv 174/68.....	16
6.1.4. Coracoides MCS-Pv 174/77.....	16
6.1.5. Fíbula MCS-Pv 174/7.....	17
6.2. Análisis Filogenético.....	18
6.3. Complejidad de las suturas neurocentrales.....	18
6.4. Índice de Robustez.....	19
7. Discusión.....	19
7.1. Tamaño.....	21
7.2. Suturas neurocentrales.....	23
7.3. Neumaticidad.....	26
7.4. Estadios morfológicos ontogenéticos.....	28

8. Conclusión.....	30
9. Agradecimientos.....	31
10. Bibliografía.....	32
11. Figuras y tablas.....	42
Figura 1.....	42
Figura 2.....	43
Figura 3.....	44
Figura 4.....	44
Figura 5.....	45
Figura 6.....	46
Figura 7.....	47
Figura 8.....	48
Figura 9.....	49
Figura 10.....	50
Figura 11.....	50
Figura 12.....	51
Figura 13.....	52
Figura 14.....	52
Figura 15.....	53
Tabla 1.....	53
Tabla 2.....	54
Tabla 3.....	54
Tabla 4.....	54

Resumen

Neuquensaurus australis es un taxón con una larga historia, siendo uno de los primeros dinosaurios descritos en Argentina. Sin embargo, recientemente se reportó un ejemplar juvenil para esta especie. En este trabajo se describe este ejemplar, MCS-Pv174-41/66/68/77/78, compuesto por un centro vertebral dorsal, un centro vertebral caudal, una fíbula y una escápula derecha y un coracoides izquierdo. Dichos elementos han sido reportados por primera vez por Zurriaguz et al. en 2019 e identificado como *N. australis* gracias a caracteres diagnósticos tomados en la fíbula y la vértebra caudal. En este trabajo se compararon los materiales con los de otros titanosaurios para confirmar su asignación taxonómica e identificar las variaciones durante su ontogenia. Al realizar el análisis filogenético, el ejemplar se ubicó dentro de una politomía junto con otros saltasáuridos, incluyendo *N. australis*, siendo las principales diferencias con otros ejemplares la ausencia de algunas características indicadoras de neumaticidad. Para estimar el estadio ontogenético se tuvo en cuenta el pequeño tamaño de los elementos. También considerando el Índice de Robustez (RI) de la fíbula se pudo inferir un crecimiento isométrico al menos en su esqueleto apendicular. La falta de fusión en las suturas neurocentrales indican un estadio inmaduro. Sin embargo la complejidad morfológica de estas suturas puede relacionarse a estadios ontogenéticos más tardíos, aunque también puede ser indicadora de una adaptación al estrés mecánico. Siguiendo los criterios de estadios morfológicos ontogenéticos (MOS) se considera que el centro dorsal MCS-Pv174/41 está dentro del MOS2 y el centro caudal MCS-Pv174/66 está MOS3. MCS-Pv174-41/66/68/77/78 puede considerarse en un estadio tardío de inmadurez, aún no alcanza el 60 % del tamaño del ejemplar de *N. australis* más grande descrito y carece de evidencias de invasión de divertículos neumáticos en el esqueleto. Esto indicaría que el alto perfil neumático característico del grupo se alcanzaría en estadios inmaduros tardíos, antes del cierre de las suturas neurocentrales, o durante la madurez, posterior al cierre de las suturas.

Abstract

Neuquensaurus australis is a taxon with a long history, it's one of the first dinosaurs described in Argentina. Even so, only recently a juvenile has been reported for this species. Here I describe the specimen MCS-Pv174-41/66/68/77/78 composed by a vertebral dorsal centrum, vertebral caudal centrum, right scapula and fibula and the left coracoid. These materials were first reported by Zurriaguz et al. in 2019 and identified as *N. australis* thanks to diagnostics characters in the fibula and the caudal centrum. I compared this specimen with other titanosaurs to validate its taxonomic designation and to identify the variations throughout ontogeny. Phylogenetic analysis results in a polytomy with other saltasaurids, including *N. australis*, the main differences with other specimens being the lack of some pneumatic indicator features. To estimate its ontogenetic stage, the small size of the material was taken into account. The relationship of the robustness index (IR) was considered to infer an isometric growth, at least in its appendicular skeleton. The absence of fusion at the neurocentral suture is an indication of immaturity, but the complexity of its morphology could be related to later ontogenetic stages, it could also be an indication of a mechanical stress adaptation. Following the ontogenetic morphological stages (MOS) criteria for the axial skeleton, the caudal centrum MCS-Pv174/66 is considered MOS3 and dorsal centrum MCS-Pv174/41 MOS2. This specimen could be considered in a late immature stage, it didn't reach 60% the full size of the largest *N. australis* that have been described and it lacks evidence of internal invasion of pneumatic diverticula inside the skeleton. This could mean that the characteristic high pneumatic profile of the group could be reached in the late immature stage or after reaching maturity.

1. Introducción

Los saurópodos son, probablemente, los dinosaurios más fácilmente reconocibles debido al enorme tamaño que llegaron a alcanzar algunos taxones y a su particular plan corporal. Sus largos cuellos terminados en pequeñas cabezas, balanceados por una larga cola en los extremos de un gran cuerpo con forma de barril soportado por patas similares a pilares, son icónicos y referentes de la idea de “Dinosaurio” en la cultura popular (Wilson y Curry Roger, 2005).

Dentro de los saurópodos, Titanosauria (Bonaparte y Coria, 1993) en particular, es un grupo increíblemente diverso que fue hallado en todos los continentes y en estratos que van desde el Jurásico superior al Cretácico superior (Curry Rogers, 2005). Entre sus integrantes se pueden encontrar los animales más grandes que jamás caminaron sobre el planeta, así como también las especies más pequeñas dentro de Sauropoda (D’Emeric et al., 2009).

Los materiales descritos en el presente trabajo fueron asignados en primera instancia como pertenecientes a este grupo, en particular a un saltosaurino, *Neuquensaurus australis* (Zurriaguz et al., 2019). Este es un género con una larga historia que tiene la particularidad de ser el primer saurópodo descrito en Argentina y América Latina (Lydekker, 1893). Sin embargo, a pesar del tiempo transcurrido desde su descubrimiento, su estudio sigue vigente con re descripciones del ejemplar holotipo y nuevos especímenes descubiertos más recientemente (Bonaparte y Gasparini, 1978; Powell, 1992, 2003; Wilson y Upchurch, 2003; Salgado et al., 2005; Otero, 2010; D’Emeric y Wilson, 2011; Zurriaguz, 2015). La historia de este taxón comienza a fines del siglo XIX cuando Lydekker (1893) erige la especie *Titanosaurus australis* dentro del género *Titanosaurus* al considerar los restos muy similares a otros pertenecientes al mismo género del cretácico de la india. Años después se le asignan nuevos materiales mientras que otros son referidos a una nueva especie *T. robustus* debido a diferencias en el esqueleto apendicular (Huene,

1929; Bonaparte y Gasparini, 1978). Décadas más tarde al encontrar los restos asignados a *T. australis* más similares a *Saltasaurus loricatus* que a otras especies del mismo género. Powell (1986, 1992, 2003) decide erigir un nuevo género *Neuquensaurus*. De esta manera estos taxones quedan agrupados dentro del clado Saltosaurinae, (Bonaparte y Powell, 1980; Powell 1986, 1992; Salgado et al., 1997; Wilson y Upchurch, 2003). La otra especie del género *N. robustus* es actualmente considerada como *nomen dubium* (Powell, 2003) al considerar que las diferencias entre especies no se contemplaron en el esqueleto axial, el cual compone el holotipo, y no son tan significativas para reconocer dos especies distintas, aunque si lo suficiente como para considerar diferentes morfotipos dentro de la especie (Powell 2003, Salgado et al., 2005; Otero, 2010; Zurriaguz, 2015)

A pesar de la larga historia de taxón, y del estudio de varios ejemplares encontrados, este espécimen es el primer registro de un individuo que se considera juvenil que se reporta para esta especie (Zurriaguz et al., 2019). Debido a esto se desconoce exactamente qué cambios morfológicos están relacionados a su ontogenia. A pesar del enorme rango de tamaño en los diferentes estadios ontogenéticos, los cambios en saurópodos en general son pobremente conocidos, principalmente debido a la escasez de especímenes juveniles. Posiblemente esto sea debido a que un pequeño tamaño los vuelve más susceptibles a los procesos tafonómicos tales como meteorización, acción de carroñeros, y transporte (Behrensmeyer et al., 1979; Carpenter y McIntosh, 1994; Silva Junior et al., 2017). Entre los titanosaurios en particular los registros son muy escasos. Hay una notable excepción con el yacimiento de Auca Mahuevo, en la provincia de Neuquén, donde se han encontrado ejemplares embrionarios, principalmente cráneos, preservados de manera excepcional (Chiappe et al., 2001; Kundrát et al., 2020). Por otra parte se conoce un ejemplar juvenil de *Alamosaurus sanjuanensis*, del cretácico superior de Texas (Lehman y Coulson, 2002) y un notable registro de *Rapetosaurus krausei*, del cretácico superior de Madagascar, que está representado en varios estadios ontogenéticos y tiene un grado de completitud notable en comparación a otros saurópodos (Curry Rogers, 2009). Existen, además, aunque de naturaleza más fragmentaria, algunos posibles registros del Cretácico superior de Brasil (Ghilardi et

al., 2016), un espécimen identificado positivamente como titanosaurio también del Cretácico superior de Brasil (Silva Junior et al., 2017) y más recientemente un registro en el Cretácico superior de Neuquén (Calvo et al., 2022).

Identificar con precisión el estadio ontogenético en restos fósiles tampoco es una tarea sencilla. Muchas veces no hay caracteres morfológicos suficientes para determinar la madurez de un espécimen (Stein et al, 2010). El tamaño y la falta de fusión entre algunos elementos óseos son características que usualmente suelen utilizarse para indicar falta de madurez, pero, a veces, pueden ser indicadores de otras características de un animal, como el enanismo o algunas adaptaciones estructurales o mecánicas del esqueleto (Herring, 2008; Stein et al, 2010; Ikejiri, 2010). También es complicada la identificación de los fósiles de individuos juveniles como pertenecientes a un determinado taxón, ya que es posible que estadios tempranos en la ontogenia de taxones derivados compartan caracteres con taxones más basales. Estos cambios en la morfología pueden hacer difíciles establecer las afinidades sistemáticas de individuos muy jóvenes (Carballido y Sander 2013).

Por lo tanto, confirmar la identidad taxonómica, en conjunto con una descripción detallada de este espécimen, un estudio sistemático y comparación con otros taxones cercanos puede brindar importante información paleobiológica tanto para la comprensión de la evolución individual de los miembros de esta especie como de grupos cercanamente emparentados

2. Objetivos

Los objetivos que se plantean en el siguiente trabajo son:

- Describir en detalle el material axial (centros vertebral dorsal y caudal) y apendicular (coracoides, escápula y fíbula) de un ejemplar juvenil preliminarmente referidos a *Neuquensaurus australis*.
- Comparar en detalle este nuevo espécimen con *Neuquensaurus australis* y con otros titanosaurios, con el fin de identificarlo taxonómicamente.

- Realizar un análisis cladístico a fin de poner a prueba la hipótesis de que este ejemplar pertenece a *Neuquensaurus australis* y evaluar su estadio juvenil en este estudio filogenético.
- En función de su asignación taxonómica y del resultado obtenido en el análisis cladístico, evaluar cambios morfológicos ocurridos durante la ontogenia.
- Evaluar cambios ontogenéticos (tamaño relativo, neumaticidad postcraneal) utilizando distintos parámetros (e.g. tamaño relativo, patrón sutural, estadio ontogenético del ejemplar).

3. Marco geológico

El área de estudio donde se hallaron los restos pertenece al borde oriental de la Cuenca Neuquina, conformada por afloramientos de rocas sedimentarias del Cretácico superior, expuestos en la escarpa noroeste cerca de la localidad de Cinco Saltos, provincia de Rio Negro (Figura 1). Los depósitos continentales del Cretácico superior al Terciario constituyen un cinturón continuo con disposición horizontal (Salgado et al., 2005). La sección donde afloran corresponden a la Formación Anacleto (Campaniano temprano) (Dingus et al., 2000).

4. Materiales y métodos

4.1. Abreviaturas anatómicas

ANCS sutura neurocentral anterior (Anterior Neuro Central Suture); ENCS sutura neurocentral total (Entire Neuro Central Suture, ENCS=ANCS+PNCS);MNCP, pico medio neurocentral (Mide Neuro Central Peak); PNCS sutura neurocentral posterior (Posterior Neuro Central Suture); RI, índice de robustez (Robustness Index)

4.2. Abreviaturas institucionales

CPPLIP: Centro de Pesquisas Paleontológicas Llewellyn Ivor Price, Universidad Federal do Triângulo Mineiro, Uberaba, Brazil, MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MCS, Museo de Cinco Saltos, Cinco Saltos, Argentina; MLP-CS, Museo de La Plata, Cinco Saltos Collection, La Plata, Argentina; MLP-Ly, Museo de La Plata, Lydekker’s Collection, La Plata, Argentina; SMA, Sauriermuseum Aathal, Swiza.

4.3. Metodología

Este trabajo se basa en el análisis de primera mano de materiales asignados originalmente a un individuo juvenil de *Neuquensaurus australis* MCS-Pv 174 correspondientes a un centro vertebral dorsal (MCS-Pv 174/41), un centro vertebral caudal (MCS-Pv 174/66), una escapula derecha (MCS-Pv 174/68), un coracoides izquierdo (MCS-Pv 174/77), y una fíbula derecha (MCS-Pv 174/78) situados en el Museo de Cinco Saltos (MCS-Pv). Partes del procesamiento digital y toma de medidas a partir de las imágenes se realizaron con Corel Draw X6, programa que permite tomar las medidas de cada vector dibujado.

La información obtenida del estudio de estos elementos se comparó con material bibliográfico sobre otros especímenes asignados a saurópodos, especialmente a ejemplares juveniles, teniendo en cuenta principalmente los referidos a titanosaurios y en particular a *Neuquensaurus australis* (Salgado et al., 2005; Otero 2010, D’Emic y Wilson 2011, etc.)

Para realizar análisis filogenéticos se utilizó una matriz modificada a partir de la matriz propuesta por Hechenleitner et al. (2020) y se analizó con el programa Mesquite 3.5.1 para confeccionar la lista de caracteres que luego se analizó con TNT 1.5 (Goboloff y Catalano 2016).

Para las descripciones anatómicas se utilizó la terminología romeriana (Wilson, 2006), la cual divide al cuerpo del animal en porciones anterior, posterior, dorsal y ventral (Romer, 1956). Además, para todo lo referido a la neumaticidad, se siguió la terminología propuesta por Britt (1993) y Wedel et al. (2000).

Para calcular la complejidad de las suturas neurocentrales se calcula la relación de longitud LR (Length Ratio) para ello se mide la distancia total teniendo en cuenta todos los zigzags en sentido anterior posterior de la sutura neurocentral y se lo divide por su longitud tomada en línea recta. También se ubican puntos de referencia, el punto más anterior, MNCP (convexidad aguda puntiaguda dorsalmente en el centro que es el punto más alto en la sutura) y el punto más posterior. LR se calcula tanto en ANCS como en PNCS y en ENCS (LRANCS, LRPNCS, LRENCS)

Para calcular el índice de robustez (RI, Robustnes Index) de las fíbulas MCS-Pv 174/78, y MCS Pv 12-7 se promedió las dimensiones de ancho de los elementos, el mayor ancho del extremo proximal, el ancho mayor distal y el ancho de la diáfisis, y se dividió por el largo de los mismos (Wilson y Upchurch, 2003; Otero, 2010)

5. Paleontología sistemática

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1887–1888

Sauropodomorpha Huene, 1932

Sauropoda Marsh, 1878

Titanosauria Bonaparte and Coria, 1993

Saltosauridae Bonaparte and Powell, 1980

Neuquensaurus Powell, 1992

Titanosaurus australis Lydekker, 1893 (Especie tipo)

Neuquensaurus australis (Lydekker, 1893)

Holotipo: MLP–Ly 1/2/3/4/5/6, vertebras caudales

6. Resultados

6.1. Descripción

6.1.1. Centro de vértebra dorsal MCS-Pv 174/41

MCS-Pv 174/41 es opistocélico, más largo anteroposteriormente que alto y levemente más ancho que largo (Tabla 1). Se evidencian partes internas expuestas, sin hueso cortical, las cuales se ven internamente sólidas, sin ninguna estructura que sugiera neumaticidad en el elemento. En las superficies laterales se observan los forámenes neumáticos laterales (FNL), uno en cada lado, los cuales tienen forma ovalada y elongada con “forma de ojo” con la cara dorsal acuminada y se ubican en la mitad anterodorsal de las caras laterales (Fig. 2 A y B). Además, carecen de quillas como las que dividen horizontalmente los FNL en algunas vertebrae de otros saltosaurinos (e.g. *Saltasaurus loricatu*, Zurriaguz y Powell., 2015,).

La superficie ventral del cuerpo vertebral es cóncava, carente de quillas

En sección transversal MCS-Pv 174/41 es subcircular con la excepción de la parte dorsal donde se conservan los pedículos, donde se encuentra la sutura neurocentral (Figura 2 E). Estos están divididos en el medio por el canal neural, tienen entre 4 y 5 pequeñas crestas óseas (se conservan fácilmente visibles 4) que se disponen con una dirección mediolateral y con una orientación desde la zona posterior a anterior y anterolateral a lateral, formando ondulaciones en la cara dorsal. El canal neural es más profundo anteriormente y se ensancha en la parte dorsal. Los pedículos son relativamente cortos, similar a la condición presente en *Alamosaurus sanjuanensis* (Lehman y Coulson, 2002) por lo que el canal neural hubiera estado rodeado mayormente del arco neural, contrario a lo que pasa en otros saurópodos como *Camarasaurus grandis* (Ostrom y McIntosh, 1966) donde los pedículos que surgen del centro vertebral encierran el arco neural casi por completo.

MCS-Pv 174/41 no presenta o conserva procesos o láminas que continúen en el arco neural. Esta característica, junto con el tamaño y ubicación de los FNL soportan la hipótesis de que se ubicaba en una posición media a posterior. Comparando este ejemplar con la secuencia de vertebrae descrita por Salgado et

al. (2005) es similar en mayor medida a la novena vértebra dorsal (MCS-5/22) la cual presenta una proporción similar de alto/largo (MCS-5/22: 0.73) (Figura 3). Las vértebras que en ese mismo trabajo se asignaron a posiciones anteriores tienen el cuerpo vertebral inclinado de manera que la articulación anterior se encuentra más baja que la articulación posterior. Tanto la novena vértebra, MCS-5/22 como la aquí descrita son mucho más rectas en comparación. En un espécimen maduro encontrado en la misma localidad (Salgado et. al., 2005) se observa una quilla que separa dos depresiones poco profundas en la cara ventral, y esto es visible claramente hasta la octava vértebra, siendo menos acentuado en la novena y décima. La quilla también está presente en algunas vértebras dorsales descritas para *Saltasaurus loricatus* (Zurriaguz y Powell., 2015). MCS-Pv 174/41 no presenta dicha característica o por lo menos no es evidente, tampoco presenta depresiones en su cara ventral, solo algunas pequeñas muescas que parecen producto de la erosión (Figura 2 F).

6.1.2. Centro vertebral caudal MCS-Pv 174/66

MCS-Pv 174/66 es un centro de vértebra caudal desarticulado de su arco neural, comprimido dorsoventralmente, es más largo y más ancho que alto (Tabla 2). Éste es fuertemente procélico. La superficie ventral es marcadamente cóncava formando una depresión aunque no tan pronunciada como, por ejemplo, la cavidad ventral descrita en las caudales anteriores de *Rocasaurus muniozi* (Salgado y Azpilicueta, 2000). Tampoco está dividida por septos a como ocurre tanto en *R. muniozi* (Salgado y Azpilicueta, 2000) como en el ejemplar MACN-PV 233 (Zurriaguz et al 2017). La superficie ventral de MCS-Pv 174/66 está limitada por un reborde óseo que limita lateralmente a las caras laterales primarias (Salgado y García, 2002), y bordean la cara ventral hasta culminar en las superficies articulares con el arco hemal (Salgado et al., 2005) (Figura 4 F). La sección transversal es hexagonal similar a la forma descrita para MLP Ly 3 (D'Emic y Wilson, 2011). Las caras laterales primarias y secundarias (sensu Salgado y García, 2002) parecen estar separadas por una cresta ósea poco pronunciada que va desde el proceso transversal hasta el cóndilo, de manera similar a como se describe en D'Emic y

Wilson (2011) a MLP Ly 3 que también está asignada al ejemplar holotipo de *Neuquensaurus australis*. Las caras laterales secundarias (Salgado y García 2002) están ocupadas casi en su totalidad por fosas ubicadas en su porción anterodorsal (Figura 4 C y D). Las fosas no parecen tener ninguna conexión con el interior, lo cual, sumado a la ausencia de tejido camelado, puede interpretarse como ausencia de neumaticidad en el elemento. Las fosas laterales limitan anteriormente con los procesos transversos, los mismos están erosionados, conservándose la base del proceso derecho mientras que el izquierdo esta erosionado por completo. Las vistas dorsal y ventral muestran que las caras laterales están fuertemente comprimidas lateralmente y tienen un perfil convexo. En vista lateral puede verse que la cara ventral esta arqueada. El cóndilo posterior está separado del cuerpo vertebral por un reborde óseo. Este tiene una forma arriñonada debido a la influencia de la cara ventral que se extiende en parte de la cara posteroventral del mismo, si bien es bastante prominente no llega a ser un tercio de la longitud anteroposterior total del centro como ocurre por ejemplo en el ejemplar juvenil CPPLIP 0031 (Silva Junior et al. 2017) (Figura 4). El cótilo, marcadamente convexo, también está separado por un abultamiento de hueso, el cual está erosionado en el contacto con el proceso transverso, formando una pequeña muesca, faltando esta estructura en toda la vista dorsal (Figura 4). La cara dorsal tiene marcadas las suturas neurocentrales en la zona de contacto de la articulación con el arco neural estas son lisas con forma semicircular con pequeñas crestas óseas en las zonas donde harían contacto con las caras mediales del canal neural (Figura 4 E).

En D'Emic y Wilson (2011) describen la segunda-tercera vértebra asignada al holotipo de *Neuquensaurus australis* (MLP Ly 2) como hexagonal en su corte transversal, similar a la vértebra descrita aquí, sin embargo, MLP Ly2 está mucho más comprimida anteroposteriormente (proporción alto/largo ≈ 1.11) (Tabla 2). La siguiente vértebra que describen en la secuencia es MLP Ly 3, la cual correspondería a la séptima, tiene una proporción similar, aunque un poco más larga en relación con la altura y además posee fosas laterales en posiciones similares, pero su corte transversal es subrectangular, además de que los procesos trasversos parecen estar ubicados en el arco neural. Debido a que la cara primaria se va

achicando hasta desaparecer a medida que se avanza en la secuencia caudal (Salgado y García 2002), se puede sugerir que MLP Ly 3 al tener caras laterales primarias más pequeñas se encuentra en una posición más posterior de la serie y, por lo tanto, que MCS-Pv 174/66 debería estar en un punto medio de las antes mencionadas, probablemente en la posición quinta o sexta de la serie (Figura 5).

6.1.3. Escápula MCS-Pv 174/68

MCS-Pv 174/68 esta desarticulada de su respectivo coracoides, el cual no fue hallado. Sus partes están bien diferenciadas en un extremo proximal ligeramente expandido y una hoja escapular con un ensanchamiento mínimo en su extremo distal (Figura 6 A y B). El margen dorsal de la hoja escapular tiene forma sigmoidea mientras que el margen ventral es recto, similar al ejemplar descrito en Otero (2010) (Figura 6 C y D). Tanto la expansión distal de la hoja escapular como la diferencia entre los bordes dorsales y ventrales son características que coinciden en la mayoría de los titanosaurios sudamericanos (González Riga, 2019) (Figura 7). El área proximal se vuelve más gruesa progresivamente en su cara ventral a medida que se acerca a la zona de la fosa glenoidea, mientras que el área dorsal mantiene un grosor más homogéneo (Figura 6 E). La expansión proximal esta erosionada principalmente en su cara dorsal, en la zona del acromion, aunque también en el área proximal, la superficie que articula con el coracoides y en el proceso antero ventral (Figura 6 A y C). En vista lateral la diferencia de grosor desde la fosa glenoide hacia la cara dorsal de la sección proximal forma una depresión que se puede interpretar como la fosa supracoracoidea (Figura 6 A). Se puede ver en varias zonas del elemento donde se conserva el hueso cortical texturas marcadamente rugosas que sugieren zonas de inserción muscular.

6.1.4. Coracoides MCS-Pv 174/77.

Se conserva el coracoides izquierdo MCS-Pv 174/77, desarticulado de la escápula (Figura 8). En el caso de este ejemplar, el aspecto del coracoides es subcircular, debido a la fuerte erosión en todos sus márgenes, incluyendo, también, el contacto con la escapula, no siguiendo la forma aproximadamente rectangular

clásica de los coracoides de los saltosaurinos (Figura 9) (Powell, 2003; Otero, 2010; González Riga et al., 2019).

Se puede ver el foramen coracoideo en las vistas medial y lateral (Figura 8 A y B). En la cara medial se encuentra en una posición más cercana a la fosa glenoidea y a la articulación con la escápula. En la cara lateral se encuentra situado casi a la mitad en sentido dorsoventral y corrido anteriormente en relación con el foramen en la cara medial, alejándose un poco de la articulación escapular. El foramen coracoideo no tiene una conexión abierta entre la superficie medial y lateral. La cara medial (Figura 8 B) es levemente cóncava. La cara lateral (Figura 8 A) es convexa en sentido anteroposterior y posee una gran diferencia en el espesor, el cual se engrosa a medida que se acerca a la fosa glenoide (Figura 8 C, D, E y F).

6.1.5. Fíbula MCS-Pv 174/7

La fíbula derecha MCS-Pv 174/78 es delgada, está mediolateralmente comprimida y tienen un perfil sigmoideo (Figura 10) similar a lo que sucede en otros titanosaurios como *Dreadnoughtus*, *Tastavinsaurus* y *Aeolosaurus* (Lacovara et al., 2014) (Figura 11). Ésta es similar a los elementos de ejemplares de *Neuquensaurus* descritos por Otero (2010) y Salgado et al., (2005) (Figura 11). La mitad más proximal del eje esta levemente torcida en sentido medial. En los extremos más proximales y distales de la cara medial se aprecia las cicatrices marcadas donde estuviera articulada con la tibia. En la cara lateral se forma la tuberosidad lateral que es de forma ovalada y bien pronunciada, aunque no tanto como en otros individuos de *Neuquensaurus* de mayor tamaño descritos por Otero (2010) (Figura 10 B, C y D). Esta tuberosidad está ubicada en la mitad proximal de la mitad de la diáfisis (Figura 10 B, C y D). Los extremos están expandidos en relación al eje. La porción proximal está elongada en sentido anteroposterior (Figura 10 E). Las caras anterior y lateral de la epífisis proximal están fuertemente erosionadas. En la cara lateral en la parte más anterior la erosión es tal que se formó un orificio hacia el interior del elemento. La cara articular distal tiene forma entre circular y triangular. La superficie externa (lateral) es convexa, mientras que la cara interna (medial) es aplanada y levemente cóncava.

6.2. Análisis Filogenético

A fin de establecer la posición filogenética de MCS Pv 174-41/66/68/77/78 dentro de los titanosaurios se realizó un análisis filogenético utilizando una matriz modificada a partir de la matriz Hechenleitner et al. (2020). La misma consta de 97 taxones (incluyendo MCS Pv 174-41/66/68/77/78) de los cuales se tienen en cuenta 422 caracteres. Se utilizó el programa TNT 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016) sin el empleo de pesos implicados. Para la búsqueda de los árboles más parsimoniosos (AMPs) se efectuó una “Búsqueda Tradicional” en dos partes. Para la primera parte se buscaron los AMPs mediante el algoritmo de Wagner configurando la búsqueda con los siguientes parámetros: 10000 réplicas, 1 semilla aleatoria, algoritmo de intercambio de ramas “tree bisection and reconnection” (TBR), guardando 10 árboles por réplica. El resultado obtenido (30 AMPs de 1447 pasos cada uno) fue sometido a una segunda ronda de búsqueda, pero sólo para los árboles guardados en la memoria (“trees from RAM”), nuevamente utilizando un algoritmo TBR. De esta segunda ronda de búsqueda se obtuvieron >10000 AMPs de 1447 pasos.

El consenso estricto de los AMPs obtenidos recuperó a MCS Pv 174-41/66/68/77/78 como un Saltosauridae en una politomía que incluye a *Saltasaurus loricatus*, *Rocasaurus muniozi*, *Alamosaurus sanjuanensis*, *Nemegtosaurus mongoliensis* y *Opisthocoelicaudia skarzynskii*. Se obtuvieron un Índice de consistencia de 0.335 y un índice de retención de 0.695 (Figura 12 A).

Para lograr una mejor resolución de esta politomía se realizó también una búsqueda del árbol de consenso de la regla de mayoría, como resultado de este análisis MCS Pv 174-41/66/68/77/78 se recuperó como grupo hermano de *Neuquensaurus australis* (Figura 12 B)

6.3. Complejidad de las suturas neurocentrales

Al calcular LR de la sutura neurocentral de la vértebra dorsal se obtuvieron los siguientes resultados:

LRANCS: 1,055, siendo la media en individuos juveniles en la novena vertebra de *Alligator mississippiensis* 1.025 (en un rango entre 1 y 1.070) y en individuos adultos 1.050 (rango entre 1.01 y 1.10)

LRPNCS: 1,111, siendo la media en individuos juveniles en la novena vertebra de *Alligator mississippiensis* 1.075 (en un rango entre 1 y 1.11) y en individuos adultos 1.18 (rango entre 1.08 y 1.36)

LRENCs: 1,085, siendo la media en individuos juveniles en la novena vertebra de *Alligator mississippiensis* 1.03 (en un rango entre 1.01 y 1.070) y en individuos adultos 1.075 (rango entre 1.035 y 1.145)

6.4. Índice de Robustez

El cálculo de RI de la fíbula MCS-Pv 174/78 dio como resultado 0.155, se calculó además el RI de una fíbula asignada a un ejemplar adulto de *N. australis*, MCS Pv 174-43, todavía no descrita formalmente dando como resultado 0.346 (Tabla 4)

7. Discusión

La identificación de MCS-Pv 174-41/66/68/77/78 como perteneciente al taxón *Neuquensaurus australis* se realizó originalmente gracias a la presencia de algunos caracteres diagnósticos propuestos por Salgado et al (2005) (Fíbula con una tuberosidad lateral bien marcada y un eje torcido; vertebras caudales media a posterior con una depresión ventral sin quilla transversalmente amplia limitada por una cresta redondeada culminadas en las facetas articulares de las hemapófisis; paredes laterales de las vértebras caudales poco expuestas en vista ventral (Zurriaguz et al. 2019)). Al realizarse el análisis filogenético, aun cuando el consenso de mayoría recupera a MCS-Pv 174-41/66/68/77/78 como grupo hermano de *N. australis*, el consenso estricto lo recupera dentro de una politomía compartida con otros saltasáuridos (Figura 12). Hay varias diferencias morfológicas en los materiales con los de otros individuos previamente asignados a *Neuquensaurus*. De

los cuarenta caracteres que fue posible codificar para el nuevo espécimen, al menos siete estados son diferentes respecto de los asignados para *Neuquensaurus*.

Estas diferencias se pueden explicar si se tiene presente que este ejemplar se considera un juvenil. Los saurópodos, en particular, son mejor conocidos por individuos adultos o sub-adultos dado que los juveniles son raros en el registro fósil (Carballido y Sanders, 2013).

Brochu (1996) propone que los cambios ontogenéticos pueden descomponerse en tres variables: tamaño (dimensiones medibles de un individuo), edad cronológica (duración absoluta de tiempo representado por la vida del individuo) y madurez (grado de desarrollo), esta última puede ser diagnosticada por la presencia o la ausencia de caracteres adquiridos secuencialmente durante la ontogenia. Entre estas variables, la más fácilmente contrastable, aunque tal vez la menos definitiva, es el tamaño de los elementos, pero solamente las dimensiones no pueden caracterizar adecuadamente la ontogenia, debido a la gran cantidad de variables que pueden influenciar la tasa de crecimiento y el tamaño terminal del cuerpo (Brochu, 1996). En algunos casos la longevidad puede inferirse, aunque no de una manera precisa y los métodos son bastante invasivos para la muestra, como ocurre con los estudios histológicos (Gallina, 2012). Por otra parte, los cambios morfológicos ontogenéticos, que reflejan la madurez de un individuo, tienen lugar independientemente del tamaño del cuerpo y de los varios factores que lo podrían controlar, y estos cambios son observables en el esqueleto, por lo que se vuelven relevantes en el estudio de taxones fósiles para poder dilucidar su historia de desarrollo (Brochu, 1996).

Considerando a MCS-Pv 174-41/66/68/77/78 como un juvenil, el hecho de que se haya agrupado con otros saltasáuridos como resultado del consenso estricto, indica que varias características que distinguen al grupo aparecerían temprano durante la ontogenia. Sin embargo carece de otros caracteres importantes como la presencia de camelas internas en las vértebras caudales, sinapomorfía de Saltosauridae (Upchurch et al., 2004) o la neumaticidad que se ha registrado en el esqueleto apendicular característica de este grupo (Cerdeña et al., 2012) además de

carecer de otros caracteres que definen a taxones más inclusivos, por ejemplo MCS-Pv 174-41/66/68/77/78 carece del tejido camelado en las vértebras presacras, sinapomorfía de titanosauriformes (Upchurch et al., 2004). Poder identificar en que estadio ontogénético se encontraba el espécimen bajo estudio en el momento de su muerte ayudaría a entender de mejor manera en que momento ocurren algunos de estos cambios morfológicos importantes tanto para comprender la historia de vida del grupo como para precisar su identificación filogenética.

7.1. Tamaño

Como se mencionó anteriormente, aunque poco fiable, el tamaño es el primer criterio para inferir que el ejemplar murió en una etapa temprana de su desarrollo. Por supuesto, hay otras posibles razones para el pequeño tamaño del material, las más obvia son las diferencias inter e intraespecífica. Todos los saltosaurinos en general, son de pequeño tamaño en comparación con otros saurópodos, sobre todo comparándolo con gigantes dentro de Titanosauria como *Argentinosaurus hinculensis* o *Patagotitan mayorum*. Las estimaciones de la longitud de *Neuquensaurus* están entre los 7 y 9 m para este taxón (Otero et al., 2010; Stein et al., 2010). Otras especies de titanosaurios han sido estimadas en tamaños aun menores, como *Europasaurus holgeri* con 6.2 m (Sander et al., 2006) o el más pequeño aun *Magyarosaurus dacus* de 6 m (Curry Rogers, 2005), estas últimas dos especies cuentan también con especímenes juveniles los cuales por supuesto son de menor porte.

En MCS-Pv 174-41/66/68/77/78 la fíbula (MCS-Pv 174/7) es el único elemento comparable directamente en tamaño con otros restos de *Neuquensaurus*, ya que la escapula suele estar soldada con el coracoides formando un elemento proporcionalmente más grande en la madurez (Otero, 2010). Los cuerpos vertebrales no están soldados con sus arcos neurales para poder compararlos con elementos de otros individuos adultos. En ambos casos la fuerte erosión hace complicada la toma de medidas con precisión para poder analizar las proporciones. En la descripción se mencionó que la fíbula resulta muy similar a las descritas por Otero (2010) por lo que si las proporciones de alto y ancho son similares tanto en

adultos como juveniles se podría estimar una longitud aproximada para este individuo. Esto tampoco es tan sencillo debido a que existen diferentes estrategias de crecimiento en cuanto a la proporción en la que se desarrolla un animal (Huxley y Teissier, 1936; Gayon, 2000; Levinton, 1988).

La alometría denota el crecimiento de una parte específica del cuerpo a una tasa diferente del cuerpo como un todo o diferente de un estándar (Huxley y Teissier, 1936). La alometría también designa los cambios en las dimensiones relativas de las partes de un organismo que están correlacionadas con los cambios en el tamaño total, la relación entre los cambios en las formas y el tamaño total (Gayon, 2000; Levinton, 1988). La isometría es un caso especial en el que la tasa de crecimiento de una parte específica del cuerpo es idéntica a la del cuerpo como un todo o un estándar (Huxley y Teissier, 1936).

En saurópodos se ha reportado tanto el crecimiento isométrico del esqueleto apendicular (Carpenter y McIntosh, 1994; Wilhite, 1999; Tidwell y Whilhite, 2005), como también se ha sugerido alometría tanto en este (Foster 1995) como en el esqueleto axial (Britt y Naylor, 1994). Además, se han registrado diferentes estrategias en un mismo taxón, por ejemplo, en *Camarasaurus* se reportó un crecimiento de tipo alométrico en su esqueleto axial (Britt y Naylor, 1994) y un crecimiento isométrico en su esqueleto apendicular (Wilhite, 1999).

Para poder inferir la estrategia de crecimiento en huesos largos se debe calcular la relación entre ancho y largo de los elementos en cuestión para así comparar las proporciones con otros ejemplares en diferentes estadios ontogenéticos. Al no ser los elementos de morfología uniforme, pueden variar las decisiones de cómo medir dichas dimensiones. Por ejemplo, Tidwell y Wilhite (2005) proponen calcular dos variables: el mayor ancho proximal del elemento sobre el largo del mismo y el menor ancho sobre el largo. Otros autores además tienen en cuenta un tercer parámetro al calcular la proporción, la relación entre el ancho distal y el largo (ej. Ikejiri, 2004). En este trabajo es pertinente usar un indicador calculado con anterioridad dentro del género para verificar diferencias en la robustez del esqueleto apendicular, el RI. Otero (2010) midió las dimensiones de las fíbulas que

tuvo a su disposición y realizó el cálculo del índice de robustez de los mismos (tabla 4). El índice de robustez que se obtiene de las medidas del elemento del ejemplar MCS-Pv 174/78 es similar, aunque un poco menor, al del ejemplar MLP-CS 1098, pero varía de manera apreciable con MCS-5/26, mientras que MLP-Ly 127 y MLP-CS tienen RI bastante mayor (Tabla 4). MLP-CS 1098, la fíbula con el índice más similar, es la segunda fíbula más larga de las muestreadas por Otero (2010) y la que tiene el RI menor en su trabajo, por lo que este animal era uno de los de mayor tamaño, probablemente en un estadio más avanzado. La diferencia con los otros ejemplares se justifica en la discusión sobre diferentes morfotipos para *Neuquensaurus*. Existe consenso en que hay dos morfotipos bien diferenciados en *N. australis*, uno robusto y uno grácil (Powell, 2003; Salgado et al., 2005; Otero 2010; Zurriaguz, 2015). MLP-CS 1098 fue asignado al morfotipo grácil de *N. australis* (Otero 2010) por lo que MCS-Pv 174/78 con un RI menor pero bastante cercano, puede ser asignado al mismo morfotipo siendo el elemento menos robusto. Por otro lado, MCS-Pv 174/78 y MLP-CS 1098, a pesar de la notable diferencia de sus dimensiones, comparten un RI similar, lo que permite suponer un crecimiento relativamente isométrico del esqueleto apendicular como estrategia en la especie. Otra opción es, que tardíamente en la ontogenia, la remodelación ósea modifique la robustez. Asumiendo la isometría como opción más parsimoniosa y teniendo en cuenta que las dimensiones de MCS-Pv 174/78 son menores al 70-60% de las otras fíbulas descritas para la misma especie (Tabla 4), se utiliza como referencia la reconstrucción a escala presentada por Otero (2010) y comparando la proporción de los elementos analizados, se calcula una longitud aproximada de 4.5 mts para MCS-Pv 174-41/66/68/77/78 (Figura 13), una longitud bastante menor que adultos de incluso otras especies a las que se le calcularon tallas menores.

7.2. Suturas neurocentrales

El centro y el arco neural pueden crecer separadamente debido a los diferentes tiempos de condricación y osificación. La articulación inmóvil entre el centro y el arco neural es ocupada por una fina capa cartilaginosa, la sincondrosis neurocentral. La fusión entre estos elementos debe ocurrir como resultado de la

osificación de la sincondrosis neurocentral y este evento ontogenético tiende a ocurrir en un estadio ontogenético específico en cada especie de vertebrados, variando desde estados embrionarios hasta periodos muy tardíos de la ontogenia postnatal o persistiendo durante la vida del animal (Ikejiri, 2010). Usualmente se utiliza esta fusión y el cierre de las suturas neurocentrales como indicio de madurez en dinosaurios y otros arcosaurios extintos. Esto se debe principalmente al trabajo realizado por Brochu (1996) donde confirma que, en cocodrilos, e infiere que, por extensión, a otros arcosaurios, las suturas se cierran tarde en la ontogenia cuando estos ya se encuentran en su madurez y siguiendo una secuencia distintivamente caudal a craneal.

Sin embargo, algunos autores dudan de la capacidad de estimar la edad esquelética basándose en el grado de fusión de la vértebra (Gallina, 2013; Ikejiri, 2010; Irmis, 2007). El tiempo de las fusiones neurocentrales varían considerablemente dentro de la misma columna vertebral y entre especies, especialmente en reptiles arcosaurios, y además pueden estar relacionadas con otros factores como las tensiones ejercidas por el peso del propio animal en diferentes partes del cuerpo o la locomoción (Ikejiri, 2010). Sin entender cuanta variación intra e inter específica en el tiempo de la fusión existen en las especies de arcosaurios que se estudia puede ser cuestionable estimar la edad esquelética relativa con el estado de las suturas vertebrales (Ikejiri, 2010).

Además de la relativamente tardía fusión neurocentral Ikejiri (2010) propone otro cambio en cocodrilos y arcosaurios mesozoicos durante la ontogenia, el incremento de la rugosidad de las superficies articulares entre el centro vertebral y el arco neural o en grados de curvatura y líneas en zigzag expuestas en la superficie vertebral externa. Si la variabilidad en el tiempo de fusión (la permeabilidad neurocentral) está relacionada con las superficies articulares neurocentrales acuñadas en arcosaurios, la complejidad en la sutura debe seguir incrementándose a través de la ontogenia post natal y, posiblemente, durante la evolución de los arcosaurios. Es decir que mientras más derivada la especie y/o más tardío el estado ontogenético, mayor la complejidad de la superficie articular. Suturas de un zigzag

complejo generalmente indicarían un tiempo relativamente tardío en la fusión. Ikejiri (2010) propone una manera para medir esta complejidad la cual consiste en calcular su LR.

Con el espécimen analizado en este trabajo es difícil poder obtener esta métrica por varios motivos, siendo el más evidente el grado de erosión que impide ver la totalidad de los caracteres en la sutura. Sin embargo, a modo de ejercicio, igualmente se realizó la medición sobre la imagen de la vértebra y se comparó los resultados con los brindados en Ikejiri (2010). Estas medidas parecen estar dentro de los rangos de ambos, juvenil y adulto, aunque más cercano de los valores de la media en adultos, lo que hace suponer que este elemento estaba en un estadio inmaduro pero tardío. Hay que tener también en cuenta que las mediciones pueden estar sesgadas debido a que se realizaron sobre superficies erosionadas.

Uno de los principales argumentos de Ikejiri es que los patrones de fusión en las suturas cambian según el grupo que se analice. Al implicar también que puede ser una adaptación mecánica para soportar las diferentes tensiones y fuerzas a la que es sometida la articulación (Herring, 2008; Ikejiri, 2010; Fronimos y Wilson, 2017) es esperable que la morfología varíe según las condiciones de tamaño y movilidad en cada grupo. Es decir que se esperan diferencias entre las vértebras de cocodrilo y las de saurópodos, por lo que no puede usarse de manera estricta como una guía de comparación. Otra diferencia importante es que en individuos adultos de *Neuquensaurus* no parece haber suturas visibles con las cuales comparar por lo que la ausencia de fusión podría considerarse evidencia suficiente de inmadurez en esta especie.

Tal vez una aproximación más extensa con un número de muestra mayor pueda identificar un patrón que pueda validar el uso de la complejidad en las suturas neurocentrales como otra herramienta para distinguir diferentes grados de madurez sin recurrir a técnicas más invasivas como la histología. De todas maneras, estos criterios solo pueden usarse en las vértebras pre sacras, ya que las vértebras sacras y caudales no presentan la misma morfología compleja (Ikejiri, 2010). Teniendo en cuenta que el centro de la vértebra caudal del espécimen tampoco está soldado y

que, si el patrón que Ikejiri (2010) y Brochu (1996) encontraron en cocodrilos también aplica para los dinosaurios, podría indicar un estadio bastante inmaduro, ya que las suturas neurocentrales se osifican primero en la zona caudal, por lo que en un individuo adulto debería estar completamente unidas. Sin embargo, este patrón también debe ser puesto a prueba debido a que en otros arcosaurios se encuentran diferentes patrones, por ejemplo, las aves presentan un patrón cervical-caudal en diferentes estadios de desarrollo (Starck, 1993). Irmis (2007) hace un recuento general de la secuencia de cierre caudo-craneal en las suturas neurocentrales de arcosaurios extintos y reporta un patrón posterior-anterior en neosauropods como *Haplocanthosaurus* y *Apatosaurus* pero señala que al menos en un taxón (*Camarasaurus*) la secuencia es inversa, es decir sigue un patrón anterior-posterior. Gallina (2011) también hace un análisis similar en el titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* y la secuencia parece empezar tanto en las vértebras caudales como cervicales y demorarse en las vértebras dorsales. Debido a la escasez de restos de ejemplares inmaduros con una serie vertebral relativamente completa es difícil confirmar cuál es la secuencia predominante (Irmis, 2007; Gallina, 2011; Carballido y Sanders, 2013).

Las vértebras tampoco son los únicos elementos que no están soldados, tanto el coracoides izquierdo como la escápula derecha se encontraron separadas de sus respectivas contrapartes mientras que en otros ejemplares se reportaron co-osificados formando un único elemento (Otero, 2010)

7.3. Neumaticidad

La neumaticidad en el esqueleto postcraneal (Postcraneal Skeleton Pneumaticity, PSP) es el resultado de la invasión de extensiones (divertículos) desde el pulmón y los sacos aéreos en elementos óseos del postcráneo. Actualmente, solo las aves poseen esta característica, pero han sido reportados los indicios de la misma en arcosaurios extintos, como pterosaurios y dinosaurios saurisquios (Cerde et al, 2012; Wedel 2003; 2006; 2009, O'Connor, 2004; 2006; Zurriaguz y Cerda 2017). La manera en la que se puede inferir la neumaticidad en taxones extintos es a través de características osteológicas que evidencian la

invasión de dichos divertículos. En saurópodos estas características son las láminas neurales, fosas y forámenes externos y cámaras y camelas internas (Wedel, 2003). Las fosas neumáticas son excavaciones de contornos amplios que no están encerradas por los márgenes óseos que formarían un foramen. Las cámaras son cavidades internas grandes separadas por gruesos septos de hueso y las camelas son cavidades internas pequeñas separadas por un septo de hueso muy fino. Cámaras y camelas se comunican con forámenes, ya sea directa o indirectamente a través de las conexiones internas de otras cavidades, (Wedel 2003). Entre estas estructuras la única presente en MCS-Pv 174/41 y MCS-Pv 174/66 son las fosas laterales en la vértebra dorsal (MCS-Pv 174/41), y unas fosas ciegas en la vértebra caudal (MCS-Pv 174/66) que no están conectadas internamente con el elemento. El tejido óseo interno que quedo expuesto en ambos elementos debido a la erosión no muestra indicios de cavidades de ningún tamaño. O'Connor (2006) plantea que el único indicador confiable y consistente de neumaticidad son las aperturas corticales (forámenes o fosas de comunicación) conectados directamente con grandes cavidades internas dentro del hueso, otras características osteológicas como fosas o forámenes corticales sin conexión a una cámara/camela pueden estar relacionado a otros tipos de tejido blando (vascular, muscular, etc.). Por lo que MCS-Pv 174-41/66/68/77/78 no presenta ninguna característica que asevere la neumaticidad de sus elementos.

N. australis, aun cuando sus vértebras caudales están neumáticas solo en su arco neural (Salgado et. al., 2005; D'Emic y Wilson 2011; Cerda et. al., 2012; Zurriaguz y Cerda 2017), destaca por la extrema neumaticidad que está presente tanto en su esqueleto axial como en el esqueleto apendicular (Cerda et. al., 2012). Los saltasaurinos, presentan neumaticidad en su cintura escapular y pélvica (Cerda et al., 2012). MCS-Pv 174-41/66/68/77/78 carece de forámenes corticales comunicando a cavidades internas encontrado en escapula y coracoides, los cuales si se reportaron en los individuos analizados por Cerda et al. (2012).

La ausencia de estos caracteres indicadores de PSP fue la principal diferencia con otros saltasáuridos al realizar el análisis filogenético. Estas

estructuras que indican neumaticidad no solo representan diferentes “grados” de avances evolutivos con importancia en la filogenia, también representan diferentes estadios ontogenéticos dentro de un taxón en particular (Wedel, 2003). El cambio entre un menor o mayor perfil neumático ocurre durante la historia de un individuo (O’Connor, 2006). Los perfiles neumáticos, propuesto por O’Connor (2006), son una manera de correlacionar caracteres osteológicos con tejido blando teniendo en cuenta la posibilidad de que los mismos sean de origen neumático o no, en principio pensado para vertebras pero que puede utilizarse para otros elementos que no suelen reportarse como neumáticos con mucha frecuencia en saurópodos. Wedel (2003) postula como ejemplos las vértebras de *Camarasaurus* y *Apatosaurus* juveniles que están caracterizadas por grandes fosas simples, mientras que en adultos las vértebras son cameradas, en donde las cámaras pueden generarse al cerrarse las fosas por paredes de hueso, por lo que no hay barrera en la derivación de cámaras a fosas. En el caso de MCS-Pv 174/41 y MCS-Pv 174/66 la invasión de los divertículos a través de las fosas pudo ocurrir en una etapa tardía de la vida del animal, y así generar otras características indicadoras de neumaticidad como forámenes y tejidos camelados o cámaras.

7.4. Estadios morfológicos ontogenéticos

Carballido y Sander (2013) realizaron un estudio basado en restos de *Europasaurus holgeri*, un saurópodo enano del cual hay disponibles grandes cantidades de materiales tanto adultos como juveniles. Al estudiar el esqueleto axial de varios ejemplares y al realizar la comparación de elementos juveniles con especímenes adultos, estos autores toman en cuenta estas diferentes morfologías indicadoras de madurez y las utilizan para reconocer diferentes estadios morfológicos ontogenéticos (Morphologic Ontogenetic Stages, MOS) considerando que los estadios más tempranos carecen de caracteres derivados, los cuales si están presente en estadios inmaduros más tardíos. Al tener en cuenta la aparición secuencial de los caracteres derivados a lo largo de la historia de desarrollo de un individuo, Carballido y Sander (2013) también reconocen las dificultades en los

estudios filogenéticos, las que comprueban al realizar análisis filogenéticos y al obtener como resultado posiciones más basales para los estadios más inmaduros.

Carballidos y Sander (2013) proponen utilizar estos MOS como herramientas para ampliar la definición de madurez. El primer criterio que consideran para diferenciar los MOS es verificar si las suturas neurocentrales están abiertas o fusionadas para considerar al elemento como maduro o inmaduro respectivamente, simplificando el criterio obviando complejidad o patrón de cierre de las suturas. Los autores proponen 3 estadios inmaduros (MOS1-MOS2-MOS3), y al menos 2 estadios maduros (MOS4-MOS5). Mientras que en estadios tempranos (MOS1-MOS2), carecen de algunos caracteres derivados, estos sí están presentes en especímenes inmaduros más tardíos (MOS3). De esta manera cuando se realiza un análisis filogenético, los estadios inmaduros tardíos dan los mismos resultados que los especímenes maduros, pero los estadios tempranos se ubican en posiciones más basales. Los caracteres utilizados por los investigadores son particulares para determinar el MOS en la especie. *E. holgeri*, un taxón procede de rocas mucho más antiguas (Kimeridgiano medio (Carballido y Sanders, 2013) y que usualmente se ubica en posiciones mucho más basales en los análisis filogenéticos por lo que los mismos caracteres no servirían en el caso de otros grupos más derivados como es el de esta especie.

Muchas de las características que Carballido y Sander (2013) utilizan están relacionadas con láminas o fosas presentes en las espinas neurales, elementos que faltan en este espécimen. Utilizan, además, la presencia o ausencia de fosas laterales en los centros vertebrales de las vértebras dorsales, careciendo de éstas los MOS más inmaduros, todas estas características relacionadas directamente con la neumaticidad. Siguiendo el criterio de este trabajo ambos centros vertebrales aquí descritos están sin duda en un estadio inmaduro ya que no están fusionadas con el arco neural. Su morfología general es compartida con las características de *Neuquensaurus australis* siendo evidentes, incluso, algunos caracteres diagnósticos en la vértebra caudal MCS-Pv 174/66 (depresión ventral sin quilla transversalmente amplia limitada por una cresta redondeada culminadas en las

facetar articulares de las hemapófisis; paredes laterales de las vértebras caudales poco expuestas en vista ventral (Salgado et al., 2005)). Como se mencionó anteriormente, la vértebra dorsal MCS-Pv 174/41 carece de elementos neumáticos como forámenes o tejido camelado, pero sí están presentes las fosas laterales con forma de ojo observadas en otros ejemplares. Teniendo esto en cuenta y considerando cada elemento por separado podría proponerse que MCS-Pv 174/66 está dentro del MOS3 y MCS-Pv 174/41 en MOS2. Un mayor muestreo sería necesario poder verificar las principales variaciones de determinados caracteres y poder proponer estadios morfológicos ontogenéticos más consistentes.

8. Conclusión

Se mantiene la asignación de MCS-Pv 174-41/66/68/77/78 a la especie *Neuquensaurus australis* y, debido al cálculo de su RI, su asignación al morfotipo grácil de la especie. Aunque el consenso estricto del análisis filogenético lo ubica dentro de una politomía con otros saltasáuridos no contradice esta diagnosis realizada gracias a las autapomorfías identificadas en los materiales. Además un análisis de consenso de mayoría refuerza la relación con este taxón.

El tamaño de los elementos, y por lo tanto del individuo en general, son bastante menores al de otros ejemplares de la especie. Se estimó que el tamaño del individuo era menor a un 60% del tamaño de un individuo adulto. Tanto las vértebras como el escápulo-coracoides y la fíbula no están fusionados, lo que suele interpretarse como indicio de inmadurez. Por otro lado, las suturas neurocentrales presentan una complejidad relativamente elevada comparándola con la metodología y los datos brindados en Ikejiri (2010) lo que este autor relaciona con una mayor madurez.

El perfil neumático de la mayoría de los elementos descritos en este trabajo es mucho menor que en los elementos reportados en otros ejemplares de esta especie. Los cuerpos vertebrales dorsales en individuos maduros de *N. australis* poseen fosas y forámenes con tejido camelado, mientras que el centro vertebral dorsal en este ejemplar solo posee fosas laterales. Lo mismo ocurre con el

escápulocoracoides, el cual es uno de los pocos reportados con forámenes que derivan en tejido camelado en sauropodomorfos y este individuo carece de cualquier indicio de los mismos teniendo como únicos indicadores de neumaticidad las fosas laterales presentes en ambas vértebras. Esta información parece sugerir que la remodelación causada por la intrusión de los divertículos en los elementos óseos ocurre, como muy temprano, en una etapa inmadura tardía posterior a que el animal alcance el 60% de su tamaño total.

9. Agradecimientos

En primer lugar quisiera agradecer a mi directora en este trabajo, Dr. Virginia L. Zurriaguz por su apoyo y acompañamiento durante toda mi cursada desde la primera vez que tuve la suerte de ser su alumno. Por ofrecerme el tema, por su guía para realizar el presente trabajo y sobre todo por la enorme comprensión y paciencia que tuvo para permitirme completarlo y llevarlo a término. También al Dr. Agustín Martinelli por su participación e invaluable ayuda en el mismo. Al museo provincial Carlos Ameghino por poner a disposición los materiales estudiados.

Quisiera también agradecer a todos los profesores de los que tuve el privilegio de aprender a lo largo de estos años de carrera y a la universidad como institución que me dio la oportunidad de tener una educación con profesionales de nivel internacional de manera pública y gratuita, algo que solemos dar por sentado pero que es raro que ocurra en otras partes del mundo.

A mis afectos que siempre me acompañaron, a los amigos de siempre por seguir presentes incondicionalmente a pesar de la distancia y disponibilidad y a los nuevos amigos que me hicieron sentir como en casa estando lejos. Principalmente a la pequeña familia con la que me toco convivir y compartir parte del camino en estos años, Florencia Ponce, Sofía Urzagasti. Especialmente, a Magali Cárdenas no solo por su amistad, sino también por su constante apoyo, ayuda, predisposición y generosidad para conseguir posibilidades de crecimiento en la carrera

Por último y por sobre todo, a toda mi familia. Mis tíos, primos y principalmente a mi núcleo familiar, mi papa Eduardo, mi mama María Elena, mi

abuela Julia, mi hermana Diana y mi cuñado Federico. Sin su apoyo y amor incondicional me hubiera sido totalmente imposible poder siquiera pensar en estudiar esta carrera de la manera en la que lo hice.

10. Bibliografía

Behrensmeyer, A.K., Western, D., Boaz, D.E.D., 1979. New perspectives in vertebrate paleoecology from a recent bone assemblage. *Paleobiology* 5 (1), pp. 12-21.

Bonaparte, J. F., and Z. B. Gasparini. 1978. Los saurópodos de los grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. *Actas V Congreso Geológico Argentino, Neuquén 2*, pp393–406.

Bonaparte, J. F., and J. E. Powell. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Ecosystèmes Continentaux du Mésozoïque. Mémoires de la Société Géologique de France (n.s.)* 139, pp.19–28.

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

Borsuk-Bialynicka M. 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeont Pol* 37, pp. 1-64.

Britt, B. B. 1993. Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs. Ph.D. dissertation, University of Calgary, Calgary, pp.383

Britt, B. B. y Naylor, B. G. 1994. An embryonic *Camarasaurus* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic Morrison Formation (Dry Mesa Quarry, Colorado). En K. Carpenter, K. Hirsch, and J. Horner, (eds.), *Dinosaur Eggs and Babies*, pp. 256-264. Cambridge University Press. Cambridge

Brochu, C. A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: Implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), pp. 49–62. doi:10.1080/02724634.1996.1001128

Carpenter, K., y J. McIntosh. 1994. Sauropod babies from the Morrison Formation. In K. Carpenter, K. Hirsch, and J. Horner, eds., *Dinosaur Eggs and Babies*, 265-278. New York: Cambridge University, Press

Calvo J, González Riga B. y Porfiri J. 2007. A new titanosaur sauropod from the late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 65(4), pp.485-504

Calvo, J. O., Ramírez, A., Salgado L., Otero, A. 2022. Juvenile titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) remains from the Upper Cretaceous of Barreales Lake, Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research* 131(6). DOI:105096. 10.1016/j.cretres.2021.105096.

Canudo, J. I., Royo-Torres, R., y Cuenca-Bescós, G. 2008. A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzigen*. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3), pp. 712–731. DOI:10.1671/0272-4634(2008)28[712:anstsg]2.0.co;2

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(3), 335–387. doi:10.1080/14772019.2013.764935

Carballido J., Pol D., Otero A., Cerda I., Salgado L., Garrido A., Ramezani J., Cúneo N. y Krause J. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proceed Roy Soc B* 284: 20171219. DOI: 10.1098/rspb.2017.1219

Chiappe, L. M. 2001. Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaurs. *Science*, 293(5539), pp. 2444–2446. DOI:10.1126/science.1063723

Cerda, I. A., Salgado, L., y Powell, J. E. 2012. Extreme postcranial pneumaticity in sauropod dinosaurs from South America. *Paläontologische Zeitschrift*, 86(4), pp. 441–449. DOI:10.1007/s12542-012-0140-6

Curry Rogers, K. 2005. "Titanosauria: A phylogenetic Overview". En Curry Rogers, K. and Wilson, J.A. (eds), *The Sauropods: Evolution and paleobiology*(pp. 50-103). Berkeley: University of California Press.

Curry Rogers K. 2009. The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *J Verteb Paleont* 29, pp. 1046- 1086.DOI:10.1671/039.029.0432

D'Emic M. D., Wilson J. A., Chatterjee S. 2009. The Titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) Osteoderm record: review and first definitive specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(1), pp. 165–177.DOI:10.1671/039.029.0131

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(1), pp. 61–73. DOI:10.4202/app.2009.0149

Dingus, L., J. Clarke, G. R. Scott, C. Swisher, L. M. Chiappe, and R. A. Coria. 2000. Stratigraphy and magnetostratigraphic/faunal constraints for the age of Sauropod embryo-bearing rocks in the Neuquén Group (Late Cretaceous, Neuquén province, Argentina). *American Museum Novitates* 3290, pp.1–11.DOI:10.1206/0003-0082(2000)290<0001:SAMFCF>2.0.CO;2

Filippi L. y Garrido A. 2008. *Pitekunsaurus macayai* gen. et sp. nov., nuevo titanosaurio (Saurischia, Sauropoda) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* 45, pp. 575-590.

Foster, J. R. 1995. Allometric and taxonomic limb bone robustness variability in some sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(3), pp. 29A.

Fronimos, J. A., y Wilson, J. A. 2017. Neurocentral suture complexity and stress distribution in the vertebral column of a Sauropod Dinosaur. *Ameghiniana*, 54(1), pp. 36–49. DOI:10.5710/amgh.05.09.2016.300

Gallina, P. A. 2011. Notes on the axial skeleton of the titanosaur *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria-Sauropoda). *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 83(1), pp. 235–246. doi:10.1590/s0001-37652011005000001

Gallina, P. A. 2012. Histología Ósea del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria: Sauropoda) del Cretácico Superior de Patagonia. *Ameghiniana*, 49(3), pp. 289–302. doi:10.5710/amgh.v49i3(519).

Gallina P. y Otero A. 2015. Reassessment of *Laplatasaurus araukanicus* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 52: pp. 487-501. DOI:10.5710/AMGH.08.06.2015.2911

Gayon, J. 2000. History of the concept of Allometry. *American Zoologist*, 40(5), pp. 748–758. DOI:10.1093/icb/40.5.748

Ghilardi, A. M., Aureliano, T., Duque, R. R. C., Fernandes, M. A., Barreto, A. M. F., y Chinsamy, A. 2016. A new titanosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 67, pp. 16–24. DOI:10.1016/j.cretres.2016.07.001

Goloboff, P. A., y Catalano, S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), pp. 221–238. DOI:10.1111/cla.12160

González Riga B. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana* 40, pp. 155-172.

González Riga B. y Ortiz David L. 2014. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the upper Cretaceous (Cerro Lisandro Formation) of Mendoza province, Argentina. *Ameghiniana* 51: 3-25. DOI:10.5710/AMGH.24.12.2013.1889

González Riga B, Mannion P, Poropat S, Ortiz David L y Coria J. 2018. Osteology of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Mendozasaurus neguyelap*:

implications for basal titanosaur relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* 184(1):136-181. DOI:10.1093/zoolinnean/zlx103

González Riga, B. J., Lamanna, M. C., Otero, A., David, L. D. O., Kellner, A. W. A., y Ibiricu, L. M. 2019. An overview of the appendicular skeletal anatomy of south american titanosaurian sauropods, with definition of a newly recognized clade. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 91 (suppl 2). DOI:10.1590/0001-3765201920180374

Hechenleitner, E. M., Leuzinger, L., Martinelli, A. G., Rocher, S., Fiorelli, L. E., Taborda, J. R. A., y Salgado, L. 2020. Two late Cretaceous sauropods reveal titanosaurian dispersal across South America. *Communications Biology*, 3(622), pp.1-13. DOI:10.1038/s42003-020-01338-w

Herring, Susan. 2008. Mechanical influences on suture development and patency. *Frontiers of oral biology*, 12, pp. 41-56. 10.1159/0000115031.

Huene, F. von. 1929. Los saurisquios y ornitisquios del Cretáceo Argentino. *Anales del Museo de La Plata, Serie 2 3*, pp. 1–196.

Huxley, J. S., y Teissier, G. 1936. Terminology of relative growth. *Nature*, 137(3471), pp. 780–781. DOI:10.1038/137780b0

Ikejiri, T. 2004. Anatomy of *Camarasaurus lentus* (Dinosauria: Sauropoda) from the Morrison Formation (Late Jurassic), Thermopolis, central Wyoming, with determination and interpretation of ontogenetic, sexual dimorphic, and individual variation in the genus. Tesis de Master, Fort Hays State University, pp.338

Ikejiri, T. 2010. Morphology of the neurocentral junction during postnatal growth of Alligator (Reptilia, Crocodylia). Tesis doctoral, Department of Geological Sciences, University of Michigan, Ann Arbor, pp.182

Irmis, R. B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs.

Journal of Vertebrate Paleontology, 27(2), pp. 350–361. DOI:10.1671/0272-4634(2007)27[350:asoitp]2.0.co;2

Janesch W. 1961. Die Gliedmassen und gliedmassengürtel der sauropoden der Tendaguru schichten. Palaeontographica Suppl 7: 177-235.

Kundrát, M., Coria, R. A., Manning, T. W., Snitting, D., Chiappe, L. M., Nudds, J., y Ahlberg, P. E. 2020. Specialized Craniofacial Anatomy of a titanosaurian embryo from Argentina. Current Biology, 30, pp. 1-7. DOI:10.1016/j.cub.2020.07.091

Lacovara, K. J.; Lamanna, M. C.; Ibiricu, L. M., Poole, J. C.; Schroeter, E. R.; Ullmann, P. V.; Voegelé, K. K.; Boles, Z. M.; Carter, A. M.; Fowler, E. K.; Egerton, V. M.; Moyer, A. E.; Coughenour, C. L.; Schein, J. P.; Harris, J. D.; Martínez R. D. y Novas F. E. 2014. A gigantic, exceptionally complete titanosaurian sauropod dinosaur from southern Patagonia, Argentina. Scientific Reports, 4, 6196. DOI:10.1038/srep06196

Lehman, T. M. y Coulson, A. B. 2002. A juvenile specimen of the sauropod dinosaur *Alamosaurus sanjuanensis* from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. Journal of Paleontology. 76. 10.1666/0022-3360(2002)076<0156:AJSOTS>2.0.CO;2.

Levinton J. 1988. Genetics, paleontology and macroevolution. Cambridge University Press, Cambridge.

Lydekker, R. 1893. Contributions to the study of the fossil vertebrates of Argentina. I, the dinosaurs of Patagonia. Anales del Museo de La Plata, Paleontología 2, pp.1–14.

Mannion P y Otero A. 2012. A reappraisal of the late Cretaceous argentinean sauropod dinosaur *Argyrosaurus superbus*, with a description of a new titanosaur genus. Journal of Vertebrate Paleontology 32(3), pp. 614-638. DOI:10.1080/02724634.2012.660898

O'Connor, P. M. 2004. Pulmonary pneumaticity in the postcranial skeleton of extant Aves: A case study examining Anseriformes. *Journal of Morphology*, 261(2), pp.141–161. DOI:10.1002/jmor.10190

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(10), 1199–1226. doi:10.1002/jmor.10470

Ostrom, J. H., y J. S. McIntosh. 1966. *Marsh's Dinosaurs*. Yale University Press, New Haven, 388 p

Otero, A. 2010. The Appendicular Skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous Saltasaurine Sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55 (3), pp. 399–426, DOI:10.4202/app.2009.0099.

Powell, J. E. 1986. Revisión de los titanosáuridos de América del Sur. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.

Powell, J.E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda–Titanosauridae) del Cretácico superior del noroeste argentino. En: J.L. Sanz and J.L. Buscalioni (eds.), *Los Dinosaurios y su entorno biótico*, pp. 165–230. *Actas del Segundo Curso de Paleontología de Cuencas*, Cuencas, España, Instituto “Juan De Valdés”.

Powell, J.E. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111, pp. 1–173.

Romer, A.S., 1956. *Osteology of the reptiles*. Illinois, E.E.U.U, University of Chicago Press.

Salgado, L., Apesteguía, S., y Heredia, S. E. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from north Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(3), pp. 623–634. DOI:10.1671/0272-4634(2005)025[0623:ansona]2.0.co;2

Salgado, L. y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltosaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*. 37(3), pp. 259-264.

Salgado, L., Coria, R. A. y Calvo, J. O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34, pp. 3–32

Salgado L. y De Souza Carvalho I. 2008. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Palaeontology* 51: 881-901.

Salgado, L. y García, R. 2002. Variación morfológica en la secuencia de vértebras caudales de algunos titanosauros. *Revista Española de Paleontología*, 17(2), pp. 211-216

Martin Sander, P., Mateus, O., Laven, T., y Knötschke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, 441(7094), pp. 739–741. DOI:10.1038/nature04633

Silva Junior, J. C. G., Martinelli, A. G., Ribeiro, L. C. B., y Marinho, T. S. (2017). Description of a juvenile titanosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 76, pp. 19–27. DOI:10.1016/j.cretres.2017.03.029

Starck, J. M. 1993. Evolution of Avian Ontogenies. En Power, D. M. (Ed), *Current Ornithology* 10, pp. 275–366. Plenum Press DOI:10.1007/978-1-4615-9582-3_6

Stein, K., Csiki, Z., Rogers, K. C., Weishampel, D. B., Redelstorff, R., Carballido, J. L., y Sander, P. M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(20), pp. 9258–9263. DOI:10.1073/pnas.1000781107

Tidwell V. y Whilhite D. R. 2005. Ontogenetic variation and isometric growth in the forelimb of the early Cretaceous sauropod *Venenosaurus* En Tidwell, V. y Carpenter,

K.; Thunder Lizards: the Sauropodomorph Dinosaurs, pp. 187-198. Indiana University Press.

Ullmann P y Lacovara K. 2016. Appendicular osteology of *Dreadnoughtus schrani*, a giant titanosaurian (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *J Verteb Paleont* 36: e1225303, pp. 22, DOI:10.1080/02724634.2016.1225303

Upchurch, P., Barrett, P. M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda, en Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H. (eds). *The Dinosauria*. Second edition, pp. 259–322. University of California Press, Berkeley y Los Angeles

Wedel, M. J. 2003. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs, *Paleobiology* 29(2), pp. 243–255, DOI:10.1666/0094-8373(2003)029<0243:VPASAT>2.0.CO;2.

Wedel, M. J. 2006. Origin of postcranial skeletal pneumaticity in dinosaurs. *Integrative Zoology*, 1(2), pp. 80–85. doi:10.1111/j.1749-4877.2006.00019.x

Wedel, M. J. 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 311A(8), pp. 611–628. DOI:10.1002/jez.513

Wedel, M.J., Cifelli, R.L., Sanders, R.K., 2000. *Sauroposeidon proteles*, a new sauropod from the early Cretaceous of Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1), pp.109-114, DOI:10.1671/0272-4634(2000)020[0109:SPANSF]2.0.CO;2

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(3), pp. 125–160. doi:10.1017/s1477201903001044

Wilson, J., A. y Curry Roger, K., 2005, *Monolith of the Mesozoic*, en y Curry Roger, K. y Wilson, J., A. (eds), *The Sauropods, Evolution and Paleobiology*, pp. 1-14, University of California Press, Berkeley y Los Angeles

Wilson, J., A., 2005, Overview of sauropod phylogeny and evolution, en Curry Roger, K. y Wilson, J., A. (eds), *The Sauropods, Evolution and paleobiology*, pp. 15-49, University of California Press, Berkeley y Los Angeles

Wilson, J.A., 2006. Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms or 'lingua franca'? *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (3), pp. 511-518.

Wilhite, D. R. 1999. Ontogenetic variation in the appendicular skeleton of the genus *Camarasaurus*. Tesis de Maestría, Brigham Young University Department of Geology, Provo

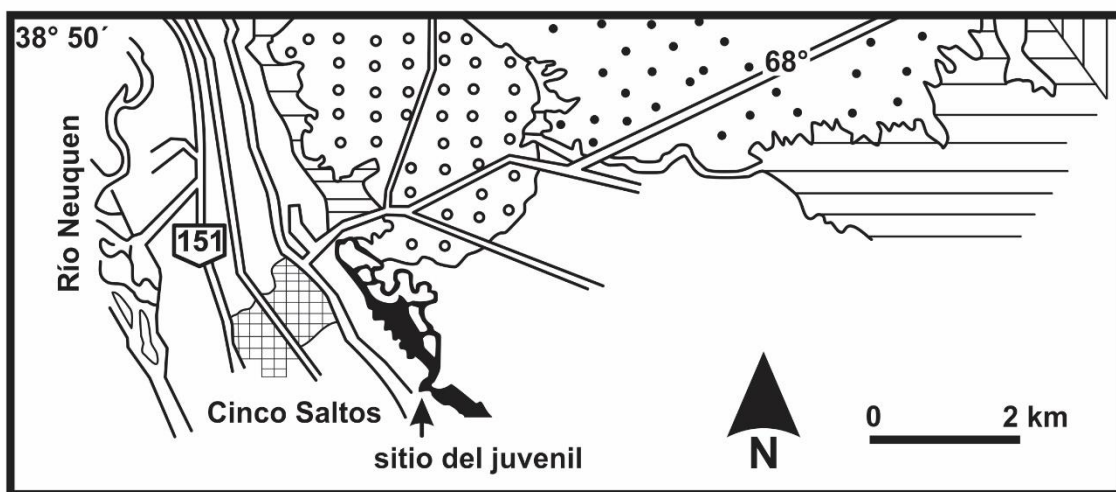
Zurriaguz, V. 2015. Morphological diversity of *Neuquensaurus* Powell, 1992 (Sauropoda; Titanosauria): insights from geometric morphometrics applied to the vertebral centrum shape. *Historical Biology*, 28(7), pp. 972–977. DOI:10.1080/08912963.2015.1079630

Zurriaguz, V., Martinelli, A., Rougier, G. W., y Ezcurra, M. D. 2017. A saltosaurine titanosaur (Sauropoda: Titanosauriformes) from the Angostura Colorada Formation (upper Campanian, Cretaceous) of northwestern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 75, pp. 101–114, DOI:10.1016/j.cretres.2017.03.016

Zurriaguz, V. L., y Cerda, I. A. 2017. Caudal pneumaticity in derived titanosaurs (Dinosauria: Sauropoda). *Cretaceous Research*, 73, 14–24. doi:10.1016/j.cretres.2017.01.001

Zurriaguz, V. L., Cerda I. A, Schenardi, M. E., Kaluza, J., Garcia, R. A. 2019. Primer reporte de un ejemplar juvenil de *Neuquensaurus Australis* (Sauropoda: Titanosauria). En Libro de resúmenes 2da Jornada de Paleovertebrados de la Cuenca Neuquina. P. 22. PeAPA

11. Figuras y tablas



Referencias

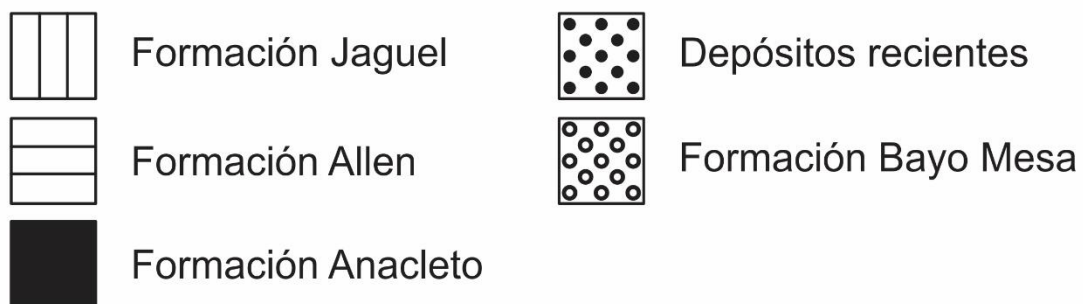


Figura 1. Esquemageológico del área de Cinco Saltos con la ubicación donde se encontraron los restos del ejemplar estudiado, (tomado de Salgado et al., 2005)

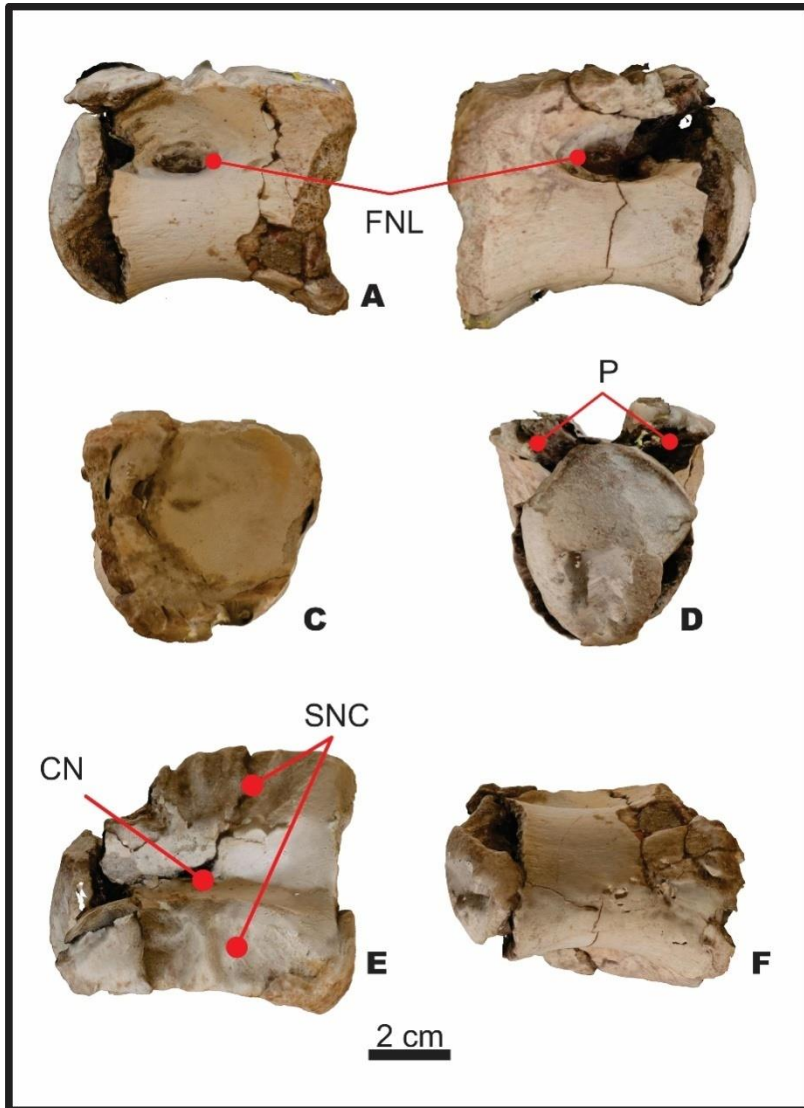


Figura 2. Centro vertebral dorsal MCS-Pv 174/41 en vistas lateral izquierda (A); lateral derecha (B); posterior (C); anterior (D); dorsal (E) y ventral (F). Abreviaturas: CN: Canal neural; FNL: Fosa neumática lateral; P: Pedículos; SNC: Sutura neurocentral.

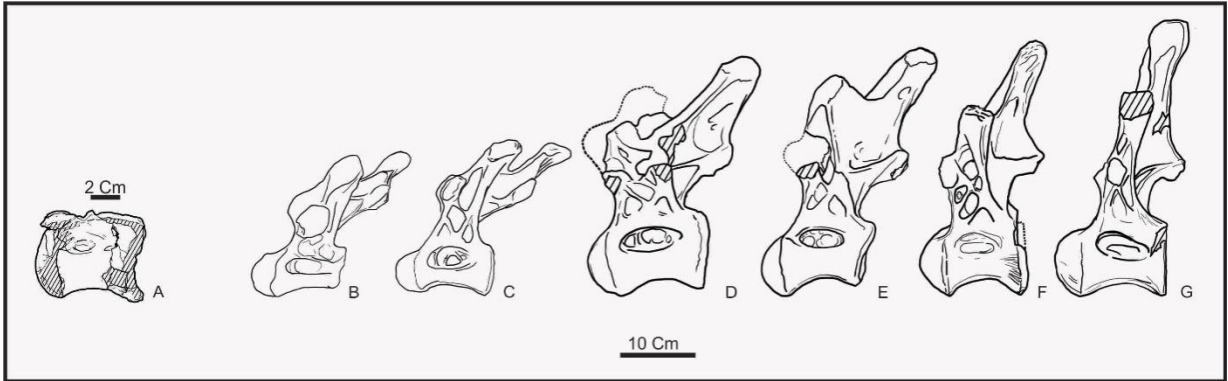


Figura 3. Comparación entre el centro vertebral MCS-Pv 174/41 (A) y la serie dorsal descrita en Salgado et al. (2005) vertebras MCS-5/18 (B) interpretada como la cuarta MCS-5/19 (C) quinta; MCS-5/20 (D) séptima; MCS-5/21 (E) octava; MCS-5/22 (F) novena y MCS-5/23 (G) décima vértebra en la serie.

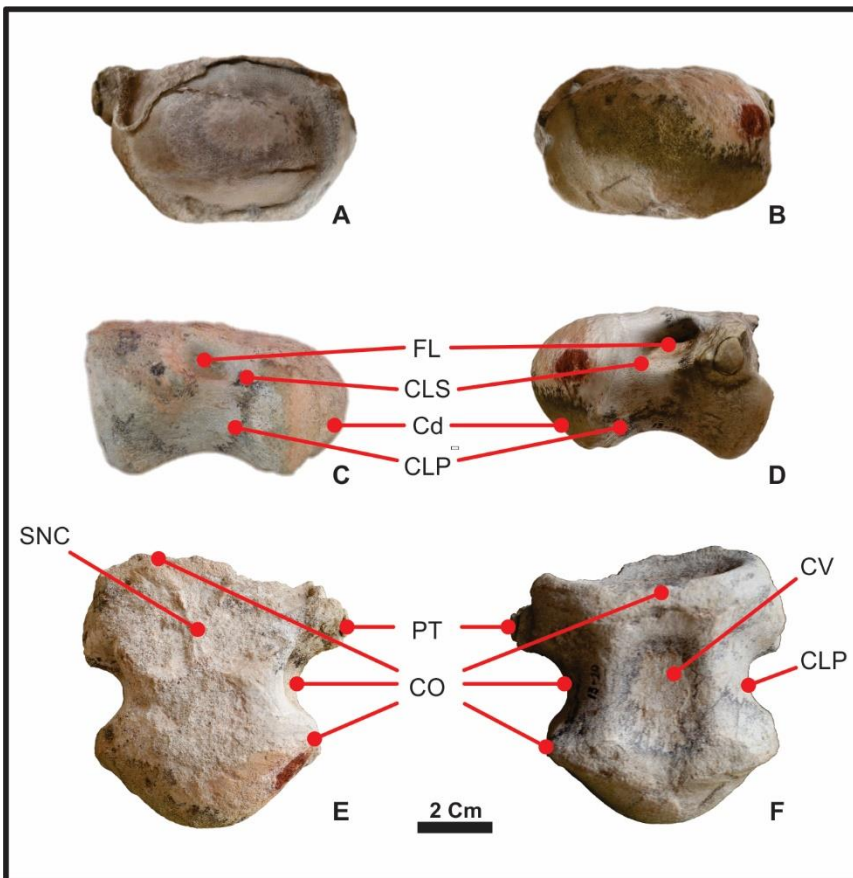


Figura 4. Vértebra caudal MCS-Pv 174/66 en vista anterior (A); posterior (B); Lateral izquierda (C); lateral derecha (D); dorsal (E); ventral (F). Abreviaturas: Cd: Cóndilo;

CO: cresta ósea; CLP: cara lateral primaria; CLS: cara lateral secundaria; FL: fosa latera; PO: proceso transverso; SNC: sutura neurocentral.

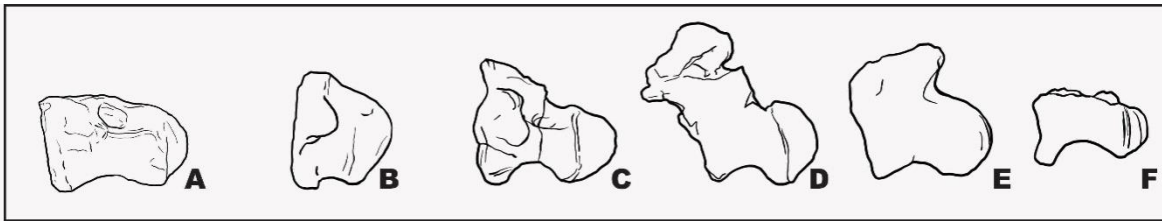


Figura 5. Comparación en vista lateral izquierda entre la vértebra caudal MCS-Pv 174/66 (A) y la serie descrita en D'emic y Wilson (2011); MLP Ly 2 considerada la segunda o tercer vertebra (B); MLP Ly 3 considerada la séptima vértebra caudal (C); MLP Ly 5 asignada como la novena o decima vértebra caudal (D); MLP Ly 4 interpretada como una vértebra caudal media (E) y MLP Ly 6 vértebra caudal media a posterior (F). MCS-Pv 174/66 parece estar en una posición intermedia entre MLP Ly2 y MLP Ly3, posiblemente ubicándose entre la quinta y sexta posición. Dibujado de D'emic y Wilson (2011).



Figura 6. Escápula derecha MCS-Pv 174/68 en vista lateral (A), medial (B), dorsal (C), ventral (D), anterior (E) y posterior (D)

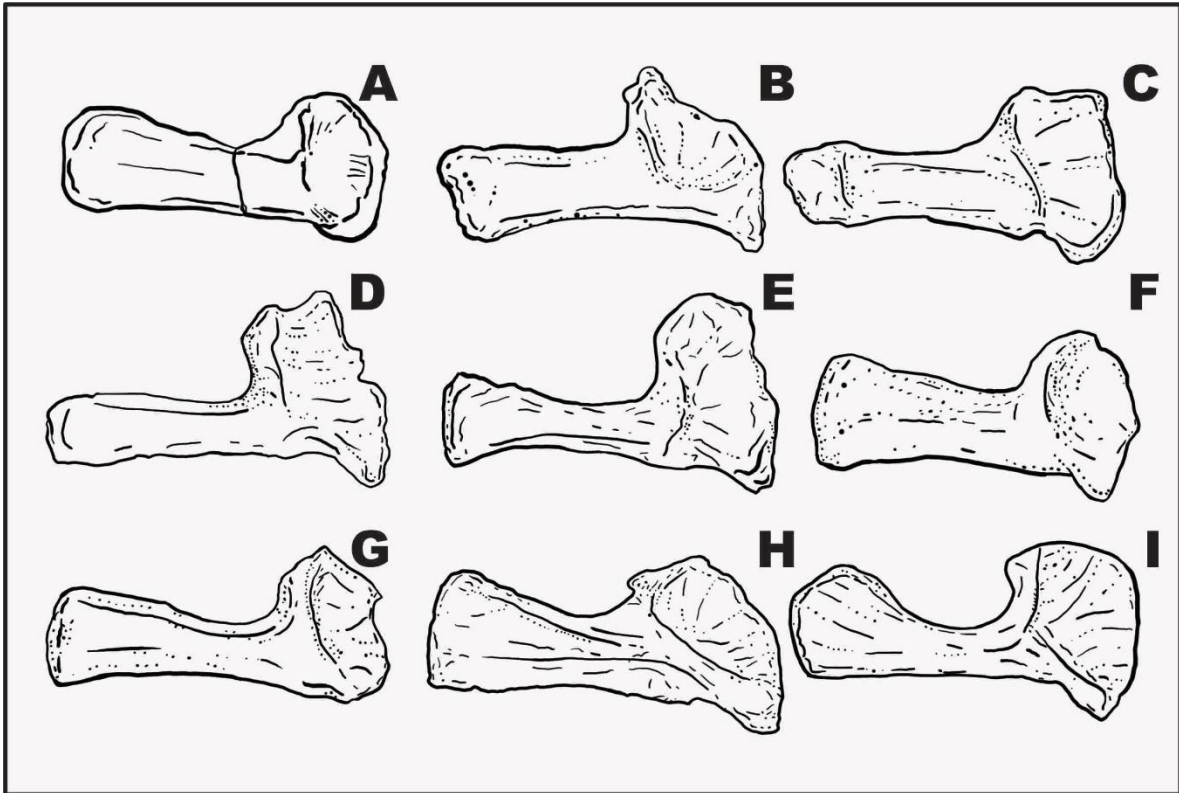


Figura 7. Comparación morfológica de la escápula derecha MCS-Pv 174/68 (A) con las escápulas derechas otros Saurópodos: *Rapetosaurus krausei* (Curry Rogers, 2009) (B); *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (tomado de Borsuk-Bialynicka, 1977)(C); *Dreadnoughtus schrani* (izquierda, invertida) (Lacovara et al., 2014) (D); *Muyelensaurus pecheni* (Calvo et al., 2007) (E); *Saltasaurus loricatus* (Powell, 1992) (F); *Mendozasaurus neguyelap* (González Riga et al., 2018) (G); *Patagotitan mayorum* (Carballido et al., 2017) (H); *Giraffatitan brancai* (izquierda invertida) (Janesch, 1961) (J). Comparación redibujada de González Riga et al. (2019).

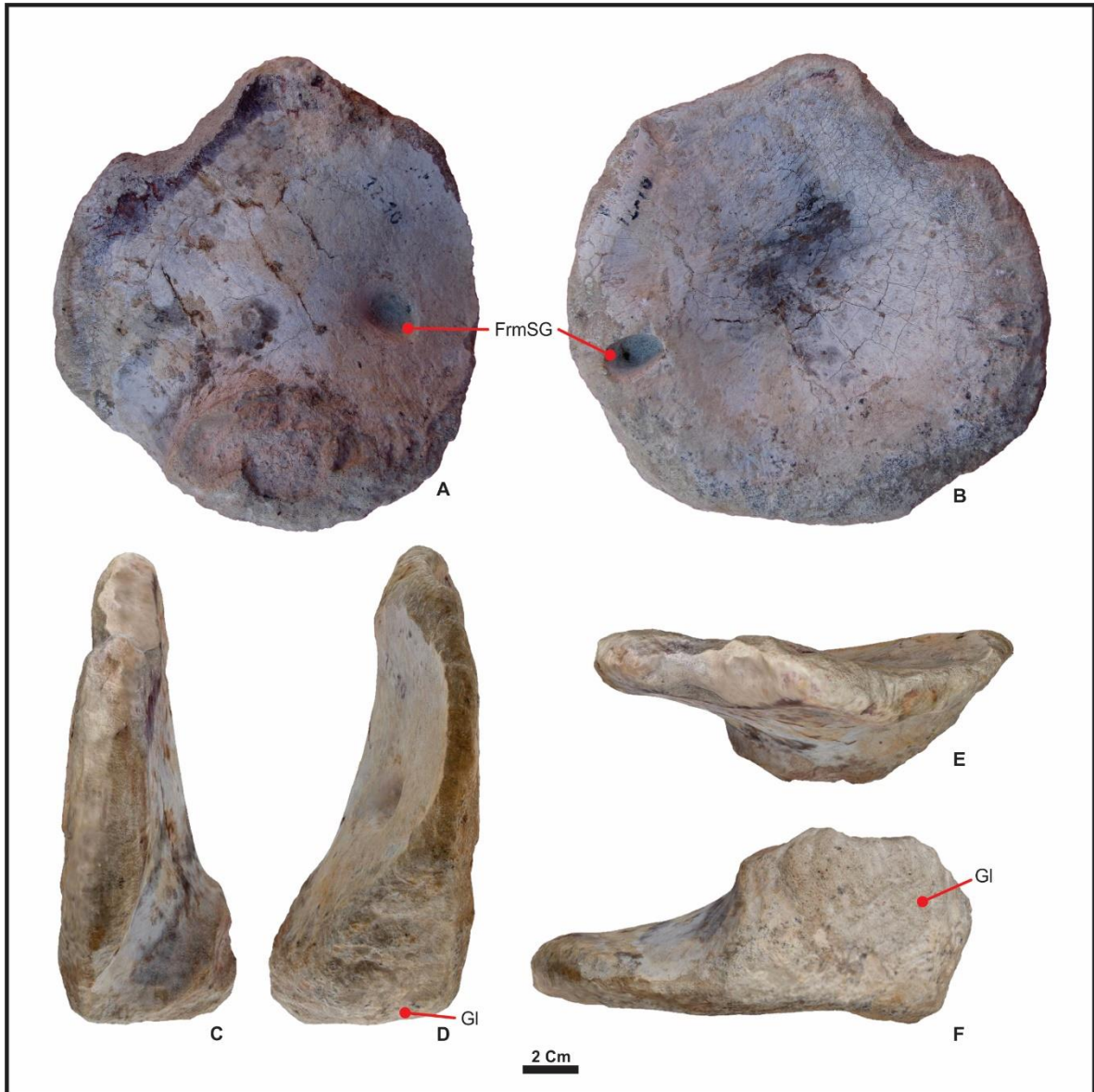


Figura 8. Coracoides izquierdo MCS-Pv 174/77 en vista lateral (A), medial (B), anterior (C), posterior (D), dorsal (E) y ventral (F).

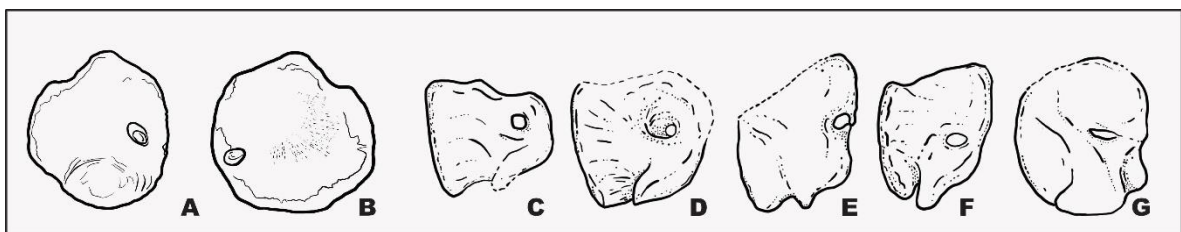


Figura 9. Comparación morfológica en vistas lateral (A) y medial (B) de MCS-Pv 174/77 con otros coracoides de saurópodos. Coracoides derechos en vista medial (C-G).

de MLP-Ly 14 (*Neuquensaurus australis*) (Otero 2010) (C); coracoides izquierdo en vista lateral de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-100 (Powell 1992) (D); coracoides derecho en vista medial de *Quetecsaurus rusconii* UNCUIYO-LD 300.15 (González Riga y Ortiz David, 2014) (E); coracoides izquierdo en vista lateral de *Opisthocoelicaudia skarzynskii* ZPAL MgD-I/48 (Borsuk-Bialynicka, 1977) (F) y coracoides izquierdo en vista lateral de *Dreadnoughtus neguyelap* MPM-PV 1156 (Ullmann y Lacovara, 2016) (G). Comparación redibujada de González Riga et al., 2019.



Figura 10. Fíbula en vista medial (A); lateral (B); dorsal(C); frontal (D); articulación proximal (E); y articulación distal (F). TL: tuberosidad lateral

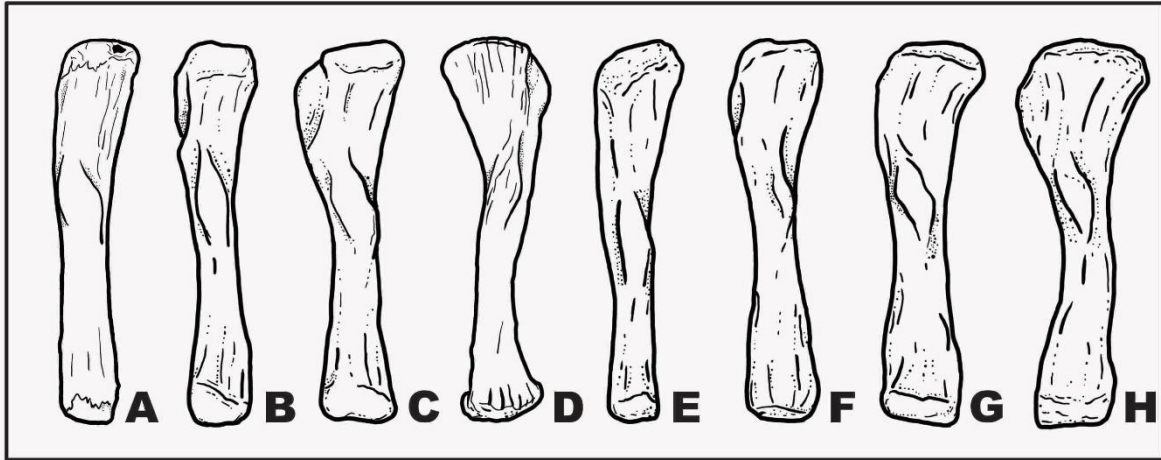
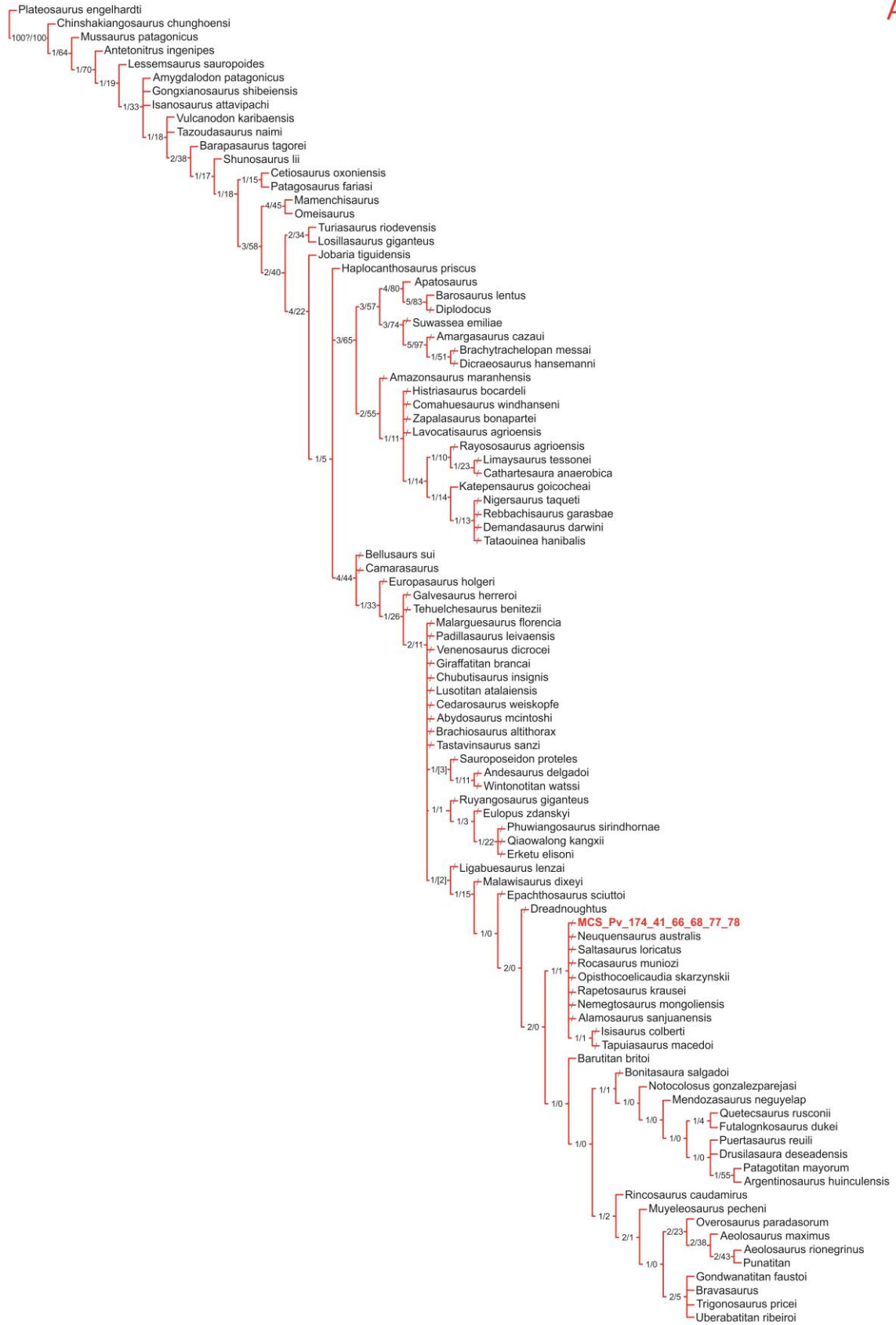


Figura 11. Comparación morfológica de la fíbula izquierda MCS-Pv 174/78 (A), con las fíbulas izquierdas de otros titanosaurios. *Laplatasaurus araukanicus* MLP-CS1127 (derecha, invertida) (Gallina y Otero, 2015) (B); *Uberabatitan ribeiroi* CPP-1107-UrHo (derecho, invertido) (Salgado y de Souza Carvalho, 2008), (C); *Tastavinsaurus sanzi* Ars1–54(Canudo et. al., 2008) (D); *Rapetosaurus krausei* FMNH PR 2209(derecho, invertido) (Curry Rogers, 2009) (E); *Mendozasaurus neguyelap* IANIGLA-PV 074/3 (González Riga, 2003)(F); *Neuquensaurus australis* MLP-CS 1265 (Otero, 2010) (G) y *Dreadnoughtus schrani* MPM-PV 1156 (Ullmann y Lacovara, 2016) (H). Comparación redibujada de González Riga et al (2019).

A



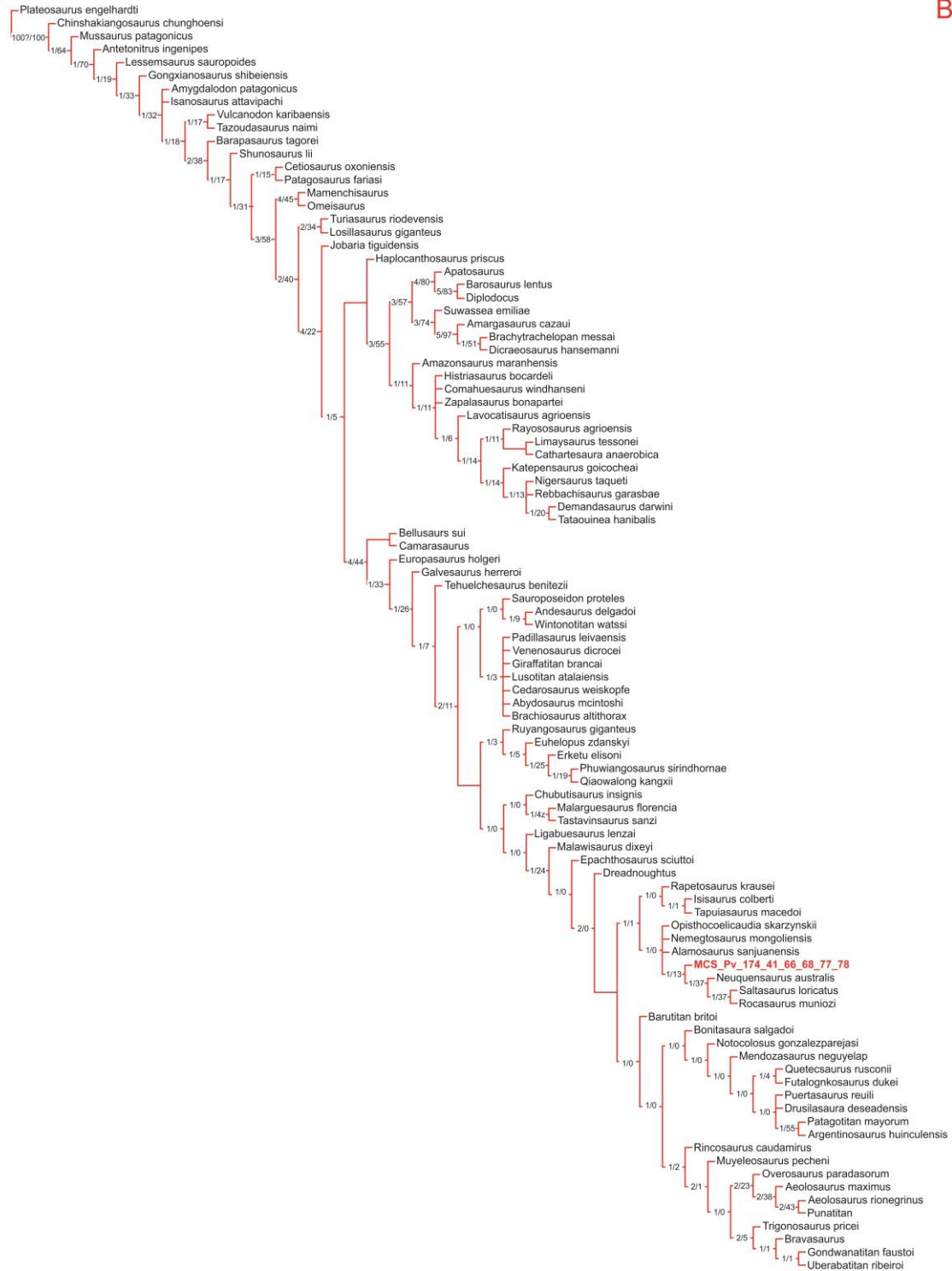


Figura 12. Árbol de consenso estricto obtenido en el análisis de TNT (A), índice de consistencia 0.335. Índice de retención 0.695. Árbol de consenso de mayoría

(B). Los valores de los soportes (Bremer izquierda, Bootstrap derecha) están listados en cada rama.

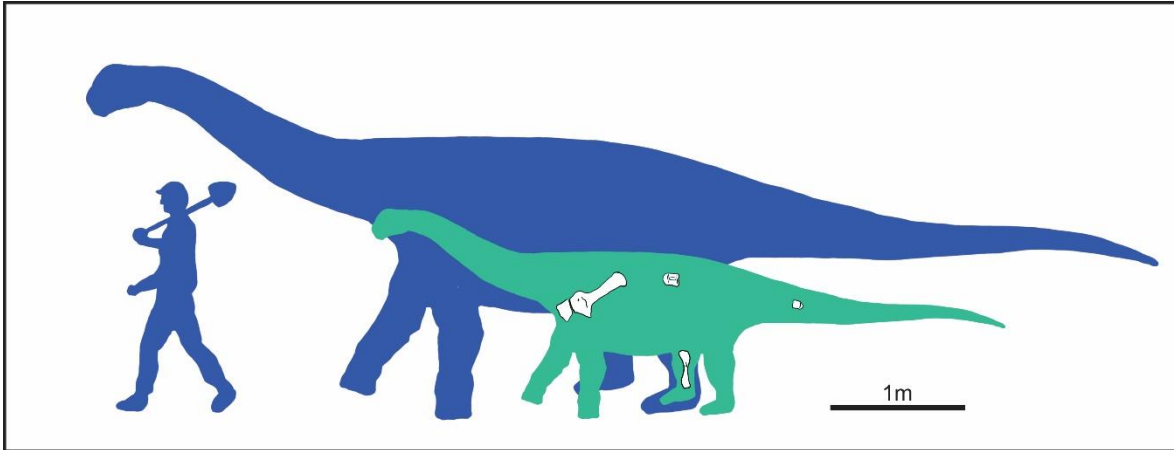


Figura 13. Reconstrucción de un ejemplar adulto de *Neuquensaurus australis* (azul) junto con MCS-Pv 174-41/66/68/77/78, en el cual se ubican los elementos descubiertos del espécimen (modificado de Otero, 2010)

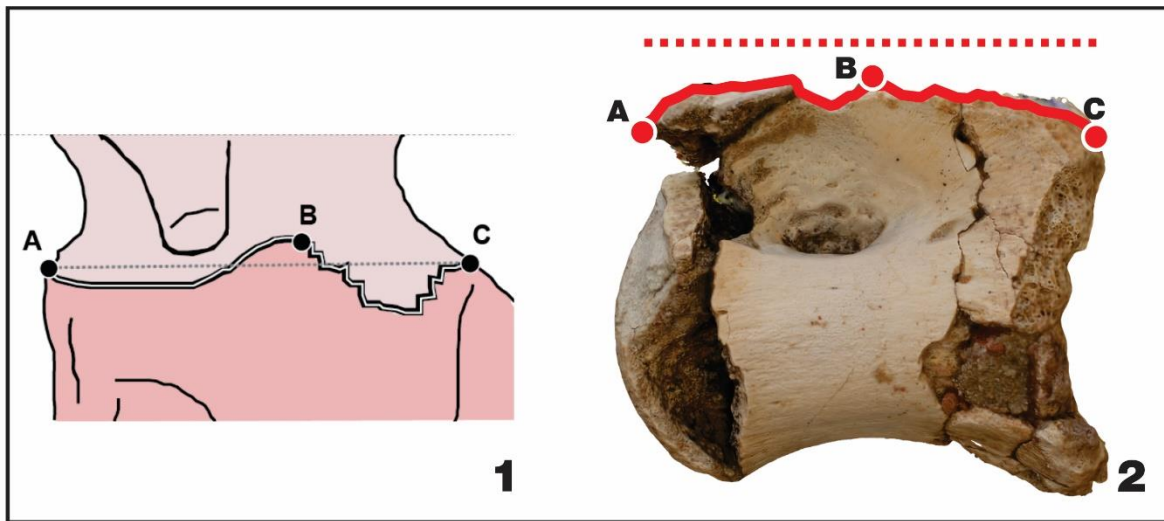


Figura 14. Esquema tomado de Ikejiri (2010) que ejemplifica la medición de la relación de largo (LR) de la sutura. 2. Vértebra dorsal del juvenil sobre la que se realiza la misma medición, en ambos casos la línea sólida representa la medida total de la sutura mientras que la línea punteada para medir la complejidad se calcula la relación entre el largo total y el largo en línea recta. Los puntos de referencia, A:

extremo más anterior; B: pico neurocentral; C: extremo más posterior. Los valores de LR se toman entre A-B (ANCS), B-C (PNCS) y A-C (ENCS)

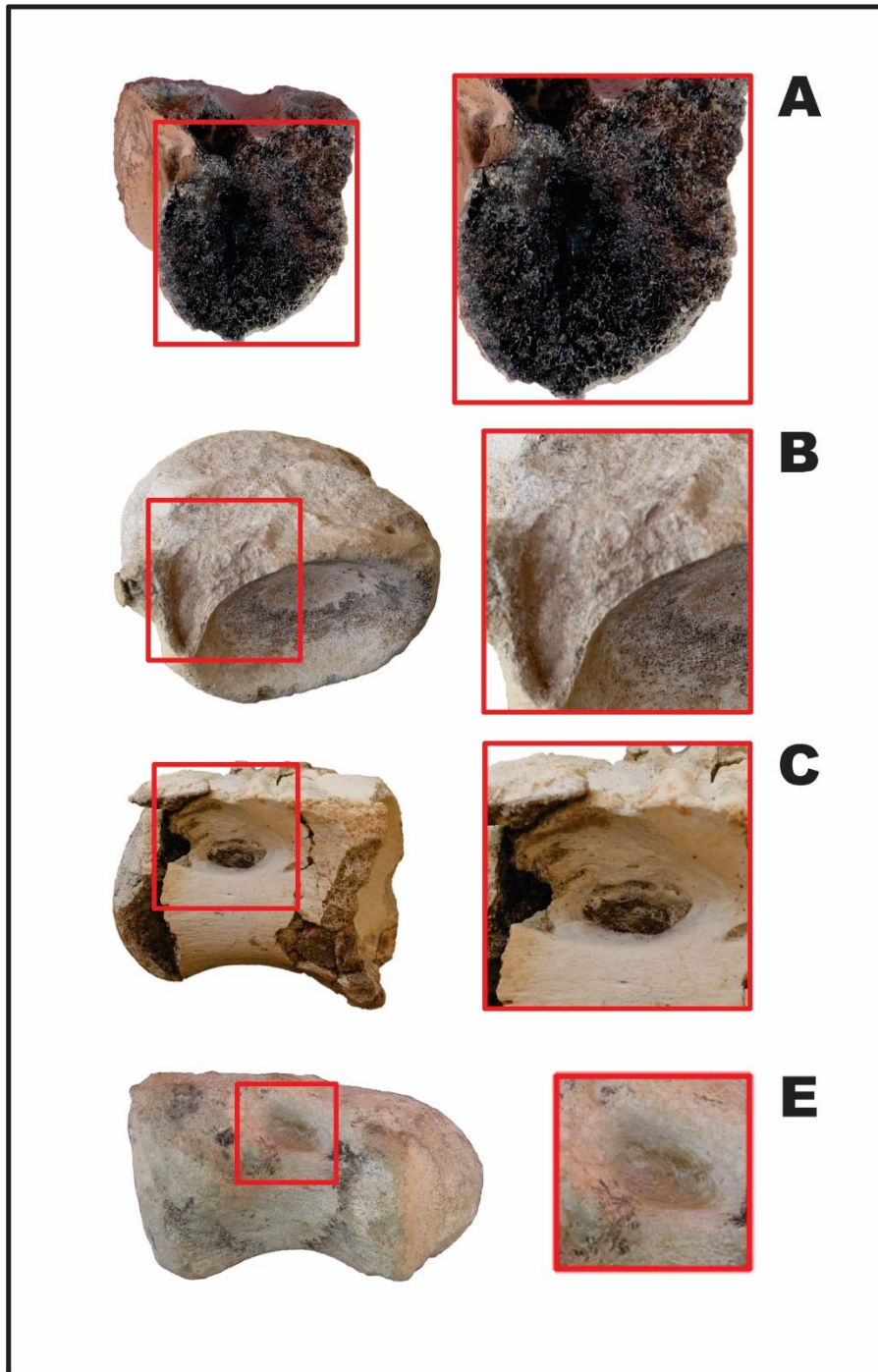


Figura 15. Detalle de áreas donde la superficie del hueso está dañada y se pueden ver las texturas internas solidas del cuerpo vertebral dorsal (A)(tomado de Zurriaguz

et al., 2019) y caudal (B). Forámenes laterales en cuerpo vertebral dorsal (C). Fosa en cuerpo vertebral caudal (D)

Largo total	Alt total	Alto de la articulación posterior	Ancho de la articulación posterior	Ancho de la articulación anterior	Alto de la articulación anterior	Proporción alto/largo	Proporción ancho transversal anterior/alto
7.40	-	5.11	5.33	4.35	4.83	0.65	0.90

Tabla 1. Medidas del centro vertebral dorsal. Las proporciones alto largo y ancho alto se utilizan para comparar cuan comprimido esta un elemento en sentido antero-posterior o ventro-dorsal respectivamente

Largo total	Alt total	Alto de la articulación posterior	Ancho de la articulación posterior	Ancho de la articulación anterior	Alto de la articulación anterior	Proporción alto/largo	Proporción ancho transversal anterior/alto
7.10	-	3.53	6.16	5.80	4.06	0.57	1.43

Tabla 2. Medidas en centímetros del centro vertebral caudal. Las proporciones alto largo y ancho alto se utilizan para comparar cuan comprimido esta un elemento en sentido antero-posterior o ventro-dorsal respectivamente.

Largo	Ancho proximal	Ancho distal
37.09	16.21	12.05

Tabla 3. Medidas en centímetros de la escapula MCS-Pv 174/68

Material	MCS-Pv 174/78	MLP- CS 1098	MLP-Ly 127	MCS- 5/26	MLP- CS 1265	MCS-Pv 174/43
Largo	25.14	43	37	44.5	40	43
Máximo ancho proximal	4.90	10.3	11	12	14.8	
Máximo ancho distal	3.93	6.9	8.5	9.5	7.9	14.9
Diámetro mediolateral de la diáfisis	3	5.1	5	6	5.2	
RI	0.155	0.172	0.220	0.205	0.232	0.346

Tabla 4. Medidas en cm del largo, máximo ancho proximal, distal, y medio lateral de la fíbula y valores de RI de la fíbula MCS-Pv 174/78 en comparación con otras fíbulas de *N. australis* tomado de Otero (2010).