

# VARIACIÓN MORFOLÓGICA EN LA SECUENCIA DE VÉRTEBRAS CAUDALES DE ALGUNOS SAURÓPODOS TITANOSAURIOS

*Leonardo SALGADO y Rodolfo GARCÍA*

CONICET, Museo de Geología y Paleontología, Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, (8300) Neuquén, Argentina

Salgado, L. y García, R. 2002. Variación morfológica en la secuencia de vértebras caudales de algunos saurópodos titanosaurios. [Morphological variation in the sequence of caudal vertebrae of some titanosaur sauropods.] *Revista Española de Paleontología*, 17(2), 211-216. ISSN 0213-6937.

## ABSTRACT

In the proximal caudal vertebrae of many titanosaurs a variation in centrum morphology is observed, here interpreted as the result of a change in the distribution of the caudofemoralis muscles. These changes involve the inclination and development of the lateral surfaces and the width of the ventral surface of the centrum. The lateral surfaces of caudals 7-8 of *Titanosaurus araukanicus* are inclined dorsolaterally, resulting in a narrow ventral surface. In caudals 8-9, the primary lateral surface is restricted to the ventrolateral corners of the centrum. The lateral surface of caudal 10 and those distal to it, named the secondary lateral surface, is nearly vertical and replaces the primary lateral surface. Although this morphological pattern is present in several titanosaurs, its phylogenetic significance must be still established. Musculature may have been important in the evolution of caudal morphology in titanosaurs

**Keywords:** Titanosaurs, caudal morphology, musculature.

## RESUMEN

En las caudales proximales de algunos titanosaurios se observa una variación en la morfología de los centros vertebrales que sugiere un cambio en la distribución de los paquetes musculares del caudofemoralis. Esos cambios comprometen básicamente a la inclinación y desarrollo de las caras laterales y el ancho de la cara ventral. Las caras laterales en las vértebras 7-8 de *Titanosaurus araukanicus* se inclinan hacia afuera determinando que la cara ventral se vuelva estrecha. En las vértebras 8-9, la cara lateral primaria está restringida a las esquinas ventrolaterales del centro vertebral. La cara lateral de la vértebra 10 y subsecuentes, llamada aquí la cara lateral secundaria, es casi vertical y reemplaza a la cara lateral primaria. Esta variación morfológica se presenta en varios titanosaurios, aunque aún debe establecerse su valor filogenético. Posiblemente, la musculatura caudal haya sido importante en la evolución de la morfología caudal en titanosaurios.

**Palabras clave:** Titanosaurios, morfología caudal, musculatura.

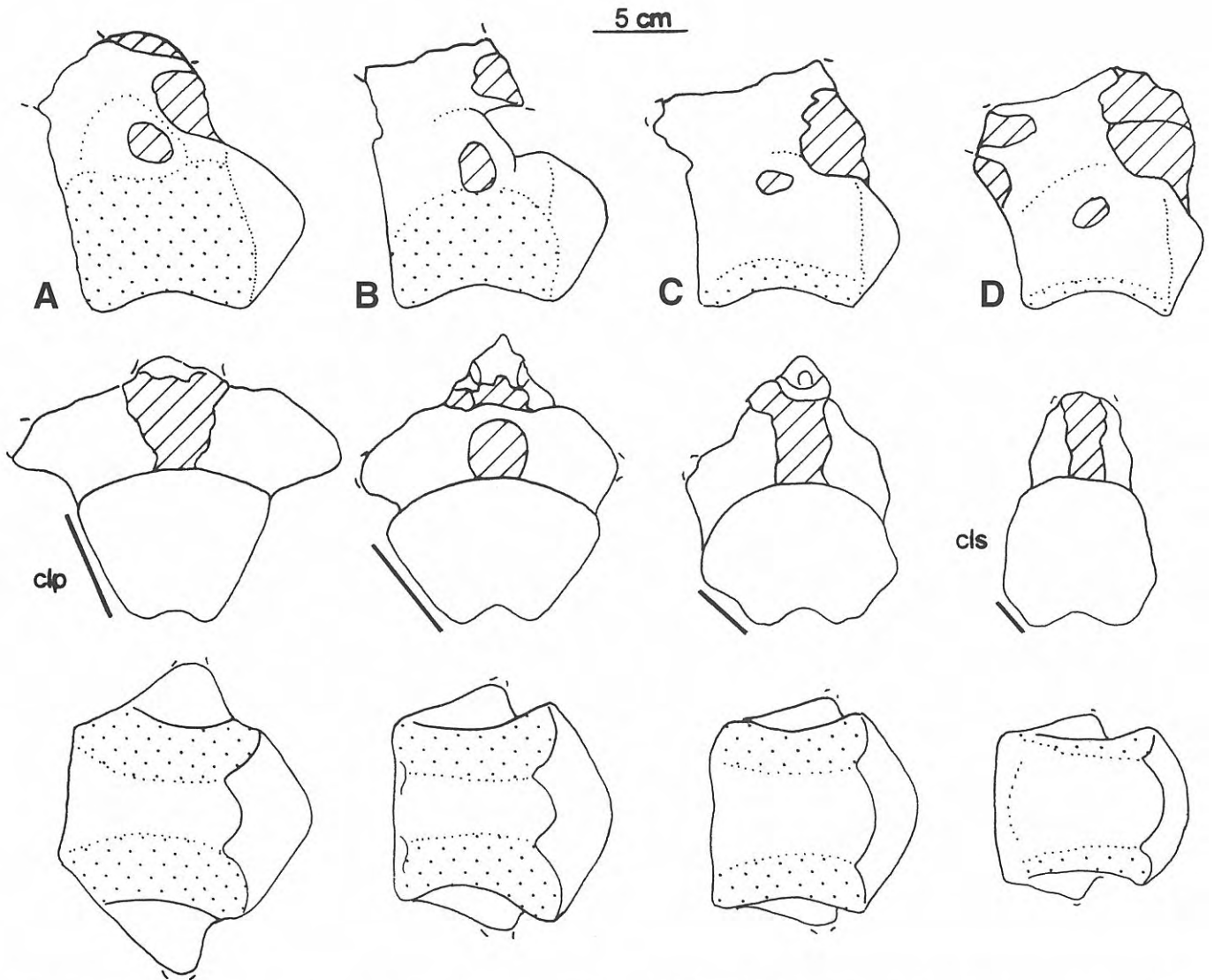
## INTRODUCCIÓN

Powell (1986) reconoció la existencia de dos tipos básicos de centros vertebrales caudales en titanosaurios: el primero de ellos consistente en centros altos, de caras laterales ligeramente cóncavas en sentido dorsoventral y de cara ventral angosta; este tipo vertebral es característico, según aquel autor (Powell, *op. cit.*), de la subfamilia Titanosaurinae. El segundo tipo, diagnóstico de la subfamilia Saltasaurinae, está representado por centros bajos, de caras laterales convexas dorsoventralmente y de cara ventral ancha.

Salgado *et al.* (1997) interpretaron que la condición

propuesta por Powell (*op. cit.*) para caracterizar a Titanosaurinae era plesiomórfica para Titanosauridae, ya que otros titanosaurios parecen presentar idéntica morfología caudal. En efecto, *Andesaurus*, un titanosaurio basal del Cenomaniense de la Provincia del Neuquén (Argentina) y *Epachthosaurus*, un titanosaurio basal del Cenomaniense de la Provincia del Chubut (Argentina) poseen vértebras caudales anteriores y medias que, teniendo en cuenta la caracterización propuesta por Powell, guardarían semejanza con los Titanosaurinae.

En este trabajo se describen brevemente algunos rasgos anatómicos incluidos en la tipificación caudal



**Figura 1.** MPCA-1501. *Titanosaurus araukanicus*. Secuencia caudal 7-10 (A-D), en vistas lateral, posterior y ventral, en donde se muestra el relativo desarrollo de las caras laterales primarias (clp) y su reemplazo por las caras laterales secundarias (cls).

*Caudal sequence 7-10 (A-D), in lateral, posterior and ventral views, where is shown the relative development of the primary lateral faces (clp) and its replacement by the secondary lateral faces (cls).*

establecida por Powell, que varían a lo largo de la secuencia caudal, al menos en algunos titanosáuridos. Por un lado, pretendemos hacer un aporte al conocimiento de la anatomía de las partes blandas de estos animales; por el otro, discutir el valor taxonómico y morfofuncional de las modificaciones que registramos.

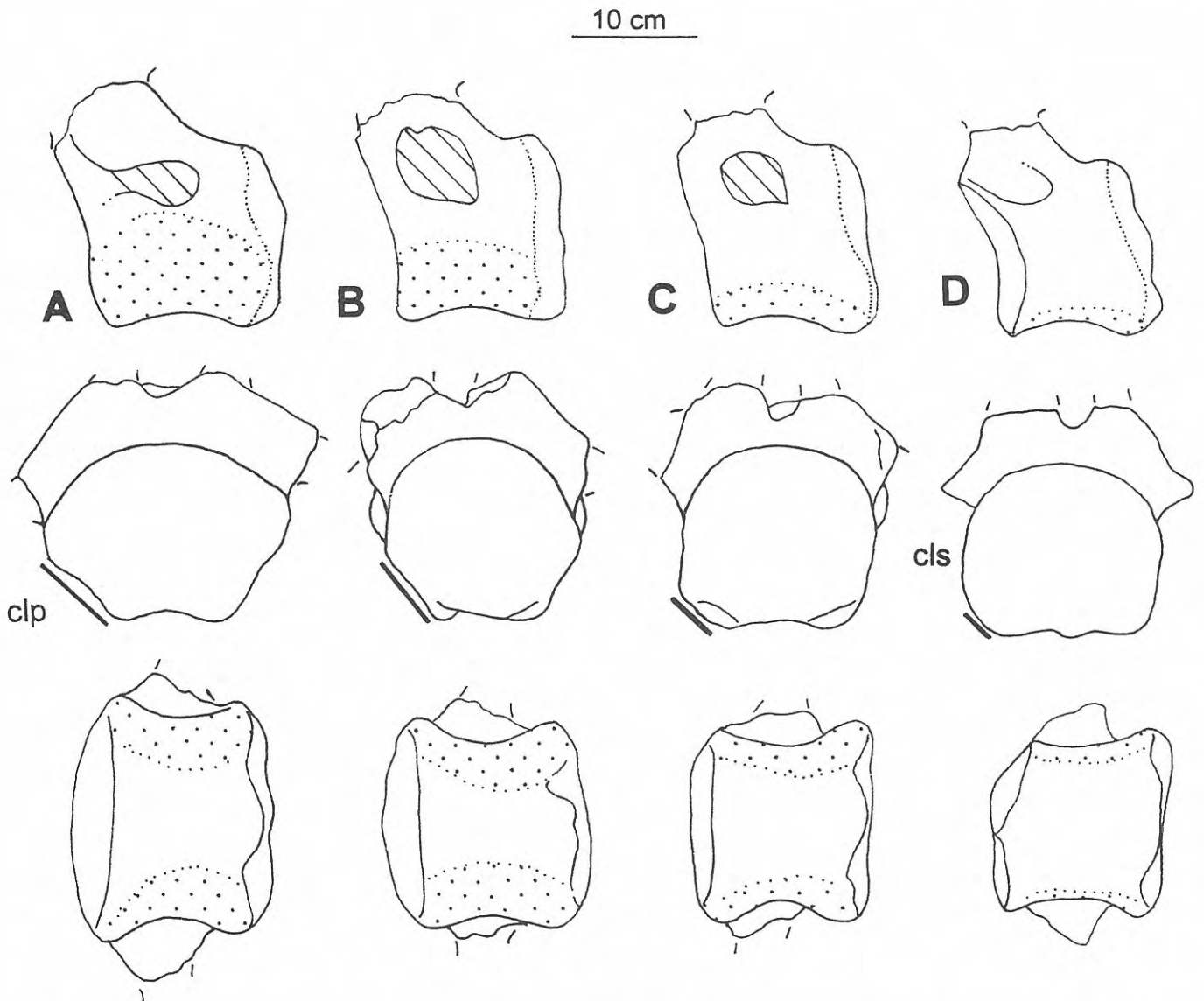
### ABREVIATURAS

MCS: Museo de Cinco Saltos, Río Negro, Argentina; MLP: Museo de la Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina; MPCA: Museo Provincial "Carlos Ameghino" de la Ciudad de Cipolletti, Río Negro, Argentina; MUCPv: Colección de Paleovertebrados del Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina; SMU: Southern Methodist University,

Dallas, Estados Unidos; USNM: United States National Museum, Washington, Estados Unidos.

### MATERIALES

Nos referiremos principalmente a dos series vertebrales: MPCA-1501 (Figura 1), una secuencia continua de 27 vértebras que forma parte del hipodigma de *Titanosaurus araukanicus* Huene, 1929 (Powell, 1986) y MUCPv-204 (Figura 2), una serie de 13 vértebras caudales de un Titanosauridae indet., descritas por Salgado y Calvo (1993). En este último caso, hemos numerado las vértebras correlativamente de 1 a 13, aunque debe tenerse presente que, con excepción del segmento 9-12 (Figura 2 a-d), no es seguro que la serie completa represente una secuencia continua.



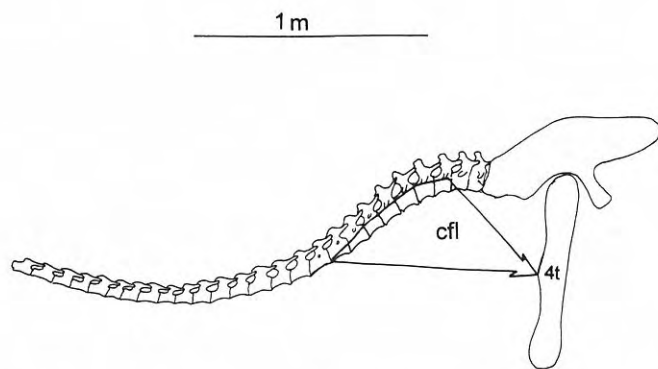
**Figura 2.** MUCPv-204. Secuencia caudal 9-12 (A-D), en vistas lateral, posterior y ventral, en donde se muestra el relativo desarrollo de las caras laterales primarias (clp) y su reemplazo por las caras laterales secundarias (cls).  
*Caudal sequence 9-12 (A-D), in lateral, posterior and ventral views, where is shown the relative development of the primary lateral faces (clp) and its replacement by the secondary lateral faces (cls).*

## DESCRIPCIÓN

En MPCA-1501, el ancho de las primeras dos caudales de la serie es aproximadamente igual a la altura del centro, la superficie ventral es amplia y las caras laterales dorsoventralmente convexas. En la primera vértebra de la serie no se observan facetas para las hemapófisis, aunque en las restantes las mismas presentan un buen desarrollo. En las caudales 3-6 de la serie, las caras laterales se inclinan ligeramente hacia afuera, de manera tal que la cara ventral se hace relativamente angosta. Estas vértebras se corresponden bien con la caracterización hecha por Powell (1986) para los Titanosaurinae. En las sucesivas cuatro vértebras siguientes (caudales 7-10, Figura 1 a-d), las caras laterales (que de ahora en adelante llamaremos *primarias*) se van haciendo cada vez más bajas, dejando lugar a nuevas caras laterales (o *secundarias*) que se extienden hasta reemplazar

progresivamente a las caras primarias, las cuales permanecen como facetas en las esquinas ventro-laterales del centro. La línea de contacto entre la cara primaria y la secundaria culmina posteriormente en una protuberancia lateral. Precisamente, esas vértebras de carácter transicional (7-9) tienen un centro marcadamente ancho. Si bien los procesos transversos se hallan incompletamente conservados, es posible advertir que en la séptima caudal están bien desarrollados y que en la décima se reducen notablemente.

En MUCPv-204 se presenta una variación morfológica similar, aunque con algunas diferencias importantes. Las primeras 6 caudales, procélicas, poseen un cuerpo corto anteroposteriormente y las caras laterales altas y ligeramente cóncavas dorsoventralmente. Las vértebras séptima y octava son también procélicas, aunque son muy bajas y anchas. Hacia atrás, los cuerpos vertebrales se vuelven anfiplaticélicos, aunque aún puede observarse un tenue



**Figura 3.** MPCA-1501. *Titanosaurus araukanicus*. Reconstrucción de la secuencia caudal y de las relaciones anatómicas sugeridas para el músculo *caudofemoralis longus* (cfl). 4t.: Cuarto trocánter del fémur.

*Reconstruction of the caudal sequence and the proposed anatomical relationships for the caudofemoralis longus muscle (cfl). Fourth trochanter of the femur (4t).*

reborde dorsal en la cara articular posterior (9-12, Figura 2 a-d). En la vértebra 9 (Figura 2 a), las caras laterales se inclinan hacia afuera, de manera que pueden ser claramente observadas en vista ventral; su cuerpo es significativamente más ancho que alto. De hecho, los cuerpos caudales de las vértebras aquí consideradas como séptima y octava, aún procélicos, también poseen sus caras laterales inclinadas hacia afuera. En las vértebras inmediatamente posteriores de la secuencia que se muestra en la Figura 2 (10-12), la cara primaria se angosta progresivamente, quedando relegada en la 11 y en mayor medida en la 12, a las esquinas ventrolaterales del centro vertebral (Figura 2). Estas facetas pueden ser observadas en vista ventral aún en la vértebra 12. Las nuevas caras laterales o secundarias también son, en este caso, ligeramente cóncavas dorsoventralmente, lo que marca una diferencia con MPCA-1501, en donde son algo más planas. En vista posterior, puede verse cómo, en las vértebras 9-11, el ancho máximo de la vértebra se va desplazando hacia abajo. Este punto marca, precisamente, el límite entre las caras primaria y secundaria. En la última vértebra de la serie de la Figura 2 (12), la cara primaria ha desaparecido casi completamente. En este sector de la cola, las facetas para las hemapófisis se separan más que en las vértebras anteriores, determinando que la cara ventral de la vértebra sea excepcionalmente ancha. Al igual que en *Titanosaurus araukanicus*, las vértebras posteriores a la 9-10 se hacen aproximadamente tan anchas como altas, tomando en cuenta la articulación posterior. Los procesos transversos no se han conservado completos, excepto en la 12, en donde ya se encuentran muy reducidos.

## DISCUSIÓN

Nuestra interpretación de la variación que se presenta en las series vertebrales que describimos se basa en la distribución de los paquetes musculares correspondientes

al grupo *caudofemoralis* (*coccygeo-femoralis*, según la terminología de Romer, 1923: 606), que relaciona al miembro posterior y la cola (Figura 3). Un número importante de autores se ha referido a la influencia que tienen las estructuras blandas en la formación del hueso, no del cartílago, el que sí podría estar genéticamente determinado (Herring, 1993: 156). En este caso, las masas musculares han influido, posiblemente, en la morfología de los centros vertebrales, en particular de sus caras laterales y ventral.

En nuestra opinión, sobre las caras laterales primarias de las caudales anteriores (3-7 de *Titanosaurus araukanicus* y 3-9, 10 de MUCPv-204), por debajo de los procesos transversos, se dispondría el músculo *caudofemoralis longus*, que habría tenido su origen en el cuarto trocánter del fémur (Figura 3, ver Romer, 1923, fig.6). A medida que la masa de ese músculo va disminuyendo en volumen hacia atrás, la cara lateral de la vértebra se reduce, dando paso a una nueva cara lateral que la reemplaza: la cara secundaria. Posiblemente, aquella vértebra en donde se observa la última traza de cara primaria (en los casos que observamos, las caudales 10 de *T. araukanicus* y 12 de MUCPv-204) marque el final del músculo *caudofemoralis longus* (Figura 3).

En *Titanosaurus araukanicus*, las vértebras caudales 7-9 en las que, hipotéticamente, el músculo *caudofemoralis longus* comienza a perder volumen, son significativamente anchas, más anchas que altas. Como dijimos, posteriormente a la caudal 10 de *Titanosaurus araukanicus* y a la 11 de MUCPv-204, el ancho del centro es aproximadamente igual al alto del centro. En *T. araukanicus*, los centros vertebrales se vuelven subcilíndricos hacia las últimas caudales. En MUCPv-204, la vértebra 9 no es la más ancha de la serie, aunque es significativamente más ancha que la vértebra que se ubica inmediatamente por detrás (la décima). También en este segmento se observa una variación con relación al ancho de la cara ventral. En las primeras (9-10), la cara ventral se vuelve angosta, para ensancharse nuevamente a partir de la 11-12). Evidentemente, la inclinación hacia afuera de las caras laterales primarias en las vértebras novena y décima produce el estrechamiento de la cara ventral en esas vértebras.

Con respecto a la ubicación del músculo *caudofemoralis brevis* (*coccygeo-femoralis brevis* en la terminología de Romer, 1923: 607), es posible que se haya desarrollado desde la *fossa brevis* del ilión (reducida en el caso de los saurópodos) y las dos primeras caudales hasta el fémur, aunque no ha sido posible establecerlo con precisión.

Los cambios morfológicos que se observan a lo largo de la cola de *Titanosaurus araukanicus* y de MUCPv-204 dan cuenta del riesgo de efectuar caracterizaciones taxonómicas a partir de vértebras aisladas. En efecto, los caracteres mencionados por Powell (1986) como propios de la subfamilia Titanosaurinae, se restringen en este caso a las vértebras ubicadas en el sector 1-8 de *Titanosaurus araukanicus* y 1-9 de MUCPv-204.

En segundo lugar, y teniendo en cuenta que el músculo *caudofemoralis longus* es un retractor del fémur



(Carrano, 2000), es posible pensar que la locomoción de los titanosaurios haya sido, en cierto modo, similar a la sugerida por algunos autores para cocodrilos y terópodos (Wu y Russel, 1997). En este sentido, proponemos otra forma de establecer la extensión posterior del *caudofemoralis longus* que la referida por Wu y Russell (*op. cit.*), quienes consideraron el relativo desarrollo de los procesos transversos. En efecto, es posible que los procesos transversos persistan aún en el caso de que la masa muscular que se dispone por debajo de ellos se haya visto reducida significativamente. En cambio, las modificaciones que describimos son, según nuestra interpretación, el *resultado directo* de la presencia de dichas masas musculares. De hecho, en MUCPv-204, los procesos transversos persisten, aunque reducidos, una vez que las caras laterales primarias han desaparecido completamente (Figura 2 d).

Variaciones morfológicas similares a las que se describieron en este trabajo pueden encontrarse en otros titanosaurios y saurópodos relacionados. En el paratipo de *Alamosaurus sanjuanensis* Gilmore, 1922 (USNM 10487), un reborde comienza a observarse con nitidez recién en el centro de la caudal 13 (observación personal) y se mantiene hasta la 16, aunque en una posición más baja. El reborde prácticamente desaparece hacia las caudales distales de *Alamosaurus sanjuanensis*, cuya morfología ya recuerda a la de los saltasaurinos (Salgado *et al.*, 1997). En la caudal 19 del espécimen USNM 10487 de *Alamosaurus sanjuanensis*, puede observarse que la cara lateral de la vértebra, por debajo de la prolongación imaginaria del reborde óseo que se desarrolla sólo en la parte posterior del centro vertebral, se hace prácticamente ventral. En este caso, si nuestra interpretación es correcta, el *caudofemoralis* se extendería más hacia atrás en *Alamosaurus sanjuanensis* que en *Titanosaurus araukanicus* y MUCPv-204. También, en la vértebra figurada por Lull (1911: lámina XIX, figs. 2 y 3) perteneciente a *Pleurocoelus altus* Marsh, un probable titanosaurio, se observa el borde lateral que delimita ambos planos de la vértebra.

En *Pellegrinisaurus powelli* Salgado, 1996, la sexta vértebra caudal (Salgado, 1996, figura 4) muestra una morfología similar a la séptima de *Titanosaurus araukanicus*, con las caras laterales inclinadas hacia afuera y la cara ventral relativamente angosta. Asimismo, el centro de la séptima caudal (Salgado, *op. cit.*, figura 5) presenta una protuberancia lateral que, según nuestra interpretación, marcaría el límite entre las caras primaria y secundaria. Posiblemente, esta vértebra se corresponda con la novena caudal de *Titanosaurus araukanicus* y la caudal 10-11 de MUCPv-204 (en materiales depositados en las colecciones del Museo Regional de Cinco Saltos, posiblemente pertenecientes a *Pellegrinisaurus*, puede verse una morfología equivalente a la de las vértebras 8-9 de *Titanosaurus araukanicus*). Sin embargo, hay que decir que las vértebras de *Pellegrinisaurus powelli*, no sólo las caudales, están notablemente deformadas, de modo que no es posible conocer con certeza si se dan en esa especie las mismas modificaciones que describimos en este trabajo. Por otra parte, es de destacar que algunas

de las variaciones morfológicas que se han observado en la secuencia MPCA-1501 de *Titanosaurus araukanicus* no se aprecian nítidamente en el espécimen MLP-26-28 (una serie de 11 vértebras caudales, Powell, 1986, Lám. 6,7) asignado a *Titanosaurus* sp. En este último, sin embargo, algunas de las vértebras presentan las caras laterales inclinadas hacia afuera, como en la secuencia MPCA-1501. Del mismo modo, en MLP-26-28 se observa una variación con relación al ancho de la cara ventral del centro vertebral (observ. pers.). Posiblemente, las vértebras 6-9 no se hallen representadas en la secuencia MLP-26-28, por lo que no es posible apreciar el reemplazo de las caras primarias por las secundarias.

En *Neuquensaurus australis* (MCS-5) se observa idéntica variación a la observada en los taxones que mencionamos. En la quinta y sexta el reborde que separa ambas caras es muy robusto y separa dos profundas depresiones. Los procesos transversos son poco pronunciados hacia la sexta caudal, a partir de la cual se convierten en rebordes alargados. La definitiva desaparición de la última traza de la cara primaria se da en las vértebras 6-7. La principal diferencia que se observa con los otros taxones es que el proceso de reemplazo de las caras laterales no produce un estrechamiento de la cara ventral. En efecto, a lo largo de la secuencia 2-8, la distancia que separa las facetas posteriores para las hemapófisis no varía significativamente en *Neuquensaurus australis*.

Recientemente, Kellner y Azevedo (1999) han descrito un nuevo titanosáurido, *Gondwanatitan faustoi*, proveniente del Cretácico Superior de Álvarez Machado, en el estado de San Pablo (Brasil). Una de las autapomorfías propuestas para esta especie por sus autores (*op. cit.*: 115, figs. 12 y 14) es la siguiente: "distal articulation surface of proximal and mid caudals heart-shaped". La particular morfología que describen Kellner y Azevedo en *Gondwanatitan faustoi* es muy similar a la que se presenta en la caudal 8 de MPCA-1501 y, hasta cierto punto, a la novena caudal de MUCPv-204. De acuerdo con la variación observada en las vértebras caudales de estos dos titanosaurios patagónicos, es posible reconocer que la forma "acorazonada" que, en vista posterior, adopta la quinta vértebra de *Gondwanatitan faustoi* responde a lo esperado en función de las variaciones morfológicas que se han mencionado en este trabajo. Por lo tanto, esa característica no debería tomarse como un carácter autapomórfico de *G. faustoi*, como pretenden esos autores (Kellner y Azevedo, *op. cit.*).

Por último, se ha observado idéntica variación en la morfología de las vértebras caudales del titanosaurio SMU 61732, asignado por Langston (1974) a *Pleurocoelus* sp. (observación personal).

## CONCLUSIÓN

Si bien aún la evidencia disponible es insuficiente, la idea que aquí se ha expuesto es que la evolución de la musculatura caudal fue un importante factor en la evolución de la morfología vertebral de los titanosaurios.

La morfología de las caras laterales de las vértebras caudales 3-7 o 3-9 de algunos titanosaurios, en especial de aquellos en donde se presenta el tipo de vértebra que Powell atribuye a los titanosaurinos, podría explicarse en función de la presencia del músculo *caudofemoralis*. En particular, el segmento caudal 7-10 o 9-12, al menos en las formas que se han mencionado, presenta un estado transicional; allí se puede observar cómo las caras primarias dejan lugar a las caras secundarias. Posteriormente a la caudal 10 o 12, las caras laterales de las vértebras caudales no presentan variación, al menos en los aspectos que hemos estudiado.

No es improbable que el tipo vertebral que caracteriza a los saltasaurinos, y en general, las variaciones proporcionales que se observan entre los diferentes titanosaurios, haya surgido como resultado de modificaciones en la musculatura de la cola con relación a cambios en la mecánica de la locomoción, aunque estos aspectos aún deben estudiarse con mayor profundidad. En última instancia, esta hipótesis deberá ser contrastada con estudios de la musculatura caudal y su relación con la morfología vertebral en aves y en diferentes grupos de cocodrilos. De igual modo, debe aún conocerse la distribución de este carácter para establecer su significado filogenético.

## BIBLIOGRAFÍA

- Carrano, M.T. 2000. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology*, **26**, 489-512.
- Gilmore, C.W. 1922. Discovery of a sauropod dinosaur from the Ojo Alamo formation of New México. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **81**, 1-9.
- Herring, S.W. 1993. Epigenetic and Functional Influences on Skull Growth. In: *The Skull* (Eds. J. Hanken & B.K. Hall). (Vol. I). The University of Chicago Press, Chicago, 153-206.
- Huene, F. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo Argentino. *Anales del Museo de La Plata*, **3**, 1-196.
- Kellner, A.W.A. and Azevedo, S.K.A. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brasil. In: *Proceedings of the second Gondwanan Dinosaur Symposium* (Eds. Y. Tomida, T.H. Rich & P. Vickers-Rich). National Science Museum Monograph Nro. 15, Tokio, 111-142.
- Langston, W. 1974. Nonmammalian Comanchean tetrapods. *Geoscience and Man*, **8**, 77-102.
- Lull, R.S. 1911. Systematic paleontology of the Lower Cretaceous deposits of Maryland: Vertebrata. In: *Lower Cretaceous Volume*, Maryland Geological Survey, 183-211.
- Powell, J.E. 1986. *Revisión de los titanosáuridos de América del Sur*. Tesis Doctoral (inédita). Universidad Nacional de Tucumán, 493 pp.
- Romer, A.S. 1923. The pelvic musculature of Saurischian Dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **68**, 605-617.
- Salgado, L. 1996. *Pellegrinisaurus powelli* nov. gen. et sp. (Sauropoda, Titanosauridae) from the Upper Cretaceous of Lago Pellegrini, northwestern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, **33**, 355-365.
- Salgado, L., and Calvo, J.O. 1993. Report of a sauropod with amphiplatyan mid-caudal vertebrae from the Late Cretaceous of Neuquén Province (Argentina). *Ameghiniana*, **30**, 215-218.
- Salgado, L., Coria, R.A. and Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, **34**, 3-32.
- Wu, X.-Ch. and Russell, A.P. 1997. Functional Morphology. In: *Encyclopedia of Dinosaurs* (Eds. P.J. Currie & K. Padian). Academic Press, San Diego, 258-268.

*Manuscrito recibido:* 31 de agosto, 2001

*Manuscrito aceptado:* 21 de diciembre, 2001