



Un basicráneo de titanosaurio (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior del norte de Patagonia: descripción y aportes al conocimiento del oído interno de los dinosaurios

Ariana PAULINA-CARABAJAL¹ y Leonardo SALGADO²

Abstract. A TITANOSAUR (DINOSAURIA, SAUROPODA) BRAINCASE FROM THE UPPER CRETACEOUS OF NORTH PATAGONIA: DESCRIPTION AND CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE DINOSAUR INNER EAR. The braincase of a sauropod dinosaur from the Upper Cretaceous of Río Negro, Argentina, is described. The material is assigned to the clade Titanosauria and some characters that resemble the condition present in the genus *Antarctosaurus* such as the presence of short and wide frontals and parietals, supraoccipital knob lacking a medial groove, reduced and dorsally exposed supratemporal fenestrae, frontals fused on the midline, and a single interfrontal medial knob are discussed. These characters are not diagnostic and they can be found in other titanosaurs such as *Rapetosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Saltasaurus* and *Bonatitan*. The braincase, although incomplete, is well preserved, allowing the examination of certain delicate internal structures like the inner ear, which has been exposed through bone fractures. The titanosaurian inner ear is described here for the first time: it is morphologically similar to that of other sauropods such as *Diplodocus* and *Brachiosaurus*, mainly in the spatial disposition of the semicircular canals, although showing a proportionally more robust lagena. The angle between the planes on which the anterior and posterior semicircular canals lie is greater than 90°, as in other herbivorous dinosaurs, and different from the theropod *Allosaurus*, where that angle is smaller.

Resumen. Se describe el basicráneo de un dinosaurio saurópodo, proveniente del Cretácico Superior de Río Negro, Argentina. El material se asigna al clado Titanosauria, y se discuten algunos caracteres que recuerdan la condición presente en el género *Antarctosaurus* tales como frontales y parietales cortos y anchos, protuberancia supraoccipital sin un surco medial, fenestra supratemporal reducida y orientada dorsalmente, frontales fusionados en la línea media y presencia de una sola prominencia medial interfrontal. Estos caracteres no son diagnósticos y se encuentran en otros titanosaurios como *Rapetosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Saltasaurus* y *Bonatitan*. El basicráneo, aunque incompleto, está bien preservado permitiendo el examen de ciertas estructuras internas delicadas, como el oído interno que ha quedado expuesto a través de fracturas. El oído interno de un titanosaurio es aquí descrito por primera vez; éste es morfológicamente similar al de otros saurópodos como *Diplodocus* y *Brachiosaurus*, principalmente en la disposición espacial de los canales semicirculares, aunque presentando una lagena proporcionalmente más robusta. El ángulo entre los planos sobre los que se ubican los canales semicirculares anterior y posterior es mayor a 90°, como en otros dinosaurios herbívoros, y distinto al terópodo *Allosaurus*, donde dicho ángulo es mucho menor.

Key words. Titanosauria. Braincase. Inner ear. Upper Cretaceous. Patagonia.

Palabras clave. Titanosauria. Basicráneo. Oído interno. Cretácico Superior. Patagonia.

Introducción

Los restos craneanos de saurópodos titanosaurios son muy escasos; sólo se conocen cráneos relativamente completos en *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski (Nowinski, 1971; Wilson, 2005), *Quaesitosaurus orientalis* Kurzanov y Bannikov

(Kurzanov y Bannikov, 1983), ambos de la Formación Nemegt, Cretácico Superior de Mongolia, y *Rapetosaurus krausei* Curry Rogers y Forster, de la Formación Maevarano, Cretácico Superior de Madagascar (Curry Rogers y Forster, 2001, 2004).

En Argentina, Huene (1929) describió los restos craneanos de *Antarctosaurus wichmannianus* Huene, provenientes de la Formación Anacleto, Cretácico Superior de la provincia de Río Negro. Desde entonces, hasta la publicación del estudio de *Saltasaurus lorricatus* (Formación Lecho, Cretácico Superior de la provincia de Salta) (Powell, 1992, 2003), el reciente estudio de *Bonatitan reigi* (Formación Allen, Cretácico Superior de la provincia de Río Negro)

¹CONICET. Museo Carmen Funes. Av. Córdoba 55, 8318 Plaza Huincul, Neuquén. premjisaurus@yahoo.com.ar

²CONICET. Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, 8300 Neuquén, Argentina. lsalgado@uncoma.edu.ar

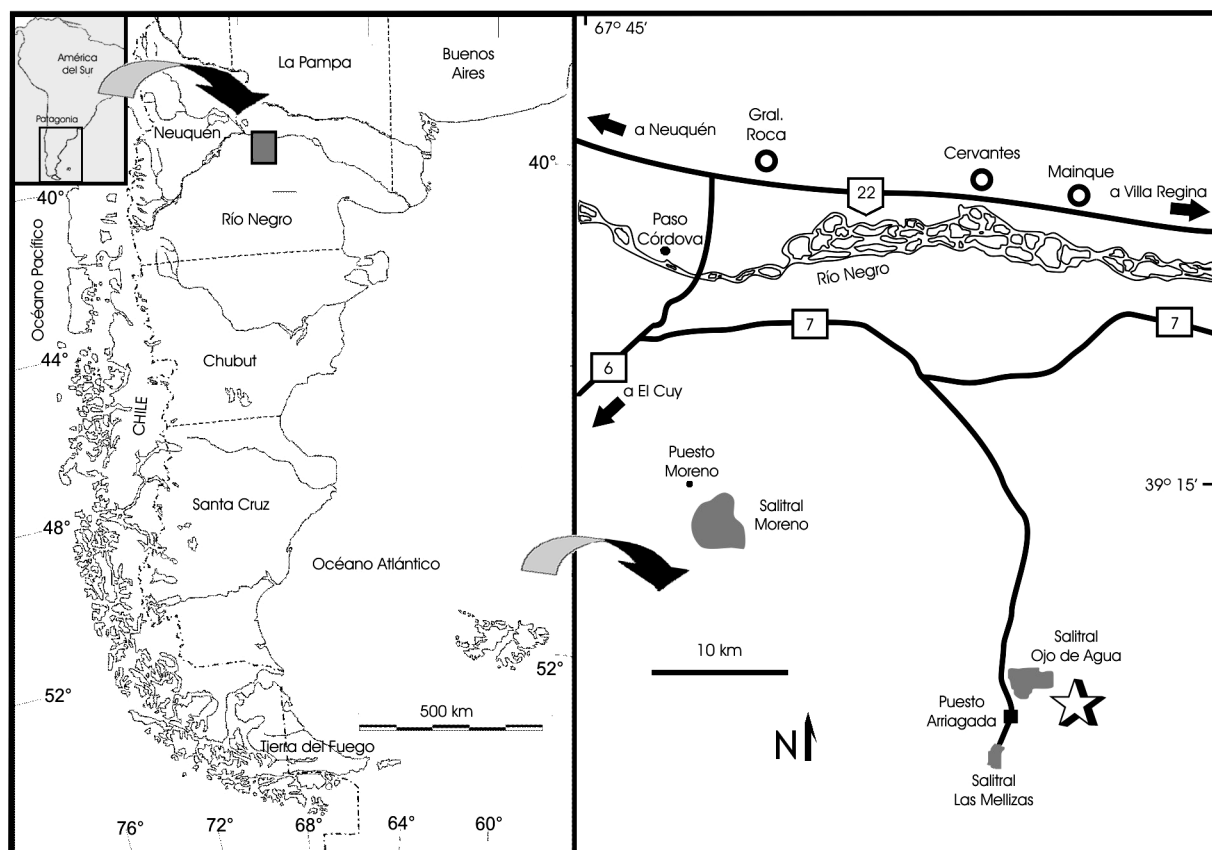


Figura 1. Mapa de ubicación de Salitral Ojo de Agua / location Map of Salitral Ojo de Agua.

(Martinelli y Forasiepi, 2004), y un par de ejemplares someramente comunicados en reuniones científicas (Coria y Salgado, 1999; Calvo y González Riga, 2004), virtualmente no hubo nuevos aportes al conocimiento de la anatomía craneana de los titanosaurios.

En la presente contribución se describe un basicráneo aislado hallado en la localidad de Salitral Ojo de Agua, en el noroeste de la Provincia de Río Negro, Argentina (figura 1), del cual ha podido obtenerse, por primera vez para un titanosaurio, un molde del oído interno (Paulina-Carabajal, 2005). Entendemos que este material, si bien fragmentario, posee un valor especial, teniendo en cuenta la relativa escasez de restos similares.

Abreviaturas institucionales. FMNH PR, Field Museum of Natural History, Chicago; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Colección Río Negro; PVL: Instituto Miguel Lillo, Tucumán; MCF-PVPH: Museo Carmen Funes, Plaza Huincul, Neuquén; MGPIFD-GR: Museo de Geología y Paleontología del Instituto de Formación Docente Continua de General Roca (Río Negro); MPCA: Museo Provincial "Carlos Ameghino", Cipolletti, Río Negro; Z.Pal., Palaeozoological Institute of the Polish Academy of Sciences, Warsaw.

Paleontología sistemática

SAURISCHIA Seeley, 1888

AMEGHINIANA 44 (1), 2007

SAUROPODA Marsh, 1878
TITANOSAURIA Bonaparte y Coria, 1993

Titanosauria indet.
Figuras 2, 3

Materiales. MGPIFD-GR 118, basicráneo que conserva la región occipital, el techo craneano (parietales y frontales casi completos), paredes laterales (complejo orbitosfenoides-laterosfenoides, proótico), y parte del complejo basiesfenoides-presfenoides. MCF-PVPH-728, molde interno de látex del oído interno obtenido a partir del ejemplar MGPIFD-GR 118, en el cual puede observarse el laberinto óseo con los tres canales semicirculares (anterior, lateral y posterior), vestíbulo y lagena.

Localidad y horizonte. Salitral Ojo de Agua, Provincia de Río Negro, Argentina. Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) (Andreis *et al.*, 1974).

Descripción

Aunque la preservación del material es buena y se puede identificar la totalidad de los elementos óseos que lo componen, el basicráneo está incompleto debido a la ruptura de algunas estructuras, tales como los bordes anteriores del frontal, el sector posterodorsal de ambos parietales, el sector distal de los

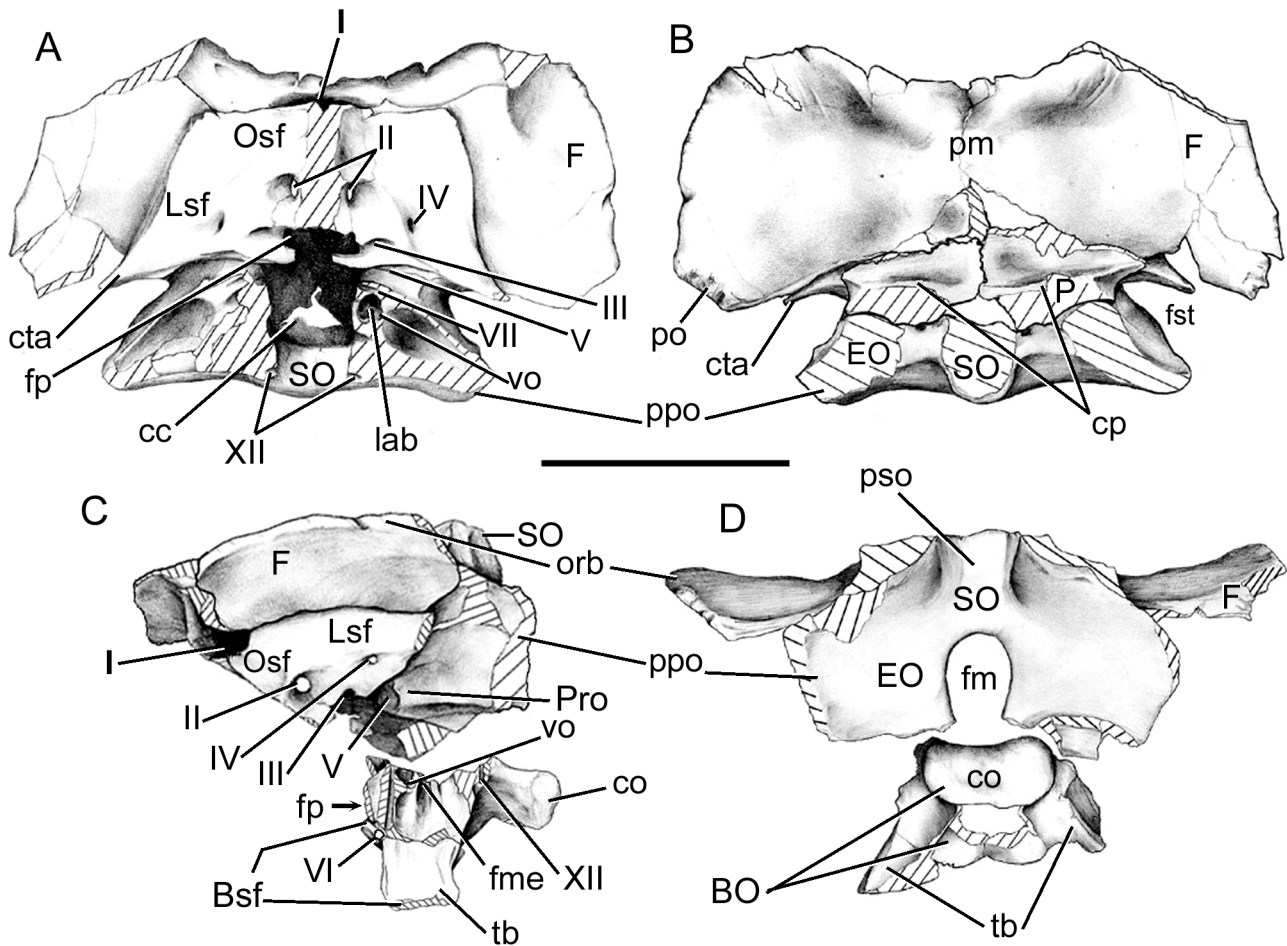


Figura 2. Basicráneo de titanosaurio (MGPIFD-GR 118). **A**, vista ventral en la que se ha removido el piso; **B**, vista dorsal; **C**, vista lateral izquierda; **D**, vista posterior. Escala: 10 cm / titanosaurian braincase (MGP-GR 118). **A**, ventral view, in which the floor has been removed; **B**, dorsal view; **C**, left lateral side; **D**, posterior view. Scale bar: 10 cm. **Abreviaturas:** orb, borde dorsal de la órbita; BO, basioccipital; Bsf, basiesfenoides; cc, cavidad craneana; co, cóndilo occipital; cp, cresta parietal; cta, crista antotica; EO, exoccipital; F, frontal; fm, foramen magno; fme, fenestra metótica; fp, fosa pituitaria; fst, fenestra supratemporal; lab, laberinto; Lsf, laterosfenoides; Osf, orbitosfenoides; P, parietal; pm, prominencia medial del frontal; po, contacto sutural con el postorbital; ppo, proceso paroccipital; Pro, proótico; pso, prominencia supraoccipital; SO, supraoccipital; tb, tubérculo basal; vo, ventana oval; I, tracto olfatorio; II, III, IV, V, VI, VII, XII, aberturas para nervios craneanos / **abbreviations:** orb, dorsal orbital margin; BO, basioccipital; Bsf, basisphenoid; cc, cranial cavity; co, occipital condyle; cp, parietal crest; cta, crista antotica; EO, exoccipital; F, frontal; fm, foramen magnum; fme, metotic fenestra; fp, pituitary fossa; fst, supratemporal fenestra; lab, labyrinth; Lsf, laterosphenoid; Osf, orbitosphenoid; P, parietal; pm, medial dome of frontal; po, sutural contact with postorbital; ppo, paroccipital process; Pro, prootic; pso, supraoccipital prominence; SO, supraoccipital; tb, basal tubera; vo, fenestra ovalis; I, olfactory tract; II, III, IV, V, VI, VII, XII, cranial nerve exits.

procesos paroccipitales y la parte inferior del complejo basiesfenoides-presfenoides, por lo que no se han preservado los procesos pterigoideos ni el proceso cultriforme. No hay relleno sedimentario en la cavidad cerebral, lo que permite una buena observación del interior de la caja craneana y la identificación de los forámenes de salida de los nervios craneanos.

Los frontales y parietales conforman el techo craneano y están claramente diferenciados de las paredes laterales y ventral del basicráneo mediante un contacto sutural. Mas allá de esto, no es posible identificar suturas entre los demás componentes del basicráneo, debido al alto grado de fusión alcanzado, lo

cual por otra parte estaría indicando que se trata de un individuo adulto.

Frontal. Los frontales son subrectangulares (figuras 2.A, B), más anchos que largos, y están fusionados entre sí, como en la mayoría de los saurópodos (Martinelli y Forasiepi, 2004). No obstante, como en *Saltasaurus* (Powell, 2003) y *Nemegtosaurus* (Wilson, 2005), es posible distinguir en el margen anterior el punto de unión sobre la línea media, donde la sutura interfrontal se destaca sobre una pequeña depresión. La superficie del hueso es lisa, sin evidencia de ornamentación. El contacto interfrontal mide aproximadamente 5,4 cm, mientras que los bordes laterales de los frontales se expanden anteroposteriormente 8,4

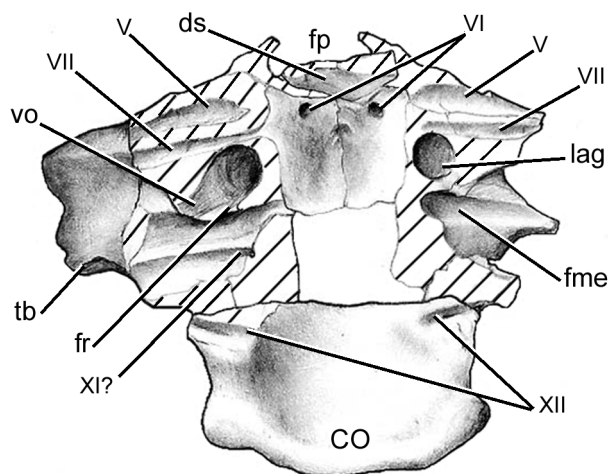


Figura 3. Piso de la caja craneana de MGPIFD-GR 118 en vista dorsal. Escala: 5 mm / *braincase floor of MGPIFD-GR 118 in dorsal view. Scale bar: 5 mm. Abreviaturas:* co, cóndilo occipital; fme, fenestra metótica; fp, fosa pituitaria; fr, fenestra pseudorotunda; lag, lagena; vo, ventana oval; V, VI, VII, XI?, XII, aberturas para nervios craneales / *abbreviations:* co, occipital condyle; fme, metotic fissure; fp, pituitary fossa; fr, fenestra pseudorotunda; lag, lagena; vo, fenestra ovalis; V, VI, VII, XI?, XII, cranial nerve exits.

cm. Desde el borde lateral hasta la línea media hay 9,4 cm. Se trata, pues, de un basicráneo similar en tamaño al de *Antarctosaurus wichmannianus* (MACN 6904), *Saltasaurus loricatus* (PVL 4017-161 y PVL 4017-162) (Powell, 2003), y *Nemegtosaurus* (Z.Pal.N.MgD-I/9) (Nowinski, 1971), en donde el ancho del techo craneano a la altura de los frontales varía entre 16 y 18,5 cm, mientras que *Rapetosaurus* (FMNH PR 2185) (Curry Rogers y Forster, 2004) y *Bonatitan* (MACN-PV RN 821, MACN-PV 1061) (Martinelli y Forasiepi, 2004) son de menor tamaño (10 y 14 cm respectivamente), aunque probablemente se trate también de individuos más jóvenes, como indica el menor grado de fusión alcanzado en las suturas craneanas. Cerca del borde anterior se desarrolla una protuberancia medial, similar a la que presentan otros titanosauroides, como *Antarctosaurus*, *Saltasaurus*, *Rapetosaurus* y *Bonatitan* (Powell, 2003; Curry Rogers y Forster, 2004; Martinelli y Forasiepi, 2004). Esta prominencia medial responde básicamente a un ensanchamiento del hueso, el cual se hace más espeso en ese sector y no a una concavidad interna del techo craneano. Esta estructura mide unos 3 cm de diámetro, pero no es tan prominente como en *Saltasaurus*, el cual presenta además dos prominencias laterales de menor tamaño, parasagitales a la protuberancia medial principal (Powell, 2003). En el margen anterior del frontal, la superficie del hueso está levemente deprimida y presenta un conjunto de marcas oblicuas que corresponden a un contacto sutural, probablemente con los nasales (figura 2.B). Anteriormente, el frontal presenta

una faceta transversal de contacto en forma de cuchara, orientada levemente hacia abajo, para la articulación con los nasales medialmente y los prefrontales lateralmente (figura 2.A). En la superficie interna del frontal han quedado las impresiones de los bulbos olfatorios, los cuales parecen emerger del basicráneo de manera levemente divergente.

El contacto del frontal con la pared lateral de la caja craneana, formada principalmente por el complejo orbitosfenoides-laterosfenoides, es nítido. Cada frontal puede dividirse en una porción medial y otra lateral u orbital (Powell, 2003). La porción medial es ventralmente cóncava, y forma el techo de la cavidad craneana en el sector del telencéfalo. Allí, el frontal posee su menor espesor, ensanchándose al máximo hacia la pared lateral, donde se apoya sobre el laterosfenoides-orbitosfenoides a lo largo de un contacto sutural transversal de 2,5 cm. Este contacto con la pared lateral separa la porción medial de la porción orbital. Esta última es de forma alar y conforma el margen orbital del frontal, el cual es suavemente cóncavo ventralmente. El margen orbital es robusto y presenta suaves rugosidades que se hacen más pronunciadas posteriormente. El margen orbital izquierdo del frontal presenta en su parte posterior una pequeña incisura que no está presente en el margen derecho, tal como se observa en *Nemegtosaurus*, mientras que en *Rapetosaurus* hay una incisura similar, presente en ambos frontales, identificada por Curry Rogers y Forster (2004: p. 130) como “*dorsal margin of a large supraorbital foramen*”, aunque ubicada algo más anteriormente. Por detrás del margen de la órbita, el frontal presenta una zona de superficie irregular, dirigida posterolateralmente, que corresponde a la superficie de articulación con el postorbital (figura 2.B).

El contacto sutural con los parietales es claro medialmente, no así en los extremos laterales, donde tanto el frontal como el parietal están fracturados. Es por esto que en el ejemplar MGPIFD-GR 118 no es posible determinar el grado de participación de los frontales en la formación de la fenestra supratemporal. Sin embargo, se interpreta que, en caso de que los frontales hayan efectivamente contribuido a la formación de la fenestra supratemporal, lo hacían sólo distalmente en el borde anterior de dicha fenestra.

El frontal delimita dorsalmente la abertura del tracto olfatorio (salida del par de nervios craneales I). Esta abertura, más ancha que alta, tiene forma de corazón, debido a las impresiones de los bulbos olfatorios sobre la superficie ventral de los frontales.

Parietal. Tanto el parietal izquierdo como el derecho han perdido su sector superficial posterodorsal (figura 2.B). Sin embargo, la forma general de estos elementos se ha mantenido intacta a través de sus contornos. Son huesos anteroposteriormente cortos, no

fusionados entre sí. Cada parietal contacta con su contraparte en la línea media mediante una sutura sinuosa de 1,8 cm de largo, lo que representa aproximadamente 1/3 del largo total del techo craneano. Esta superficie mantiene a lo largo de la línea media un nivel de continuidad con el frontal, debido a que no hay desarrollo de una cresta sagital. Inmediatamente por detrás de la sutura con el frontal, la superficie dorsal del parietal se curva dorsalmente, indicando la existencia de una cresta parietal transversal, la que se hace más evidente hacia los laterales de ambos parietales (figura 2.B). Este cambio de planos genera un vértice que divide topográficamente el parietal del frontal. Una cresta parietal similar también está presente en *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2004), *Saltasaurus* y *Antarctosaurus* (Powell, 2003), aunque en este último la misma está menos desarrollada.

Entre los parietales y el supraoccipital, sobre la línea media, hay un espacio simétrico en forma de medialuna, que podría corresponder a una zona sin osificar. En algunos saurópodos, existe en este lugar una fosa postparietal (Salgado y Calvo, 1992), aunque no es posible asegurar que la abertura observada en MGPIFD-GR118 sea homóloga de dicha estructura.

Los parietales contactan en forma clara y levemente sinuosa al complejo exoccipital-opistótico a lo largo de una sutura transversal. Entre los parietales y los exoccipitales se observa una pequeña abertura de forma irregular que podría corresponder al pasaje de vasos sanguíneos. Hacia los laterales, el borde posterior de cada parietal se curva posteroventralmente, siguiendo el contorno convexo de la región auditiva. Finalmente, los extremos del parietal se adelgazan a la vez que se apoyan sobre el borde dorsal de la crista antótica, participando en ese sector de la formación de la fenestra supratemporal (figura 2.B). Dicha fenestra se ha preservado en forma parcial; es angosta anteroposteriormente, alargada transversalmente, y ubicada de manera oblicua con respecto al eje axial. Teniendo en cuenta la posición del postorbital a partir de la superficie de contacto de este elemento con el frontal, se infiere un largo para la fenestra supratemporal de aproximadamente 3,5-4 cm (figura 2.B). Como en *Antarctosaurus wichmannianus*, la fenestra supratemporal es visible dorsalmente, con la diferencia de que en dicha especie el parietal parece tener menor participación en la formación del margen anterior de la fenestra.

Los parietales contactan con los frontales, al menos unos 5 cm a cada lado de la línea media. La sutura es suavemente sinuosa, y se orienta de manera casi transversal al eje axial. Internamente los parietales son cóncavos y forman, junto con el supraoccipital, la parte posterior del techo de la cavidad craneana, que es globosa y alta con respecto al resto de la cavidad.

Supraoccipital. El supraoccipital se ha preservado completo, excepto por la superficie dorsal del hueso, que se halla muy erosionada. Conforman el margen dorsal del foramen magno, que es de forma ovalada, y alargado sagitalmente (figura 2.D). La protuberancia supraoccipital constituye el punto más alto del basicráneo (figuras 2.B, D). Es ancha, de forma cuadrangular en vista posterior, y subcircular en vista dorsal. Al igual que en *Antarctosaurus wichmannianus*, la protuberancia supraoccipital carece del surco longitudinal a lo largo de la línea media, como el que se presenta en *Saltasaurus*, *Rapetosaurus* y *Bonatitan* (Powell, 2003; Curry Rogers y Forster, 2004; Martinelli y Forasiepi, 2004).

El contacto sutural del supraoccipital con los parietales es claro, excepto en la línea media, donde la falta de hueso genera un espacio simétrico de dudosa interpretación. Si bien no se observan suturas, el contacto supraoccipital-exoccipital puede reconocerse en el sector dorsal por un suave reborde que se desarrolla a ambos lados de la protuberancia supraoccipital. El plano en el que se encuentran supraoccipital y exoccipital conforma un ángulo casi recto con respecto al techo del cráneo.

Exoccipital-Opistótico. Por lo general, en los dinosaurios no se observa una sutura entre el exoccipital y el opistótico, debido a la temprana fusión de estos elementos (Currie, 1997; Curry Rogers y Forster 2004). Ambos, aunque en mayor medida el exoccipital, conforman los procesos paroccipitales. Estos últimos se han preservado incompletos (figura 2.D), truncos a la misma distancia del foramen magno. Proximalmente, los procesos paroccipitales son robustos y poseen una altura y espesor constantes. Se dirigen posterolateralmente, manteniéndose en un mismo plano junto con el supraoccipital.

El exoccipital forma los márgenes laterales del foramen magno. En este nivel no se reconocen suturas con el supraoccipital ni con el basioccipital, los cuales delimitan los márgenes superior e inferior del foramen magno respectivamente. A diferencia de *Saltasaurus*, el basicráneo de Salitral Ojo de Agua no presenta prominencias a los lados del foramen, sino que la superficie del hueso se presenta totalmente lisa, como ocurre en *Antarctosaurus wichmannianus* (Powell, 2003). El exoccipital, a su vez, tiene una mínima participación dorso-lateral en la formación del cóndilo occipital.

En la cara interna del exoccipital, por delante del foramen magno, se encuentra la abertura del nervio craneano XII, cuya salida externa se sitúa entre el cuello del cóndilo y la base del tubérculo basal (figura 4). Si bien la mayoría de los saurópodos poseen dos aberturas separadas para el nervio craneano XII, los titanosaurios presentan frecuentemente una sola (Tidwell y Carpenter, 2003), aunque en algunos ca-

sos, como en *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2004), pueden existir dos conductos confluentes en una sola abertura externa.

Laterosfenoides-Orbitosfenoides. Estos elementos están fusionados y no se distinguen suturas. Ambos orbitosfenoides se encuentran medial y ventralmente con su contraparte y, dorsalmente, delimitan junto con los frontales la abertura del tracto olfatorio. El foramen para el nervio craneano II u óptico atraviesa el orbitosfenoides a unos 2,5 cm por detrás y por debajo del tracto olfatorio. Se trata de un foramen subcircular de unos 7 mm de diámetro y separado de su contraparte unos 14 mm. Internamente, hacia la cavidad cerebral, los forámenes confluyen en una depresión oblonga en sentido transversal de 19 mm de largo, ubicada por delante de la fosa pituitaria, similar a la que se observa en *Saltasaurus* (PVL 4017-161) y *Bonatitan* (MACN-PV RN 821), en la cual se ubicaría el quiasma óptico. Por detrás de la abertura del nervio craneano II hay dos forámenes de menor tamaño (figuras 2.A, C): el de posición dorsal corresponde al nervio craneano IV o nervio troclear, mientras que el de posición ventral, cuya abertura interna se ubica al mismo nivel que la fosa pituitaria, corresponde al nervio craneano III o nervio motor ocular común. Este último es de forma circular, como en *Nemegtosaurus*, *Saltasaurus*, y posiblemente *Rapetosaurus* (Nowinski, 1971; Powell, 2003; Curry Rogers y Forster, 2004). Estos dos forámenes indican el contacto entre orbitosfenoides y laterosfenoides (Currie, 1997; Curry Rogers y Forster, 2004).

El laterosfenoides forma la mayor parte de la pared lateral del basicráneo. Dorsalmente contacta principalmente con el frontal y en menor medida con el parietal. Posteriormente presenta una proyección alar delgada, comprimida anteroposteriormente y dirigida posteriormente, denominada por algunos autores crista antótica (Berman y McIntosh, 1978; Powell, 2003), sobre la que se apoyan los extremos laterales del parietal y frontal, y por detrás de la cual se encuentra la fenestra supratemporal.

Al igual que en *Antarctosaurus wichmannianus* y *Saltasaurus loricatus* (Powell, 2003), el foramen de salida del nervio craneano V (Trigémino) se ubica ventralmente con relación a la crista antótica (figuras 2.A, C). Es un foramen grande, de 9 mm de diámetro, del que se han preservado los bordes anterior, dorsal y posterior, este último conformado por el proótico.

Internamente, la pared de cada laterosfenoides se proyecta ventralmente hacia la cavidad craneana, formando con su contraparte un puente de hueso que separa las salidas de los nervios craneanos III y V. Esta pared, de la cual participa probablemente el basiesfenoides, divide a la cavidad oblonga de la fosa pituitaria, la cual en la parte proximal es antero-

posteriormente angosta pero amplia en sentido lateral, alcanzando los 2,5 cm (figura 2.A).

Proótico. El proótico conforma el margen postero-dorsal del foramen del nervio craneano V (figura 2.A). Todas las ramas de este nervio emergen por la misma abertura. El contacto con el laterosfenoides se encuentra por detrás de la crista antótica y no tiene suturas visibles. El foramen del nervio craneano VII (Facial), de menor tamaño, se encuentra por detrás y por debajo de la abertura del nervio craneano V. Es un orificio pequeño, que no alcanza los 3 mm de diámetro. El proótico participa además en la conformación de la cápsula auditiva, que guarda el oído interno, estando fuertemente fusionado con el opistótico.

Basioccipital-basiesfenoides. El basioccipital, el basiesfenoides y posiblemente el presfenoides se encuentran fusionados y no se distinguen suturas entre ellos. Este complejo de elementos óseos conforma el piso de la caja craneana y participa de la formación de ciertas estructuras como los tubérculos basales, los procesos basipterigoideos y el proceso cultriforme, ninguna de las cuales se ha preservado en el ejemplar MGPIFD-GR 118. Debido a una fractura en el plano transversal, el complejo basioccipital-basiesfenoides se encuentra separado de las paredes laterales y del techo del basicráneo, permitiendo la observación directa del piso de la caja craneana (figura 3).

El cóndilo occipital está formado principalmente por el basioccipital. Como el borde inferior está erosionado, sólo es posible medir el ancho de la estructura y no su altura (figura 2.D). El ancho del cóndilo es mayor que la altura del supraoccipital, al igual que en *Antarctosaurus* (Powell, 2003) y *Nemegtosaurus* (Nowinski, 1971; Wilson, 2005). El cuello del cóndilo es corto y comprimido lateralmente, mientras su superficie dorsal es plana y lisa. Si el techo del basicráneo es orientado horizontalmente, el cóndilo occipital presenta una leve orientación posteroventral (figura 2.C). Por debajo del cóndilo, el basioccipital se curva ventralmente formando la base de los tubérculos basales, de los que sólo se ha preservado el sector proximal (figura 2.D). Los tubérculos, conformados posteriormente por el basioccipital y anteriormente por el basiesfenoides, divergen desde la línea media en forma similar a *Antarctosaurus wichmannianus*, y, al igual que en esta especie, no habrían estado fusionados entre sí.

En el interior del basiesfenoides hay una cavidad neumática posterior que está conectada con la fosa pituitaria, recordando la condición en *Saltasaurus* (PVL 4017-161).

A ambos lados del cóndilo, en cada exoccipital, corre un surco que corresponde al borde ventral del canal del nervio craneano XII, cuya abertura interna se encuentra inmediatamente por delante del umbral del foramen magno (figura 3). La abertura externa de

este nervio, por su parte, se ubica entre el cuello del cóndilo occipital y la base del tubérculo basal, al nivel del cóndilo.

El basiesfenoides conforma el piso del basicráneo por delante del cuello del cóndilo occipital. Este sector queda delimitado hacia delante por la crista protótica, que nace por detrás del nervio craneano V y hacia atrás por un proceso en forma de quilla, que representa el borde ventral del proceso paroccipital. Este último nace en la base del tubérculo basal, justo por delante de la salida del nervio XII. El piso de la caja craneana, levemente cóncavo, posee 2,3 cm de ancho y 3,8 cm de largo, medidos desde el umbral del foramen magno hasta la pared posterior de la fosa pituitaria. Allí, sobre la línea media, se observa una pequeña depresión como en *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2004) y en un fragmento de basicráneo proveniente de la misma localidad recientemente asignado a Theropoda (MPCA-PV-80; Coria y Salgado, 2005), mientras que a ambos lados de la línea media y levemente por delante de esa depresión, se ubican los forámenes de salida del nervio craneano VI. Los conductos que habría ocupado este nervio atraviesan el basiesfenoides hacia abajo divergiendo hacia afuera, abriendo a ambos lados de la fosa pituitaria, sin atravesarla, al igual que en *Saltasaurus* y *Bonatitan*.

A ambos lados del piso del basicráneo se observan, sobre las fracturas, varios surcos que corren lateralmente desde el interior de la cavidad craneana hacia afuera, y que representan cortes longitudinales de los canales de los nervios craneanos V, VII y la fenestra metótica (salida para los nervios craneanos IX, X, XI y vena yugular) (figura 3). El gran foramen que se ubica por delante de los conductos de los nervios VII y por detrás de la fenestra metótica es un conducto ciego, correspondiente a la sección transversal del segmento inferior de la lagena. En los bordes lateral y posterior de este conducto ciego, se observan el margen ventral de la ventana oval y de la fenestra pseudorotunda respectivamente (figura 3). Tanto la ventana oval como la fenestra metótica tienen aberturas independientes, a diferencia de lo que ocurre en *Saltasaurus*, donde la ventana oval abre en la pared anterior de un canal cuya abertura externa es la fenestra metótica (Powell, 2003). Esta última es una abertura de gran tamaño, angosta anteroposteriormente. De la misma se ha preservado su margen ventral, una pequeña parte de la pared o margen anterior (en la que abre la fenestra pseudorotunda), y parte de la pared posterior. En esta última se observa un escalón en donde se genera un surco que se va profundizando y cerrando hacia el interior del basicráneo, delimitando casi por completo un pequeño foramen. Este surco puede interpretarse como una incipiente salida independiente del nervio craneano XI, el cual

continuaría emergiendo a través de la fenestra metótica. Sin embargo, indicios de este surco y de un probable orificio de salida para el nervio XI se observan juntos en el ejemplar MPCA-PV-80, el cual probablemente corresponda a un saurópodo. A su vez, una salida independiente para el nervio craneano XI, ha sido descrita en un titanosaurio del Cretácico Superior de India y en un titanosauriforme del Cretácico Inferior de Estados Unidos (Tidwell y Carpenter, 2003). De ser así, el surco observado en el ejemplar MGPIFD-118 no correspondería al nervio craneano XI, sino a alguno de los otros elementos craneanos (nerviosos o vasculares) que emergen a través de la fenestra metótica.

Por delante de las aberturas internas del nervio VI, el piso del basicráneo se curva dorsalmente, formando un reborde o pared transversal no muy alto, el *dorsum sellae* (figura 3). Anteriormente se encuentra la abertura de la fosa pituitaria, de la cual este reborde conforma la pared posterodorsal. La fosa pituitaria, de la que no se ha preservado el piso ni la pared anterior, tiene forma elipsoidal y se orienta posteroventralmente como en *Diplodocus* (Hopson, 1979), *Saltasaurus* (Powell, 2003) y *Bonatitan* (Martinelli y Forasiepi, 2004). Posteriormente, se comunica con una cavidad probablemente neumática, ubicada por delante del nivel del cuello del cóndilo. Estas dos cavidades se encuentran delimitadas por el basiesfenoides. En *Saltasaurus*, la cavidad neumática abre posteriormente al exterior por medio de una abertura ubicada entre los tubérculos basales, justo por debajo del cóndilo occipital. En MGPIFD-GR 118 se observa en ese sector lo que podría ser el borde dorsal de una pequeña abertura, que bien podría tratarse de la nombrada anteriormente, aunque también podría estar indicando una separación entre ambos tubérculos basales.

El sector inferior del complejo basiesfenoides-presfenoides no se ha conservado. La parte mejor preservada corresponde a los tubérculos basales, los cuales, al menos proximalmente, poseen una forma tabular (figura 2. D). Lamentablemente, los procesos basipterigoideos, cuyas características son utilizadas con frecuencia como diagnósticas (Curry-Rogers y Forster, 2004; Wilson, 2002), no se han preservado, como tampoco el proceso cultriforme.

Oído interno

El oído interno del ejemplar MGPIFD-GR 118 ha sido reconstruido sobre la base de información obtenida de ambos oídos, expuestos en diferente grado por fracturas. El material sedimentario que rellenaba los canales semicirculares y la lagena fue removido casi en su totalidad, permitiendo la realización de un

molde interno de látex (MCF-PVPH-728) que refleja la forma y tamaño de esta estructura interna.

La preservación del oído interno en dinosaurios no es muy frecuente, y son pocos los ejemplos que se conocen para saurópodos. Esta estructura puede preservarse como una cavidad en el hueso o como un molde interno natural, habiéndose registrado en diversos grupos de dinosaurios (Hopson, 1979; Galton, 1985, 1988 y 1996; Norman, 2004). Con la ayuda de nuevas tecnologías como la tomografía computada, se han realizado recientemente estudios de estructuras internas no expuestas, como es el caso del oído interno, pudiéndose obtener reconstrucciones digitales en tres dimensiones del mismo (Rogers, 1999; Brochu, 2003; Alonso *et al.*, 2004; Sanders y Smith, 2005).

El material catalogado MCF-PVPH 728 corresponde al molde interno del oído interno izquierdo, prácticamente completo, de MGIFD-GR 118. En él se identifican el laberinto con los tres canales semicirculares, el vestíbulo y la lagena. Toda la estructura mide aproximadamente 3 cm de largo (figura 4).

El canal semicircular anterior (figura 4.A) se ubica sobre un plano vertical, y es más largo que los canales semicirculares lateral y posterior, como ocurre en la mayoría de los saurópodos (Galton, 1985), y como se observa en los ornitisquios *Iguanodon* sp. (Norman, 2004, fig. 19.9) y *Thescelosaurus neglectus* (Galton, 1989). A diferencia de estos últimos, el asa del canal tiene forma oblonga dispuesta anteroposteriormente, y mide unos 10,02 mm de largo medidos sobre el margen interno. El diámetro medio del tubo del canal es de 2,45 mm. El mismo se ensancha hacia la base, donde se ubica el ámpula anterior.

El canal semicircular posterior (figura 4.B) es ligeramente menor que el anterior. También posee forma oblonga, y mide 7,3 mm de largo. El diámetro del tubo de este canal, medido cerca del tronco común, es de 2,6 mm, y cerca del ámpula posterior, es de 3 mm. Se ubica sobre un plano vertical, perpendicular al canal semicircular anterior, con el que se comunica dorsalmente por medio de un robusto tronco común, cuyo diámetro es mayor que el de los canales semicirculares (figuras 4.C, D). El tronco común conecta medialmente con la cavidad craneana mediante una abertura de forma alargada que probablemente corresponde a un ducto endolinfático.

El ángulo entre los planos sobre los que se disponen el canal semicircular anterior y el canal semicircular posterior es de aproximadamente 95° (figura 4.E), similar al ángulo observado en *Brachiosaurus*, *Plateosaurus* y, probablemente, *Diplodocus* (Galton, 1985, figs. 7X, S y V); y en ciertos ornitisquios como *Kentrosaurus aethiopicus* (Galton, 1988, fig. 4F), *Stegosaurus unguatus* (Galton, 1996, fig. 5.2B), *Dryosaurus altus* y *Thescelosaurus neglectus* (Galton, 1989, figs. 1D y 3H). Como la función de los canales semicirculares es la percepción del movimiento rotacional, esta variación en el ángulo podría estar relacionada con un diverso grado de balance y equilibrio reflejados en la complejidad de los movimientos de la cabeza de cada animal.

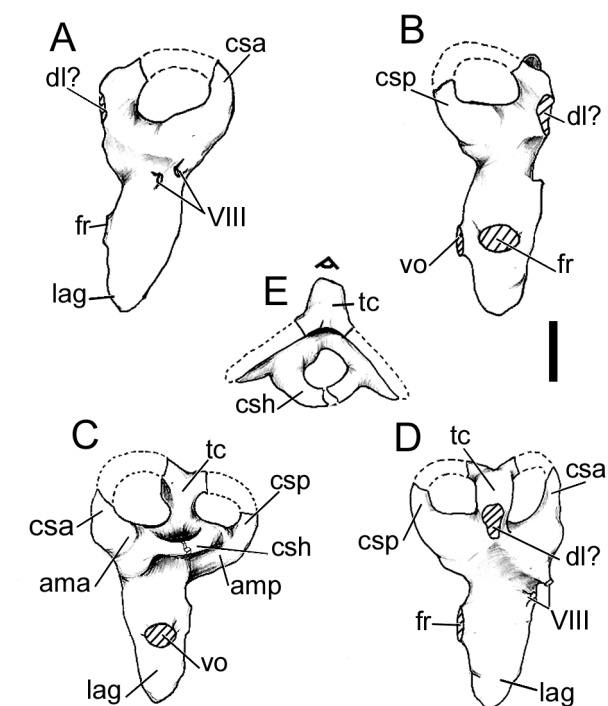


Figura 4. Reconstrucción del oído interno izquierdo de MCF-PVPH 728 en A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral; D, vista medial y E, vista dorsal. Escala: 10 mm / reconstruction of the left inner ear of MCF-PVPH 728 in A, anterior; B, posterior; C, lateral; D, medial and E, dorsal views. Scale bar: 10 mm. **Abreviaturas:** ama, ámpula anterior; amp, ámpula posterior; csa, csh, csp, canales semicirculares anterior, lateral y posterior; dl?, probable ducto endolinfático; fr, fenestra pseudorotunda; lag, lagena; tc, tronco o cruz común; vo, ventana oval; VIII, ramas del nervio auditivo / **abbreviations:** ama, anterior ampula; amp, posterior ampula; csa, csh, csp, anterior, lateral and posterior semicircular canals; dl?, endolymphatic duct?; fr, fenestra pseudorotunda; lag, lagena; tc, common crus or trunk; vo, fenestra ovalis; VIII, auditory nerve branches.

1989, figs. 1D y 3H). Como la función de los canales semicirculares es la percepción del movimiento rotacional, esta variación en el ángulo podría estar relacionada con un diverso grado de balance y equilibrio reflejados en la complejidad de los movimientos de la cabeza de cada animal.

El canal semicircular lateral (figura 4.C) es el de menor tamaño y, como lo indica su nombre, se ubica en un plano horizontal perpendicular a los otros dos canales. Un canal semicircular lateral de menor tamaño que los otros dos canales también se observa en *Brachiosaurus* (Galton, 1985), contrariamente a los terópodos *Allosaurus* (Rogers, 1998) y *Ceratosaurus* (Sanders y Smith, 2005, figura 5), en donde este canal tiene un tamaño similar al canal semicircular posterior. A diferencia de los canales semicirculares anterior y posterior, la forma del canal lateral es semicircular, con un diámetro del tubo relativamente continuo de 2,5 mm. Conecta con los otros canales por medio de las ámpulas anterior y posterior. El canal se-

micircular posterior no se extiende significativamente por debajo del plano del canal semicircular lateral, como parece ser distintivo del oído interno de las aves, tanto fósiles como modernas (Alonso *et al.*, 2004).

Este canal de posición lateral es de suma utilidad para interpretar el modo en que el animal sostenía la cabeza en vida. Estudios en reptiles y aves actuales demuestran que en condiciones de comportamiento normal y de bajo estrés, como cuando el animal camina tranquilo o escucha con atención, el canal semicircular lateral se mantiene paralelo al plano horizontal (Rogers, 1999; Zusi, 1993). De este modo, conociendo la posición y orientación del canal semicircular lateral en el basicráneo, es posible inferir la orientación en vida de la cabeza del animal. En el caso de MGPIFD-GR 118, y tomando en cuenta la orientación relativa del canal semicircular lateral, el techo craneano resulta levemente inclinado anteroventralmente, el plano occipital deja de ser vertical, y el cóndilo occipital se orienta posteroventralmente. Obviamente, esta información debería cotejarse con otros datos anatómicos, como la posición de narinas, la correspondencia de los nervios ópticos y olfatorios con aberturas apropiadas, o el contacto del cráneo con las primeras vértebras cervicales (Rogers, 1998), lo que no es posible efectuar en este caso.

Inmediatamente por debajo del laberinto, se encuentra el vestíbulo. Íntimamente relacionado con las ámpulas de los canales semicirculares, el vestíbulo participa también de la función de balance, mediante la percepción del movimiento lineal. Medialmente, se observan en este sector las ramas anterior y posterior del nervio craneano VIII o auditivo, las que ocupan una posición dorsal y ventral respectivamente (figuras 4.A, D). En un nivel levemente inferior hay dos aberturas aproximadamente del mismo tamaño, que corresponden a la ventana oval y a la fenestra pseudorotunda (figuras 4.B, C). La primera, que recibe el pie de la columella, es una abertura orientada lateralmente en la pared del basicráneo, mientras que la segunda abertura se orienta posteriormente, abriendo en la pared anterior del canal cuya abertura externa es la fenestra metótica, al igual que en *Bonatitan* (MACN-PV RN 821), y probablemente *Antarctosaurus*.

La lagena (figuras 4.A, D) ocupa una posición ventral con relación al laberinto; se trata de un conducto ciego y recto, en forma de cono orientado anteroventralmente en el basicráneo. La lagena albergaba el conducto coclear, cuya función era la captación de sonidos. En el extremo distal, redondeado, hay una pequeña constricción que marca lo que parece ser una suave involución (figuras 4.B, D). La lagena de este ejemplar resulta marcadamente robusta en

comparación con la de otros dinosaurios como *Plateosaurus* y *Brachiosaurus*, siendo sólo proporcionalmente similar a la de *Diplodocus*. La lagena (incluyendo el vestíbulo) mide 17 mm de largo, lo que representa aproximadamente el 50% del largo total del oído interno, como en otros dinosaurios. Esta estructura tiene un diámetro máximo de 7,5 mm medido al nivel de la ventana oval. Algunos estudios han demostrado que el incremento en el largo del conducto coclear observado en aves y mamíferos actuales se relaciona directamente con la habilidad de percibir sonidos en un rango mayor de frecuencias (Rogers, 1999; Alonso *et al.*, 2004, Sanders y Smith, 2005). En este sentido, la lagena en estudio presenta una estructura simple, sin los alargamientos, engrosamientos distales, y curvaturas que presentan las aves modernas, ni el enroscamiento de la lagena de los mamíferos, o cóclea, adaptada a percibir sonidos de altas frecuencias. Siguiendo a Alonso *et al.* (2004), quienes grafican el "porcentaje del canal posterior situado por debajo del nivel del canal lateral" contra la "relación altura/ancho del canal semicircular anterior" de oídos internos de reptiles y aves actuales, el titanosaurio de Salitral Ojo de Agua se ubica dentro del área de los reptiles arcosaurios (sin incluir a las aves), junto con otros dinosaurios. Este grupo está bien separado del grupo de los reptiles no arcosaurios, algunos de los cuales, si bien tienen oídos que captan frecuencias de más de 1Khz (considerado el límite mínimo para los sonidos de alta frecuencia), lo hacen en un rango limitado, y la mayoría capta bajas frecuencias (Manley, 2000). El oído interno de MGPIFD-GR 118 estaba probablemente adaptado para percibir sonidos en un rango relativamente amplio de altas frecuencias (mayores a 1 kHz), pero que no alcanzaba el rango de las aves (algunas más de 10 kHz) ni de los mamíferos (algunos hasta 100 kHz), como estaría indicando la sencillez relativa de la lagena.

Discusión

Los caracteres craneanos han tenido escasa incidencia en los análisis filogenéticos de los titanosaurios, lo que sin duda obedece a la escasez de hallazgos de materiales craneanos asociados a elementos postcraneanos. Así, las relaciones filogenéticas de *Antarctosaurus wichmannianus*, procedente probablemente de niveles basales correspondientes a la misma unidad litoestratigráfica (Garrido, com. pers. 2005), y de una localidad próxima a Salitral Ojo de Agua, son aún hoy motivo de controversia. En primer lugar, se ha puesto en duda que el conjunto de materiales considerados como parte del ejemplar holotipo de *Antarctosaurus wichmannianus* por Bona-

parte y Gasparini (1980), corresponda a un único ejemplar. En este sentido, una serie de autores ha interpretado que parte del material craneano, particularmente la mandíbula inferior, correspondería a un ejemplar distinto. Huene (1929) aceptó que *R. wichmannianus* (el colector del material holotipo de *A. wichmannianus*) había extraído piezas de más de un ejemplar de la localidad rionegrina de Paso Córdova, aunque nunca dudó de que todos los restos de saurópodos hallados en aquel yacimiento correspondieran a titanosaurios. Del mismo modo, Powell (2003) consideró la posibilidad de que el cráneo en su totalidad correspondiera a otro ejemplar de titanosaurio. En cambio, Sereno *et al.* (1999), Upchurch (1999) y Wilson (2002), sugirieron que la mandíbula inferior del holotipo de *A. wichmannianus* correspondía a un diplodocoideo y no a un titanosaurio. Esta afirmación estuvo basada simplemente en la similitud entre la mandíbula inferior de *Antarctosaurus wichmannianus* y una pieza encontrada en niveles del Cretácico Inferior de Niger (África), y que Sereno *et al.* (1999) incluyen como parte del holotipo del diplodocoideo *Nigersaurus taqueti*. Si bien esta interpretación ha sido discutida reiteradamente (Apesteguía, 2004; Salgado y Coria, 2005), importa señalar que en el marco de los recientes análisis cladísticos, la ubicación filogenética de *Antarctosaurus wichmannianus* ha sido evaluada sólo sobre la base de la mandíbula inferior del holotipo, sin considerar el resto de su anatomía craneana ni su postcráneo (Wilson, 2002, tabla 13; véase también Wilson, 2005). En este sentido, y teniendo en cuenta los caracteres presentes en la caja craneana de *Antarctosaurus wichmannianus* y en MGP-GR-118, es posible advertir una serie de caracteres en común con los nemegtosauridos, aunque en el esqueleto postcráneo del holotipo de *A. wichmannianus*, es posible advertir caracteres en común con los saltasauridos (e.g., la primera caudal procélica). Dentro de este marco, si bien se trata de una pieza incompleta, MGPIFD-GR 118 presenta algunos caracteres que, en el marco de los análisis filogenéticos vigentes, permitirían relacionarlo provisoriamente con otros titanosaurios, particularmente con *Antarctosaurus wichmannianus*.

En primer lugar, los frontales y parietales son cortos y anchos, como en la mayoría de los saurópodos, tratándose éste de un carácter incluido por Powell (2003) en la diagnosis modificada de *A. wichmannianus*. A su vez, los frontales están fusionados a lo largo de la línea media. Curry Rogers y Forster (2001) consideran la fusión de los frontales como una sinapomorfía craneana ambigua (su carácter 12) para el nodo "A", el cual incluye a *Antarctosaurus*, *Nemegtosaurus* y *Rapetosaurus* entre otros. La presencia de una sola prominencia medial en el contacto interfrontal ocurre en otros titanosaurios, como

Antarctosaurus, *Rapetosaurus* y *Bonatitan*. En cambio, *Saltasaurus* presenta dos prominencias menores, ubicadas lateralmente a la prominencia medial (Powell, 2003).

La fenestra supratemporal de MGPIFD-GR 118 es pequeña, angosta anteroposteriormente, y orientada dorsalmente, al igual que en los nemegtosauridos (Nowinski, 1971; Wilson, 2005) y en *A. wichmannianus* (Powell, 2003), de manera que no es visible en forma lateral. Contrariamente a MGPIFD-GR 118, *Saltasaurus* presenta una fenestra supratemporal reducida y angosta, sólo visible lateralmente. Si bien esta condición ha sido considerada como una autapomorfía de *Saltasaurus* (Salgado y Calvo, 1997), *Bonatitan* presenta una condición similar, aunque en este último género la reducción de la fenestra supratemporal es marcadamente mayor (Martinelli y Forasiepi, 2004). Sin embargo, hay que tener en cuenta que el carácter "tamaño reducido de la fenestra supratemporal" es ambiguo, y se encuentra también en los Diplodocoidea (Upchurch, 1999). Como ocurre en *A. wichmannianus*, la prominencia supraoccipital de MGPIFD-GR 118 no posee un surco medial como el que se observa en *Rapetosaurus*, *Saltasaurus*, y *Bonatitan*. Los procesos paroccipitales, si bien no se han preservado completos, son proximalmente robustos y levemente orientados posterolateralmente. En MGPIFD-GR 118, la porción preservada de dichos procesos es muy similar a *A. wichmannianus*, aunque debido a su estado incompleto no se puede indicar si eran recurvados hacia abajo, como en Nemegtosauridae + (*Isisaurus colberti* + Saltasauridae) (Wilson, 2002). Al igual que en *A. wichmannianus* (Powell, 2003: diagnosis modificada), los tubérculos basales no parecen haber estado fusionados entre sí, mientras que la fenestra oval y la fenestra metótica se presentan en aberturas independientes. La abertura del nervio craneano V está ubicada justo por debajo de la crista antótica, como en *A. wichmannianus*, *Saltasaurus* (Powell, 2003) y *Bonatitan* (Martinelli y Forasiepi, 2004). Finalmente, al igual que en *A. wichmannianus*, el cóndilo occipital está conformado principalmente por el basioccipital, mientras que el exoccipital no desarrolla prominencias a los lados del foramen magno.

En definitiva, debido a la falta de caracteres diagnósticos en el basicráneo y de material diagnóstico postcráneo asociado, sólo es posible asignar los materiales que aquí se describen como Titanosauria indet. De todos modos, sobre la base de un conjunto de caracteres compartidos con *Antarctosaurus*, no se descarta la posible afinidad de MGPIFD-GR 118 con dicho género. La morfología del oído interno, si bien no permite por el momento hacer una aproximación taxonómica, muestra semejanza con el oído interno de otros saurópodos.

Agradecimientos

Agradecemos al Museo de Geología y Paleontología del Instituto de Formación Docente Continua de General Roca (Río Negro), en especial a R. Ortiz, por facilitar el material para su estudio; a J. Powell (PVL), J. Bonaparte y A. Kramarz (MACN) por permitir el acceso al material a su cargo; a R. Coria (MCF) por las sugerencias dadas durante la realización del manuscrito; A. Gerez, (MCF) realizó las ilustraciones 2.A, 2.B y 3; y A.L. Garrido (MCF) supervisó la confección del molde interno. Agradecemos a J. Wilson y K. Curry Rogers por los comentarios realizados en la revisión del manuscrito. El trabajo de campo se realizó con el subsidio 7396-03 de National Geographic Society (a L.S.), en el marco de un convenio con la Agencia Cultura Río Negro.

Bibliografía

- Alonso, P.D., Milner, A., Ketcham, M., Cookson, J. y Rowe, T. 2004. The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature* 430: 666-669.
- Andreis, R., Iníiguez Rodríguez, A., Lluch, J., y Sabio, D. 1974. Estudio sedimentológico de las formaciones del Cretácico Superior del área del Lago Pellegrini (Pcia. de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 29: 85-104.
- Apesteguía, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften* 91: 493-497.
- Berman, D.S. y McIntosh, J.S. 1978. Skull and relationships of the Upper Jurassic sauropod *Apatosaurus* (Reptilia, Saurischia). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 8: 1-35.
- Bonaparte, J.F. y Coria, R.A. 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 Gasparini, Z. 1980. Los saurópodos de los grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. 7º Congreso Geológico Argentino (Neuquén), *Actas* 2: 393-406.
- Brochu, C.A. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus rex*: Insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 Supp. 4, 138 pp.
- Calvo, J.O. y González Riga, B.J. 2004. A new titanosaur braincase from Neuquen province, northern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 41: 38R.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 1999. Nuevos aportes a la anatomía craneana de los saurópodos titanosáuridos. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 36: 98R.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 2005. Patagonian non-avian theropods. En: K. Carpenter (ed.), *The Carnivorous Dinosaurs*. Indiana University Press, pp. 153-160.
- Currie, P.J. 1997. Braincase anatomy. En: P. Currie y K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, Academic Press, pp. 81-83.
- Curry Rogers, K.A. y Forster, C.A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature* 412: 530-534.
- Curry Rogers K. A. y Forster C. A. 2004. The skull of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 121-144.
- Galton, P.M. 1985. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. *Geologica et Palaeontologica* 19: 119-159.
- Galton, P.M. 1988. Skull bones and endocranial casts of stegosaurian dinosaur *Kentrosaurus* HENNIG, 1915 from Upper Jurassic of Tanzania, East Africa. *Geologica et Palaeontologica* 22: 123-143.
- Galton, P.M. 1989. Crania and endocranial casts from ornithomimid dinosaurs of the families Dryosauridae and Hypsilophodontidae (Reptilia: Ornithischia). *Geologica et Palaeontologica* 23: 217-239.
- Galton, P.M. 1996. Endocranial casts of the plated dinosaur *Stegosaurus* (Upper Jurassic, Western USA): a complete undistorted cast and the original specimens of Othniel Charles Marsh. En: K. Carpenter (ed.), *The Armored Dinosaurs*, Indiana University Press, Indiana, pp. 103-129.
- Huene, F. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo argentino. *Anales del Museo de La Plata* 3: 1-196.
- Hopson, J. 1979. Paleoneurology. En: C. Gans (ed.), *Biology of the Reptilia*, Academic Press, London, Volume 9, pp. 39-146.
- Kurzanov, S.M. y Bannikov, A.F. 1983. A new sauropod from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontological Journal* 2: 91-97.
- Manley, G.A. 2000. Cochlear mechanisms from a phylogenetic viewpoint. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 11736-11743.
- Marsh, O.C. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part I. *American Journal of Science (series 3)* 16: 411-416.
- Martinelli, A.G. y Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous Vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 257-305.
- Norman, D.B. 2004. Basal Iguanodontia. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, pp. 413-437.
- Nowinski, A. 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp., (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica* 25: 57-81.
- Paulina-Carabajal, A. 2005. Morfología del oído interno de los dinosaurios: un ejemplo para Sauropoda. Primeras observaciones para un titanosaurio. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 43: pp. 45R.
- Powell, J. E. 1992. Osteología de *Saltausaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del Noroeste argentino. En: J.L. Sanz y A.D. Buscalioni (eds.), *Los dinosaurios y su entorno biótico*. Cuenca: Instituto Juan de Valdés, 165-230 pp.
- Powell, J. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111: 1-173.
- Rogers, S. W. 1998. Exploring dinosaur neuropaleobiology: Computed Tomography scanning and analysis of an *Allosaurus fragilis* endocast. *Neuron* 21: 673-679.
- Rogers, S.W. 1999. *Allosaurus*, crocodiles and birds: Evolutionary clues from spiral computed tomography of an endocast. *The Anatomical Record* 257: 162-173.
- Salgado L. y Calvo J.O. 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazaui* Salgado and Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana* 29: 337-346.
- Salgado, L. y Calvo, J. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. II: the cranial evidence. *Ameghiniana* 34: 33-48.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 2005. Sauropods of Patagonia: Systematic update and notes on global sauropod evolution. En: V. Tidwell y K. Carpenter (eds.), *Thunder-Lizards, The sauropodomorph dinosaurs*. Indiana University Press, Indiana, pp. 430-453.
- Sanders, K.R. y Smith, D.K. 2005. The endocranium of the theropod dinosaur *Ceratosaurus* studied with computed tomography. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 601-616.
- Seeley, H.G. 1888. The classification of the Dinosauria. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 1887, pp. 698-699.
- Sereno, P., Beck, A., Dutheil, D.B., Larsson, H.C., Lyon, G.H., Moussa, B., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.D., Wilson, G.P., y Wilson, J.A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* 286: 1342-1347.
- Tidwell, V. y Carpenter, K. 2003. Braincase of an Early Cretaceous titanosauriform sauropod from Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 176-180.

- Upchurch, P. 1999. The phylogenetic relationships of the Nemegtosauridae (Saurischia, Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 106-125.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217-276.
- Wilson, J.A. 2005. Redescription of the Mongolian Sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski (Dinosauria: Saurischia) and comments on Late Cretaceous Sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology* 3: 283-318.
- Zusi, R. 1993. Patterns of diversity in the avian skull. En: J. Hanken y B. Hall (eds.), *The Skull* volume 2: *Patterns of structural and systematic diversity*. The University Chicago Press, pp. 391-347.

Recibido: 21 de julio de 2005.

Aceptado: 8 de junio de 2006.