

MATERIALES ASIGNABLES A *EPACHTHOSAURUS* POWELL, 1990 (SAUROPODA: TITANOSAURIA), DE LA FORMACIÓN BAJO BARREAL, CRETÁCICO SUPERIOR, CHUBUT, ARGENTINA

GABRIEL CASAL

Laboratorio de Paleovertebrados, Facultad de Ciencias Naturales, UNPSJB, km 4, 9009, Comodoro Rivadavia,
Chubut, Argentina. *paleogac@yahoo.com.ar*

LUCIO IBIRICU

Biological Department, Drexel University, 32nd and Chestnut streets, Philadelphia, PA 19104, USA.
ibiriculu@yahoo.com.ar

ABSTRACT – ASSIGNABLE MATERIAL TO *EPACHTHOSAURUS* POWELL, 1990 (SAUROPODA: TITANOSAURIA), FROM THE BAJO BARREAL FORMATION, UPPER CRETACEOUS, CHUBUT, ARGENTINA. This paper describes materials recovered from levels of the Bajo Barreal Formation (Upper Cretaceous) of Ranch Ocho Hermanos outcrops, Patagonia, Argentina. The materials include an anterior dorsal vertebra and pelvic elements. The large sized dorsal vertebra is assigned to the taxon *Epachthosaurus* based on the following diagnostic characters which are autapomorphic for the above mentioned taxon: strongly developed intraprezygapophyseal lamina, accessory articular processes extending ventrolaterally from the hyposphene, and aliform processes which project laterally from the dorsal margin of the spinodiapophyseal lamina. The incomplete sacrum has five sacral vertebrae and a portion of the right ilium and pubis. These materials are included within Titanosauria and tentatively pertain to *Epachthosaurus*. The study of the above mentioned materials is important because it increases our knowledge of the relative abundance of the taxon *Epachthosaurus* in Ocho Hermanos ranch outcrops. Furthermore, we propose a set of characters which allow the expansion of the generic diagnosis of *Epachthosaurus*.

Key words: *Epachthosaurus*, Titanosauria, Late Cretaceous, Patagonia, Argentina.

RESUMO – Descrevem-se aqui materiais fósseis de dinossauros coletados em níveis da Formação Bajo Barreal (Cretáceo Superior) do afloramento Estância Ocho Hermanos, Patagônia Argentina, consistindo de uma vértebra dorsal anterior e de elementos pélvicos. A vértebra dorsal, de grande tamanho, apresenta os seguintes caracteres diagnósticos: (i) lâmina intraprezigapofiseal bem desenvolvida; (ii) processos articulares acessórios estendendo-se ventrolateralmente do hiposfeno; e (iii) processos aliformes que se projetam lateralmente da margem dorsal da lâmina espinodiapofiseal. A pélvis está incompleta, apresentando cinco vértebras sacrais, uma porção do ílio direito e um fragmento de púbis. Atribui-se estes materiais a Titanosauria e, tentativamente, como pertencentes a *Epachthosaurus*, a partir dos caracteres diagnósticos, que são considerados autapomórficos para este táxon. O estudo destes materiais aumenta o conhecimento sobre a relativa abundância desse gênero para a área de ocorrência dos fósseis, em particular, e permite sugerir um conjunto de caracteres que possibilita expandir a diagnose genérica de *Epachthosaurus*.

Palavras-chave: *Epachthosaurus*, Titanosauria, Cretáceo Superior, Patagônia Argentina.

INTRODUCCIÓN

Los titanosaurios son los saurópodos cretácicos mejor representados en Gondwana, donde su abundancia en el registro fósil indica una importante adaptación y dispersión geográfica (Upchurch *et al.*, 2004; Salgado & Bonaparte, 2007; Novas, 2009; Kellner & Campos, 2000). Los hallazgos realizados en los últimos años incrementaron el conocimiento sistemático y filogenético de los saurópodos en general (Upchurch, 1995, 1998; Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002) y titanosaurios en particular (Salgado *et al.*, 1997; Powell, 2003; Wilson & Upchurch, 2003; Curry-Rogers,

2005; Calvo *et al.*, 2007a), complementándose con estudios paleogeográficos y biogeográficos (Santucci & Bertini, 2001; Sereno, 1999; Powell, 2003), y tafonómicos (Rodríguez, 1993; González Riga & Astini, 2007; González Riga *et al.*, 2008; Pérez *et al.*, 2009). El registro fósil de titanosaurios es particularmente significativo en Patagonia, donde se destacan especialmente los estudios realizados en las cuencas Neuquina, Provincias de Neuquén y Mendoza, y del Golfo San Jorge, Provincias de Chubut y Santa Cruz (*e.g.* Bonaparte, 1986; Calvo & Bonaparte, 1991; Salgado, 1996; Martínez *et al.*, 2004; Martínez *et al.*, 2006; González Riga, 2003, 2005; Calvo *et al.*, 2007b). Dichos estudios han permitido correlacionar distin-

tas unidades estratigráficas de las arriba mencionadas cuencas sedimentarias patagónicas.

En el sur de la provincia de Chubut, los hallazgos de saurópodos titanosaurios provienen fundamentalmente de afloramientos de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior (Powell *et al.*, 1989; Martínez *et al.*, 2004; Casal *et al.*, 2007). Si bien hay registros de titanosaurios articulados (Martínez *et al.*, 1990, 2004), en general son más frecuentes los hallazgos de restos desarticulados y aislados.

Los materiales aquí descriptos corresponden a una vértebra dorsal aislada y un sacro incompleto, ambos provenientes de la Formación Bajo Barreal (Cenomaniano-Turoniano) (Bridge *et al.*, 2000; Lamanna *et al.*, 2002). Fueron colectados por personal del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco y revisten interés ya que aportan al conocimiento de la fauna en la Formación Bajo Barreal, y especialmente sobre la relativa abundancia del género *Epachthosaurus* Powell, 1990, en el yacimiento de Estancia Ocho Hermanos. Asimismo, se sugiere un conjunto de potenciales nuevas autapomorfias para el género.

Abreviaturas institucionales. UNPSJB-PV, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco-Paleontología de vertebrados, Comodoro Rivadavia, Argentina; CPP, Centro de Pesquisas Paleontológicas, Peirópolis, Minas Gerais, Brasil; DGM, Divisão de Geologia e Mineralogia do Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil; IANIGLA-PV, Instituto Argentino de Nivelología, Glaciología y Ciencias Ambientales-Paleontología de Vertebrados, Mendoza, Argentina; MACN-CH, Museo Argentino de Ciencias Naturales-Chubut, Buenos Aires, Argentina; MCF-PVPH, Museo Carmen Funes-Paleontología de Vertebrados, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina; MCT, Museu Nacional de Ciências da Terra, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil; PVL, Fundación Miguel Lillo, Colección Paleontología de Vertebrados, Tucumán, Argentina.

MARCO GEOLÓGICO

La cuenca del Golfo San Jorge, ubicada en Patagonia central, es de carácter intracratónico y origen esencialmente extensional. Se extiende entre los 45° y 47°S de latitud sur y 65° y 71° de longitud oeste abarcando la región sur de la provincia de Chubut y el norte de Santa Cruz, Argentina. Dentro del relleno sedimentario de la cuenca se encuentran las unidades estratigráficas de origen continental del Cretácico que conforman el Grupo Chubut. Entre estas unidades se destaca la Formación Bajo Barreal por la importante fauna de vertebrados fósiles registrados históricamente. En la Estancia Ocho Hermanos existen excelentes exposiciones de esta unidad con una potencia de 245 m (Rodríguez, 1992). La Formación Bajo Barreal suprayace a la Formación Castillo, siendo la relación entre ambas de tipo transicional, e infrayace a la Formación Laguna Palacios con similar relación entre unidades. Dentro de la Formación Bajo Barreal se reconocen dos miembros. El Miembro Inferior está constituido por sedimentos pelíticos con escasas areniscas en la base, incrementándose hacia el tope del miembro donde la fracción clásica predomina sobre la fracción fina. Esto está evidenciado por la presencia de potentes bancos de areniscas gruesas

que gradan a finas, de tonalidades gris verdoso y con estructuras entrecruzadas producto del depósito de cursos fluviales con importante participación piroclástica. Este sector más alto del Miembro Inferior presenta una importante concentración de restos fósiles de saurópodos y terópodos representados por huesos y dientes (Casal *et al.*, 2009). Aquí se evidencian condiciones tafonómicas apropiadas para la preservación de fósiles dado por las areniscas arcillosas de cursos fluviales de carácter efímero (Rodríguez, 1993). El Miembro Superior está integrado por un dominio de fangolitas con importante participación piroclástica y escasos vertebrados fósiles (Sciutto, 1981).

SITEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

SAURISCHIA Seeley, 1887

SAUROPODA Marsh, 1878

TITANOSAURIA Bonaparte & Coria, 1993

EPACHTHOSAURUS Powell, 1990

Epachthosaurus sp.

Materiales. UNPSJB-PV 1006 y UNPSJB-PV 956.

Procedencia geográfica. Estancia Ocho Hermanos (45°17'37"S/69°35'29"W) ubicada 70 km al noroeste de la localidad de Sarmiento, dentro del anticlinal Sierra San Bernardo, en el centro-sur de la Provincia de Chubut, Argentina (Figura 1).

Procedencia estratigráfica. UNPSJB-PV 1006 y UNPSJB-PV 956 provienen de las areniscas verdes de la parte superior del Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal, Grupo Chubut (Figura 2).

Edad. Cenomaniano medio-Turoniano tardío (Gradstein *et al.*, 1995, 1997; Bridge *et al.*, 2000); Cenomaniano tardío-Turoniano temprano (Lamanna *et al.*, 2002).



Figura 1. Mapa de ubicación del yacimiento Estancia Ocho Hermanos (tomado de Lamanna *et al.*, 2002).

Figure 1. Location map of the Ocho Hermanos ranch (from Lamanna *et al.*, 2002).

Diagnosis para el género ampliada de Martínez *et al.* (2004).

Titanosaurio de tamaño medio a grande diagnosticado por las siguientes autapomorfias: vértebras dorsales anteriores, medias y posteriores con procesos articulares accesorios que se extienden ventrolateralmente desde el hipósforo; lámina intraprezigapofisial fuertemente desarrollada; proceso aliforme proyectado lateralmente desde la porción dorsal de la lámina espinodiapofisial; pleurocelo profundo y de gran tamaño ocupando casi la totalidad de la cara lateral en el centro vertebral de las vértebras dorsales; vértebras dorsales anteriores y medias presentando una delgada lámina accesoria que conecta la parte proximal de la lámina prespinal con la lámina espinodiapofisial delimitando una fosa elongada; hipósforo-hipantro presente en las caudales 1-14, y una fórmula falangeal de 2-2-3-2-0.

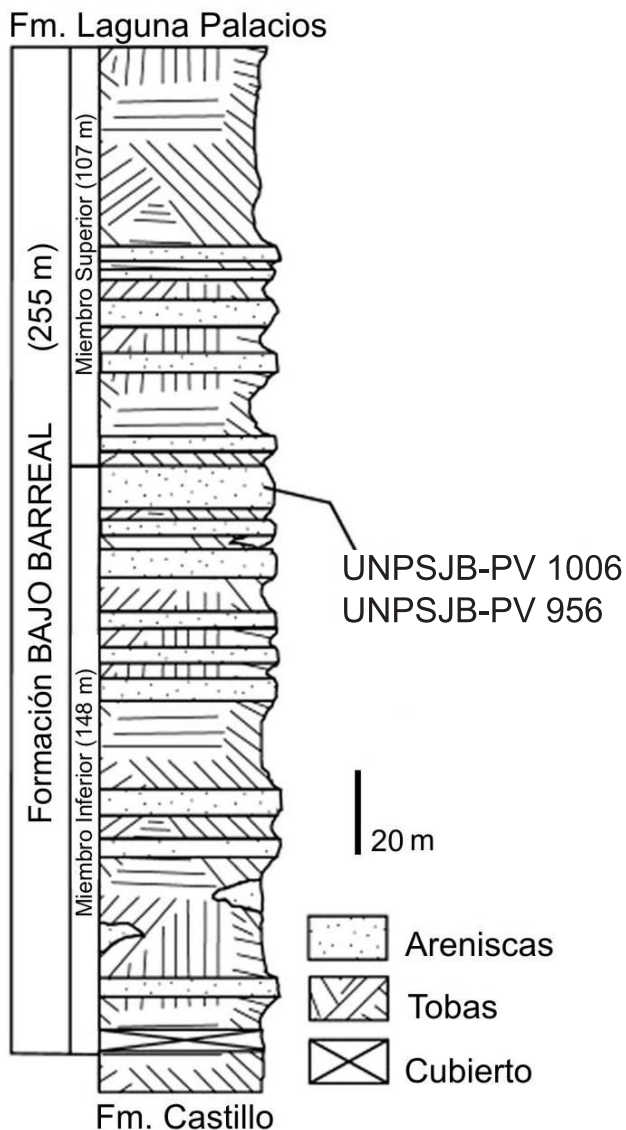


Figura 2. Columna estratigráfica del yacimiento Estancia Ocho Hermanos (modificado de Martínez *et al.*, 1986).

Figure 2. Stratigraphic column of the Ocho Hermanos ranch (modified from Martínez *et al.*, 1986).

Descripción. El material UNPSJB-PV 1006 corresponde a una vértebra dorsal anterior aislada, de gran tamaño y con buen estado de preservación. Es uno de los materiales más grandes descubiertos hasta el momento en la Formación Bajo Barreal, con un alto de 66 cm y un ancho estimado entre diapófisis de 60 cm (Figura 3). El centro vertebral es opistocélico, tan alto como largo, y en vista posterior, su cara articular es más ancha que alta. Lateralmente presenta pleurocelos grandes y acuminados que ocupan casi la totalidad de la cara lateral del centro (Figura 4). Asimismo, los pleurocelos en su interior presentan marcadas rugosidades. Las parapófisis se encuentran por encima del borde dorsal del pleurocelo, en la base del arco neural y en el borde anterior del centro, presentan un contorno oval con su eje mayor dirigido ánterodorsal-posteroventralmente. La ubicación de la parapófisis, la orientación vertical de la espina neural y la orientación de las diapófisis indicaría una posición anterior para UNPSJB-PV 1006 en la secuencia dorsal.

El arco neural ocupa prácticamente la totalidad del centro vertebral. Lateralmente existe una lámina centro-diapofisial posterior bien desarrollada y que se bifurca en la mitad de su longitud formando una profunda fosa, dentro de la cual existen tres delgadas láminas accesorias.

Desde la parapófisis se proyectan dos láminas, una centro-parapofisial posterior y otra anterior, y ambas alcanzan la bifurcación mencionada anteriormente de la lámina centrodiapofisial posterior, conformando otra profunda fosa. En la parte posterior de la base del arco neural, surge una delgada lámina accesoria que se conecta con el borde ventral de la postzigapófisis. Tanto las láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial están bien desarrolladas.

Las diapófisis son largas y robustas, proyectándose dorsalmente con un ángulo de 50° respecto al plano horizontal. Las prezigapófisis son robustas, con superficies articulares amplias, planas, de contorno subrectangular y orientadas dorsomedialmente. Asimismo, está presente una pequeña lámina intraprezigapofisial que conecta las dos prezigapófisis. La espina neural está expandida transversalmente, mientras que la lámina prespinal es robusta y está bifurcada en su base. Desde la parte distal de la espina neural surge una delgada lámina accesoria que se conecta con la lámina espinodiapofisial, delimitándose una fosa elongada dorsoventralmente. Este carácter es asimétrico ya que solamente está presente a un lado de la lámina prespinal. También, sobre la espina neural y de manera asimétrica, existe una serie de crestas de poca longitud, subhorizontales y desarrolladas de forma perpendicular a la lámina prespinal (Figura 5).

En vista posterior UNPSJB-PV 1006 presenta un proceso articular accesorio (AART, *sensu* Martínez *et al.*, 2004). Desde el borde dorsal del canal neural se extiende una delgada lámina que se bifurca formando una pequeña fosa y que se conecta con el mencionado proceso articular accesorio. Las postzigapófisis están bien desarrolladas y su faceta articular se orienta dorsomedialmente con un ángulo aproximado de 60° respecto al plano horizontal. Las superficies articulares son amplias y planas. Se ha preservado el hipósforo, por encima del cual, y entre las dos ramas postzigapofisiales, existe una profunda fosa. La lámina postespinal nace de for-

ma angosta desde la fosa anteriormente mencionada y se ensancha rápidamente hacia el borde dorsal. A un lado de la lámina espinopostzigapofisial se observa un marcado foramen.

El material UNPSJB-PV 956 corresponde a una cintura pélvica incompleta que incluye cinco vértebras sacras parcialmente preservadas, un fragmento de ilion derecho articulado y un fragmento de pubis (Figura 6). De las cinco vértebras sacras, una se encuentra desarticulada, las otras cuatro articuladas y delimitadas por una marcada sutura como se presenta en el material UNPSJB-PV 920 referido a *Epachthosaurus sciuttoi* (Martínez *et al.*, 2004) y en el paratipo de *Epachthosaurus* MACN-CH 18689 (Powell, 1990). En esta serie, la superficie articular craneal de la vértebra más anterior, interpretada como la primera vértebra sacra, y la superficie caudal de la vértebra más distal (cuarta sacra), son ambas anfipláticas a levemente anficélicas. La vértebra sacra desprendida de esta serie articulada, presenta la superficie articular posterior levemente convexa. Es posible pensar que esta última vértebra descrita es la quinta o sexta de la serie, no preservándose una de las seis vértebras sacras presentes en Titanosauria, e interpretado como carácter sinapomórfico (Salgado *et al.*, 1997). Los centros vertebrales están comprimidos dorso-ventralmente. No se observan pleurocelos, posiblemente por el grado de erosión presente, los que sí son reconocibles en la primera vértebra sacra de *Epachthosaurus sciuttoi* (Martínez *et al.*, 2004) y se hallan

ausentes en *Gondwanatitan faustoi* (Kellner & Azevedo, 1999), *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977) y *Isisaurus* (= "*Titanosaurus*") *colberti* (Wilson & Upchurch, 2003; Jain & Bandyopadhyay, 1997). Las diapófisis están parcialmente preservadas y fusionadas con las costillas sacras.

No se han preservado arcos neurales, por lo tanto, no es posible determinar la presencia de la estructura o viga supraneural, posiblemente un tendón osificado, presente en UNPSJB-PV 920 (Martínez *et al.*, 2004; Giménez *et al.*, 2008), en el titanosaurio de Brasil MCT 1489-R (Powell, 1987; Kellner & Campos, 1999) y en *Malawisaurus* (Gomani, 2005). Se ha preservado un fragmento del ilion derecho con el proceso preacetabular expandido lateralmente. En el extremo púbico preservado, el foramen está cerrado y es de contorno circular como se observa en *Epachthosaurus sciuttoi*.

Comparaciones. Uno de los titanosaurios de mayor tamaño descubiertos en Argentina corresponde a *Argyrosaurus superbus* (Lydekker, 1893), procedente de la Formación Bajo Barreal en la región del río Chico, en el sur de Chubut. De la misma unidad, pero en la zona del codo del río Senguer, en el límite provincial entre Chubut y Santa Cruz, se recuperaron materiales de un gran saurópodo asignado al mismo género (Powell, 2003). Aunque ambos especímenes asignados a *Argyrosaurus* provienen de la Formación Bajo Barreal, no es clara ni precisa su posición estratigráfica, como así tampoco la asignación de ambos materiales a este género, por lo que su asignación taxonómica y procedencia estratigráfica

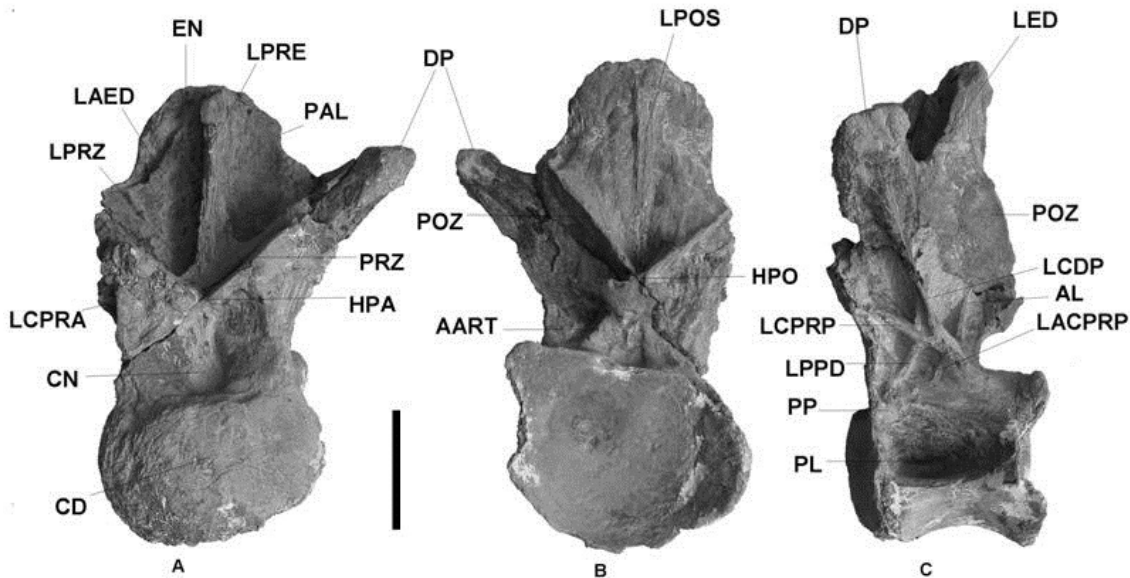


Figura 3. Vértebra dorsal UNPSJB-PV 1006 asignada a *Epachthosaurus* sp. (A) en vista anterior, (B) en vista posterior y (C) en vista lateral. **Abreviaturas.** EN, espina neural; CN, canal neural; PRZ, prezigapófisis; POZ, postzigapófisis; DP, diapófisis; LPRE, lámina prespinal; LED, lámina espinodiapofisial; LAED, lámina accesoria espinodiapofisial; LCPRA, lámina centroprezigapofisial anterior; LCPRP, lámina centroprezigapofisial posterior; CD, cóndilo; PAL proceso aliforme (*sensu* Martínez *et al.*, 2004); HPO, hipósfeno; HPA, hipántro; LPOS, lámina postespinal; AART, proceso accesorio articular (*sensu* Martínez *et al.*, 2004); PP, parapófisis; LPPD, lámina paradiapofisial; PL, pleurocelo; LCDP, lámina centrodiapofisial posterior; AL, lámina accesoria (*sensu* Martínez *et al.*, 2004); LACPRP, lámina accesoria centroprezigapofisial posterior; LPRZ, lámina espinoprezigapofisial. Escala = 20 cm.

Figure 3. Dorsal vertebra UNPSJB-PV 1006 assigned to *Epachthosaurus* sp. (A) in anterior view, (B) in posterior view and (C) in lateral view. **Abbreviations.** EN, neural spine; CN, neural canal; PRZ, prezygapophysis; POZ, postzygapophysis; DP, diapophysis; LPRE, prespinal lamina; LED, spinodiapophyseal lamina; LAED, accessory spinodiapophyseal lamina; LCPRA, anterior centroprezygapophyseal lamina; LCPRP, posterior centroprezygapophyseal lamina; CD, condyle; PAL, aliform process (*sensu* Martínez *et al.*, 2004); HPO, hyposphene; HPA, hypantrum; LPOS, postspinal lamina; AART, accessory articular process (*sensu* Martínez *et al.*, 2004); PP, parapophysis; LPPD, paradiapophyseal lamina; PL, pleurocoel; LCDP, posterior centrodiapophyseal lamina; AL, accessory lamina (*sensu* Martínez *et al.*, 2004); LACPRP, posterior accessory centroprezygapophyseal lamina; LPRZ, spinoprezygapophyseal lamina. Scale bar = 20 cm.

deberían ser revisadas (Apesteguía, 2004; Salgado & Bonaparte, 2007; Novas, 2009). *Argyrosaurus superbus*? PVL 4628 (Powell, 2003) incluye, entre otros materiales, tres vértebras dorsales. La probable quinta vértebra de la serie dorsal,

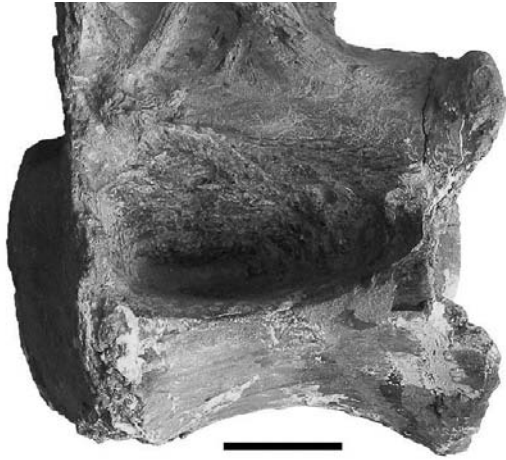


Figura 4. Vértebra dorsal UNPSJB-PV 1006 asignada a *Epachthosaurus* sp. en vista lateral, detalle del tamaño del pleurocelo. Escala = 10 cm.

Figure 4. Dorsal vertebra UNPSJB-PV 1006 assigned to *Epachthosaurus* sp. in lateral view, showing in detail the size of the pleurocoel. Scale bar = 10 cm.

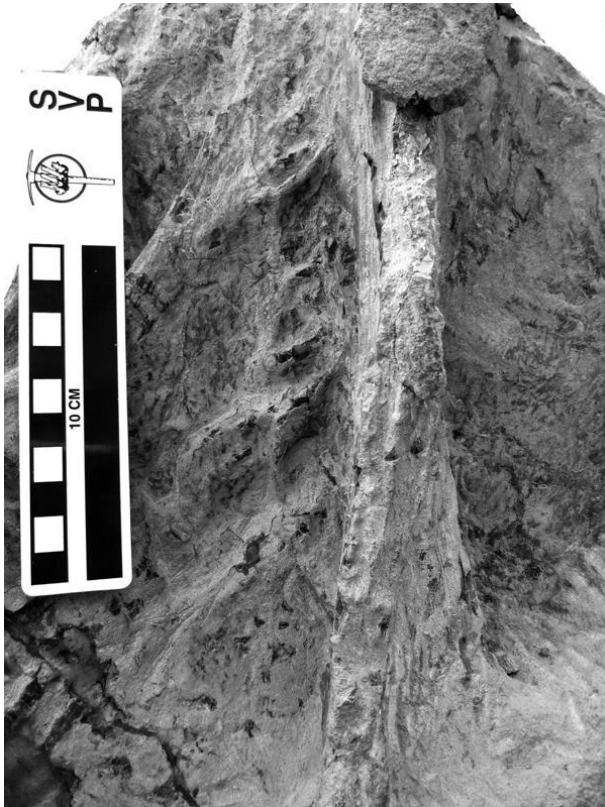


Figura 5. Vértebra dorsal UNPSJB-PV 1006 asignada a *Epachthosaurus* sp. en vista lateral, detalle de las arrugas o crestas asimétricas en la espina neural. Escala = 10 cm.

Figure 5. Dorsal vertebra UNPSJB-PV 1006 assigned to *Epachthosaurus* sp. in lateral view, showing in details the asymmetric rugosities or ridges in the neural spine. Scale bar = 10 cm.

presenta reducidos pleurocelos, lo cual contrasta con UNPSJB-PV 1006 donde ocupan casi la totalidad de la cara lateral del centro dorsal. Asimismo, en *A. superbus* (PVL 4628/1) los pleurocelos están ubicados en el borde dorsal del centro, posición que difiere de la vértebra dorsal objeto de este estudio. Esta vértebra también carece de articulaciones intervertebrales en las dorsales anteriores (Powell, 2003), mientras que en UNPSJB-PV 1006 están claramente presentes y son comparables a las observadas en las dorsales medias de *Epachthosaurus sciuttoi* (Martínez *et al.*, 2004).

El material UNPSJB-PV 1006, al igual que las vértebras dorsales anteriores de *Argentinosaurus huinculensis* MCF-PVPH-1 (Bonaparte & Coria, 1993), presenta espinas neurales transversalmente anchas y relativamente planas en sentido anteroposterior. Ambos titanosaurios poseen láminas prespinales robustas en las dorsales anteriores. Sin embargo, el tamaño y posición de los pleurocelos y la proyección dorsal de las diapófisis, son rasgos anatómicos que diferencian a UNPSJB-PV 1006 del holotipo de *A. huinculensis*. En adición a estos últimos caracteres mencionados, las articulaciones intervertebrales, la presencia de crestas perpendiculares a la lámina prespinal, así como la forma y presencia de los procesos aliformes son caracteres no observables en las dorsales de *Argentinosaurus huinculensis*.

González Riga (2003, 2005) describió un nuevo titanosaurio, *Mendozasaurus neguyelap* (IANIGLA-PV 066) y en su diagnóstico, fueron incluidos dos caracteres autapomórficos para las vértebras dorsales anteriores: fosas infrapostzigapofisiales de contorno subtriangular y láminas postzigapofisiales paralelas a las facetas de las postzigapófisis. Ambos caracteres están ausentes en UNPSJB-PV 1006. Sin embargo, la vértebra anterior del sur de Chubut y *M. neguyelap* comparten la presencia de reducidas láminas espinoprezigapofisiales en la base de la lámina prespinal.

Recientemente Salgado & Coria (2009) describieron tres vértebras dorsales, las cuales asignaron a un nuevo titanosaurio, *Barrosasaurus casamiquelai* (MCF-PVPH-447). La vértebra dorsal anterior, probablemente correspondiente a la tercera en la serie dorsal, es opistocélica como UNPSJB-PV 1006, aunque el cóndilo está mucho más desarrollado en el ejemplar de Sierra Barrosa, Neuquén. Asimismo, en este último taxón, el pleurocelo es pequeño y se ubica en el sector anteroventral del centro vertebral, lo cual difiere con el pro-

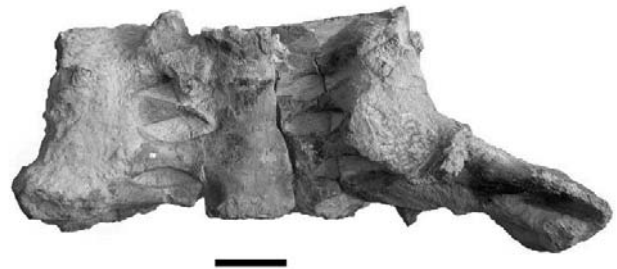


Figura 6. Pelvis incompleta, UNPSJB-PV 956 asignada a Titanosauria. Escala = 20 cm.

Figure 6. Incomplete pelvis, UNPSJB-PV 956 assigned to Titanosauria. Scale = 20 cm.

fundo y gran pleurocelo de UNPSJB-PV 1006. *Barrosasaurus* presenta una quilla ventral desarrollada anteroposteriormente en la cara ventral de la vértebra dorsal anterior y en una de las vértebras dorsales posteriores recuperadas, carácter ausente en la vértebra UNPSJB-PV 1006, objeto de este trabajo.

En las vértebras dorsales posteriores de *B. casamiquelai* existen láminas transversales (*sensu* Salgado & Coria, 2009) a ambos lados de las láminas prespinal y postespinal. Si bien la vértebra dorsal anterior de la Formación Bajo Barreal posee también crestas o láminas, las mismas están presentes solamente a un lado de la lámina prespinal. Es decir que en UNPSJB-PV 1006 son claramente asimétricas y posicionadas transversalmente a la lámina prespinal. Con la misma disposición y asimetría, estas pequeñas láminas o crestas están presentes en las vértebras dorsales medias de *Epachthosaurus sciuttoi* (UNPSJB-PV 920; Martínez *et al.*, 2004). La presencia de procesos aliformes es también descrito en el holotipo de *B. casamiquelai*, sin embargo la forma y las rugosidades presentes en la vértebra dorsal posterior de este último taxón, los diferencian de los procesos aliformes descritos para UNPSJB-PV 1006.

Santucci & Bertini (2006) describieron láminas accesorias asimétricas dispuestas lateralmente a la lámina espinodiapofisial en una vértebra dorsal posterior (CPP 494) de gran tamaño, procedente del Cretácico Superior de Brasil, Grupo Bauru. Esta vértebra de Brasil y *Barrosasaurus casamiquelai* comparten láminas cortas dispuestas en forma lateral en la base de la lámina prespinal (posible relicto de las láminas espinoprezigapofisiales, según Salgado & Coria, 2009; o láminas espinoprezigapofisiales). Sin embargo, en CPP 494 estas láminas están dispuestas en forma subparalela a la lámina prespinal, lo cual difiere de las presentes en *B. casamiquelai* que se disponen de manera casi perpendicular a la lámina mencionada como en UNPSJB-PV 1006.

Finalmente, tanto en *Barrosasaurus* como en CPP 494 las vértebras dorsales carecen de hipósfeno-hipantro y procesos articulares accesorios, los que si están presentes en UNPSJB-PV 1006 y que se asemejan a los observados en las vértebras dorsales medias y posteriores de *Epachthosaurus sciuttoi* (Martínez *et al.*, 2004).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Sobre la abundancia relativa de *Epachthosaurus* en el yacimiento de Estancia Ocho Hermanos

Powell (1990) definió el holotipo de *Epachthosaurus* en base a los caracteres presentes en una única vértebra dorsal (MACN-CH 1317) proveniente de niveles asignados a la Formación Bajo Barreal (Cretácico Superior) en la Estancia Ocho Hermanos. Autores como Salgado & Martínez (1993), Salgado (1996) y Sanz *et al.* (1999) consideraron que tales caracteres son ambiguos o plesiomórficos, aunque han mantenido la validez del género. Powell (1990) también asignó una serie de vértebras dorsales y un sacro incompleto (un fragmento de pedúnculo púbico e ilion derecho) a *Epachthosaurus* (de este material, sólo se dispone de un molde plástico tomado en el campo, MACN-CH 18689). Posteriormente, Martínez *et al.* (1990, 2004) dieron a conocer el hallazgo de un esqueleto articulado incompleto de un

saurópodo (UNPSJB-PV 920), asignándolo a un nuevo ejemplar de *E. sciuttoi*. Los materiales UNPSJB-PV 1006 y UNPSJB-PV 956 presentados en este trabajo, fueron rescatados con posterioridad a estos hallazgos antes mencionados de los mismos niveles estratigráficos y en la misma localidad correspondiente al yacimiento Estancia Ocho Hermanos.

La abundancia relativa de este titanosaurio en esta localidad, contrasta con su ausencia en el registro fósil de la Estancia Laguna Palacios en anticlinal Sierra Nevada y en el lago Colhué Huapi-río Chico, los otros dos principales yacimientos con dinosaurios del centro-sur de Chubut. Una posibilidad sería que en este sitio la ausencia del género se debiera a una cuestión cronológica, es decir, al reemplazo de faunas primitivas (como *Epachthosaurus*) por otras más derivadas, como lo testifica la presencia de *Aeolosaurus colhuehuapensis* (Casal *et al.*, 2007). En efecto, al menos en Colhué Huapi-río Chico existen evidencias estratigráficas y paleontológicas que permiten asignar preliminarmente a los niveles del Miembro Superior de la Formación Bajo Barreal una edad campaniana (Casal *et al.*, 2006, 2007). Sin embargo, a los yacimientos de Estancia Ocho Hermanos y Estancia Laguna Palacios se les ha asignado la misma edad Cenomaniano medio-Turoniano tardío (Gradstein *et al.*, 1995, 1997; Bridge *et al.*, 2000) a Cenomaniano tardío-Turoniano temprano (Lamanna *et al.*, 2002), por lo que, al menos en estas localidades, la ausencia de *Epachthosaurus* podría deberse más bien a una cuestión ecológica, la cual habría restringido a este género en el ambiente desarrollado en el yacimiento de Estancia Ocho Hermanos. Futuros hallazgos en la Formación Bajo Barreal, como así también en Gondwana en general, podrán corroborar o no dicha hipótesis.

Significado taxonómico y relaciones filogenéticas de *Epachthosaurus*

Wilson & Upchurch (2003) han puesto en consideración el clado Titanosauridae basados principalmente, en la sobreestimación genérica de *Titanosaurus* como así también en el valor taxonómico de los caracteres de aquel género. En este contexto, los subclados que deberían ser adoptados son Titanosauria, Lithostrotia y Saltosauridae. Anteriormente, Salgado *et al.* (1997) habían redefinido Titanosauridae como, “el más reciente común ancestro de *Epachthosaurus sciuttoi*, *Malawisaurus dixeyi* Houghton, *Argentinosaurus huinculensis*, Titanosaurinae indet. (DGM “Serie B”), *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, *Aeolosaurus*, *Alamosaurus sanjuanensis* y Saltosaurinae y todos sus descendientes”, donde “Serie B” corresponde, taxonomicamente, a *Trigonosaurus pricei* (Campos *et al.*, 2005).

Upchurch *et al.* (2004), basados en el holotipo y en el paratipo de *Epachthosaurus sciuttoi* sugieren excluir este género de Lithostrotia y considerarlo preliminarmente sólo dentro de Titanosauria. El hallazgo y posterior estudio de *Epachthosaurus sciuttoi* (Martínez *et al.*, 2004) permitió apoyar la inclusión de dicho género como un representante basal de Titanosauria. Sin embargo, la presencia de vértebras caudales procélicas a lo largo de toda la serie caudal preservada podría indicar que dicho taxón es un representante basal de Lithostrotia (Upchurch *et al.*, 2004).

La presencia de la articulación accesoria hipósfero-hipanto en la vértebra dorsal UNPSJB-PV 1006 presentada en este trabajo, permite ubicar a este material dentro de los titanosaurios más basales. La presencia o ausencia de esta articulación intervertebral es interpretada como un rasgo diagnóstico para “Titanosauridae” (Salgado *et al.*, 1997). El complejo hipósfero-hipanto está presente en saurópodos macronarios basales y su distribución dentro de Titanosauria está restringida a titanosaurios basales como *Andesaurus delgadoi* (Calvo & Bonaparte, 1991) y *Epachthosaurus sciuttoi* (Powell, 1990; Martínez *et al.*, 2004). Sin embargo, Apesteguía (2005) considera que *Epachthosaurus*, como así también *Argentinosaurus*, no tienen verdaderos hipósfero-hipanto. La presencia de esta articulación intervertebral es claramente visible en UNPSJB-PV 1006 como así también en *E. sciuttoi*. Asimismo, titanosaurios basales como *Malawisaurus dixeyi*, no presentan dicha articulación vertebral o la misma se encuentra muy modificada (Salgado *et al.*, 1997; Apesteguía, 2005).

La vértebra dorsal anterior UNPSJB-PV 1006 aquí descrita, comparte caracteres con *Epachthosaurus* como la presencia de una pequeña lámina intraprezigapofisial que conecta las prezigapofisis. La reducción en tamaño de la misma puede estar relacionada con la posición más anterior en la secuencia dorsal de UNPSJB-PV 1006 respecto a la primer vértebra dorsal preservada en UNPSJB-PV 920/3 descrita por Martínez *et al.* (2004). En vista posterior también se puede observar el proceso articular accesorio. Estos dos últimos caracteres son considerados diagnósticos para el género *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004), por lo que su presencia en la vértebra dorsal aquí descrita apoya su determinación a nivel genérico.

Comentarios anatómicos

La presencia de pleurocelos en las dorsales, anteroposteriormente alargados y posteriormente acuminados, es un carácter diagnóstico para Titanosauria (Salgado *et al.*, 1997). Aunque dicho rasgo está presente en UNPSJB-PV 1006, la vértebra dorsal del Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal presenta pleurocelos grandes y profundos que ocupan casi la totalidad de la cara lateral y que tienen marcadas rugosidades. La presencia de pleurocelos se relaciona posiblemente con la neumaticidad (Wedel & Sanders, 2002), o con la inserción de musculatura hiposomática (Bonaparte, 1999; Gallina & Apesteguía, 2005). En ambos casos, es claro que la presencia de pleurocelos produce una reducción del peso específico del esqueleto (Schwarz & Fritsch, 2006). Consecuentemente, dado el tamaño de la vértebra UNPSJB-PV 1006, los grandes pleurocelos podrían estar relacionados con alguna de las funciones mencionadas anteriormente, o con una conjunción de las mismas.

Martínez *et al.* (2004) mencionaron la presencia de una lámina accesoria, la cual se encuentra aproximadamente en la parte media de la lámina centrodiapofisial posterior y termina entre la postzigapofisis y la diapofisis. Dicha lámina es claramente visible lateralmente en UNPSJB-PV 1006, aunque se encuentra desplazada posteroventralmente con relación a la presente en *Epachthosaurus sciuttoi*. La diferente posición de esta lámina, ventrolateral en UNPSJB-PV 1006 y

dorsolateral en *E. sciuttoi*, podría estar relacionada con la posición en la secuencia dorsal, anterior en UNPSJB-PV 1006 y media en *E. sciuttoi*.

El material pélvico UNPSJB-PV 956 está incompleto, presenta cinco vértebras sacras, parte del ilion derecho y un fragmento de pubis. Se asigna a Titanosauria y tentativamente a *Epachthosaurus* sp. por presentar fuertes similitudes con los materiales correspondientes a este mismo género, particularmente *E. sciuttoi* (UNPSJB-PV 920). La ausencia de caracteres diagnósticos en esta parte del esqueleto, no permiten confirmar fehacientemente esta asignación. De cualquier manera, la morfología general del material pélvico preservado, el foramen púbico cerrado y de contorno circular y el proceso preacetabular expandido lateralmente son rasgos comparables a los presentes en *Epachthosaurus sciuttoi* (UNPSJB-PV 920).

Ampliación diagnóstica de *Epachthosaurus*

Como se mencionó, *Epachthosaurus* es considerado un saurópodo de tamaño medio. La vértebra dorsal anterior UNPSJB-PV 1006 de grandes dimensiones comparada con otros materiales asignados *Epachthosaurus* (Tabla 1), sugieren que este género alcanzó tamaños mucho mayores que los originalmente considerados. La parapofisis en la base del arco neural en su extremo anterior y la inclinación de las diapofisis sugieren una posición anterior de UNPSJB-PV 1006 comparado con las dorsales descriptas en *E. sciuttoi*.

La diagnosis de Martínez *et al.* (2004) para este titanosaurio está basada, entre otros elementos, en dorsales medias y posteriores, por lo que la descripción de UNPSJB-PV 1006 aporta potencialmente nuevos caracteres diagnósticos y una reevaluación de aquellos caracteres ya propuestos para *Epachthosaurus*.

Los caracteres propuestos como diagnósticos para el género, en las dorsales medias y posteriores, son claramente observables en UNPSJB-PV 1006, por lo que dichos rasgos anatómicos podrían ser extensibles a las dorsales anteriores. La delgada lámina accesoria asimétrica, la cual surge de la parte proximal de la lámina prespinal y que conecta con la lámina espinodiapofisial delimitando una fosa elongada, podría representar una nueva autapomorfia para *Epachthosaurus*. Asimismo, y de manera asimétrica también, sobre la espina neural existe una serie de crestas de poca longitud, subhorizontales y desarrolladas de forma perpendicular a la lámina prespinal. Estos últimos tres caracteres asimétricos mencionados anteriormente, es decir lámina, fosa y crestas, están presentes en UNPSJB-PV 1006 de la misma manera que en la vértebra dorsal más anterior de *E. sciuttoi* (UNPSJB-PV 920/3). Por lo que estos caracteres también podrían ser incluidos como autopomórficos para el género. En vista lateral se observa una segunda lámina accesoria que conecta la parte media del centro con la lámina posterior centrodiapofisial, la cual también podría constituir una autapomorfia para el género (Figura 3).

Como se mencionó anteriormente, en UNPSJB-PV 1006 existen crestas o pequeñas láminas asimétricas y subhorizontales a un lado de la lámina prespinal, las cuales concuerdan con las presentes en las dorsales medias articuladas de *Epachthosaurus sciuttoi* (UNPSJB-PV 920, Martínez

Tabla 1. Tabla comparativa de medidas entre el material UNPSJB-PV 1006, UNPSJB-PV 920 (Martínez *et al.*, 2004) y el holotipo de *Epachthosaurus* MACN-CH 1317 (Powell, 1990; tomado de Powell, 2003). (*) Medida aproximada por estar incompleto el material. Todas las medidas en cm.

Table 1. Comparative table of measurements among the materials belonging to UNPSJB-PV 1006, UNPSJB PV 920 (Martínez *et al.*, 2004) and the holotype of *Epachthosaurus* MACN-CH 1317 (Powell, 1990; from Powell, 2003). (*) Approximate measure due to the incomplete nature of the material. All measurements in cm.

	UNPSJB-PV 1006	UNPSJB-PV 920	MACN-CH 1317 (Holotipo)
Altura total	66	42.5	31
Ancho entre diapófisis	60*	-	28.2*
Altura superficie articular anterior	18.5	9.5	12.3
Ancho superficie articular anterior	28.1	19	17.3*
Largo del centro	29	26	16.8
Altura superficie articular posterior	25	15.5*	14.1
Ancho superficie articular posterior	35.5	23*	-

et al., 2004). Santucci & Bertini (2006) mencionan la problemática en la distribución de estructuras asimétricas en distintos neosaurópodos, las que podrían ser erróneamente interpretadas, particularmente a nivel taxonómico y filogenético. Estas estructuras representadas por láminas, crestas o cavidades asimétricas, no han recibido un estudio detallado dentro de Sauropoda (Santucci & Bertini, 2006). Por lo tanto, nuevos descubrimientos y futuros estudios, podrán sustentar o no, la inclusión de estas estructuras asimétricas como un carácter autapomórfico para el género *Epachthosaurus*.

Upchurch *et al.* (2004), basados en la diagnosis para *Epachthosaurus* propuesta por Powell (1990), sugieren que la misma no es satisfactoria. Entre otras cosas, ponen en consideración la autapomorfía relacionada con el tamaño de los pleurocelos. La vértebra dorsal de posición anterior aquí descrita (UNPSJB-PV 1006) muestra en sus caras laterales profundos pleurocelos que ocupan casi la totalidad del centro. Aunque la presencia y forma de los pleurocelos es un rasgo diagnóstico para los titanosaurios, el tamaño y profundidad de los presentes en UNPSJB-PV 1006 es un carácter, hasta el momento, no observado en otros titanosaurios, por lo que su tamaño y profundidad podría ser considerado como diagnóstico para *Epachthosaurus*.

Variación de tamaño

Si bien *Epachthosaurus* es diagnosticado como un titanosaurio de tamaño mediano, la vértebra dorsal UNPSJB-PV 1006 tiene prácticamente 1,5 veces el tamaño de la vértebra UNPSJB-PV 920/3 (Tabla 1) que corresponde a la más anterior de la serie dorsal de *E. sciuttoi* dado a conocer por Martínez *et al.* (2004); y duplica el tamaño del holotipo MACN-CH 1317 (Powell, 1990). Aunque las espinas neurales de estos dos últimos especímenes están levemente inclinadas posteriormente, la diferencia de tamaño entre los elementos dorsales de los distintos individuos es claramente visible.

La dorsal UNPSJB-PV 1006 pertenecería al segundo dinosaurio más grande descubierto hasta el momento en la Formación Bajo Barreal, superado únicamente por un titanosaurio proveniente de niveles estratigráficos superiores de la misma unidad en Estancia María Aike, provincia de Santa Cruz, Argentina (Navarrete *et al.*, 2008).

La cintura pélvica incompleta UNPSJB-PV 956, es asignada aquí a Titanosauria, y si bien presenta fuertes similitudes morfológicas con *Epachthosaurus*, la ausencia de caracteres diagnósticos en la pelvis de este género impide referirlo con certeza al mismo. Por lo tanto, si futuros estudios permiten confirmar la asignación de este material a *Epachthosaurus*, estaríamos en presencia de cinco individuos en el mismo nivel estratigráfico, pero separados lateralmente por decenas y hasta centenas de metros dentro del yacimiento Estancia Ocho Hermanos, en el anticlinal Sierra San Bernardo. La variación en el tamaño de cada ejemplar confirma también que se trataría de individuos diferentes.

Recientemente, Suteethorn *et al.* (2009) dieron a conocer el hallazgo de nuevos materiales de *Phuwiangosaurus sirindhornae*, y concluyeron que la diferencia de tamaño de los mismos respecto al holotipo estaría relacionado con la diferencia de edad de cada individuo. Esta interpretación está fundamentada en la presencia de suturas sin fusionar en las vértebras preservadas. Cabe destacar que en los materiales asignados a *Epachthosaurus*, el holotipo (MACN-CH 1317), UNPSJB-PV 920 y UNPSJB-PV 1006, no se observa ninguna evidencia, como el carácter mencionado anteriormente, que permita determinarlos como juveniles. Es posible entonces considerar a los tres individuos como adultos, aunque más ajustes sobre la edad de cada uno deberían apoyarse en otro tipo de estudio, por ejemplo los histológicos, los cuales exceden los objetivos de este trabajo. De tratarse los tres especímenes de adultos, la clara diferencia de tamaño de UNPSJB-PV 1006 con respecto a los otros ejemplares mencionados permite suponer que el género podría haber alcanzado tamaños muy superiores a los estimados inicialmente.

AGRADECIMIENTOS

Un especial agradecimiento a R. Martínez por confiar en nuestro trabajo y orientarnos constantemente; a J.C. Sciutto y J. Allard por las enriquecedoras discusiones sobre la geología de la Formación Bajo Barreal; a F. Pinto y la empresa Skanska; a M. Luna por los trabajos de extracción, la preparación del material y las fotografías; a E. Ivany por los trabajos de extracción; a C. Navarrete por su colaboración en las

imágenes del trabajo y discusión sobre los materiales; a K. Lacovara; a S. Apesteguía; A. Mouzet y su equipo de la Municipalidad de Sarmiento (Chubut, Argentina); a la familia Valbuena de Estancia Ocho Hermanos por su hospitalidad durante tantos años de trabajo; a M. Valbuena; a E. Balverdi; a R. Candeiro por el resumen en portugués y también a L. Salgado por estar siempre dispuesto a hacernos una crítica constructiva. A la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco y a los revisores que con su crítica permitieron enriquecer este trabajo.

REFERENCIAS

- Apesteguía, S. 2004. An approach to the phylogenetic position of *Argyrosaurus superbus* (Sauropoda: Titanosauria). *Ameghiniana*, **41**(4):34R.
- Apesteguía, S. 2005. Evolution of the hyposphene-hypantrum complex within Sauropoda. In: V. Tidwell & K. Carpenter (eds.) *Thunder-Lizards, the Sauropodomorph Dinosaurs*. University of Indiana Press, p. 248-267.
- Bonaparte, J.F. 1986. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 4, 1986. *Actas*, Mendoza, **2**:63-95.
- Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A **30**:73-130.
- Bonaparte, J.F. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, **36**:115-187.
- Bonaparte, J.F. & Coria, R.A. 1993. Un nuevo y gigante saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, **30**:271-282.
- Bonaparte, J.F. & Powell, J.E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, Northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria Carnosauria-Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France*, **139**:19-28.
- Bridge, J.; Jalfin, G. & Georgieff, S. 2000. Geometry, lithofacies and spatial distribution of Cretaceous fluvial sandstones bodies, San Jorge basin, Argentina: outcrop analog for the hydrocarbon-bearing Chubut Group. *Journal of Sedimentary Research*, **70**(2):341-359.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoeleicaudia* gen. n. sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica*, **37**:5-64.
- Campos D.; Kellner, A.W.; Bertini, R. & Santucci, R. 2005. On a titanosaurid (Dinosaurio, Sauropoda) vertebral column from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, **63**(3):565-593.
- Calvo, J.O. & Bonaparte, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, **28**(3/4):303-310.
- Calvo, J.O. & González Riga, B. 2003. *Rinconosaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile*, **30**(2):333-353.
- Calvo, J.O.; González Riga, B.J. & Porfiri, J.D. 2007a. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional*, **65**(4):485-504.
- Calvo, J.O.; Porfiri, J.D.; González Riga, B.J. & Kellner, A.W. 2007b. Anatomy of *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga & Kellner, 2007 (Dinosauria, Titanosauridae) from the Neuquén Group (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional*, **65**(4):511-526.
- Casal, G.; Candeiro, C.R.A.; Martínez, R.; Ivany, E. & Ibiricu, L. 2009. Dientes de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior, Provincia del Chubut, Argentina. *Geobios*, **42**(5):553-560.
- Casal, G.; Luna, M.; Martínez, R.; Lamanna, M.; Sciutto, J.C. & Ivany, E. 2006. La fauna Campaniana-Maastrichtiana? de la Formación Bajo Barreal en el E-SE del Lago Colhué Huapi, Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, **40**(4):61R.
- Casal, G.; Martínez, R.; Luna, M.; Sciutto, J.C. & 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.
- Curry Rogers, K.A. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. In: K.A. Curry Rogers & J.A. Wilson (eds.), *The Sauropods: evolution and paleobiology*, University of California Press, p. 50-103.
- Gallina, P.A. & Apesteguía, S. 2005. *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous) Río Negro, Argentina. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, **7**(2):153-166.
- Giménez, O.; Salgado, L. & Cerda, I. 2008. Osteohistología de la viga supraneural del sacro del tiranosaurio *Epachthosaurus sciuttoi* (Cretácico tardío del Chubut). *Naturalia Patagónica*, **4**(1):111-117.
- Gomani, E.M. 2005. Sauropod dinosaurs from the Early Cretaceous of Malawi Africa. *Paleontologia Electronica*, **8**(1)27A:1-37.
- González Riga, B.J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana*, **40**(2):155-172.
- González Riga, B.J. 2005. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* (Sauropoda, Titanosauria) del Cretácico tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, **42**(3):535-548.
- González Riga, B.J. & Astini, R. 2007. Fossil preservation of large titanosaur sauropods in overbank fluvial facies: a case study in the Cretaceous of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, **23**:290-303.
- González Riga, B.J.; Calvo, J.O. & Previtera, E. 2008. Análisis tafonómicos de saurópodos titanosaurios en la Cuenca Neuquina (Argentina) y sus implicaciones en estudios sistemáticos. In: JORNADAS INTERNACIONALES SOBRE PALEONTOLOGÍA DE DINOSAURIOS Y SU ENTORNO, 4, 2008. *Actas*, Burgos, p. 235-241.
- Gradstein, F.M.; Agterberg, F.P.; Ogg, J.G.; Hardenbol, J.; van Veen, P.; Thierry, J. & Huang, Z. 1995. A Triassic, Jurassic, and Cretaceous timescale. In: W.A. Berggren; D.V. Kent; M.P. Aubry & J. Hardenbol (eds.) *Geochronology Time Scales and Global Stratigraphic Correlation*, Society of Sedimentary Geology, p. 95-126.
- Gradstein, F.M.; Ogg, J.; Agterberg, F.P.; Hardenbol, J. & van Veen, P. 1997. Some constraints on the Phanerozoic timescale. In: N. Wang & J. Remane (eds.). In: INTERNATIONAL GEOLOGICAL CONGRESS, 30, 1997. *Proceedings*, Beijing, p. 11-19.
- Jain, L.S. & Bandyopadhyay, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of central India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**(1):114-136.
- Kellner, A.W.A. & Azevedo, S.A.K. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. In: GONDWANA DINOSAUR SIMPOSIUM, 2, 1999. *Proceedings*, Tokio, **15**:111-142.
- Kellner, A.W.A. & Campos, D.A. 2000. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **72**(4):509-564.
- Lamanna, M.; Martínez, R. & Smith, J. 2002. A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the Early Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**(1):58-69.
- Lydekker, R. 1893. The Dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata*, **2**:1-14.
- Martínez, R. 1998. An articulated skull and neck of Sauropoda

- (Dinosauria: Saurischia) from the Upper Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**(3):61A.
- Martínez, R.; Giménez, O.; Rodríguez, J. & Luna, M. 1990. Un titanosáurido articulado del género *Epachthosaurus*, de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior del Chubut. *Ameghiniana*, **26**:246.
- Martínez, R.; Giménez, O.; Rodríguez, J.; Luna, M. & Lamanna, M. 2004. An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Saurópoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**(1):107-120.
- Martínez, R.; Vita, J.; Lamanna, M. & Ibiricu, L. 2006. A CT scan of a titanosauriform skull (Dinosauria: Sauropoda) from Central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**(3):96A.
- Navarrete, C.; Casal, G. & Martínez, R. 2008. Nuevos materiales de Titanosauridae (Lognkosauria?) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior, Santa Cruz, Argentina. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 3, 2008. *Libro de Resúmenes*, Neuquén, p. 176.
- Novas, F.E. 2009. Cretaceous sauropods. In: J.O. Farlow (ed.). *The age of dinosaurs in South America*, University of Indiana Press, p. 167-238.
- Pérez, L.M.; Otero, A.; Apesteguía, S. & Gallina, P. 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**(1):39-48.
- Powell, J.E. 1986. *Revisión de los titanosauridos de América del Sur*. Universidad Nacional de Tucumán, Tesis Doctoral, 340 p.
- Powell, J.E. 1990. *Epachthosaurus sciuttoi* (gen. et sp. nov.) un dinosaurio saurópodo del Cretácico de Patagonia (Provincia de Chubut, Argentina). In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 5, 1990. *Actas*, Tucumán, v. 1, p. 23-128.
- Powell, J.E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda: Titanosauridae) del Cretácico Superior del noroeste Argentino. In: J. Sanz & Buscalioni (eds.). *Los dinosaurios y su entorno Biótico*. In: CURSO DE PALEONTOLOGÍA EN CUENCA, 2, 1992. *Actas*, Ayuntamiento de Cuenca, Instituto Juan de Valdes, p. 166-230.
- Powell, J.E. 2003. Revisión of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum*, **11**:1-173.
- Powell, J.E.; Giménez, O.; Martínez, R. & Rodríguez, J. 1989. Hallazgo de saurópodos en la Formación Bajo Barreal de Ocho Hermanos, Sierra de San Bernardo, Provincia de Chubut (Argentina) y su significado cronológico. In: CONGRESO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGÍA, 11, 1989. *Anais*, Curitiba, UFPR/SBP, p. 165-176.
- Rodríguez, J.F.R., 1992. Interpretación paleoambiental de la Formación Bajo Barreal (Cretácico Tardío) en Estancia Ocho Hermanos, Chubut. In: REUNIÓN DE SEDIMENTOLOGÍA, 4, 1992. *Actas*, La Plata, v. 3, p. 81-88.
- Rodríguez, J.F.R. 1993. La depositación de las areniscas verdes (Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío) y sus implicancias tafonómicas. In: CONGRESO GEOLÓGICO ARGENTINO, 12/ CONGRESO DE EXPLORACIÓN DE HIDROCARBUROS, 2, 1993. *Actas*, Mendoza, v. 1, p. 194-199.
- Salgado, L. 1996. *Pellegrinisaurus powelli* nov. gen. et sp. (Sauropoda, Titanosauridae) from the Upper Cretaceous of Lago Pellegrini, northwestern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, **33**:355-365.
- Salgado, L. & Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltasaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la Provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, **37**:259-264.
- Salgado, L. & Bonaparte, J.F. 2007. Sauropodomorpha. In: Z. Gasparini, L. Salgado & R.A. Coria (eds.) *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press, p. 188-228.
- Salgado, L. & Coria, R.A. 2009. *Barrosasaurus casamiquelai* gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Anacleto Formation (Late Cretaceous: early Campanian) of Sierra Barrosa (Neuquén, Argentina). *Zootaxa*, **2222**:1-16.
- Salgado, L.; Coria, R.A & Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, **34**:3-32.
- Salgado, L.; García, R. & Daza, J. 2006. Consideraciones sobre las láminas neurales de los dinosaurios saurópodos y su significado morfofuncional. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, **8**(1):69-79.
- Salgado, L. & Martínez, R.D. 1993. Relaciones filogenéticas de los titanosauridos basales *Andesaurus delgadoi* y *Epachthosaurus* sp. *Ameghiniana*, **30**:339.
- Santucci, M.R. & Bertini, J.R. 2001. Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo superior do Sudeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, **31**(3):307-314.
- Santucci, M.R. & Bertini, J.R. 2006. A large sauropod titanosaur from Peiroópolis, Bauru Group, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **6**:344-360.
- Sanz, J.L.; Powell, J.E.; Le Loeuff, J.; Martínez, R. & Pereda Suberbiola, X. 1999. Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (north-central Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, **14**(1):235-255.
- Schwarz, D. & Fritsch, G. 2006. Pneumatic structures in the cervical vertebrae of the Late Jurassic tendaguru sauropods *Brachiosaurus branchai* and *Dicraeosaurus*. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **99**:65-78.
- Sciutto, J.C. 1981. Geología del codo del río Senguer, Chubut, Argentina. In: CONGRESO GEOLÓGICO ARGENTINO, 8, 1981. *Actas*, San Luis, v. 3, p. 203-219.
- Sereno, P.C. 1999. *Dinosaurian biogeography: vicariante, dispersal and regional extinction*. Tokio, National Science Museum, p. 249-257 (Monograph 15).
- Suteethorn, S.; Le Loeuff, J.; Buffetaut, E.; Suteethorn, V.; Talubmook, C. & Chonglakmant, C. 2009. A new skeleton of *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Dinosauria, Sauropoda) from NE Thailand. *The Geological Society, Special Publications*, **315**:189-215.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B**, **349**:365-390.
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **124**:43-103.
- Upchurch, P.; Barrett, P.M & Dodson, P. 2004. Sauropoda. In: D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (eds.) *The Dinosauria*, University of California Press, p. 259-322.
- Wedel, M.J. & Sanders, R.K. 2002. Osteological correlates of cervical musculature in Aves and Sauropoda (Dinosauria: Saurischia), with comments on the cervical ribs of *Apatosaurus*. *PaleoBios*, **22**:1-6.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **136**:217-276.
- Wilson, J.A. & Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, **5**:1-67.
- Wilson, J.A. & 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.