

LOS TITANOSAURIOS DE CHILE Y SU CONTEXTO FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO

David Rubilar-Rogers (1) y Carolina S. Gutstein (2)

(1) Área Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago
drubilar@mnhn.cl. (2) Laboratorio de Ecofisiología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, District of Columbia, USA. sgcarolina@gmail.com

RESUMEN

Se lleva a cabo una revisión general del registro fósil de los titanosaurios en Chile y se contextualizan estos hallazgos en un sentido filogenético y paleogeográfico. Una aproximación filogenética basada en una revisión de las bases de datos más completas para Sauropoda y Titanosauria muestra que los especímenes chilenos pueden ser incluidos en el clado Lithostrotia, el cual incluye al ancestro común más reciente entre *Saltasaurus* y *Malawisaurus* más todos sus descendientes. Los análisis de la consistencia y robustez de este clado muestran que las relaciones de los taxa que componen este nodo aún son controversiales y que la mayor estabilidad se centra a nivel del clado Lithostrotia. La composición de varios clados del ingroup tales como Saltosauridae, Saltosaurinae y Opisthocoelicaudiinae *sensu stricto* resultaron ser variables dependiendo de los datos utilizados. Estos análisis impactan directamente sobre las hipótesis biogeográficas, ya que las topologías obtenidas son consistentes con modelo de distribución de tipo dispersalista. Aunque el muestreo no incluyó todas las formas sudamericanas, los taxa chilenos comparten, junto a los demás Lithostrotia, una distribución geográfica alternada en relación a su posición en el cladograma. Así, es posible encontrar estos taxa mezclados, en un mismo nodo compartido, con otras especies de Sudamérica y de Norteamérica, India, África, Madagascar, Asia y Europa.

Key Words: Titanosauria, Lithostrotia, Cretaceous, Chile

ABSTRACT

Titanosaurian in Chile and its Phylogenetic and Biogeographical Context. An overview of the titanosaur fossil record in Chile is presented here along with the phylogenetic and paleogeographical implications of these findings. A phylogenetic approach, based on a review of the most complete data bases for Sauropoda and Titanosauria, shows that the Chilean specimens can be included like saltosaurids in the clade Lithostrotia, which includes the most recent common ancestor shared between *Saltasaurus* and *Malawisaurus* and all its descendents. The consistence and robustness analysis of this clade shows that the ingroup relationships are yet controversial, although the clade itself is stable, and that the greater stability is centered at the level of the clade Lithostrotia. The composition of various clades of the ingroup such as Saltosauridae, Saltosaurinae and Opisthocoelicaudiinae *sensu stricto* results to be variable depending on the data used. These analyses have direct effects on the biogeographic hypotheses: resulting topologies are consistent with a dispersion model of distribution. The Chilean taxa share, with the other Lithostrotia, an alternated geographic distribution compared to its position in the cladogram. In this way, is possible to find these taxa mixed, in a same shared node, with other South American species as well as specimens from North America, India, Africa, Madagascar, Asia and Europe.

Palabras Clave: Titanosauria, Lithostrotia, Cretácico, Chile

INTRODUCCIÓN

Titanosaurios y sus parientes conforman un gran clado de dinosaurios herbívoros cuadrúpedos de cuello y cola largos. Dentro de este grupo se encuentra una notable gama de formas y tamaños, entre ellas, algunas especies que son consideradas los vertebrados terrestres más grandes (*Argentinosaurus huinculensis* Bonaparte y Coria, 1991; *Paralititan stromeri* Smith *et al.* 2001) y otras de tendencia al enanismo (*Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980, *Neuquensaurus australis* Powell 1992; *Europasaurus holgeri* Sander *et al.* 2006) o a la reducción de tamaño (*Magyarosaurus dacus* – Jianu y Weishampel, 1999; LeLouff, 2005).

Sus restos óseos, al igual que sus huellas, de amplia luz de rastro, se han hallado en capas cretácicas de todos los continentes. En lo que concierne a América del Sur son, con mucho, los dinosaurios más comunes tanto en número de especies como de especímenes. Pese a este notable registro, lo fragmentario de sus esqueletos convierte a estos dinosaurios en uno de los grupos más debatidos en cuanto a sus relaciones filogenéticas, en especial a los caracteres que definen los grupos más exclusivos de los Titanosauria, por ejemplo, Lithostrotia, Saltasauridae, Opisthocoelicaudiinae y Saltosaurinae, y los taxa que integran estos grupos.

En este trabajo se revisan los diferentes especímenes de titanosaurios hallados en Chile y se da un contexto sistemático, filogenético y paleogeográfico a estos hallazgos a partir de las matrices más informativas para Sauropoda y Titanosauria (Wilson 2002; Curry-Rogers 2005), en especial del clado Lithostrotia (Upchurch *et al.* 2004), que incluye a todos los descendientes del ancestro común más reciente de *Malawisaurus dixeyi* y *Saltasaurus loricatus*.

Abreviaciones institucionales

SGO.PV. Colección de paleontología de vertebrados, Museo Nacional de Historia Natural.

SNGM. Servicio Nacional de Geología y Minería.

Revisión de las propuestas filogenéticas de los titanosaurios

Los titanosaurios son conocidos desde la segunda mitad del siglo 19 con los hallazgos de especies como *Titanosaurus indicus* (Falconer 1868; Lydekker 1877) y *T. blanfordi* (Lydekker 1879) hallados en India; *Macrurosaurus semnus* (Seeley 1869, 1876) hallado en Inglaterra; y *T. madagascarensis* de Madagascar. Pese a ser conocidos hace más de 140 años, la primera tentativa de diagnóstico de los grupos, basado en un elemento vertebral caudal, generó la inclusión desmedida de varios taxa cretácicos en la categoría “titanosaurio”. Así, durante el siglo 20 el notable incremento en el registro de saurópodos cretácicos develó la dificultad taxonómica de esta asignación por cada nuevo espécimen descubierto. De hecho, la especie que fue utilizada para fundar la familia Titanosauridae, *T. indicus*, fue invalidada (Wilson y Upchurch 2003).

Como un intento de clarificar esta situación y formalizar la categoría taxonómica, Bonaparte y Coria (1993) definen cladísticamente a Titanosauria como el grupo que incluyera al ancestro común más reciente de *Andesaurus delgadoi* y *Saltasaurus loricatus* y todos sus descendientes. En este mismo trabajo se generó la separación de dos grupos de titanosaurios, a partir de la presencia o ausencia de articulaciones accesorias hiposfeno-hipantro de las vértebras dorsales y la presencia de vértebras caudales procélicas o anfipláticas. A partir de estos caracteres, se pudieron distinguir las familias Andesauridae (*Andesaurus delgadoi* + *Argentinosaurus huinculensis*) y Titanosauridae (ej.: *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*), esta última con ausencia de hiposfeno-hipantro y con vértebras caudales procélicas. Pese a la formalización de esta categoría taxonómica, aún la inclusión de muchos taxa y el hallazgo de algunos nuevos especímenes que mezclaban rasgos de ambas familias siguió acrecentando dudas sobre la validez de estas definiciones. Posteriormente, Salgado *et al.* (1997) proponen la primera aproximación filogenética para clarificar las relaciones al interior de Titanosauria. Este trabajo mantiene el clado Titanosauria definido con *Andesaurus delgadoi*, pero a diferencia de Bonaparte y Coria (1993) el clado Titanosauridae es definido para incluir al ancestro común más reciente de *Epachthosaurus*, *Malawisaurus*, *Argentinosaurus*, *Trigonosaurus* (Campos *et al.* 2005) (mencionado en estudios anteriores como Titanosauridae indet. DGM “serie B”), *Opisthocoelicaudia*, *Aeolosaurus*, *Alamosaurus*, Saltosaurinae y todos sus descendientes. De esta manera, Titanosauridae incluye a formas tales como *Epachthosaurus sciuttoi* y *Malawisaurus dixeyi* considerados basales en Bonaparte y Coria (1993); mientras que por otra parte *Argentinosaurus* (antes no incluido en esta familia) queda posicionado junto a un clado formado por *Opisthocoelicaudia skarzynski* + *Trigonosaurus* (Titanosaurinae indet. DGM serie B; Powell 1987).

Salgado *et al.* (1997) sustentan la existencia de un nuevo nodo de titanosaurios (nodo 10, no nombrado; Figura 19 p. 25 de estos autores), caracterizado por poseer vértebras posteriores del tronco con láminas prespinales medias formadas bajo la base de las espinas del arco neural, y presencia de coracoides cuadrangulares. Este grupo se divide a su vez en dos clados. Uno de estos compuesto por una rama que incluye al género *Argentinosaurus* y *Trigonosaurus* (Titanosaurinae indet. DGM serie B; Powell, 1987) de América del Sur; *Opisthocoelicaudia* de Asia central, y a *Lirainosaurus* de Europa. Todos ellos comparten la ausencia de láminas diapo-postzigapofisiales en sus vértebras dorsales. Por otro lado, se encuentra un segundo clado formado por los géneros *Aeolosaurus*, *Neuquensaurus* y *Saltasaurus* de América del Sur

y *Alamosaurus* de América del Norte, que se caracterizan por poseer dos sinapomorfias: primera caudal biconvexa y prominencia dorsal sobre la cara inferior de la escápula.

Posteriormente, y a diferencia de Salgado *et al.* (1997), Upchurch (1998; Figura 1) y Curry-Rogers y Forster (2001) incluyen a Opisthocoelicaudia en un nodo compartido con *Saltasaurus* + *Neuquensaurus*, y posicionan a *Alamosaurus* como grupo externo (figura 1; figuras 4 y 5 de estos autores). En una de las propuestas más recientes Wilson (2002) sustenta la monofilia de Opisthocoelicaudiinae (*Alamosaurus* + *Opisthocoelicaudia*; Wilson 2002; Figura 1) y Saltosaurinae (*Saltasaurus* + *Neuquensaurus*) con una distribución de formas Laurásica y Gondwánica para cada clado, respectivamente. Wilson (2002) encuentra un árbol con un IC de 0,66 y un IR de 0,80 y genera un árbol de consenso con la regla de la mayoría del 50%, donde se indica la frecuencia de preservación de los porcentajes de los nodos, siendo el de Opisthocoelicaudiinae y de Saltosaurinae de 86 y 70 %, respectivamente. Mientras que el nodo Saltasauridae, que incluye a ambas subfamilias, es solamente de 51%. Wilson (2002) destaca que la monofilia de los Opisthocoelicaudiinae está basada en caracteres derivados de la cola y de los miembros anteriores, muchos de los cuales son poco informativos (su registro es incompleto) y difíciles de contrastar con otros titanosáuridos. Este autor señala que una mayor resolución filogenética podría obtenerse en la medida que se complete el registro fósil de Saltasauridae en ambos hemisferios.

El punto en el que todos estos estudios filogenéticos concuerdan es que *Saltasaurus* y *Neuquensaurus* representan un nodo estable. Sin embargo, no existe consenso respecto a la posición de los taxa laurásicos Opisthocoelicaudia y *Alamosaurus* como grupo hermano, ya que otros autores (Curry Rogers y Forster 2001) indican que *Opisthocoelicaudia* es más afín a *Saltasaurus* o *Neuquensaurus* que a *Alamosaurus*, o que *Alamosaurus* es a su vez más cercano a *Saltasaurus* y *Neuquensaurus* que a *Opisthocoelicaudia* (Salgado *et al.* 1997). Si bien el análisis de Wilson (2002) corresponde al estudio más recurrentemente citado para establecer filogenias en titanosaurios, es preciso destacar que en éste se incluyen sólo taxa que son de los más completos conocidos. Por lo que la monofilia de la familia Saltasauridae está condicionada a ese hecho.

Upchurch *et al.* (2004) proponen el clado Lithostrotia para incluir al ancestro en común más reciente compartido entre *Malawisaurus dixeyi* y *Saltasaurus loricatus* y todos sus descendientes. De acuerdo a Upchurch *et al.* (2004) “este es diagnosticado por una fuerte procelia de los centros caudales proximales (adquirido convergentemente en *Mamenchisaurus*) y la presencia de fuerte procelia en todas excepto las más distales caudales”. En este trabajo tanto *Nemegtosaurus* como *Quaesitosaurus* son incluidos como Diplodocoidea, es decir, son excluidos de Titanosauria. Por otra parte *Euhelopus* no es considerado un Neosauropoda.

En el más reciente y completo análisis sobre titanosaurios y sus parientes, Curry-Rogers (2005), incluye un listado de 35 taxa de saurópodos con un ingroup de 28 taxa para Titanosauria (figura 1; figura 2.11, de esta autora). Este análisis presenta notables diferencias respecto a la hipótesis planteada por Wilson (2002). Estas diferencias se basan principalmente en la amplitud del clado Saltasauridae. En el análisis de Wilson (2002), *T. colberti* constituye el grupo hermano de Saltasauridae, mientras que un clado formado por *Rapetosaurus* conforma el grupo “2º grupo externo” y luego se ubicaría *Malawisaurus* (Figura 1). En el mismo análisis *Nemegtosaurus*, conocido sólo por restos craneales, puede ser ubicado tanto en Opisthocoelicaudiinae como en un clado aparte junto a *Rapetosaurus*; mientras que *Malawisaurus* estaría definiendo a Titanosauria y el grupo externo a este último clado sería *Euhelopus* (taxón que definiría a Somphospondyli). En uno de los árboles de consenso de Curry-Rogers (2005), obtenido a partir del consenso de Adams (figura 2.11 de esta autora; figura 1), *T. colberti* (= *Isisaurus colberti*) aparece como grupo hermano a Opisthocoelicaudiinae. Mientras que *Malawisaurus* y *Rapetosaurus* aparecen juntos como clado hermano a Saltosaurinae. Así, Saltasauridae sería un clado muy inclusivo, abarcando los taxa considerados por Wilson (2002) como grupos externos. En un árbol de consenso de Adams obtenido de una matriz reducida de taxa, Curry-Rogers (2005: figura 2.13; figura 1) obtiene un árbol con una Saltasauridae similar a la obtenida en su análisis con el número total de taxa (Figura 2.11 de esta autora), donde el clado *Malawisaurus* + *Rapetosaurus* conforman un clado hermano a Saltosaurinae, a diferencia del árbol obtenido anteriormente donde *Quaesitosaurus*, titanosaurio conocido por restos craneales, se posicionaba como grupo hermano a Saltosaurinae en este nuevo arreglo aparece como grupo externo a Saltasauridae. Lo mismo le sucede a *Lirainosaurus* (taxon más afín a Saltosaurinae) y (taxón más cercano a Opisthocoelicaudiinae) que pasan a ser grupo externo a Saltasauridae. Es decir, a partir de un muestreo taxonómico mayor y la inclusión de más taxa, la definición de los ingroups de Titanosauria se vuelve más compleja.

Registro de titanosaurios en Chile

El registro de titanosaurios en Chile es conocido en al menos tres localidades, todas ellas del norte de Chile (Rubilar-Rogers *et al.* 2012). Restos parciales de al menos dos individuos fueron referidos por Casamiquela *et al.* (1969) a *Antarctosaurus wichmannianus* y Titanosauridae indet. provenientes del Cretácico tardío del Monumento Natural de Pichasca en la Región de Coquimbo. No obstante, la naturaleza fragmentaria de tales especímenes no permite una determinación específica referida a *A. wichmannianus* y más recientemente estos materiales fueron referidos tentativamente como Titanosauridae indet. (Rubilar-Rogers 2003). Un fragmento de un húmero fue reportado por Chong (1985) en la localidad de Cerro Algarrobito en la Región de Atacama. Este material fue asignado a un Titanosauridae por Bonaparte (*in* Chong 1985).

Apenas algunos kilómetros más al sur fue recuperado el esqueleto de titanosaurio más completo registrado para Chile. Este espécimen (SNGM-1) es considerado, además, el ejemplar más completo de titanosaurio para el margen Pacífico de América del Sur. Dos especímenes de titanosaurios han sido reportados para los niveles cretácicos del Desierto de Atacama en la Región de Antofagasta (Rubilar-Rogers 2005).

Una tercera localidad, donde fueron hallados huesos largos y de gran tamaño en estratos cretácicos, se encuentra ubicada en Quebrada Pajonales en la cordillera de la Región de Antofagasta. Sin embargo, pese a que un reconocimiento previo (Taquet *in* Salinas *et al.* 1991) los ubicó como pertenecientes a titanosaurios, la falta de caracteres diagnósticos pone en duda esta asignación (Rubilar-Rogers 2003). Huellas de amplia luz de rastro han sido halladas en la cordillera de la Región de Tarapacá (Moreno *et al.* 2000) y en Sierra Moreno, Región de Antofagasta (Rubilar-Rogers y Otero 2008). Estas improntas podrían ser atribuidas al ichnogénero? *Brontopodus* el que se caracteriza por una notable separación entre las huellas debido al gran ángulo formado por la cabeza femoral y el vástago del fémur y que es atribuido a Titanosauriformes (Wilson y Carrano 1999).

Contexto biogeográfico

Desde el Triásico hasta el Jurásico tardío, los dinosaurios tuvieron una distribución Pangeica, es decir, estaban ampliamente distribuidos en el planeta. Hacia la segunda mitad del Cretácico los dinosaurios se diferenciaron notablemente producto de la fractura de los continentes. Este hecho marcó notablemente la posterior evolución de los dinosaurios incluidos los titanosaurios.

Huene (1932) llamó por primera vez la atención acerca de la inusual distribución geográfica de los titanosaurios, haciendo referencia a los hallazgos de estos animales en lugares tan distantes como América del Sur, Europa e India. Desde ese momento diversos autores han especulado de manera implícita o explícita acerca de este patrón de distribución (Gilmore 1946; Bonaparte y Powell 1980; Bonaparte 1984, 1986, 1999; Powell 1986; Lehman 1987; Lucas y Hunt 1989; McIntosh 1990; Sullivan y Lucas 2000; Le Loeuff 1993; 1995). Esta explicación supone que la presencia de Saltosauridae en Laurasia se debe a uno o varios eventos de dispersión independientes ocurridos, a través de corredores terrestres surgidos entre Laurasia y Gondwana, durante el Cretácico. Estas hipótesis dispersalistas encuentran apoyo en trabajos previos que sugieren que el clado Saltosauridae es un grupo parafilético y que los diferentes taxa se reparten entre distintos grupos que contienen tanto formas Laurásicas como Gondwánicas (Salgado *et al.* 1997; Upchurch, 1998; Curry-Rogers y Forster 2001). Las dificultades en establecer las relaciones filogenéticas de los titanosaurios (ver arriba) están fuertemente relacionadas a la complejidad en dilucidar la distribución geográfica de estos animales y por ende se han planteado tantas hipótesis biogeográficas como filogenéticas.

En lo que concierne el continente sudamericano, sin duda, la hipótesis más llamativa es la que considera la existencia de un corredor americano (Bonaparte 1999): a partir del surgimiento de un proto istmo del Panamá durante el Cretácico, hace unos 70 millones de años, habría existido un intercambio faunístico similar al famoso “Gran Intercambio Interamericano” de mamíferos en el Plioceno (5-2 millones de años) propuesto por Simpson (1980), donde migrarían los titanosaurios desde Sudamérica y hadrosáuridos desde Norte América.

A continuación se analiza la posición filogenética de los especímenes de titanosaurios chilenos a partir de dos matrices construidas de manera a enfatizar diferentes aspectos de la evolución de los titanosaurios: una que se enfoca en las relaciones al interior de Titanosauria (Curry-Rogers 2005) y otra diseñada especialmente para evaluar las relaciones filogenéticas de los saurópodos a nivel genérico, incluyendo los Titanosauria (Wilson 2002). A partir de la información filogenética proporcionada por estos análisis se evalúan las implicaciones paleogeográficas de estos hallazgos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los materiales utilizados corresponden a los especímenes SNGM-1: que incluye dos centros de vértebras cervicales, dos arcos neurales de las dorsales anteriores, un arco neural dorsal posterior, dos centros dorsales, húmero derecho, isquion derecho y fémur izquierdo. *Atacamatitan chilensis* (Kellner *et al.* 2011): incluye dos vértebras dorsales medio-posteriores, húmero derecho, fémur derecho, una costilla dorsal y un centro caudal posterior (SGO.PV.961).

CUADRO 1. Lista de taxa de la matriz de Curry-Rogers (2005) indicando el porcentaje de caracteres codificados respecto de los 364 de la base de datos.

Taxa	% caracteres codificados
<i>Camarasaurus</i>	97,8
<i>Brachiosaurus</i>	94,23
<i>Rapetosaurus</i>	90,38
<i>Saltasaurus</i>	65,1
<i>Euhelopus</i>	55,76
<i>Opisthocoelicaudia</i>	54,94
<i>Neuquensaurus</i>	54,12
<i>Alamosaurus</i>	46,7
<i>Malawisaurus</i>	46,42
<i>Ampelosaurus</i>	46,15
<i>Titanosaurus</i>	44,78
<i>Phuwangosaurus</i>	39,56
<i>Magyarosaurus</i>	37,08
<i>Lirainosaurus</i>	33,51
<i>Nemegtosaurus</i>	25,82
<i>Trigonosaurus</i>	23,9
<i>Quaesitosaurus</i>	21,42
<i>Rocasaurus</i>	21,15
SNGM1	18,95
<i>Argentinosaurus</i>	14,83
<i>Aeolosaurus</i>	14,56
<i>Andesaurus</i>	14,56
<i>Antarctosaurus</i>	13,18
<i>Augustinia</i>	10,98
<i>Janenschia</i>	10,98
<i>Aegyptosaurus</i>	10,16
SantaRosaindet.	9,61
<i>Argyrosaurus</i>	8,24
<i>Atacamatitan</i>	7,69
<i>Epacthosaurus</i>	6,86
<i>Paralititan</i>	6,31
<i>Jabalpurindet.</i>	4,67
MalagasyTaxonB	4,39
<i>Jainosaurus</i>	3,84

Para los análisis filogenéticos y comparaciones se utilizaron las matrices de Wilson (2002) y de Curry-Rogers (2005). La primera fue especialmente diseñada para verificar filogenia de saurópodos a nivel de géneros y es la que ha sido ampliamente utilizada en varios trabajos (*e.g.* Harris y Dodson 2004); mientras que la otra es la más completa de las matrices propuestas tanto en número de taxa como en número de caracteres y se centra en las relaciones al interior de Titanosauria. No obstante esta característica convierte a esta última matriz y a las filogenias resultantes en altamente inconsistentes y de bajos valores de soporte. Esto se debe a la gran cantidad de taxa representados por pocos caracteres codificados, más que a una gran proporción de datos perdidos, dada por la parcialidad de los especímenes en general (Wiens 1998, 2003a y b).

En el caso de la matriz de Wilson (2002), tanto la base de datos como su codificación de caracteres no fue alterada, mientras que en el caso de la matriz de Curry-Rogers (2005) se revisaron los caracteres y varios de ellos fueron re-codificados, ya que fueron encontrados notables errores en buena parte de la matriz (apéndice 1). Adicionalmente, en orden de disminuir las politomías y mejorar los valores de soporte, fueron removidos en primer lugar los diplodócidos (grupo externo de *Camarasaurus* + Titanosauriformes considerados no relevantes para este análisis) y posteriormente todos aquellos taxa que tenían menos del 18% del total de los caracteres codificados, como un criterio de seleccionar los titanosaurios a los que se podría tener un buen muestreo anatómico (Cuadro n° 1). El límite inferior fue el porcentaje de caracteres codificados para el más completo de los especímenes chilenos (SNGM-1) ya que la inclusión de este espécimen aporta a una topología con altos valores de consistencia; y por otro lado bajo SNGM-1 aparecen 3 taxa con 14% de caracteres codificados, los que incluidos en análisis preliminares, generaban falta de resolución en los cladogramas resultantes, aumentando el número de árboles posibles, bajando de esta manera sus índices de consistencia y robustez. Además, se llevó a cabo una selección de caracteres informativos, de esa manera, los considerados con bajo índice de consistencia fueron descartados (caracteres con $IC < 0,66$).

Todos estos pasos resultaron en tres matrices: 1) Wilson (2002); 2) de Curry-Rogers (2005) con los caracteres modificados; 3) de Curry-Rogers (2005) con selección de caracteres informativos. Todas estas, con los especímenes chilenos incorporados. Los análisis cladísticos fueron realizados utilizando los programas Paup 4.0 (Swoford 2003) con la aplicación PRAP (Müller 2004) y NONA (Goloboff 1993) con la interface Winclada (Nixon © 1999-2002). Las tres matrices fueron sometidas al análisis de máxima parsimonia con búsqueda heurística (Paup) y parsimonia de Ratchet (Island Hopper – utilizada para grandes matrices en NONA), como criterio de optimización se utilizó bootstrap (Paup) y Jackknife (NONA). Para la obtención de árboles de consenso, se utilizó el consenso estricto en ambos programas. También se utilizó el soporte de Bremer (o índice de decaimiento) con la opción parsimonia de ratchet, para observar la estabilidad de los nodos (PRAP/Paup).

Curry-Rogers (2005) analiza los caracteres utilizados por Wilson (2002) en su revisión de Titanosauria, por lo tanto su matriz es considerada en este análisis como la referencia en la discusión en torno de las relaciones filogenéticas de los especímenes chilenos. Los errores de codificación en la matriz de Curry-Rogers (2005) fueron revisados y re-codificados. En algunos casos fue necesario incluir un tercer estado del carácter para codificar, por ejemplo, SNGM-1 (carácter 144, estado 2; carácter 333, estado 2; carácter 336, estado 3). La matriz con los estados del carácter modificados de Curry-Rogers (2005) y la matriz con la selección de caracteres informativos son presentadas como apéndice.

RESULTADOS

Los resultados obtenidos con búsqueda heurística (Paup) para la matriz de Wilson (2002) incorporando los especímenes chilenos, muestran la inclusión de SNGM1 y *Atacamititan* como litostrotianos no saltasáuridos más afines a Saltosauridae que a *Malawisaurus*. En el árbol de consenso estricto de tres árboles más parsimoniosos (longitud del árbol (LA): 434; índice de consistencia (IC): 0,66; índice de retención (IR): 0,8) ambos especímenes ocupan una posición de grupo externo 1 y 2 a Saltosauridae, siendo *Atacamititan* el 1° taxa hermano. El mismo arreglo con iguales valores de consistencia fueron observados utilizando el análisis de parsimonia de Ratchet (Nona/Winclada). Por otra parte, el análisis de bootstrap (100 réplicas; Figura 2) generó una politomía entre los taxa chilenos, *T. colberti*, Saltosauridae y el clado compuesto por *Rapetosaurus* + *Nemegtosaurus*. Valores mayores a 50 % fueron observados para el clado que incluye todos los taxa anteriormente nombrados más los clados Saltosaurinae, Opisthocoelicaudiinae, Saltosauridae y el nodo *Nemegtosaurus* + *Rapetosaurus*. Por otra parte, los análisis de índice de decaimiento muestran bajos valores ($D=1$, Figura 3) para los nodos que forman al grupo hermano de Saltosaurinae así como de los nodos que separan a este último clado de los taxa de Opisthocoelicaudiinae. Por otra parte, también bajos valores de índice de decaimiento son detectados para los nodos que se sitúan cercanos a Saltosauridae (Figura 3).

Al utilizar la matriz revisada, con codificación de caracteres modificada, de Curry-Rogers (2005) y usando el programa Paup, se obtuvieron, mediante búsqueda heurística, 100 árboles más parsimoniosos (LA: 811; IC: 0,48; IR: 0,44; Figura 4). El consenso estricto (Figura 4) de estos árboles genera una politomía donde SNGM-1 se ubica en un clado politómico más exclusivo junto a *Augustinia*, *Trigonosaurus*, *Nemegtosaurus* y *Rapetosaurus*. Mientras que *Atacamititan* se ubica en otra politomía junto a este úl-

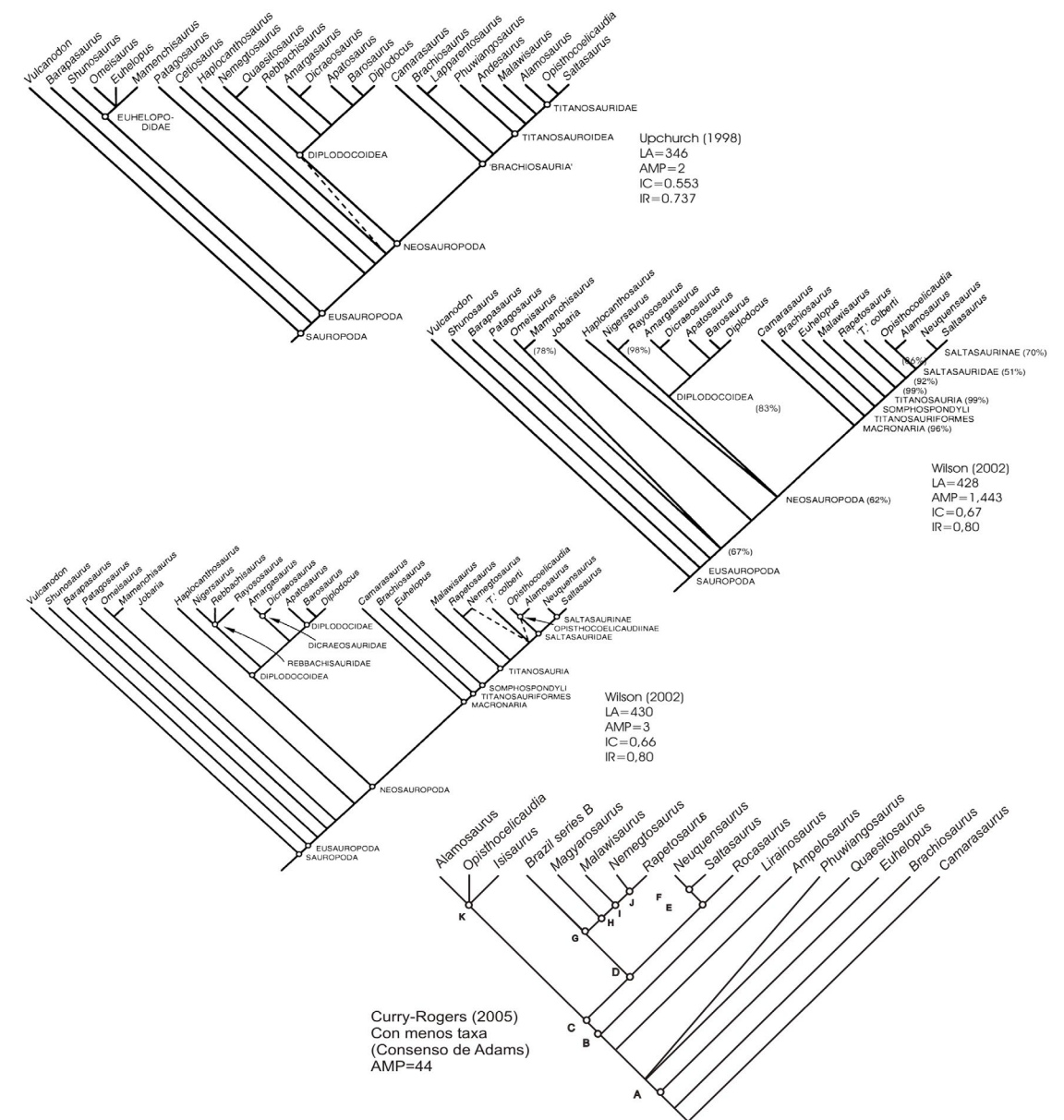


FIGURA 1. Diversas hipótesis filogenéticas propuestas para los grupos más exclusivos de Titanosauria. La descripción de los árboles y sus respectivos autores se encuentran citados en la figura. Nodos destacados del árbol de Curry-Rogers (2005): D) Lithostrotia, F) Saltosaurinae, I) clado no nombrado (ver texto), K) Opisthocoelicaudiinae.

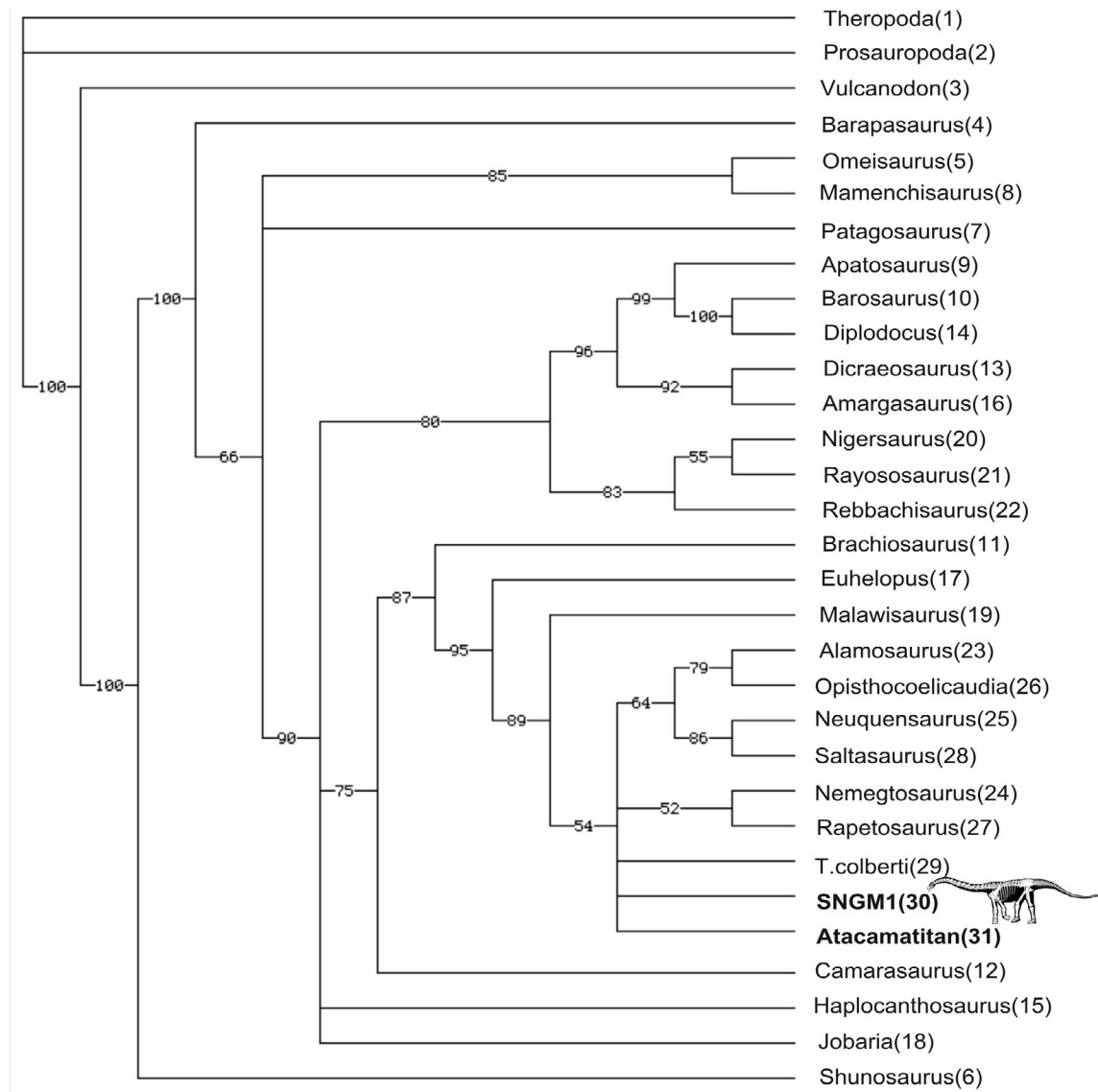


FIGURA 2. Análisis de Bootstrap obtenido de 100 réplicas en Paup para la matriz diseñada para Sauropoda (Wilson, 2002) incluyendo los especímenes chilenos destacados en negrita. Derivado de la topología resultante de 3 AMP (LA: 434, IC: 0,66; IR: 0,8).

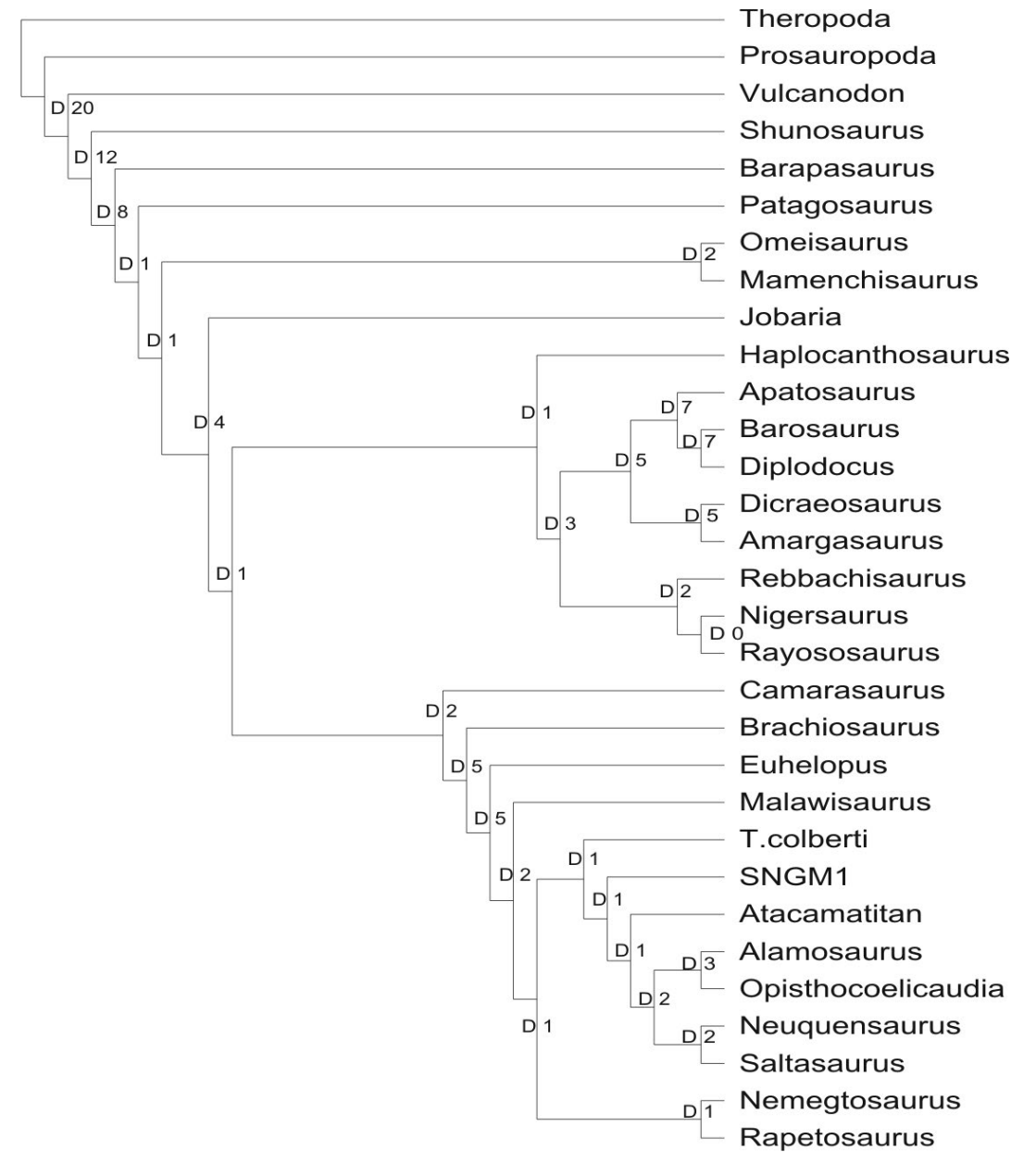


FIGURA 3. Árbol filogenético obtenido utilizando el método de parsimonia de ratchet en el programa Paup (con aplicación PRAP), los números corresponden al índice de decaimiento, o soporte de Bremer. Topología resultante de la matriz modificada de Wilson (2002) (ver Figura 2).

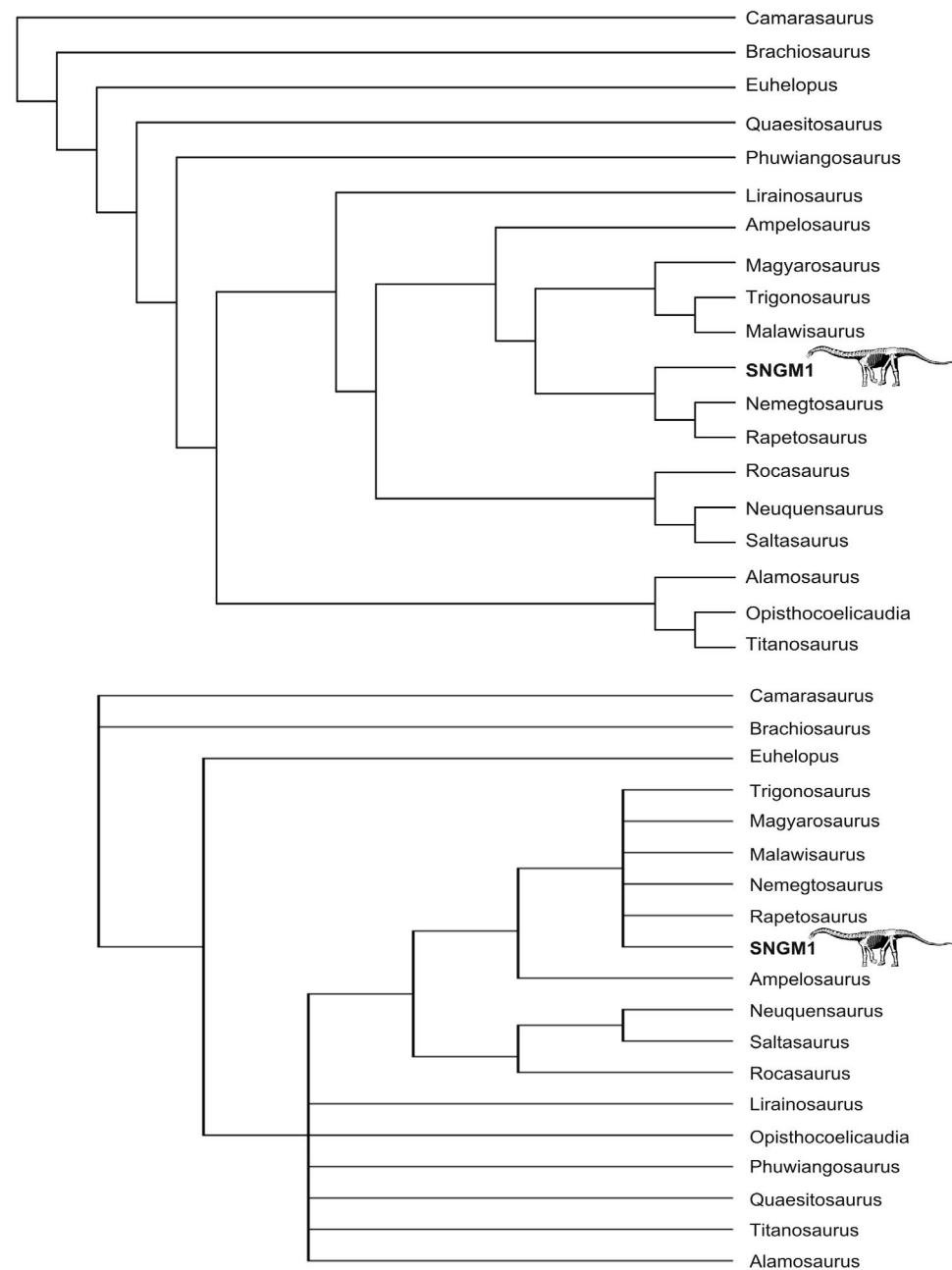


FIGURA 4. Arriba. Uno de los árboles más parsimoniosos obtenidos de la matriz modificada de Curry-Rogers (2005) (AMP: 100, LA: 811, IC: 0,48, IR: 0,44). Abajo. Árbol de consenso estricto. Ambas filogenias fueron obtenidas usando la búsqueda heurística de parsimonia en Paup.

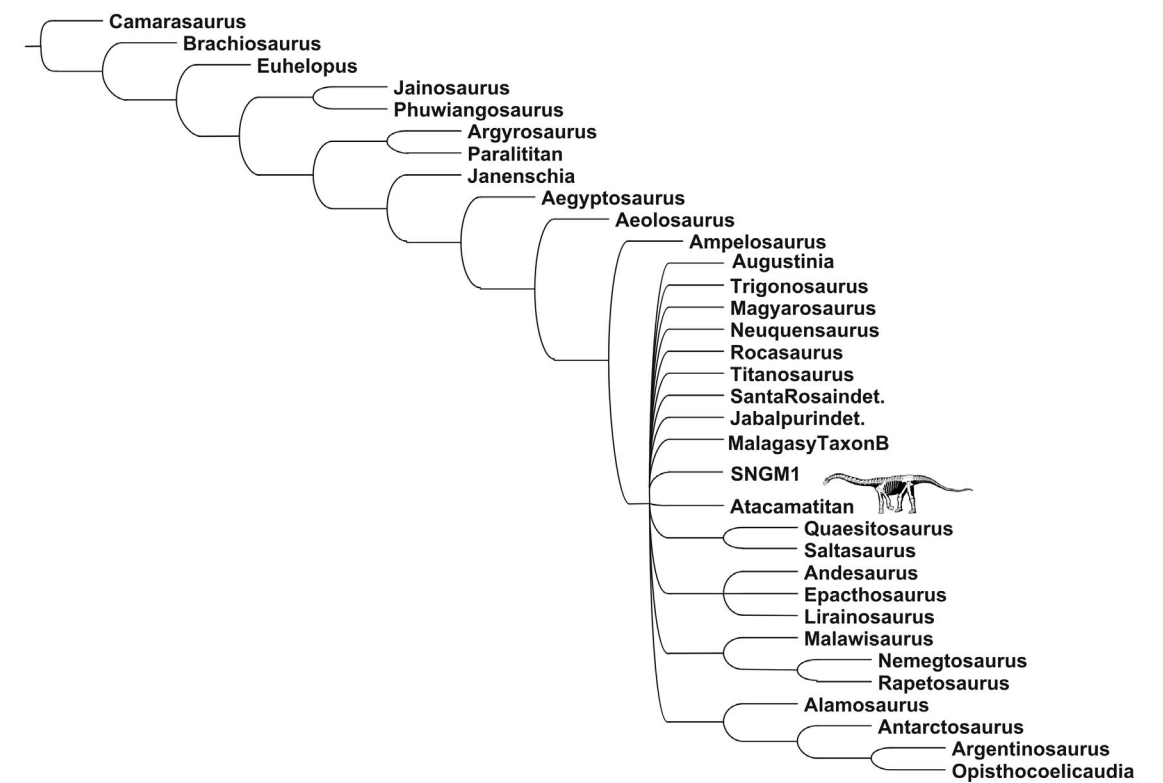


FIGURA 5. Árbol de consenso estricto a partir de 31 AMP (LA: 887; IC: 0,44; IR: 0,34), obtenido a partir de la matriz modificada de Curry Rogers (2005) usando la parsimonia de ratchet en Nona.

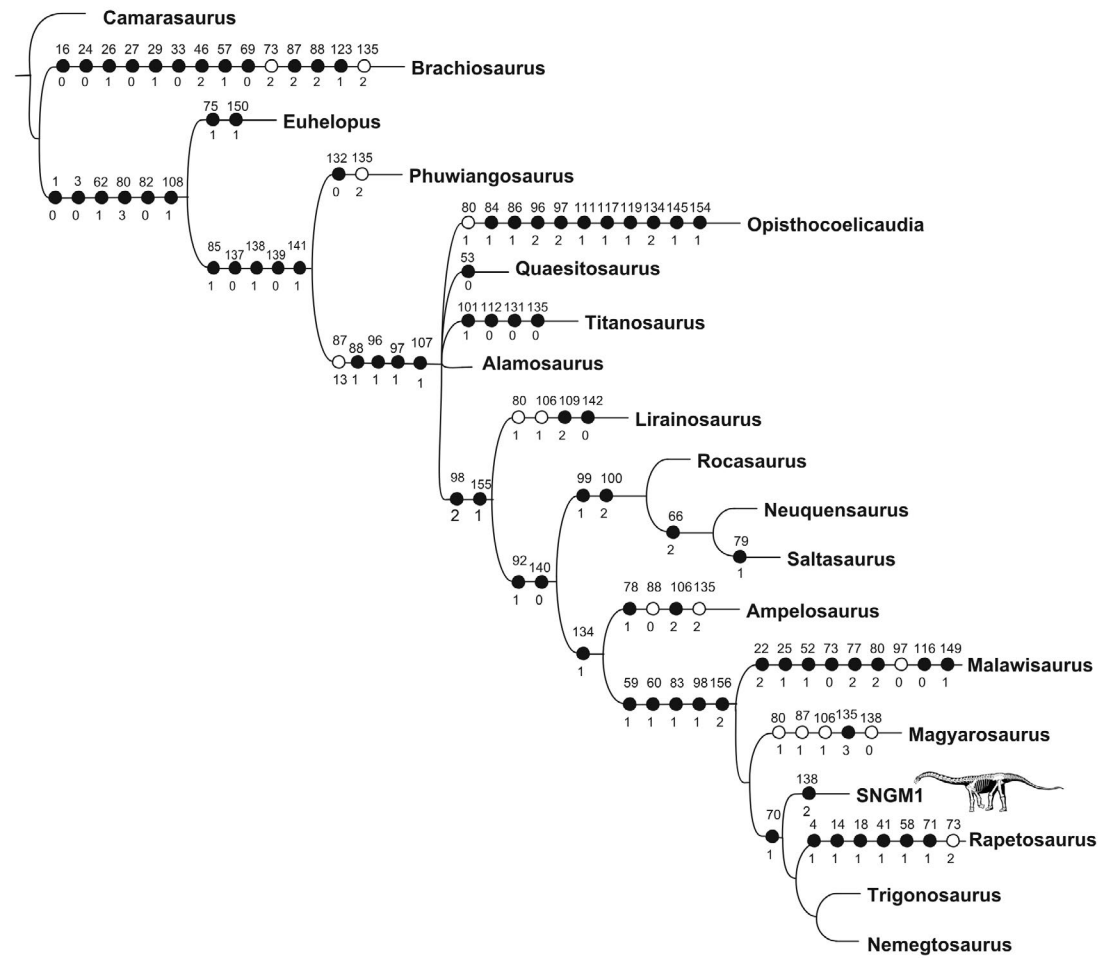


FIGURA 6. Árbol de consenso de 3 AMP (LA: 213, IC: 0,91, IR: 0,84) obtenido a partir de la matriz modificada de Curry Rogers (2005) excluyendo los taxa con menos de 18% de caracteres codificados y empleando la parsimonia de ratchet en Nona.

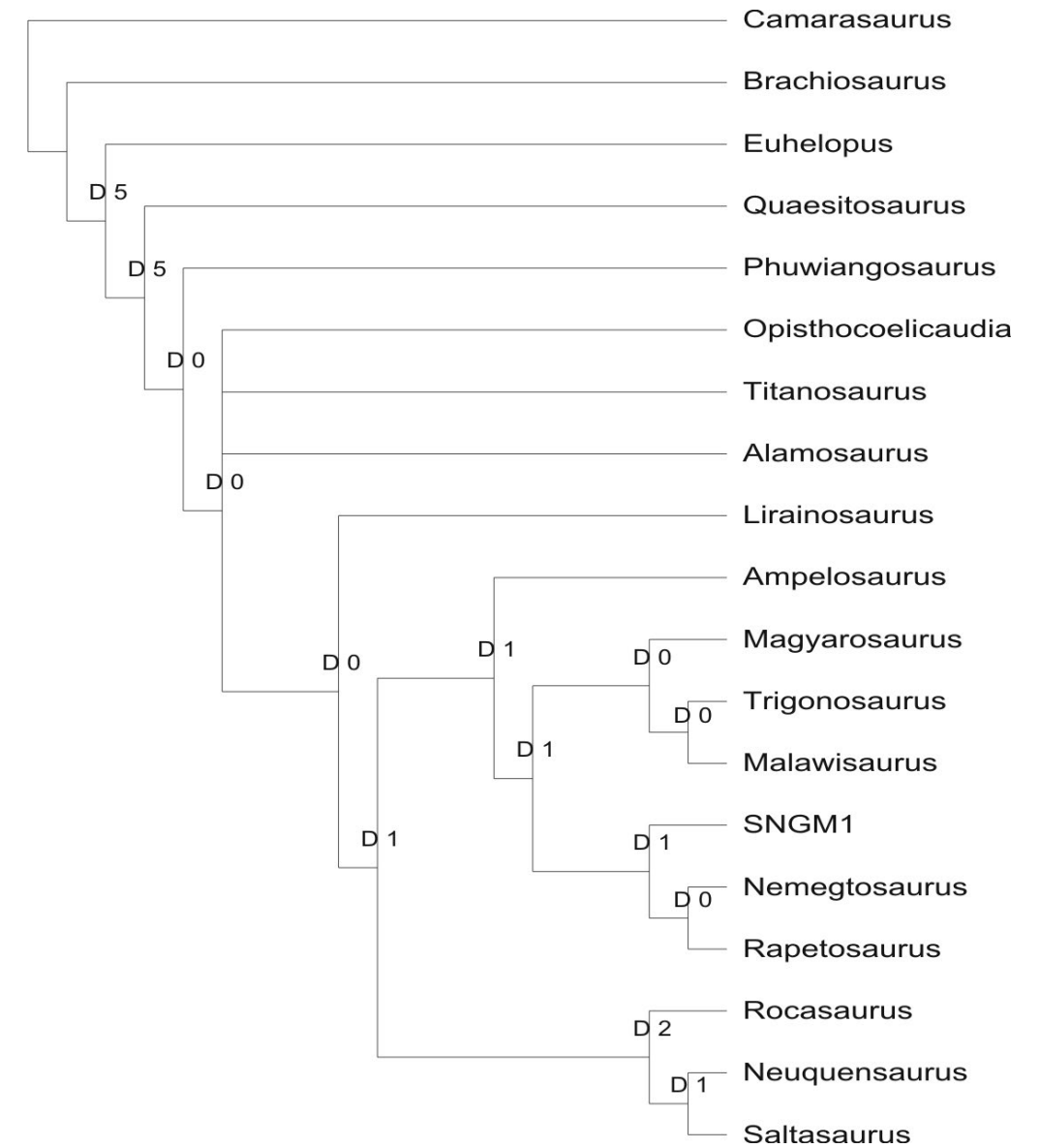


FIGURA 7. Árbol filogenético obtenido utilizando el método de parsimonia de ratchet en el programa Paup (con aplicación PRAP), los números corresponden al índice de decaimiento, o soporte de Bremer. Topología resultante de la matriz modificada de Curry-Rogers (2005).

timo clado, Saltosauridae y los géneros *Epachthosaurus*, *Titanosaurus*, Santa Rosa indet. y Jabalpur indet. Sin embargo, al utilizar la parsimonia de Ratchet con el programa Nona/Winclada se obtuvo un árbol de consenso estricto de 31 árboles (LA: 887; IC: 0,44; IR: 0,34; Figura 5) donde se descompone Saltosauridae y se genera una politomía entre todos los taxa de Saltosaurinae, incluso los taxa chilenos. Sólo los nodos Opisthocoelicaudiinae (incluyendo a *Antarctosaurus* y *Argentinosaurus*), *Epachthosaurus*, *Andesaurus* y *Lirainosaurus*; y *Malawisaurus*, *Rapetosaurus* y *Nemegtosaurus* fueron hallados como clados discretos.

Al utilizar la matriz con remoción de taxa (especímenes que poseían menos del 18% de caracteres codificados) y de caracteres (de valores de índice de consistencia menores a 0,66) se contó con 19 taxa y 156 caracteres. Utilizando Paup (búsqueda heurística) se obtuvieron 100 árboles más parsimoniosos (LA: 210; IC: 0,91 IR: 0,86). El consenso estricto muestra que SNGM-1 se mantiene, en una politomía, en un nodo compartido con *Rapetosaurus*, *Malawisaurus* y *Trigonosaurus* conformando el clado hermano a Saltosaurinae. En apoyo a esta última interpretación, al utilizar los parámetros de Ratchet como análisis de parsimonia, se obtuvieron tres árboles más parsimoniosos (LA: 213; IC: 0,9; IR: 0,84; Figura 6). En esta topología se muestra que en consenso SNGM-1 forma parte del nodo que incluye a *Rapetosaurus* y *Malawisaurus* y *Trigonosaurus* y este clado a su vez conforma el clado hermano a Saltosaurinae. Mientras que Opisthocoelicaudiinae se diluyen en una politomía de sus taxa más el clado anteriormente comentado. El análisis de decaimiento muestra que los nodos que forman estos clados son altamente inestables (D= 0-1, Figura 7) siendo Saltosaurinae sostenida por el nodo más estable (D=2).

DISCUSIÓN

En todos los casos, la matriz de datos exhibe una notable cantidad de datos faltantes. Por mucho tiempo se consideró que la cantidad de datos faltantes era el factor más significativo que obstaculizaba la reconstrucción de la filogenia en fósiles. Sin embargo, en varios trabajos sobre cómo son afectadas las matrices con alta presencia de datos faltantes, Wiens (1998, 2003a, b) demostró que la precisión filogenética, definida como el éxito de un método en reconstruir la verdadera filogenia (Wiens 2003b), era afectada por poseer pocos caracteres codificados, más que demasiadas celdas de missing data. De hecho simulaciones han demostrado que taxa altamente incompletos, de 95 % de missing data, pueden ser reconstruidos con precisión (Wiens, 2003b) si los caracteres codificados son suficientes. En el caso de los titanosaurios chilenos *Atacamatitan* y SNGM-1 anexados a la matriz de 364 caracteres, modificada de Curry-Rogers (2005), están representados con 28 (7,69%) y 72 caracteres (19,78%) respectivamente (La representatividad de cada uno de los otros taxa, medidas en porcentaje de caracteres codificados está resumida en el Cuadro 1). Por otra parte los caracteres codificados para la matriz de Wilson (2002) fueron de 33 (14,10%) para SNGM-1 y 19 (8,11%) para *Atacamatitan*.

Las discrepancias más importantes entre las diferentes topologías resultantes fueron detectadas en torno a la inclusión de estos especímenes en el clado Saltosauridae y a la topología de este clado. En ambos métodos de análisis empleados, tanto la búsqueda heurística en Paup como parsimonia de Ratchet en NONA/Winclada, mostrados en los árboles de consenso estricto (Figura 4, 5 y 6), los taxa externos a Saltosauridae están representados por los mismos especímenes: *Ampelosaurus*, *Janenschia*, *Aeolosaurus*, *Aegyptosaurus*, *Paralititan*, *Argyrosaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Jainosaurus* y *Euhelopus*. El clado Saltosauridae estaría compuesto por: *Augustinia*, *Trigonosaurus*, *Magyarosaurus*, *Neuquensaurus*, *Quaesitosaurus*, *Rocasaurus*, *Saltasaurus*, *Titanosaurus*, Santa Rosa indet., Jabalpur indet., Malagasy Taxon B, SNGM-1, *Epachthosaurus*, *Andesaurus*, *Lirainosaurus*, *Malawisaurus*, *Nemegtosaurus*, *Rapetosaurus*, *Alamosaurus*, *Antarctosaurus*, *Argentinosaurus*, *Opisthocoelicaudia*. Tales taxa con la excepción de *Andesaurus*, *Aegyptosaurus* y *Ampelosaurus* son los mismos encontrados por Curry-Rogers (2005) para Saltosauridae en el árbol de consenso de Adams (Curry-Rogers 2005-Figura 2.11). Las diferencias entre ambas topologías halladas están dadas por la sustitución en el árbol de consenso de ratchet por una gran politomía entre los taxa de Saltosaurinae, los especímenes chilenos, *Trigonosaurus*, *Augustinia*, *Titanosaurus* y *Quaesitosaurus* (Figura 5).

Los índices de consistencia y valores de soportes obtenidos de las topologías de la matriz de Wilson (2002), si bien sugieren más robustez, no son representativos de la diversidad de titanosaurios y tiene como problema de fondo lo incompleto de sus especímenes, por lo que Wilson (2002) sólo intentó posicionar filogenéticamente los especímenes más completos en el contexto de los Sauropoda. El trabajo de Curry-Rogers

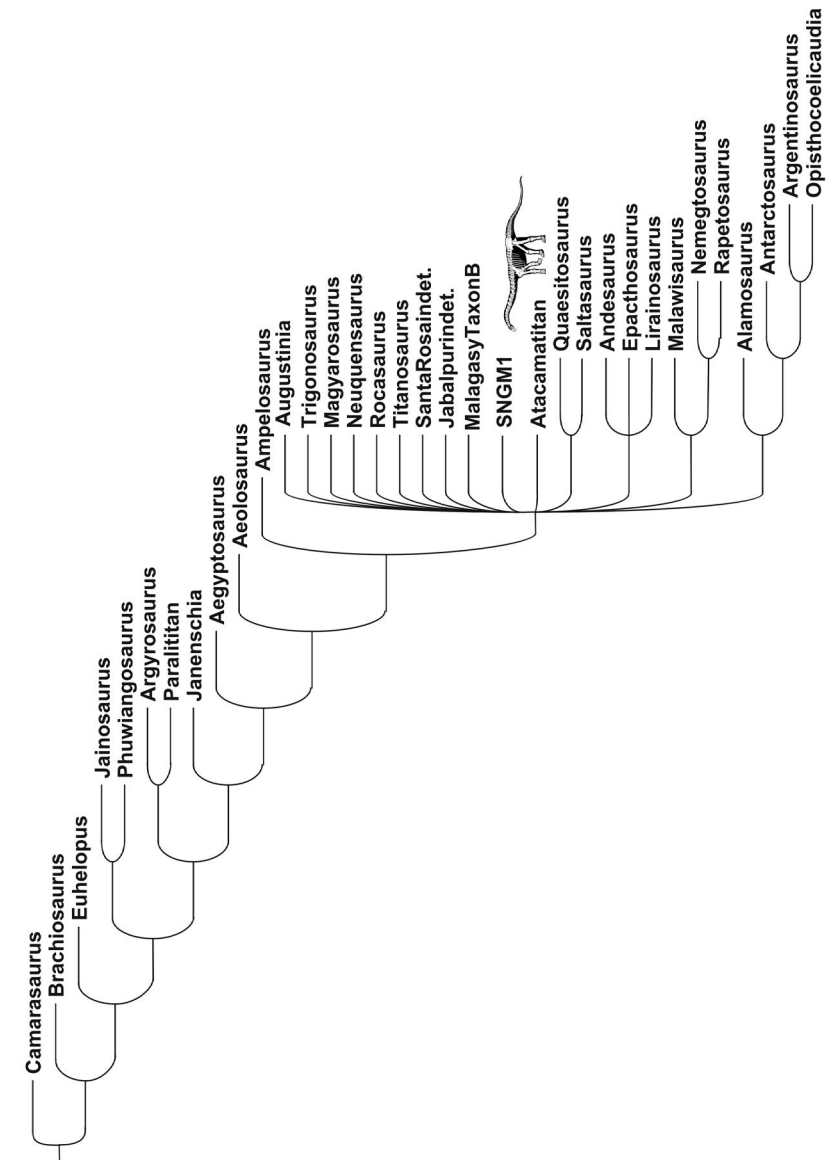


FIGURA 8. Árbol que indica la tendencia de reducción del tamaño en titanosaurios indicado con G en blanco mientras que G oscura indica tamaño grande, siguiendo el mismo método de Jianu y Weishampel (1999).

(2005), pese a tener menores niveles de soporte es una muestra más representativa de la problemática de los titanosaurios. En el punto en que ambos análisis concuerdan es respecto a la monofilia de Saltosauridae y sus subfamilias Opisthocoelicaudiinae y Saltosaurinae. El desacuerdo entre ambas está en la inconsistencia de la definición original del clado Lithostrotia (sensu Wilson 2002) y la inclusión de formas consideradas no saltasáuridos, por ejemplo *Rapetosaurus*, *Malawisaurus* en Wilson (2002). En el presente análisis estos taxa, junto a los especímenes chilenos, se muestran en un clado hermano a Saltosaurinae. A partir de un mayor muestreo taxonómico y por ende la inclusión de varios especímenes incompletos la composición del clado Saltosauridae se ve notablemente alterado. La subfamilia Opisthocoelicaudiinae definida por Wilson (2002) también aparece como parafilética en el consenso estricto. Curry-Rogers (2005) concuerda con incluir a *Malawisaurus* como titanosaurio derivado y sustenta la monofilia de un clado, no nombrado, que incluye a *Malawisaurus*, *Nemegtosaurus* y *Rapetosaurus* (Figura 1). El grueso de la discusión de las relaciones filogenéticas entre ambas hipótesis está dado en torno de este clado no nombrado. Así en los diferentes análisis es posible advertir la inclusión en mayor o menor grado de *Atacamaitan*, SNGM-1, *Trigonosaurus*, *Ampelosaurus* y *Magyarosaurus*. Es interesante notar que las formas afines a este clado han sido incluidas en discusiones respecto de su condición de enanos o gráciles e.g. *Magyarosaurus*, *Ampelosaurus*, SNGM-1, *Atacamaitan* y *Rapetosaurus* (Jianu y Weishampel 1999; Curry-Rogers y Forster 2001). Esta información es interesante ya que estos caracteres podrían estar reflejando una tendencia a la disminución del tamaño del linaje (Figura 8). El clado hermano a Saltosaurinae y este nodo sin nombre tiene como nodo ancestral a los Opisthocoelicaudiinae, los que incluyen titanosaurios de gran tamaño entre ellos a *Argentinosaurus*, considerado el titanosaurio más grande (tamaños estimados en 40 m de largo). Estos antecedentes permiten sustentar el reconocimiento de un clado que incluye a *Malawisaurus* y *Rapetosaurus* (Figs. 6 y 7) al cual esta relacionado SNGM-1.

El clado Lithostrotia, fue definido originalmente para incluir al ancestro en común más reciente compartido entre *Saltosaurus* y *Malawisaurus* y todos sus descendientes (Upchurch *et al.* 2004), en estos se incluía a otros titanosaurios derivados tales como *Opisthocoelicaudia* y *Alamosaurus*. Curry-Rogers (2005) considera a este clado como monofilético, en una diferente configuración, ya que tanto *Malawisaurus* como *Saltosaurus* están contenidos en un clado hermano a Opisthocoelicaudiinae, validando su monofilia. Sin embargo, en el presente análisis el índice de decaimiento observado en las topologías resultantes muestran que los nodos se colapsan fácilmente ($D=0-1$), y reaparece el clado Lithostrotia con su designación original.

Contexto biogeográfico

En torno de las relaciones biogeográficas se puede señalar que no existe un patrón notorio de vicarianza en las topologías resultantes. Los taxa observados, agrupados en formas de Laurasia y Gondwana presentan más bien un patrón de alternancia en cuanto a su distribución, llamada distribución en forma de peineta. Tal forma de distribución puede ser explicada por fenómenos de constante migración entre puntos geográficos disímiles (Figura 9). Tal caso es expuesto para los Ceratopsia (Serenó 1999) en donde pude verse la alternancia de distribución de taxa asiáticos y norteamericanos. Sin embargo, es difícil establecer los puntos de origen de esta alternancia ya que la mayor parte de los clados basales son de distribución pangeica o de edad jurásica o Cretácica Inferior (e.g., *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*). Respecto a la discusión en torno de las diferentes hipótesis biogeográficas se puede señalar un caso puntual que afecta al clado a Opisthocoelicaudiinae, nodo que presenta a un taxón gondwánico (*Titanosaurus*) como taxón hermano, y un ingroup compuesto de dos taxa gondwánicos (*Argentinosaurus* y *Antarctosaurus*) y dos laurásicos (*Opisthocoelicaudia* y *Alamosaurus*). Esta distribución parece ser explicada por un evento de dispersión desde Gondwana hacia Laurasia. Esta hipótesis de distribución, contenida en la discusión introductoria, ha sido ampliamente defendida por Bonaparte (1984, 1986, 1999). En el contexto de la hipótesis del corredor americano es necesario validar la conexión entre las Américas en el Cretácico, ya que es un hecho conocido que estuvieron aisladas hasta el Plioceno, con el levantamiento de la cordillera de los Andes y el alineamiento de las placas de Cocos y Caribeña (Iturralde-Vinent y Gahagan 2002).

Sin embargo, en el Cretácico, la conectividad se debió al surgimiento de una variedad de elementos geográficos, como archipiélagos de islas volcánicas (Iturralde-Vinent y Gahagan 2002), desde el inicio del Cretácico y hasta el final del Eoceno (entre 135 y 35 millones de años).

La geología caribeña es de las más complejas, con una cantidad de eventos en todos los tiempos (Bachmann 2001). Los datos geológicos indican que entre las Américas hubo un importante movimien-

to tectónico que modificó notablemente la geografía del proto caribe, en especial por el desplazamiento del bloque de Chortis. El bloque de Chortis ha sido reconocido como una porción emigrante de la placa Norteamericana derivada hacia el lado pacífico por alteración en la dirección del movimiento de la placa del Pacífico contra las placas Farallón y Norteamericana. Malfait y Dinkleman (1972) ubican este desplazamiento en el Cenozoico, pero Gose y Swartz (1977) y Pindell y Barrett (1990) ubicaron su origen en el Cretácico. Datos paleomagnéticos del Cretácico “medio” y el Paleógeno temprano, muestran al bloque de Chortis experimentando una destacable serie de rotaciones y movimientos (Gose 1985; Gose y Swartz 1977). Gose (1985) posicionó este bloque, en el Cretácico Superior, adyacente al sur de México y Guatemala. Las paleoreconstrucciones de la posición de las placas, de Anderson y Schmidt (1983), indican que el bloque de Chortis estuvo perfectamente situado para servir de puente terrestre entre Norte y Sur América a partir del Cenomaniano. Posiblemente la datación de esta conexión esté descontinuada, especulando la existencia del puente hasta avanzado el Cretácico, tal vez hasta el Campaniano-Maastrichtiano.

CONCLUSIONES

Los especímenes de titanosaurios de Chile, SNGM-1 y *Atacamaitan*, pese a ser, por el momento, especímenes incompletos, están lo suficientemente bien representados como para ser incluidos en un análisis filogenético.

Los clados Lithostrotia, Saltosauridae, Opisthocoelicaudiinae y Saltosaurinae son grupos monofiléticos aunque, con la excepción de Saltosaurinae, presenten otro arreglo de taxa.

El clado Lithostrotia es el nodo más resuelto para agrupar a titanosaurios derivados. Adicionalmente, es posible reconocer algún grado de sobreposición y equivalencia con Saltosauridae, por lo que ambas definiciones (*sensu stricto*) deben ser revisadas.

SNGM-1 y *Atacamaitan* son considerados Lithostrotia en ambos conjuntos de datos así como en los análisis de soporte y consistencia empleados en las topologías resultantes.

En un contexto paleogeográfico, es difícil establecer un patrón vicariante para la mayoría de los clados de titanosaurios, siendo al parecer de tipo dispersiva. En el caso puntual de Opisthocoelicaudiinae, titanosaurios derivados incluidos en un clado cuyo outgroup es gondwánico y dos de los cuatro taxa que componen este clado son laurásicos, permite argumentar una dispersión en sentido de Gondwana-Laurasia durante el Cretácico Tardío. Tal interpretación es consistente con evidencias de un posible corredor entre las Américas durante la última parte del periodo Cretácico.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (Conicyt) por el financiamiento en diferentes etapas de esta investigación. A Alexander Vargas, Marco Méndez y Alberto Veloso, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, por la revisión crítica de este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BACHMANN, R.
2001 The Caribbean plate and the question of its formation. Institute of Geology, University of Mining and Technology Freiberg. <http://www.fiu/orgs/caribgeol>
- BONAPARTE, J.F. y R.A. CORIA
1993 Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30: 271-282.
- BONAPARTE, J.F. y J.E. POWELL
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.
- CAMPOS, D.A., A.W.A. KELLNER, R.J. BERTINI y R.M. SANTUCCI
2005 On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional* 63(3): 565-593.
- CASAMIQUELA, R.M., J. CORVALÁN y F. FRANQUESA
1969 Hallazgo de dinosaurios en el Cretácico Superior de Chile. Su importancia cronológica - estratigráfica. Instituto

- de Investigaciones Geológicas, Boletín 25: 1-31.
- CHONG, G.
1985 Hallazgo de restos óseos de dinosaurios en la Formación Hornitos, Tercera Región (Atacama, Chile). In IV Congreso Geológico Chileno, 1: 152-159.
- CURRY-ROGERS, K.A.
2005 Titanosauria: a phylogenetic overview. In K. Curry Rogers y J. Wilson (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* pp. 50-103.
- CURRY-ROGERS, K.A. y C.A. FORSTER
2001 The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature* 412: 530-533.
- FALCONER, H.
1868 Memorandum on two remarkable vertebrae sent by Dr. Oldham from Jubbulpore-Spilsbury bed. In: *Paleontological Memoirs and Notes of the Late Hugh Falconer*, Vol. I: 418-419.
- GILMORE, C.W.
1946 Reptilian fauna of the North Horn Formation. *United States Geological Survey* 210: 1-15.
- HARRIS, J.D. y P. Dodson
2004 A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Paleontologica Polonica* 49(2): 197-210.
- KELLNER, A.W.A., D. RUBILAR-ROGERS, A. VARGAS y M. SUÁREZ
2011 A new titanosaur sauropod from the cretaceous of Atacama Desert, Chile. *Proceedings of the Third Gondwanan Dinosaurs Symposium. Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83(1): 211-219.
- LYDEKKER, R.
1877 Notices of a new and other Vertebrata from Indian Tertiary and Secondary rocks. *Records of the Geological Society of India* 10: 30-43.
- LYDEKKER, R.
1879 Indian Pre-Tertiary Vertebrata. Part 3. Fósil Reptilia and Batrachia. *Paleontol. Indica* I: 1-36.
- MARTIN, V., E. BUFFETAUT y V. SUTEETHOR
1994 A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic to Early Cretaceous) of north-eastern Thailand; *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 391: 125-132.
- MCINTOSH, J.S.
1990 Sauropoda. In D. Weishampel, P. Dobson y H. Osmolska (eds.), *The Dinosauria*. Pp. 345-401.
- MORENO, K., D. RUBILAR y N. BLANCO
2000 Icnitas de dinosaurios de la Formación Chacarilla, I y II Región, norte de Chile. *Ameghiniana*, Suplemento 37(4): 30R.
- MÜLLER, K.
2004 PRAP - calculation of Bremer support for large data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 780-782.
- RUBILAR-ROGERS, D.
2003 Registro de dinosaurios en Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 52: 137-150.
- RUBILAR-ROGERS, D.
2005 Titanosauriformes remains from Quebrada Cortadera (Tolar Formation, Upper Cretaceous), Atacama Desert, Chile. *XXI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, Plaza Huincul, p. 38.
- RUBILAR-ROGERS, D. y R. OTERO
2008 Reporte de un nuevo yacimiento con icnitas de dinosaurios (Theropoda-Sauropoda) en el Desierto de Atacama. *Actas I Simposio Paleontología en Chile* p. 87-90.
- RUBILAR-ROGERS, D., R. OTERO, R. YURY-YAÑEZ, A. VARGAS, C. GUTSTEIN
2012 An overview of the dinosaurs fossil record from Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 37:242-255.
- SALGADO, L., R. CORIA y J. CALVO
1997 Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- SALINAS, P., P. SEPÚLVEDA y L.G. MARSHALL
1991 Hallazgo de restos óseos de dinosaurios (saurópodos), en la Formación Pajonales (Cretácico Superior) Sierra de Almeyda, II Región de Antofagasta, Chile: implicancia cronológica. In VI Congreso Geológico Chileno 1: 534-537.
- SEELEY, H.G.
1869 Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia, from the Secondary system of strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge, Cambridge 143 pp.
- SEELEY, H.G.
1876 On *Macrurosaurus semnus* (Seeley), a long-tailed animal with procoelus vertebrae from the Cambridge Upper Greensand, preserved in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. *Q. J. Geol. Soc. London* 32: 440-444.

- SERENO, P.C.
1999 The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137-2147.
- SIMPSON, G.G.
1980 Splendid isolation, the curious history of Southamerican mammals. *Yale University Press*, New Haven, Connecticut. 266 pp.
- SWOFFORD, D.L.
2003 Paup* phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), Version 4.0. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- UPCHURCH, P.
1998 The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, Vol. 124, p. 43-103.
- UPCHURCH, P., P.M. BARRET y P. DODSON
2004 Sauropoda. In Weishampel, D.B.; Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.) *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley p. 259-322.
- WIENS, J.J.
1998 Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy? *Syst. Biol.* 47(4): 625-640.
- WIENS, J.J.
2003a Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Syst. Biol.* 52 (4): 528-538.
- WIENS, J.J.
2003b Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem? *The Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 297-310.
- WILSON, J.
2002 Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136(2): 217-276.
- WILSON, J. y M.T. Carrano
1999 Titanosaur locomotion and the origin of "wide-gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25: 252-267.

Recibido: 31-jul-2012; Aceptado: 05-sep-2012