



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM GEOLOGIA REGIONAL

**EVOLUÇÃO DO TAMANHO CORPORAL EM TITANOSAUROS  
(SAUROPODA, MACRONARIA)**

Mestrado n. 320

**Lucila Monteiro de Souza**

Orientador: Rodrigo Miloni Santucci

Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Geociências da Universidade de Brasília como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Geologia, na área de concentração de Geologia Regional.

Brasília, Março de 2014



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM GEOLOGIA REGIONAL

**EVOLUÇÃO DO TAMANHO CORPORAL EM TITANOSAUROS  
(SAUROPODA, MACRONARIA)**

Mestrado n. 320

**Lucila Monteiro de Souza**

Orientador: Rodrigo Miloni Santucci

Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Geociências da Universidade de Brasília como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Geologia, na área de concentração de Geologia Regional.

Brasília, Março de 2014

**Dissertação apresentada na forma de artigo conforme Art. 35 do Regimento da  
Pós-Graduação do Instituto de Geociências.**

**Banca Examinadora**

---

**Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci (UnB)**

---

**Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho (UFG)**

---

**Prof. Dr. Ricardo Lourenço Pinto (UnB)**

**Resumo:** O clado Titanosauriformes é um grupo notável e diverso de saurópodos que habitaram quase todas as massas de terra durante o Cretáceo. A diversidade de formas do clado compreende tanto um dos maiores animais que já caminharam sobre a Terra, *Argentinosaurus*, quanto alguns dos menores saurópodos conhecidos, *Europasaurus* e *Magyarosaurus*, o que os torna bons candidatos para se testar a Regra de Cope, conhecida como a tendência do aumento do corpo ao longo de uma linhagem evolutiva. Foram usados métodos estatísticos para avaliar o tamanho corporal em abordagens filogenética e não filogenética com o objetivo de identificar a tendência de aumento corporal nos titanossauros. O comprimento dos fêmures foi coletado (ou estimado através do úmero) para ser usado como base de tamanho corporal para 46 espécies de titanossauros. Os resultados mostram que não há correlações significativas entre aumento/diminuição no tamanho corporal dos Titanosauriformes ao longo do Cretáceo e as mudanças negativas no tamanho do corpo são maiores do que as positivas (mas estatisticamente não significativas) para a maioria dos subclados (Saltasarinae, Saltasaridae, Lithostrotia, Titanosauria e Somphospondyli), dessa forma pode-se afirmar que a Regra de Cope não atuou na evolução corporal do grupo e, ao contrário, há uma tendência geral para diminuição do tamanho médio associado ao aumento da variação corporal.

**Palavras chave:** Titanosauriformes, tamanho corporal, Regra de Cope, fêmur, filogenia.

**Abstract:** Titanosauriformes is a conspicuous and diverse group of sauropod dinosaurs that inhabited almost all land masses during Cretaceous times. Besides the diversity of forms, the clade comprises one of the largest land animals found so far, *Argentinosaurus* and, on the other hand, some of the smallest sauropods known to date, *Europasaurus* and *Magyarosaurus*, which enable them to be good candidates for studies on body size trends such as Cope's Rule, the tendency towards an increase in body size in an evolutionary lineage. We used statistical methods to assess body size changes under both phylogenetic and non-phylogenetic scopes to identify any body size trend in Titanosauriformes. Femoral lengths were collected (or estimated from humeral length) from 46 titanosauriform species and used as a proxy for body size. Our findings show that there are not significant correlations between increase/decrease in titanosauriform body size and age along the Cretaceous and that negative changes in body size are higher than positive ones (although not statistically significant) for most of the titanosauriform subclades (e.g. Saltasaurinae, Saltasauridae, Lithostrotia, Titanosauria, and Somphospondyli), so that Cope's Rule did not work in titanosauriform evolution. Finally, we also found a trend in decrease in titanosauriform mean body size coupled with an increase in body size standard deviation, which indicates an increase in body size variation toward the end of Cretaceous.

**Keywords:** Titanosaur; body size; Cope's Rule; femur; phylogeny.

## ÍNDICE

<b>1-INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>2-MATERIAIS E MÉTODOS</b>	<b>3</b>
<b><i>2.1-Taxa</i></b>	<b>3</b>
<b><i>2.2-Estimativa do tamanho corporal</i></b>	<b>4</b>
<b><i>2.3-Mudanças direcionais para o tamanho corporal</i></b>	<b>5</b>
<b>3-RESULTADOS</b>	<b>7</b>
<b>4-DISCUSSÃO E CONCLUSÃO</b>	<b>15</b>
<b>5-REFERÊNCIAS</b>	<b>18</b>
<b>APÊNDICES S1-S2-S3</b>	

## 1- Introdução

Os Titanosauriformes são um grupo de dinossauros saurópodos que abrangem mais de 40 espécies descritas e alcançaram um grande sucesso evolutivo ao longo do Cretáceo. Este sucesso é destacado pela ampla distribuição de seu registro fóssil, o grupo possui uma grande diversidade e um grande número de materiais formalmente descritos encontradas em muitos continentes (América do Sul (Powell, 1992; Salgado, 1996; Kellner & Azevedo, 1999; Calvo & González Riga, 2003; González Riga, 2003; Martínez *et al.*, 2004; Salgado *et al.*, 2005; Apesteguia, 2007; González Riga & Astini, 2007; Salgado & Carvalho, 2008; Fillipi *et al.*, 2011; Juarez Valieri & Calvo, 2011; Santucci & Arruda-Campos 2011; Zaher *et al.*, 2011; Mannion & Otero, 2012), América do Norte (Tidwell *et al.*, 1999; Lehman & Coulson, 2002; Rose, 2007; Taylor, 2009), Europa (Le Loeuff, 2005; Sander *et al.*, 2006; Canudo *et al.*, 2008; Company *et al.*, 2009; Stein *et al.*, 2010), África (Gomani, 2005; Mateus *et al.*, 2011), Ásia (Borsuk-Bialynicka, 1977; Jain & Bandyopadhyay, 1997; Tang *et al.*, 2001; Klein *et al.*, 2009; D'Emic *et al.*, 2013;) e Austrália (Hocknull *et al.*, 2009).

Os titanossauros variam consideravelmente em relação aos seus tamanhos corporais, desde *Argentinosaurus* considerado o maior animal que já andou sobre a Terra, até *Magyarosaurus* conhecido como um dos menores saurópodos encontrados. Titanosauriformes parecem possuir um aumento na variação corporal ao longo de sua história evolutiva, por exemplo, eles podem ser encontrados no Gondwana onde muitas formas grandes estão presentes nos depósitos do Cretáceo Inferior (Mannion & Calvo, 2011; Carballido *et al.*, 2011) e locais onde formas médias e pequenas são registradas no Cretáceo Superior (Jain & Bandyopadhyay, 1997; Powell, 1992; Salgado *et al.*, 2005; Santucci & Arruda Campos, 2011; Gallina, 2012).

A Regra de Cope é uma das hipóteses de tendências evolutivas mais citadas referentes ao aumento do tamanho corporal. Demonstrou-se que esta tendência opera em alguns grupos: foraminíferos, trilobitas, mamíferos, pterossauros e saurópodos (Colbert, 1993; Arnold *et al.*, 1995; Alroy, 1998; Hone & Benton, 2007), mas não em outros: amonitas, lagartos varanóides, tartarugas, peixes e moluscos (Pianka, 1995; Jablonski, 1997; Dommergues *et al.*, 2002; Knouft & Page, 2003; Moen, 2006).



Dois mecanismos evolutivos opostos podem ser capazes de revelar os processos de uma tendência em grande escala como a Regra de Cope. Mecanismos ativos/direcionais mostram que o favorecimento do tamanho corporal grande através de vantagens ecológicas seria a principal causa de atuação da Regra de Cope, pode-se encontrar uma grande quantidade de trabalhos que abordam a evolução do gigantismo através de um processo evolutivo que mostram a tendência ao aumento do tamanho corporal dentro de uma linhagem evolutiva (Gould, 1997; Jablonski, 1997).

Tamanhos grandes geralmente conferem uma vantagem seletiva aos indivíduos dentro de uma população (aumento da defesa, sucesso intra e interespecífico para competição e predação, longevidade, aumento da inteligência, mecanismos mais eficientes para a termorregulação, e sobrevivência a ambientes extremos, Kingsolver & Pfennig, 2004). Por outro lado, o gigantismo também traz desvantagens como, aumento no tempo de desenvolvimento embrionário, necessidade energética, taxas de fecundidade menores, e altas taxas de extinção (Sander *et al.*, 2011). O mecanismo ativo/direcional é raramente encontrado em um contexto macroevolutivo, uma vez que apenas trabalhos com enfoque em invertebrados mostram a atuação empírica deste mecanismo. Esta tendência evolutiva somente direciona o grupo para tamanhos maiores se as vantagens forem superiores às desvantagens (Raia *et al.*, 2012).

Em contrapartida os mecanismos evolutivos passivos não direcionam características, mas variam de forma aleatória entre as morfologias. O aumento do tamanho corporal seria ocasionado pela força de difusão que se inicia distante da barreira do tamanho mínimo (Stanley, 1973), o afastamento deste limite expandiria as chances de originar indivíduos de tamanhos grandes. Devido a isto, seria provável que houvesse um aumento na variância e no tamanho médio do corpo dentro das linhagens ao longo do tempo (Raia *et al.*, 2012).

O tamanho corporal está intimamente ligado com a história ecológica e evolutiva dos grupos. Os esforços em descobrir padrões ecológicos e processos relacionados com a evolução de grupos extintos podem revelar processos em escala macro e micro-evolutiva que podem ser importantes para o entendimento da estruturação biológica das comunidades (Briggs & Crowther, 1990; Brown & Lomolino, 2005; Brusatte, 2012). Dessa forma, considerando o importante papel dos titanossauros para o entendimento da biota continental no

Cretáceo, foram testadas as mudanças direcionais de tamanho corporal (tendência dentro da linhagem) usando abordagens filogenéticas e não filogenéticas com o objetivo de verificar se os titanossauros possuem a tendência evolutiva do aumento corporal ao longo do tempo, conhecida como Regra de Cope. Discutiu-se alguns aspectos relacionados aos padrões de mudanças corporais encontrados em Titanosauriformes, estas análises podem fornecer uma nova informação para estudos futuros relacionados à evolução do clado dos saurópodes.

## **2- Materiais e Métodos**

Informações sobre como avaliar as mudanças evolutivas do tamanho corporal em uma linhagem podem ser encontradas em Alroy (2000), Laurin (2004), e Butler & Goswami (2008). Estes trabalhos basicamente mostram que apenas as comparações em pares de ancestral-descendente podem ser capazes de identificar tendências dentro das linhagens de um clado, a importância de métodos estatísticos para se chegar a uma significância e a necessidade de usar um método de contraste filogenético vs. o tempo de avaliação das mudanças corporais. São descritos abaixo os métodos usados para avaliar as mudanças corporais nos titanossauros.

### **2.1- Taxa**

A base de dados consiste em 112 materiais de ossos longos (fêmur e/ou úmero) obtidos através de 46 espécies de Titanosauriformes bem conhecidas na literatura, contendo informações sobre medidas de fêmur e/ou úmero, unidade geológica associada, intervalo de tempo, localidade geográfica e número de identificação do material. Titanosauriformes são globalmente distribuídos e seus materiais são provenientes de diferentes áreas: América do Sul (Bacia Bauru, Membro Huincul, Grupo Neuquén, Membro Puesto Antigual, Grupo Malargue, Grupo Chubut, Grupo Salta), América do Norte (formações Morrison, Black Peaks, e Twin Mountains), Europa (Bacia Maestrazgo, Bacia Hateg, Bacia Saxony, Formação Marnes Rouges, e Bacia Chera), África (Formação Tendaguru e Tadi *beds*), Ásia (Bacia Koum, Bacia Nemegt, Formação Mêng-Yin, Formação Khorat, Formação Huiquanpu, Formação Lameta, e Formação Sunjiawan). Os táxons usados na análise são referidos apenas a indivíduos adultos, informações histológicas, e anatomia descritiva foram os critérios usados na identificação dos

indivíduos adultos. Por exemplo, apesar de possuir uma grande quantidade de elementos preservada, *Rapetosaurus* foi excluído da análise por falta de evidências de material adulto (ver Apêndice 1, para maiores informações).

## **2.2- Estimativa do tamanho corporal**

Os materiais de saurópodos são geralmente mal preservados e incompletos, dessa forma nem todos os materiais se encontram completos para nos proporcionar uma estimativa confiável do tamanho total do espécime. A estimativa de massa para dinossauros não-avianos é raramente realizada, pois formas extintas são geralmente muito distantes dos seus parentes vivos. Com base nisso, muitas metodologias diferentes e cálculos são empregados com a finalidade de se estimar a massa corporal, porém sem muito sucesso (Anderson *et al.*, 1985; Seebacher, 2001; Farlow *et al.*, 2005; Carrano, 2006). No entanto, uma correlação positiva pode ser encontrada entre comprimento de fêmur e tamanhos corporais em mamíferos (Alexander *et al.*, 1979; Bou *et al.*, 1987; Jungers *et al.*, 1998; Christiansen, 1999), aves (Maloiy *et al.*, 1979; Cubo & Casinos, 1997; Hone *et al.*, 2008; Butler & Goswami, 2008), e dinossauros (Seebacher, *et al.*, 1999; Carrano, 2006; Hone *et al.*, 2005).

Os dados de fêmur de saurópodes são relativamente fáceis de serem encontrados na literatura, sendo que figuras com escala também auxiliaram na obtenção de comprimentos dos materiais. Titanosauriformes possuem um rápido crescimento até a maturidade sexual e parecem apresentar poucas alterações corporais ao longo de suas vidas (heterocronia). Assim, os comprimentos dos ossos longos foram usados como base para o tamanho do corpo (Buffeaut *et al.*, 2002; Mazzetta *et al.*, 2004; Sander *et al.*, 2004; Carrano, 2006; Klein & Sander, 2008; Sander *et al.*, 2011).

Foram adotados comprimentos lineares de ossos longos, como fêmur e úmero como base do tamanho corporal. A base de dados incluiu apenas indivíduos adultos com materiais completos (femur e/ou úmero) disponíveis na literatura, em alguns casos, mais de um fêmur e/ou úmero por táxon. Nestes casos usou-se a média dos comprimentos em vez do comprimento máximo, pois espécies representadas pelos espécimes do maior comprimento provavelmente terão poucos representantes na população (Butler & Goswami, 2008).

Utilizaram-se espécimes que possuem fêmur e úmero pertencentes ao mesmo indivíduo para analisar a correlação entre fêmur e úmero, esta análise possui o objetivo de testar se há uma correlação entre os tamanhos de fêmur e úmero. O resultado da equação nos permite estimar o comprimento daquelas espécies onde somente o úmero é conhecido.

Os dados de comprimento dos fêmures foram submetidos ao teste de Shapiro-Wilk, que indica se há normalidade na distribuição dos dados. Assim, as estatísticas paramétricas foram empregadas na abordagem não filogenética, estas análises foram feitas no programa PAST (Hammer *et al.*, 2001).

### **2.3- Mudanças direcionais para o tamanho corporal**

Foram avaliadas as mudanças corporais em Titanosauriformes através das abordagens filogenéticas e não filogenéticas para que os resultados fossem complementados. A abordagem não filogenética foi feita verificando o tamanho médio do comprimento do fêmur contra o tempo médio (média da amplitude temporal de cada unidade geológica) de cada táxon em milhões de anos em uma análise de regressão para testar se há uma tendência positiva de aumento corporal na linhagem dos Titanosauriformes.

A abordagem filogenética para mudanças direcionais no tamanho do corpo usa a comparação de pares entre ancestral-descendente (ver Alroy, 2000, Laurin, 2004, Butler & Goswami, 2008), para estabelecer estes pares, uma superárvore (*supertree*) foi calculada para Titanosauriformes, uma vez que não havia disponível uma filogenia para todo o clado. Cinco árvores filogenéticas para Titanosauriformes foram selecionadas: Salgado *et al.* (1997), González Riga *et al.* (2009), Gallina & Apesteguía (2010), Santucci & Arruda-Campos (2011), e D'Emic (2012). Estas foram escolhidas por focar em diferentes aspectos do grupo (Titanosauriformes basais e apicais ou pelas relações específicas de cada subclado) e por maximizar o número de táxons usados nas análises. As notações parentéticas dessas cinco árvores foram processadas no programa CLANN 3.0.0 (Creevey & McInerney, 2005), onde uma matriz de dados foi gerada pelo método *Matrix Representation using Parsimony* (MRP). Esta matriz de dados foi processada no programa PAUP 4.0 versão Beta 10 (Swofford, 2002) o que resultou em 2439 árvores mais parcimoniosas. O consenso estrito destas 2439 árvores foi

usado para comparar os pares ancestrais-descendentes de 31 táxons de Titanosauriformes para os quais o tamanho de fêmur pode ser estabelecido.

Para calcular os estados ancestrais foram seguidas as metodologias de Laurin (2004), Carrano (2006), e Butler & Goswami (2008) onde o táxon era associado ao registro fóssil, os comprimentos dos ramos em milhões de anos foram estabelecidos para cada táxon terminal. Foi considerado que o tamanho de fêmur foi representado pelo material mais jovem do registro geológico (Laurin, 2004; Butler & Goswami, 2008). Para os nós internos considerou-se um intervalo de 3 milhões de anos assim como utilizado em Laurin (2004). Usando esta árvore calibrada foram calculados os valores de cada nó (Apêndice 2) através do algoritmo *squared-change parsimony* (SCP) no programa Mesquite 2.75 (Maddison & Maddison, 2007). Finalmente, as mudanças corporais ao longo da filogenia foram calculadas usando a *supertree* calibrada com os estados ancestrais previamente calculados. Avaliaram-se as diferenças no tamanho do corpo entre os táxons terminais e os nós internos e entre os nós internos e os seguintes clados: Macronaria, Brachiosauridae, Somphospondyli, Titanosauria, Lithostrotia, Saltasauridae, Opisthocoelicaudiinae, e Saltasaurinae. As mudanças para Titanosauriformes não foram calculadas em função da não resolução de uma politomia envolvendo este clado e *Tehuelchesaurus*. Para cada um desses clados nós avaliamos a soma das mudanças, mediana, média, mudanças positivas, negativas e o total de mudanças. Seguindo Butler & Goswami (2008), nós usamos o teste chi-quadrado para avaliar se as mudanças positivas e negativas ocorriam na mesma frequência (hipótese nula) ou se apresentavam uma tendência positiva/negativa.

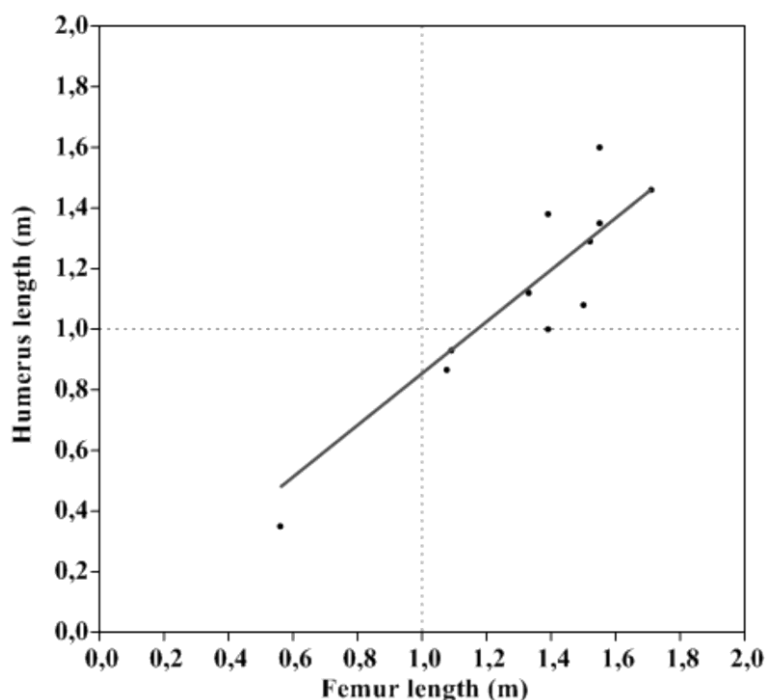
A abordagem não filogenética foi testada avaliando-se o ponto médio da amplitude estratigráfica total para cada táxon contra o comprimento do fêmur. Foram utilizados testes paramétricos já que a avaliação de Shapiro-Wilk mostra que há normalidade na distribuição dos dados. A correlação entre tamanho corporal e idade foi testada em Macronaria e nos seguintes subclados: Brachiosauridae, Somphospondyli, Titanosauria, Lithostrotia, Saltasauridae, Opisthocoelicaudiinae, e Saltasaurinae.

Foram calculados também os desvios padrão do comprimento do fêmur em três intervalos de tempo (Jurássico Superior, Cretáceo Inferior e Cretáceo Superior) para identificar

qualquer tendência (diminuição/aumento) na variação do tamanho corporal. Para estas análises foram usados 46 espécies considerados na abordagem não filogenética.

### 3- Resultados

A regressão linear (Fig. 1) usando os dados de 11 espécies (*Andesaurus*, *Cedarosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Chubutisaurus*, *Diamantinasaurus*, *Sauroposeidon*, *Phuwiangosaurus*, *Giraffatitan*, *Epachtosaurus*, *Bonatitan*, e *Tehuelchesaurus*) para as quais ambos o fêmur e úmero são conhecidos para os mesmos indivíduos, resultou na seguinte equação:  $y = 0,8546x$  (Pearson's  $r = 0,91851$ , e  $P = <0,005$ ). *Phuwiangosaurus* é a única espécie (das 11 usadas na regressão) que possui cinco espécimes com fêmur e úmero conhecidos para os mesmos indivíduos (Klein *et al.*, 2009). Para estes cinco exemplares de *Phuwiangosaurus* foram usados apenas a média dos materiais na análise de regressão. Estes valores mostram uma correlação positiva entre fêmur e úmero, portanto esta equação foi usada para estimar os comprimentos de fêmur para aquelas espécies onde somente o úmero era conhecido.



**Fig. 1** Regressão linear do tamanho do úmero (eixo y, em metros) contra o comprimento femoral (eixo x, em metros). Cada valor de pares de tamanho de úmero e fêmur se refere ao mesmo espécime de titanossauriforme. *Phuwiangosaurus* compreende cinco espécimes para os quais úmero e fêmur são conhecidos; nesse caso o valor médio desses elementos foi usado. Equação da reta:  $y = 0,8546x$ .

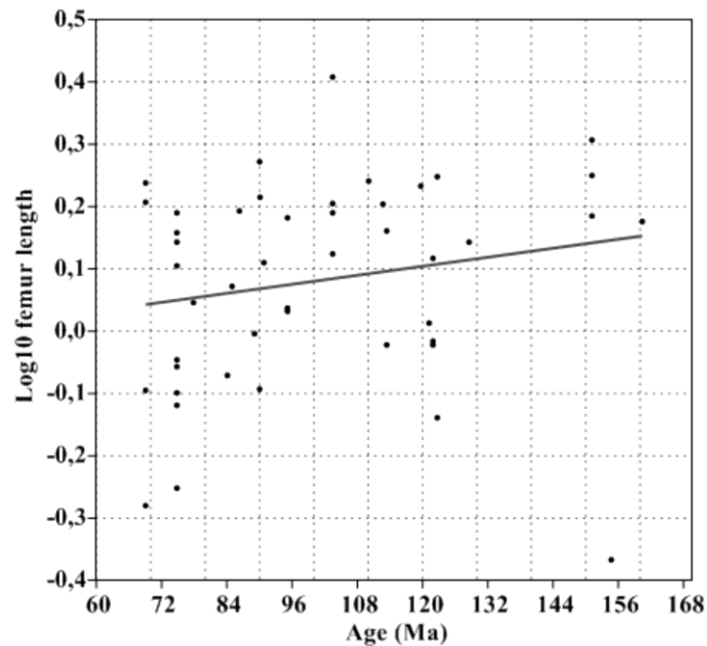
O teste de normalidade de Shapiro-Wilk para os fêmures de titanossauros (tanto os medidos quanto os mensurados através da equação da reta) mostraram que todos os clados avaliados possuem uma distribuição normal dos dados (Tabela 1). Desta forma foram usados métodos paramétricos para a abordagem não filogenética.

**Tabela 1.** Teste de normalidade (Shapiro-Wilk) para as médias de fêmures de cada clado avaliado nesse trabalho.

<b>Clado</b>	<b>W</b>	<b>P</b>
Saltosaurinae	0,9362	0,5124
Opisthocoelicaudiinae	0,9182	0,4460
Saltosauridae	0,9031	0,3927
Lithostrotia	0,9572	0,5478
Titanosauria	0,9594	0,5599
Somphospondyli	0,9624	0,4650
Brachiosauridae	0,8142	0,1303
Macronaria	0,9582	0,2619

A análise não filogenética usou 34 espécies cujos comprimentos dos fêmures foram retirados da literatura e 12 espécies para os quais o tamanho de fêmur foi estimado através do cálculo do ajuste da equação da reta ( $y = 0,8546x$ ) baseado no tamanho do respectivo úmero. Os dados consideram 46 espécies dentro do clado Macronaria (Apêndice 1), dentre as quais 31 espécies foram incluídas na análise filogenética, uma vez que estas estão presentes no mínimo em um dos cinco cladogramas usados para construir a *supertree*.

As análises não filogenéticas sugerem uma fraca e não significativa correlação entre o comprimento do fêmur e a idade para Macronaria (Pearson's  $r = 0,19145$ ,  $P = 0,20246$ ). Estes valores indicam que a variação do tamanho corporal é explicada de maneira fraca pela idade estratigráfica. A abordagem não filogenética não encontrou tendência para o aumento do tamanho corporal (Regra de Cope), seguindo uma tendência contrária. Os subclados dentro de titanosauriformes são mostrados na Fig.2 e Tabela 2.



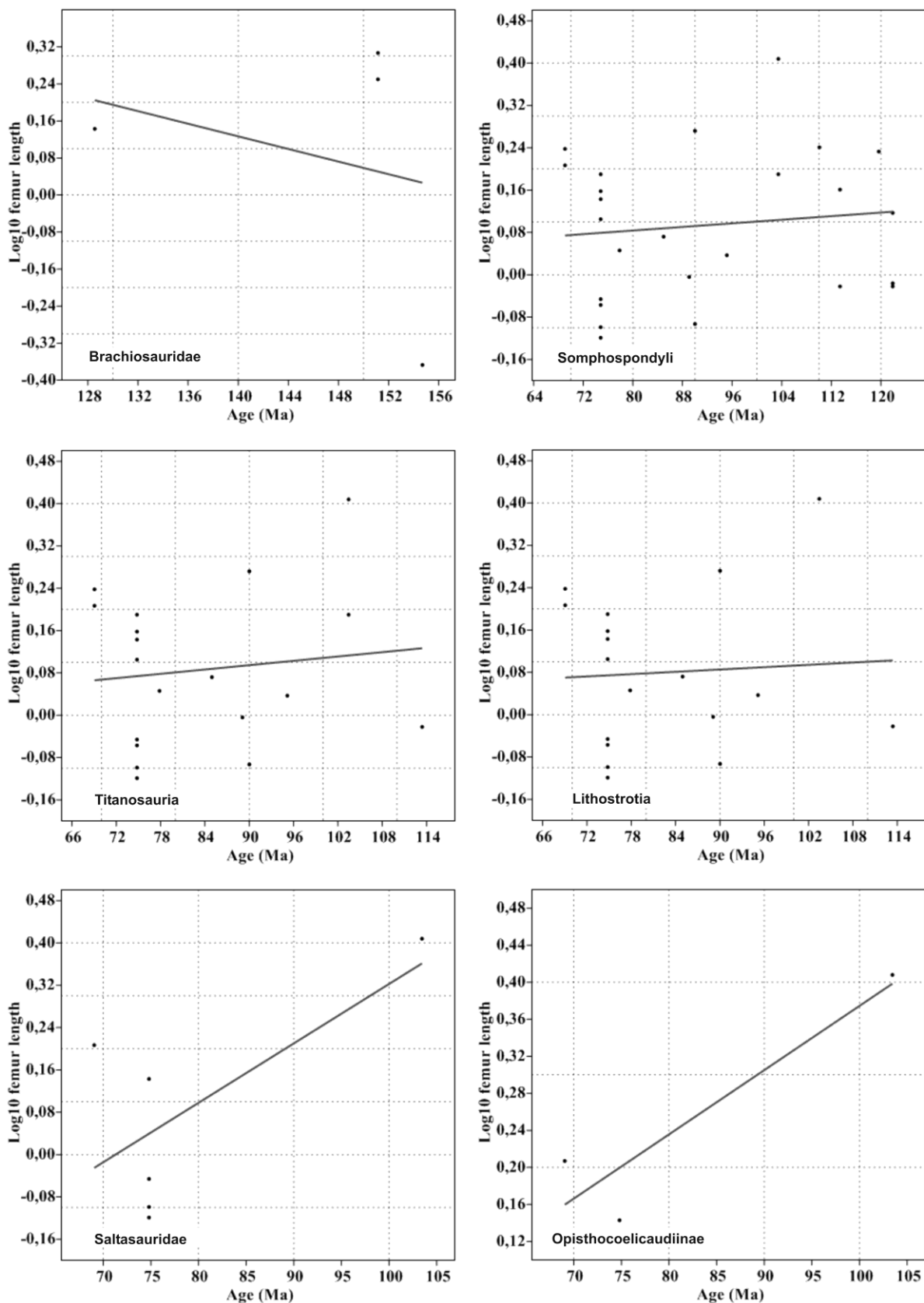
**Fig. 2** Gráfico comparando o tamanho femoral ( $\log_{10}$ , eixo y) contra a idade (eixo x, em milhões de anos) para as 46 espécies de Macronaria, sendo 12 espécies com o tamanho femoral estimado a partir do úmero. A idade de cada táxon foi calculada com base na média da amplitude temporal de cada unidade geológica onde os táxons foram encontrados.

Apenas Opisthocoelicaudiinae com um valor de  $r = (0,92483)$  indicou uma relação entre tamanho corporal e idade estratigráfica. No entanto, o P não mostrou uma relação significativa entre idade e tamanho corporal, o número de táxons analisados neste clado ( $n = 3$ ) é baixo e nossos cálculos podem apresentar um viés. *Argentinosaurus* é tanto a maior quanto a mais antiga espécie observada dentro deste clado, de modo que a tendência observada (se fosse significativa) seria a diminuição do tamanho do corpo em direção ao final do Cretáceo. No entanto, esse raciocínio não é bem suportado quando se considera que *Argentinosaurus* não é membro basal dentro deste clado. Os cálculos para os outros subclados dentro de Titanosauriformes não forneceram relação significativa (positiva/negativa) entre idade e tamanho do corpo. As tendências observadas em todos os subclados de Titanosauriformes indicam uma tendência à diminuição do tamanho do corpo, exceto por Brachiosauridae, onde tendência para o aumento do tamanho corporal é observada (Fig. 3, Tabela 2).

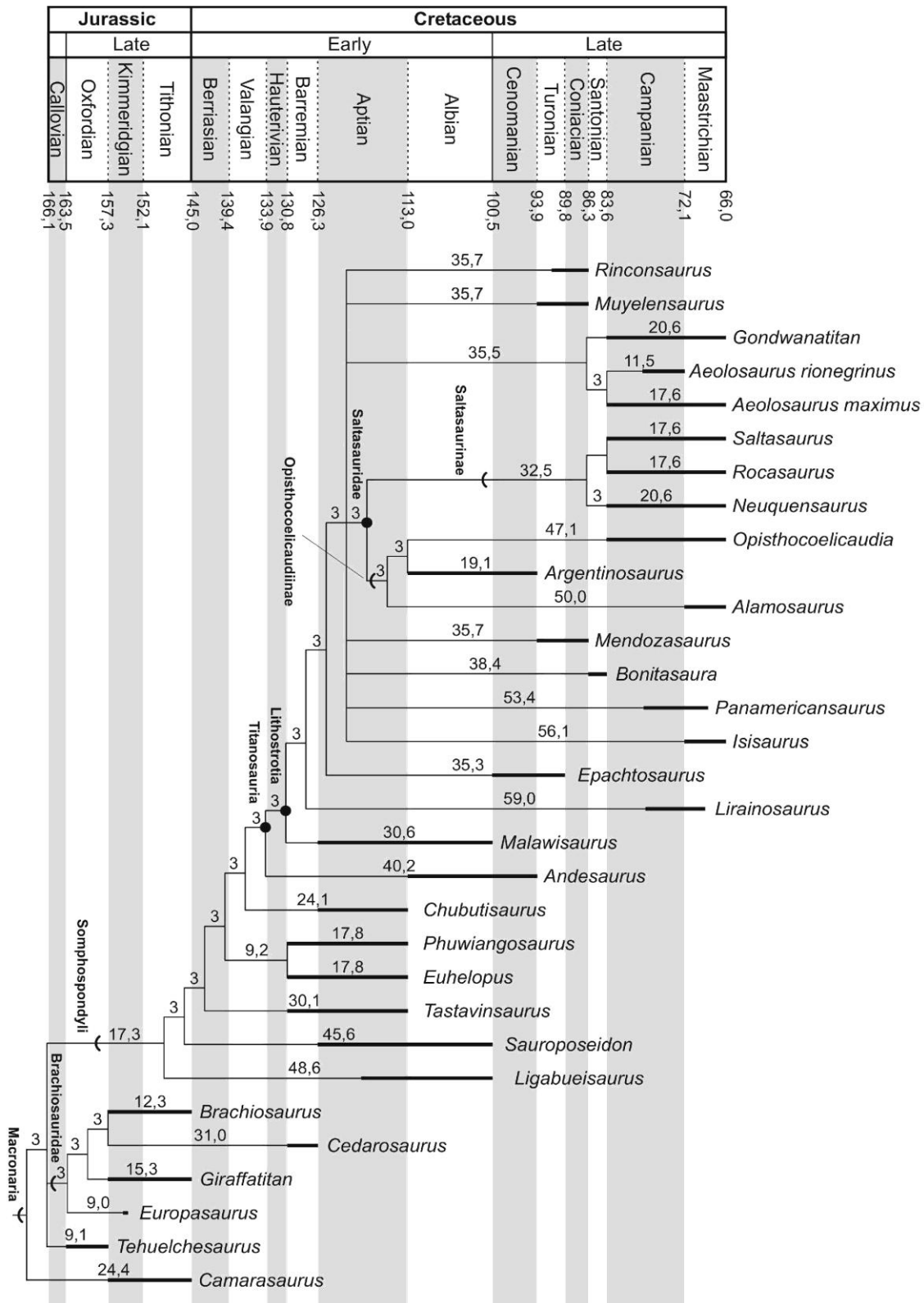


**Tabela 2.** Análise de correlação (correlação de Pearson) usando o  $\log_{10}$  do tamanho femoral contra o tempo médio de amplitude estratigráfica para cada clado avaliado nesse trabalho. A correlação não pode ser calculada para Saltosaurinae porque as espécies desse clado possuem a mesma idade. \* Somente os valores para Macronaria são baseados no conjunto de dados de 46 espécies, já os demais clados só apresentam os táxons presentes na *supertree*.

<b>Clado</b>	<b>n</b>	<b>r</b>	<b>p</b>	<b>Intervalo de confiança da inclinação (95%)</b>
Saltosaurinae	3	-	-	-
Opisthocoelicaudiinae	3	0,92483	0,24841	0,004631; 0,025010
Saltosauridae	6	0,67072	0,14479	0,005009; 0,074540
Lithostrotia	18	0,06137	0,80886	-0,007768; 0,007872
Titanosauria	19	0,12186	0,61920	-0,005796; 0,007138
Somphospondyli	25	0,11774	0,57512	-0,002329; 0,003336
Brachiosauridae	4	-0,26594	0,73406	-0,020890; 0,176200
Macronaria*	46	0,19145	0,20246	-0,000978; 0,003573



**Figura 3.** Gráfico comparando o  $\log_{10}$  do tamanho femoral (eixo  $y$ ) contra a idade (eixo  $x$ , em milhões de anos) para os subclados de Titanosauriformes. A idade associada a cada táxon foi calculada como o valor médio da amplitude temporal da unidade geológica onde o táxon foi encontrado.



**Figura 4.** *Supertree* calibrada mostrando as relações filogenéticas para Titanosauriformes. Os clados usados nas comparações ancestral-descendentes (Macronaria, Brachiosauridae, Somphospondyli, Titanosauria, Lithostrofia, Saltasauridae, Opisthocoelicaudiinae, e Saltasaurinae) são indicados por círculos pretos (*node-based*) ou por linhas curvas (*stem-based*). O número ao lado de cada táxon corresponde ao tempo da linhagem.

A *supertree* (Fig. 4) foi usada na abordagem usando as comparações ancestral-descendente, totalizando 31 espécies pertencentes à Macronaria, dentre as quais 29 eram Titanosauriformes. As mudanças corporais em Macronaria são quase todas em número igual (positivas/negativas, Tabela 3). Saltosaurinae, Lithostrotia, Titanosauria, e Somphospondyli mostram mais mudanças negativas no tamanho do corpo do que mudanças positivas. A soma e a média de mudanças são todas negativas para todos estes grupos, a mediana é positiva em todos os clados, exceto Saltosaurinae, isto é devido às grandes proporções de mudanças negativas. Saltosauridae possui um número igual de mudanças positivas e negativas com valores de média negativa e mediana positiva. (Tabela 3).

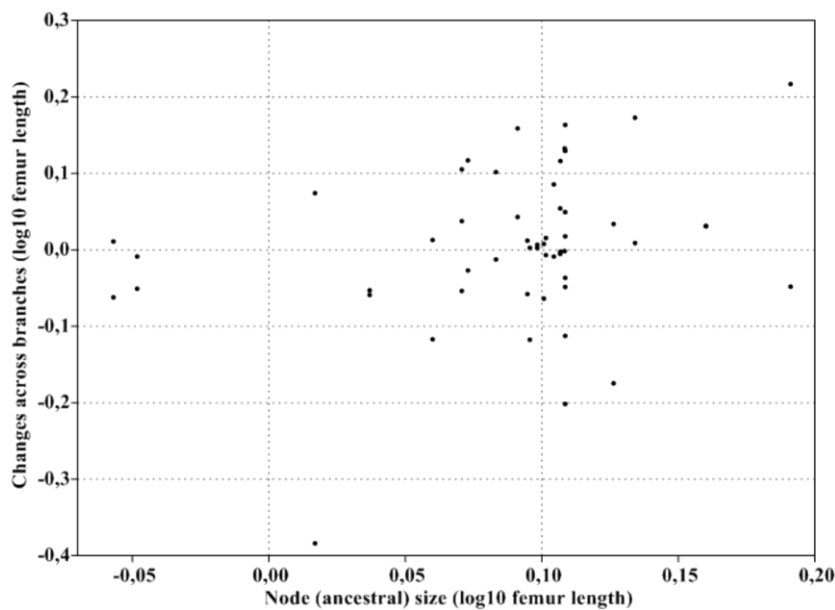
**Tabela 3.** Comparações ancestral–descendente para Titanosauriformes baseadas nas informações da *supertree* (31 táxons). Os valores da soma, média, mediana, *skew*, mudanças positivas e negativas foram calculados a partir das diferenças entre  $\log_{10}$  do tamanho do fêmur dos táxons terminais e os estados ancestrais (nos internos) e entre as diferenças entre os nós internos para cada clado. O teste chi-quadrado se refere à hipótese nula de que as mudanças positivas e negativas são igualmente possíveis.

Clado	Soma	Média	Mediana	Skew	N	Mudanças		$\chi^2$	P
						Positivas	Negativas		
<b>Saltosaurinae</b>	-0,1105919	-0,027648	-0,0297401	0,1817293	4	1	3	0,53333	0,46521
<b>Opisthocoelicaudiinae</b>	0,2467802	0,061695	0,0389693	1,1467504	4	3	1	0,53333	0,46521
<b>Saltosauridae</b>	-0,0203853	-0,0020385	0,001116	0,7092829	10	5	5	0	1
<b>Lithostrotia</b>	-0,234914	-0,0083898	0,002568	0,2663368	23	10	13	0,19216	0,66113
<b>Titanosauria</b>	-0,1580704	-0,005269	0,002568	0,1907616	25	11	14	0,17699	0,67397
<b>Somphospondyli</b>	-0,0129391	-0,0003081	0,000372	0,1687184	37	16	21	0,33478	0,56286
<b>Brachiosauridae</b>	0,0740182	0,0123364	0,0586084	-1,9180097	6	5	1	0,5403	0,22067
<b>Macronaria</b>	0,2396073	0,0045209	0,0066843	-0,9496934	43	21	22	0,011493	0,91463

Opisthocoelicaudiinae e Brachiosauridae são os únicos clados que apresentam mais mudanças corporais positivas do que negativas, os valores de soma, média e mediana são todos positivos para ambos os grupos. *Argentinosaurus* pertence à Opisthocoelicaudiinae e possui o maior fêmur da análise (2,56m), *Giraffatitan brancai* e *Brachiosaurus altithorax* estão inclusos em Brachiosauridae e apresentam o segundo e terceiro maiores fêmures da análise (2,19 m e 2,03 m, respectivamente). Apenas em Brachiosauridae as mudanças positivas

superaram as mudanças negativas, mas apesar disso, estas não foram significantes (Tabela 3).

A Figura 5 compara os comprimentos dos fêmures ancestrais (valores dos nós) contra as mudanças calculadas ao longo dos ramos. Nota-se, com algumas exceções, que as mudanças positivas e negativas não estão em número igual, mas estas variam no mesmo grau entre -0,2 a 0,2. O teste chi-quadrado feito no clado Titanosauriformes corroborou a hipótese nula de que as mudanças positivas e negativas são encontradas em mesma frequência.



**Figura 5.** Mudanças entre ancestrais e descendentes. Gráfico de dispersão comparando o tamanho ancestral dos nós da *supertree* ( $\log_{10}$  tamanho do fêmur, eixo  $y$ ) contra as mudanças calculadas que ocorrem ao longo dos ramos ( $\log_{10}$  tamanho de fêmur, eixo  $x$ ). Observar que mudanças positivas e negativas, de maneira geral, ocorrem em mesmas proporções. Nesse caso, nenhum padrão de aumento/diminuição de tamanho corporal foi observado.

As análises de tamanho de corpo não mostram qualquer tendência aparente quando se considera todo o conjunto de dados. As médias de tamanho de fêmur aumentaram do Jurássico Superior até o Cretáceo Inferior e diminuíram no Cretáceo Superior, ou seja, houve uma diminuição do desvio padrão dos fêmures desde o Jurássico Superior até o Cretáceo Inferior e seu ligeiro aumento no Cretáceo superior. É interessante notar que ambas as amplitudes, Jurássico Superior e Cretáceo Inferior, abrangem a idade de existência de duas espécies de titanossauros que vão de um extremo ao outro do tamanho corporal.

*Europasaurus* (intervalo Jurássico Superior) possui o menor tamanho de corpo da análise e mostra forte contraste com seus parentes em Brachiosauridae. Por outro lado, *Argentinosaurus* (intervalo Cretáceo Inferior) tem o maior tamanho da análise. *Europasaurus* é conhecido como um exemplo de espécie anã insular (Sander *et al.*, 2006), no entanto não há explicação para justificar o tamanho de *Argentinosaurus*. Foram refeitas análises excluindo-se esses dois táxons, esta nova análise mostrou uma diminuição consistente nas médias dos tamanhos de 0,2295 (Jurássico Superior) para 0,0430 (Cretáceo Inferior). Entretanto, o valor do desvio padrão mostra um aumento na variação do tamanho corporal no fim do Cretáceo (Tabela 4).

**Table 4. Análise da variação do tamanho corporal em** Macronaria para três intervalos de tempo (Jurássico Superior, 163,5 – 145,0 Ma; Cretáceo Inferior, 145,0 – 100,5 Ma; Cretáceo Superior, 100,5 – 66,0 Ma). \* A mesma análise excluindo-se os dois táxons com variação extrema do tamanho corporal (*Europasaurus*, ecludido do intervalo Jurássico Superior e *Argentinosaurus*, ecludido do intervalo Cretáceo Inferior).

Intervalo de tempo	n	Tam. femoral mínimo	Tam. femoral máximo	Média	Desvio padrão
Late Jurassic	5	-0,367	0,307	0,1102	0,27199
Late Jurassic*	4	0,176	0,307	0,2295	0,06129
Early Cretaceous	16	-0,139	0,408	0,1305	0,13754
Early Cretaceous*	15	-0,139	0,248	0,1120	0,12000
Late Cretaceous	25	-0,280	0,272	0,0430	0,15157

## 5- Discussão e Conclusão

As abordagens estatísticas usando os métodos filogenéticos e não filogenéticos (comparação em pares ancestral-descendente) mostram que não há correlações significantes entre aumento/diminuição corporal em Titanosauriformes ao longo do Cretáceo. A comparação de pares ancestral/descendente mostrou que mudanças negativas no tamanho corporal são maiores do que as positivas (apesar de não serem estatisticamente significativas) para a maior parte dos subclados (Saltasariinae, Saltasariidae, Lithostrotia, Titanosauria, e Somphospondyli). Pode ser surpreendente que alguns titanosauriformes figurem entre os maiores sauróps

conhecidos, porém é necessário que se leve em conta membros basais (Brachiosauridae) são geralmente saurópodos de tamanho grande. Partindo do pressuposto de que não sabemos se esses grandes membros basais estavam próximos do limite corporal para animais terrestres, não é fácil avaliar se haveria alguma chance da atuação da Regra de Cope no grupo.

Como foi dito anteriormente, o clado Brachiosauridae abrange alguns táxons que atingiram grandes tamanhos corporais, em contrapartida *Europasaurus*, um dos menores saurópodes conhecidos, é o membro mais basal do clado. Isto pode levar, em uma observação superficial, a se sugerir que a evolução corporal dentro deste grupo pode ter sido direcionada pela Regra de Cope. No entanto, a comparação de pares e as outras estatísticas mostraram que somente uma mudança negativa ocorreu dentro desse clado, sendo ela entre o ancestral comum mais recente de Brachiosauridae e *Europasaurus*. A diminuição no tamanho de *Europasaurus* é tão dramática que contrabalanceou todas as mudanças positivas que ocorreram nos táxons mais apicais de Brachiosauridae (Figs. 2 e 3, Tabela 3). Assim, nossas análises mostram que a Regra de Cope não está presente em Brachiosauridae e só poderia estar presente se *Europasaurus* fosse excluído das análises. Os tamanhos corporais dos indivíduos são proporcionais, entre outros fatores, à suas necessidades energéticas, tamanhos gigantes implicam em maiores quantidades de comida, logo, é necessária uma grande área para suportar um número mínimo de indivíduos de uma população de grandes proporções corporais (Burness *et al.*, 2001). Considerando o contexto paleogeográfico evolutivo dos membros de Brachiosauridae (início da quebra da Pangea durante o Neojurássico) parece em parte, explicar os tamanhos grandes e os tamanhos pequenos dos membros de Brachiosauridae, pois supostos membros pós jurássicos (não inclusos nesta análise) possuem tamanhos consistentemente menores.

A análise da variação do tamanho corporal em Titanosauriformes indica uma tendência direcional quando os dois táxons que mostram valores de tamanho extremos são excluídos (*Argentinosaurus* e *Europasaurus*, o maior e o menor saurópodo da análise, respectivamente). Neste cenário, uma diminuição consistente nas médias dos tamanhos é observada (Tabela 4): 0,2295, para o Jurássico Superior, 0,1120, para o Cretáceo Inferior, e 0,0430, Cretáceo Superior. Essa diminuição está associada com um aumento da variação do desvio padrão: 0,06129, para Jurássico Superior, 0,12000, para Cretáceo Inferior, e 0,15157,

Cretáceo Superior. Hone *et al.* (2005), usando diferentes métodos de análise notaram que a Regra de Cope está presente em quase todos os grupos de dinossauros, apenas os saurópodes do Cretáceo não mostram a tendência ao aumento do tamanho do corpo através do tempo, e por sua vez, mostram um aumento na variação corporal. Assim, ao passo que as massas de terra continuaram a divergir durante o Cretáceo e o supercontinente Pangea dividiu-se em porções menores e isoladas, o tamanho corporal médio dos Titanosauriformes diminuía, enquanto sua variação corporal aumentava. Isto pode indicar, novamente, que a tectônica teve um papel importante na evolução dos Titanosauriformes (Titanosauria) mais apicais.

Stanley (1973) discutiu que a maioria dos clados fósseis evoluiu de corpos pequenos, o que multiplicou as possibilidades de que estes explorassem seu potencial de aumento corporal; os titanossauros evoluíram de ancestrais de grandes tamanhos e outras restrições ecológicas (além das paleogeográficas) podem ser responsáveis pela diminuição no tamanho corporal ao longo do Cretáceo. Hone & Benton (2005) mostraram como os animais de grande porte podem ser vulneráveis a extinções frente a grandes crises ambientais. Esta pode ser uma razão pela qual a Regra de Cope não é uma tendência generalizada.

Titanosauriformes são frequentes no registro fóssil de depósitos continentais do Cretáceo. Titanossauros mais apicais parecem ser ainda mais frequentes no registro fóssil a partir do momento em que os saurópodos rebbachisaurídeos se tornaram extintos no Cretáceo Superior, o que fez dos titanossauros o único grupo de saurópodos a presenciar o evento de extinção K-Pg. Como dito na literatura, alguns titanossauriformes atingiram grandes tamanhos (*Giraffatitan*, *Sauroposeidon*, *Futalognkosaurus*, *Argentinosaurus*). Por outro lado, táxons de titanossauriformes como *Europasaurus* e *Magyarosaurus* chegaram a tamanhos diminutos para um saurópodo. Tal variação no tamanho corporal não tem paralelo na evolução dos demais grupos de saurópodos, indicando que a mudança no tamanho corporal tem sido uma tendência evolutiva comum para os Titanosauriformes.



## 6- Referências

Alexander, R.M., Jayes, A. S., Maloiy, G. M. O., Wathuta, E. M. 1979. Allometry of limb bones of mammals from shrews (Sorex) to elephant (Loxodonta). *J. Zool.* **189**:305–314.

Alroy, J. 1998. Cope's Rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals. *Science* **280**:731–734.

Alroy, J. 2000. Understanding the dynamics of trends within evolving lineages. *Paleobiology* **26**:319-329.

Anderson, J.F., Hall-Martin, A., Russel, D.A. 1985. Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *J. Zool.* **207**:53-61.

Apesteguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Res.* **12**:533-546.

Arnold, A.J., Kelly, D.C, Parker, W.C. 1995. Causality and Cope's rule: evidence from the planktonic foraminifera. *J. Paleontol.* **69**:203–210.

Borsuk-Bialynicka, M. 1997. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontol. Pol.* **37**: 5-64.

Bou, J., Casinos A., Ocaña, J. 1987. Allometry of the limb long bones of insectivores and rodents. *J. Morphol.* **192**:113–123.

Brown, J.H & Lomolino, M.V. 2005. *Biogeography*, 3<sup>a</sup> edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Briggs D.E.G & Crowther P.R. 1990. *Paleobiology: a synthesis*, 1<sup>st</sup> edn. Oxford: Blackwell, Oxford.

Brusatte, S.L. 2012. *Dinosaur Paleobiology*, 1<sup>st</sup> edn. Wiley-Blackwell, New Jersey.

Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Loeuff, J., Cuny, C., Tong, H., Khansubha, S. 2002. The first giant dinosaurs: a large sauropod from the Late Triassic of Thailand. *C.R.Palevol.* **1**:103–109.

Burness, G.P., Diamond, J., Flannery, T. 2001. Dinosaurs, dragons, and dwarfs: The evolution of maximal body size. *PNAS* **98**:14518-14523.

Butler, R.J & Goswami, A. 2008. Body size in Mesozoic birds: little evidence for Cope's Rule. *J. Evol. Biol.* **21**:1673-1682.

Calvo, J.O., González Riga, B.J. 2003. *Rinconsaurus Caudamirus* gen. et sp.nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile* **30**:3-23.

Calvo, J.O., González-Riga, B.J., Porfiri, J.D. 2007. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* **65**:485-504.

Canudo, J.I., Royo-Torres, R., Cuenca-Bescós, G. 2008. A new Sauropod: *Tastavinsaurussanzi* gen. et. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *J. Vertebr. Paleontol.* **28**:712-731.

Carballido, J.L., Rauhut, O.W., Pol, D., Salgado, L. 2011. Osteology and phylogenetic relationship of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. *Zool. J. Linn. Soc.* **163**:605–662.

Carrano, M.T. Body-Size Evolution in the Dinosauria. 2006. In: *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles* (M.T. Carrano., T.J. Gaudin., R.W. Blob., J.R. Wible, ed.), pp. 225-257. University of Chicago Press, Chicago.

Christiansen, P. 1999. Scaling of the limb long bones to body mass in terrestrial mammals. *J. Morphol.* **239**:167–190.

Colbert, E.H. 1993. Feeding strategies and metabolism in elephants and sauropod dinosaurs. *Am. J. Sci.* **293**:1–19.

Company, J., Pereda Superbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.I. 2009. Nuevos restos fòssiles Del dinosaurio *Lirainosaurus* (Sauropoda, Titanosauria) em el Cretàceo Superior (Campaniano-Maastrichtiano) dela Península Ibérica. *Ameghiniana* **46**:391-405.

Creevey, C. J & McInerney J. O. 2005. CLANN: software for supertree analysis. *Bioinformatics* **21**:390–392.

Cubo, J & Casinos, A. 1997. Flightlessness and long bone allometry in Palaeognathiformes and Sphenisciformes. *Netherl. J. Zool.* **47**:209–226.

D'Emic, M.D. 2012. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zool. J. Linn. Soc.* **166**:624-671.

D'Emic, M.D., Mannion, P.D., Upchurch, P., Benson, R.B.J., Pang, Q., Zhengwu, C. 2013. Osteology of *Huabeiasaurus Allocotus* (Sauropoda: Titanosauriformes) from the Upper Cretaceous of China. *Plos One* **8**:1-29.

Dommergues, J.L., Montuire, S., Neige, P. 2002. Size patterns through time: the case of the Early Jurassic ammonite radiation. *Paleobiology* **28**:423-434.

Farlow, J.O., Hurlburt, G.R., Eelsey, R.M., Britton, A.R.C., Langston Jr, W. 2005. Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: Estimating the size of extinct Mesoeucrocodylians. *J. Vertebr. Paleontol.* **25**:354-369.

Fillipi, L.S., García, R.A., Garrido, A.C. 2011. A New Titanosaur Sauropod Dinosaur from the Upper Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Acta Paleontol. Pol.* **56**:505-520.

Gallina, P.A. & Apesteguía, S. 2010. Cranial anatomy and phylogenetic position of the titanosaurian sauropod *Bonitasaura Salgadoi*. *Acta Palaeontol. Pol.* **56**:45-60.

Gallina, P.A. 2012. Histología ósea Del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria: Sauropoda) del Cretáceo Superior de Patagonia. *Ameghiniana* **49**:289-302.

Gomani, E.M. 2005. Sauropod Dinosaurs from the early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontol. Electr.* **8**:1-37.

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

González Riga, B.J., Astini, R.A. 2007. Preservation of large titanosaur sauropods in overbank fluvial facies a case study in the Cretaceous of Argentina. *J. S. Am. Earth Sci.* **23**:290-303.

González Riga, B.J., Previtara, E., Pirrone, C.A. 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Res.* **30**:135-148.

Gould, S.J. 1997. Cope's rule as a psychological artefact. *Nature* **385**:199–200.

Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontol. Electron.* **4**:4-9.

Hocknull, S.A., White, M.A., Tischler, T.R., Cook, A.G., Calleja N.D., Sloan, T. 2009. New Mid-Cretaceous (Latest Albian) Dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *Plos One* **4**:1-51.

Hone, D.W.E & Benton, M.J. 2005. The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *TRENDS in Ecol. Evol.* **20**:4-6.

Hone, D.W.E., Keesey, T.M., Pisani, D., Purvis, A. 2005. Macroevolutionary trends in the Dinosauria: Cope's Rule. *J.Evol.Biol.* **18**:587-595.

Hone, D.W.E & Benton, M.J. 2007. Cope's Rule in the Pterosauria, and differing perceptions of Cope's Rule at different taxonomic levels. *Euro. Soc. Evol. Biol. J.* **21**:618-624.

Hone, D.W., Dyke, G.J., Haden, M., Benton, M.J. 2008. Body size evolution on Mesozoic birds. *J Evol. Biol.* **21**:618-24.

Jablonski, F.D. 1997. Body-size evolution in Cretaceous mollusks and the status of Cope's Rule. *Nature.* **385**:250–252.

Jain, S.L & Bandyopadhyay, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of central India. *J. Vertebr. Paleontol.* **17**:114-136.

Juárez Valieri, R.D & Calvo, O.J. 2011. Revision of MUCPv 204, a Senonian basal titanosaur from northern Patagonia. In: *Dinosaurios y Paleontología desde América Latina* (J. Calvo., J. Porfiri., B. González Riga., S. Dos Santos, eds.), pp. 143-152. Anales del III Congreso Latinoamericano de Paleontología, Editorial de La Universidad Nacional de Cuyo, Neuquén.

Jungers, W. L., Burr D. B., Cole M. S. 1998. Body size and scaling of long bone geometry, bone strength, and positional behavior in cercopithecoid primates. In: *Primate Locomotion: Recent Advances* (E. Strasser., J. Fleagle., A. Rosenberger., H. Mc- Henry eds.), pp. 309–330. Plenum Press, New York.

Kellner, A.W.A & Azevedo, S.A.K. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. In: *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium* (Y. Tomida., T.H Rich., P. Vickers-Rich eds.), pp. 111-142. National Science Museum Monographs.

Kingsolver, J.G & Pfennig, D.W. 2004. Individual-level selection as a cause of Cope's rule of phyletic size increase. *Evolution* 58:1608–1612.

Klein, N & Sander, M. 2008. Ontogenetic stages in the bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 34:247-263.

Klein, N., Sander, M., Suteethorn, V.V. 2009. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur *Phuwiangosaurus sirindhornae*. *Geol. Soc. Lon. Special Publications* 315:217-228.

Knouft, J. H & Page, L. M. 2003. The evolution of body size in extant groups of North American freshwater fishes: speciation, size distributions, and Cope's rule. *Am. Naturalist*. 161:413-421.

Laurin, M. 2004. The Evolution of Body Size, Cope's Rule and the Origin of Amniotes. *Syst. Biol.* 53:594-622.

Le Loeuff J. 2005. Osteology of *Ampelosaurus atacis* (Titanosauria) from southern France. In: *The Sauropodomorph Dinosaurs. Thunder-Lizards* (K. Carpenter & V. Tidwell, eds.), pp. 115-137. Indiana University Press, Bloomington.

Lehman, T.M & Coulson, A.B. 2002. A juvenile specimen of the Sauropod Dinosaur *Alamosaurus sanjuanensis* from the Upper Cretaceous of big bend national park, Texas. *J. Paleontol.* 76:156-172.

Maddison, W.P & Maddison, D.R. 2007. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.01. <http://mesquiteproject.org>.

Maloiy, G. M. O., Alexander R. M., Njau R., Jayes A. S. 1979. Allometry of the legs of running birds. *J. Zool. Lond.* **187**:161–167.

Mannion, P.D & Calvo, J. 2011. Anatomy of the basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) *Andesaurus delgadoi* from the mid-Cretaceous (Albian-early Cenomanian) Río Limay Formation, Neuquén Province, Argentina: implications for titanosaur systematics. *Zool. J. Linn. Soc.* **163**:155-181.

Mannion, P.D & Otero. A. 2012. A reappraisal of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Argyrosaurus superbus*, with a description of a new titanosaur genus. *J. Vertebr. Paleontol.* **32**:614-638.

Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M., Lamanna, M.C. 2004. An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut province, Argentina. *J. Vertebr. Paleontol.* **24**:107-120.

Mateus, O. M., Jacobs, L.L., Schulp, A.S., Polcyn, M.L., Tavares T.S., Neto A.B. 2011. *Angolatitan adamastor*, a new sauropod dinosaur and the first record from Angola. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **83**:221-233.

Mazzeta, G.V., Christiansen, P., Farina, R.A. 2004. Giants and Bizarres: Body Size of Some Southern South American Cretaceous Dinosaurs. *Historical Biology* **16**:71-82.



Moen, D.S. 2006. Cope's rule in cryptodiran turtles: do the body sizes of extant species reflect a trend of phyletic size increase? *J. Compilation* **19**:1210-1221.

Pianka, E.R. 1995. Evolution of body size: Varanid lizards as a model system. *Am. Nat.* **146**:398-414.

Powell, J. E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda - Titanosauridae) del Cretácico Superior del noroeste Argentino. In: *Los Dinosaurios y Su Entorno Biotico* (J.L. Sanz & A. D. Buscalioni, eds.), pp. 165-230. Actas del Segundo Curso de Paleontología in Cuenca. Institutio "Juan de Valdes", Cuenca, Argentina.

Rose, P.J. 2007. A new Titanosauriform Sauropod (Dinosauria: Saurischia) from the Early Cretaceous of Central Texas and its phylogenetic relationships. *Palaeontol. Electron.* **10**:1-65.

Salgado, L & Carvalho, I.S. 2008. *Uberabatitan riberoi*, a new titanosaur from the Marília formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Paleontology* **51**:881-901.

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., Coria, R.A., Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. 1: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* **34**:3-32.

Salgado, L., Apesteguía, S., Heredia, S.E. 2005. A new espécimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous Saltasaurine Titanosaur from North Patagonia. *J. Vertebr. Paleontol.* **25**:623-634.

Sander, P.M., Klein, N., Buffeaut, E., Cuny, G., Suteethorn, V., Le Loeuff, J. 2004. Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration. *Organisms, Diversity & Evolution* **4**:165-173.

Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T., Knötschke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* **441**:739- 741.

Sander, P.M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C.T., Griebeler, E.M. *et al.* 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Bio.Rev.* **86**:117-155.

Santucci, R.M & Arruda-Campos, A. 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationship of Aeolosaurini. *Zootaxa* **3085**:1-33.

Seebacher, F., Grigg G.C., Beard, L.A. 1999. Crocodiles as Dinosaurs: behavioural thermoregulation in very large ectotherms leads to high and stable body temperatures. *Journal of Experimental Biology* **202**:77–86.

Seebacher, F. 2001. A new method to calculate allometric length-mass relationships of dinosaurs. *Soc. Vertebr. Paleontol.* **21**:51-60.

Stanley, S.M. 1973. An Explanation for Cope's Rule. *Evolution* **27**:1-26.

Stein, K., Csiki, Z., Curry Rogers, K., Weishampel, D.B., Redelstorff, R., Carballido, J.L. *et al.* 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *PNAS* **107**:1-6.

Swofford, D.L. 2002. *PAUP\**. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Tang, F., Kang, X., Jin, X., Wei, F., Wu, W. 2001. A new sauropod dinosaur of Cretaceous from Jiangshan Zhejiang province. *Vertebrat. Palasiatic* **34**:272-281.

Taylor, M.P. 2009. A Re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). *J. Vertebr. Paleontol.* **29**:787-806.

Tidwell, V., Carpenter, K., Brooks, W. 1999. New Sauropod from the Lower Cretaceous of Utah, USA. *Oryctos* **2**:21-37.

Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A.B., Nascimento, P.M., Riccomini, C., Larson, P. *et al.* 2011. A Complete Skull of an Early Cretaceous Sauropod and the Evolution of Advanced Titanosaurians. *PLoS ONE* **6**:1-10.

## Apêndice S1

Taxa	Mean time (Ma)	Femur	Humerus	Reference	Material	Geological unit	Time interval	Localization
<i>Brachiosaurus altithorax</i>	151,15	2,03	2,13	Taylor, 2009	FMNH P25107	Morrison Fm.	Kimmeridgian-Tithotian	Colorado,USA
<i>Ampelosaurus atacis</i>	69,05	0,8033	0,65	Klein <i>et al.</i> , 2012		Marnes Rouges Mb.	Early Maastrichtian	Bellevue, Campagne-sur-Aude, Aude,Fr.
<i>Malawisaurus dixeyi</i>	113,4	0,95	0,705	Gomani, 2005	Mal-201	Koum Basin	Aptian-Albian	Mwakasyunguti, Malawi
<i>Alamosaurus sanjuanensis</i>	69,05	1,61	1,377	Stein <i>et al.</i> , 2010.	TMM-HW16	Black Peaks Fm.	Maastrichtian	New México, Utah, Texas, USA
<i>Saltasaurus loricatus</i>	74,8	0,9 †	0,63 †	Powell, 1992	PVL 4017-79	Lecho Fm.	Campanian-Maastrichtian	El Brete, Candelaria, Salta, Arg.
<i>Europasaurus holgeri</i>	154,7	0,43	0,45	Sander <i>et al.</i> , 2006	DFMMh/FV372	Saxony Bas.	kimmeridgian	Niedersachsen, Germany
<i>Neuquensaurus australis</i>	74,8	0,797	0,58	Salgado <i>et al.</i> , 2005	MCS-8	Allen Fm.	Campanian-Maastrichtian	Neuquén, Cinco Saltos, Rio Negro, Arg.
<i>Magyarosaurus dacus</i>	69,05	0,525	0,385	Stein <i>et al.</i> , 2010	FGGUB R. 1046	Hateg Basin	Maastrichtian	Valiora, Szentpeterfalva, Romain
<i>Euhelopus zdanskyi</i>	121,9	0,95	0,91	Stein <i>et al.</i> , 2010	PMU R234	Mêng-Yin Fm.	Barremian-Aptian	Shangdong, China
<i>Andesaurus delgadoi</i> ‡	103,45	1,55	1,35	Mannion & Calvo, 2011	MUCPv-132	Rio Limay Fm.	Albian-Cenomanian	El Chocon, Neuquén, Arg.
<i>Cedarosaurus weiskopfae</i> ‡	128,55	1,39	1,38	Tidwell et al., 1999	DMNH 39045	Cedar Mountain Fm.	Barremian	Utah, USA
<i>Opisthocoelicaudia skarzynskii</i> ‡	74,8	1,39	1	Borsuk-Bialynicka, 1977.	ZPAL MgD-I/48	Nemegt Fm.	Campanian-Maastrichtian	Altan Ula, Gobi Desert, Mongol
<i>Chubutisaurus insignis</i> ‡	119,65	1,71	1,46	Carballido <i>et al.</i> , 2012	MACN 18222	Gorro Frigio Fm.	Aptian	Cerro Barcino, Chubut, Arg.
<i>Diamantinasaurus matildae</i> ‡	103,45	1,33	1,12	Hocknull <i>et al.</i> , 2009	AODF 603	Winton Fm.	Albian-Cenomanian	Winton, Queensland, Australia
<i>Paluxysaurus jonesi</i> ‡	113,4	1,52	1,29	Rose, 2007	FWMSH 93B-10-7	Twins mountain Fm.	Aptian-Albian	Jones Ranch, Texas, USA
<i>Phuwiangosaurus sirindhornae</i> ‡§	121,9	1,076	0,866	Klein <i>et al.</i> , 2009		Hao Khua Fm.	Barremian- Aptian	Phu Wiang-Khon Kaen, Thailand
<i>Giraffatitan brancai</i>	151,15	1,55	1,6	Janensch, 1961	D	Tendaguru Fm.	Kimmeridgian-Tithotian	Lindi, Tanzânia
<i>Epachtosaurus sciuttoii</i> ‡	95,15	1,09	0,93	Martínez <i>et al.</i> , 2004	UNPSJB-PV 920	Bajo Barreal Fm.	Cenomanian-Turonian	Sierra de San Bernardo, Chubut , Arg.
<i>Bonatitan reigi</i> ‡	74,8	0,56 †	0,35 †	Martinelli & Forasiepi, 2004	MACN- PV RN 821	Allen Fm.	Campanian- Maastrichian	Rio Negro Province, Argentina
<i>Tehuelchesaurus benitezii</i> ‡	160,4	1,5	1,08	Carballido <i>et al.</i> , 2011	MPEF-PV 1125	Cañadón Calcáreo Fm.	Oxfordian-Tithonian	Cerro Condór, Chubut, Argentina
<i>Narambuenatitan palomoi</i>	95,15	1,1211*	0,92	Fillipi <i>et al.</i> , 2011	MAU-Pv-N-425	Anacleto Fm.	Cenomanian-Turonian	Rincon de los Sauces, Neuquén, Arg.
<i>Muyelensaurus pecheni</i>	90,01	*0,8897	†0,69	Calvo <i>et al.</i> , 2003	MRS PV 70	Portezuelo Fm.	Toronian-Coniacian	Rincón de los Sauces-Neuquén-Arg
<i>Mendonzasaurus neguyelap</i>	90,01	1,8054*	1,6	Gonzalez Riga, 2003	IANIGLA-PV 073	Neuquén river Fm.	Turonian-Coniacian	Malargue, Mendoza, Argentina
<i>Angolatitan adamastor</i>	90,8	1,3023*	1,1	Mateus <i>et al.</i> , 2011	MGUAN-PA-003	Tombe Fm.	Early Turonian	Bengo Province, Angola
<i>Isisaurus colberti</i>	69,05	1,6846*	1,48	Jain & Bandyopadhyay, 1997	ISIR335/59	Lameta Fm.	Maastrichtian	Dongargaon, Chandrapur, India
<i>Argyrosaurus superbus</i>	103,45	1,5739*	1,37	Mannion & Otero, 2012	MPL 77-V-29-1	Rio Limay Fm.	Albian-Cenomanian	Rio Negro Province, Patagonia, Arg
<i>Gondwanatitan faustoi</i>	74,8	0,9501*	0,75	Kellner & Azevedo, 1999	MN 4111-V	Adamantina Fm.	Campanian-Maastrichtian	Álvares Machado, São Paulo, Brasil
<i>Elaltitan lilloi</i>	95,15	1,5035*	1,3	Mannion & Otero, 2012	PVL 4628	Bajo Barreal Fm.	Cenomanian-Turonian	Chubut province, Argentina
<i>Borealosaurus wimani</i>	122,7	0,8193*	0,62	You <i>et al.</i> , 2004	LPM0170	Sunjiawan Fm.	Early Cretaceous	Shuangmiao, Liaoning province, China
<i>Panamericansaurus</i>	74,8	1,4331*	1,23	Calvo & Porfiri, 2010	MUCPv-417	Allen Fm.	Campanian - Maasthichian	Neuquén province, Argentina
<i>Aeolosaurus rionegrinus</i>	77,85	1,1513*	0,95	Salgado <i>et al.</i> , 1997	MPCA-27100	Angostura ColoradaFm.	Campanian- Maastrichiano	Estancia Maquinchao, Rio Negro, Arg.

<i>Ligabueisaurus leanzai</i>	110,08	1,6947*	1,49	Bonaparte <i>et al.</i> , 2006	MCF-PHV-233	Lohan Cura Fm.	Aptian-Albian	Cerro León, Neuquén province
<i>Traukutitan eocaudata</i>	90,1	1,64 †	1,401544*	Juarez Valieri & Calvo, 2011	MUCPv 204	Bajo de la Capa Fm.	Turonian- Coniacian	Lago Barreales, Neuquén-Argentina
<i>Dongbeititan dongi</i>	84,09	0,85 †	0,72641*	Wang <i>et al.</i> , 2007	D2867	Bajo de la Capa Fm.	Santonian	Rio negro province, Patagonia, Arg.
<i>Amargatitanis macni</i>	121,2	1,03	0,880238*	Apesteguiá, 2007	MACN PV N 53	La Amarga, Fm.	Barremian- Early Aptian	Puesto Antigüal, Neuquén, Argentina
<i>Argentinosaurus huinculensis</i>	103,45	2,56	2,187776*	Mazzetta <i>et al.</i> , 2004	MLP-DP 46-VII-21-3	Rio Limay Fm.	Albian-Cenomanian	Plaza Huincul, Neuquén, Argentina
<i>Rocasaurus muniozi</i>	74,8	0,76	0,649496*	Carrano, 2006	MPCA-Pv 56	Allen Fm.	Campanian-Maastrichtian	General Roca,Rio Negro, Argentina
<i>Tastavinsaurus sanzi</i>	121,9	1,31	1,119526*	Canudo Royo, 2008	MPZ 99/9	Xert Fm.	Barremian-Aptian	Peñarroya de Tastavins, Esp.
<i>Huabeisaurus allocotus</i>	86,3	1,56	1,333176*	D'Emic <i>et al.</i> , 2013	HBV-20001	Huiquanpu Fm.	Cenomanian-Campanian	Zhaojiagou city, Tianzhen country
<i>Camarasaurus supremus</i>	151,15	1,53	1,307538*	Carrano, 2006.,	AMNH 5761a	Morrison Fm.	Kimmeridgian-Tithonian	Garden Park, Colorado, USA
<i>Bonitasaura salgadoi</i>	84,95	1,18	1,008428*	Gallina, 2012	MPCA 460	Bajo de la Capa Fm.	Santonian	Rio negro province, Patagonia, Arg.
<i>Aeolosaurus maximus</i>	74,8	1,55	1,32463*	Santucci & Arruda-Campos, 2011	MPMA 12-0001-97	Adamantina Fm.	Campanian- Maastrichtian	Bauru, São Paulo, Brasil
<i>Rinconsaurus caudamirus</i>	89,08	0,99	0,846054*	Calvo & González Riga, 2003	MRS-Pv 49, 92	Neuquén river Fm.	Early Cretaceous	Rincón de los Sauces, Neuquén, Arg.
<i>Lirainosaurus astibiae</i>	74,8	1,273	1,0879058*	Company, 2009	MGUV 17294	Norte-Castiliana Fm.	Campanian-Maastrichtian	Laño, Treviño, Alava, Basco country
<i>Tangvayosaurus hoffeti</i>	112,7	1,6	1,36736*	Allain <i>et al.</i> , 1999	TV4	Grés supérieurs Fm.	Aptian-Albian	Savannakhet Province, Lao
<i>Daxiatitan binglingi</i>	122,7	1,77	1,512642*	You <i>et al.</i> , 2008	GSLTZP03-001	Lanzhou Bas.	Lower Cretaceous	Gansu Province,China

Appendix S1- Table of contents depicting femur and/or humerus lengths, associated geologic unit, age interval, geographic localities, and identification of the material.\* Estimated femur and humerus lengths by using a regression line, † measurements taken from figures, ‡ material from the same individual, § Mean of materials from different individuals of the same species.

## Reference

Allain, R., Taquet, P., Battail, B., Dejax, J., Richir, P., Véran, M. A new genus of sauropod dinosaur from the Grèssupérieurs formation (Aptian-Albian) of Laos. *C.R. Acad. Sci. Paris* **325**:815-821.

Apesteuguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Res.* **12**:533-546.

Bonaparte, J.F., González Riga, B.J., Apesteuguía, S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* **27**:364-376.

Borsuk-Bialynicka, M. 1997. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontol. Pol.* **37**: 5-64.

Calvo, J.O., González Riga, B.J. 2003. *Rinconsaurus Caudamirus* gen. et sp.nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile* **30**:3-23.

Calvo, J.O., González-Riga, B.J., Porfiri, J.D. 2010. A new Titanosaur Sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* **65**(4):485-504.

Canudo, J.I., Royo-Torres, R., Cuenca-Bescós, G. 2008. A new Sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *J. Vertebr. Paleontol.* **28**:712-731.

Carballido, J.L., Rauhut, O.W., Pol, D., Salgado, L. 2011. Osteology and phylogenetic relationship of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. *Zool. J. Linn. Soc.* **163**:605–662.

Carballido, J.L., Marpmann, J.S., Schwarz-Wings, D., Pabst, B. 2012. New information on a juvenile Sauropod specimen from the Morrison formation and the reassessment of its systematic position. *Palaeontology* **55**:567-582.

Carrano, M.T. 2006. Body-Size Evolution in the Dinosauria. In: *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles* (M.T. Carrano., T.J. Gaudin., R.W. Blob., J.R. Wible, ed.), pp. 225-257. University of Chicago Press, Chicago.

Company, J., Pereda Superbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.I. 2009. Nuevos restos fósiles Del dinosaurio *Lirainosaurus* (Sauropoda, Titanosauria) em el Cretáceo Superior (Campaniano-Maastrichtiano) dela Península Ibérica. *Ameghiniana* **46**:391-405.

D'Emic, M.D., Mannion, P.D., Upchurch, P., Benson, R.B.J., Pang, Q., Zhengwu, C. 2013. Osteology of *Huabeiasaurus allocotus* (Sauropoda: Titanosauriformes) from the Upper Cretaceous of China. *Plos One* **8**:1-29.

Fillipi, L.S., García, R.A., Garrido, A.C. 2011. A New Titanosaur Sauropod Dinosaur from the Upper Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Acta Paleontol. Pol.* **56**:505-520.

Gallina, P.A. 2012. Histología ósea del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria: Sauropoda) del Cretáceo Superior de Patagonia. *Ameghiniana* **49**:289-302.

Gomani, E.M. 2005. Sauropod Dinosaurs from the early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontol. Electr.* **8**:1-37.

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

Hocknull, S.A., White, M.A., Tischler, T.R., Cook, A.G., Calleja N.D., Sloan, T. 2009. New Mid-Cretaceous (Latest Albian) Dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *Plos One* **4**:1-51.

Jain, S.L & Bandyopadhyay, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of central India. *J. Vertebr. Paleontol.* **17**:114-136.

Janensch W. 1961. Die gliedmaszen und gliemaszengurtel der sauropoden der Tendaguru- Schichten. *Palaeontographica* **3**:177-235.

Juárez Valieri, R.D & Calvo, O.J. 2011. Revision of MUCPv 204, a Senonian basal titanosaur from northern Patagonia. In: *Dinosaurios y Paleontología desde América*



*Latina* (J. Calvo., J. Porfiri., B. González Riga., S. Dos Santos, eds.), pp. 143-152. Anales del III Congreso Latinoamericano de Paleontología, Editorial de La Universidad Nacional de Cuyo, Neuquén.

Kellner, A.W.A & Azevedo, S.A.K. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. In: *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium* (Y. Tomida., T.H Rich., P. Vickers-Rich eds.), pp. 111-142. National Science Museum Monographs.

Klein, N., Sander, M., Suteethorn, V.V. 2009. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur *Phuwiangosaurus sirindhornae*. *Geol. Soc. Lon. Special Publications* **315**:217-228.

Klein, N., Sander, P.M., Stein, K., Le Loeuff, J., Carballido, J.L., Buffetaut, E. 2012. Modified Lamellar Bone in *Ampelosaurus atacis* and other Titanosaurs (Sauropoda): Implications for Life History and Physiology. *PlosOne* **7**:1-17.

Mannion, P.D & Calvo, J. 2011. Anatomy of the basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) *Andesaurus delgadoi* from the mid-Cretaceous (Albian-early Cenomanian) Río Limay Formation, Neuquén Province, Argentina: implications for titanosaur systematics. *Zool. J. Linn. Soc.* **163**:155-181.

Mannion, P.D & Otero. A. 2012. A reappraisal of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Argyrosaurus superbus*, with a description of a new titanosaur genus. *J. Vertebr. Paleontol.* **32**:614-638.

Martinelli, A.G., 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). *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.* **6**:257-305.

Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M., Lamanna, M.C. 2004. An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut province, Argentina. *J. Vertebr. Paleontol.* **24**:107-120.

Mateus, O. M., Jacobs, L.L., Schulp, A.S., Polcyn, M.L., Tavares T.S., Neto A.B. 2011. *Angolatitan adamastor*, a new sauropod dinosaur and the first record from Angola. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **83**:221-233.

Mazzeta, G.V., Christiansen, P., Farina, R.A. 2004. Giants and Bizarres: Body Size of Some Southern South American Cretaceous Dinosaurs. *Historical Biology* **16**:71-82.

Powell, J. E. 1992. Osteologia de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda - Titanosauridae) del Cretácico Superior del noroeste Argentino. In: *Los Dinosaurios y Su Entorno Biotico* (J.L. Sanz & A. D. Buscalioni, eds.), pp. 165-230. Actas del Segundo Curso de Paleontología in Cuenca. Institutio "Juan de Valdes", Cuenca, Argentina.

Rose, P.J. 2007. A new Titanosauriform Sauropod (Dinosauria: Saurischia) from the Early Cretaceous of Central Texas and its phylogenetic relationships. *Palaeontol. Electron.* **10**:1-65.

Salgado, L., Coria, R.A., Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. 1: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* **34**:3-32.

Salgado, L., Apesteguía, S., Heredia, S.E. 2005. A new espécimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous Saltasaurine Titanosaur from North Patagonia. *J. Vertebr. Paleontol.* **25**:623-634.

Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T., Knotshke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* **441**:739-741.

Santucci, R.M., Campos-Arruda, A. 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationship of Aeolosaurini. *Zootaxa* **3085**:1-33.

Stein, K., Csiki, Z., Curry Rogers, K., Weishampel, D.B., Redelstorff, R., Carballido, J.L. *et al.* 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *PNAS* **107**:1-6.

Taylor, M.P. 2009. A Re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). *J. Vertebr. Paleontol.* **29**:787-806.

Tidwell, V., Carpenter, K., Brooks, W. 1999. New Sauropod from the Lower Cretaceous of Utah, USA. *Oryctos* **2**:21-37.

Wang, X., You, H., Meng, Q., Gao, C., Cheng, X., Liu, J. 2007. *Dongbeititan dongi*, the first Sauropod Dinosaur from the Lower Cretaceous Jehol group of Western Liaoning Province, China. *Acta Geol. Sin.* **81**:911-916.

You, H., Ji, Q., Lamanna, M. C., Li, J., Li, Y. 2004. A titanosaurian sauropod dinosaur with opisthocoelous caudal vertebrae from the early Late Cretaceous of Liaoning province, China. *Acta Geol. Sin.* **78**:907-911.

You, H., Li, D., Zhou, L., Ji, Q. 2008. Daxiatitan binglingi: A giant sauropod dinosaur from the early Cretaceous of China. *Gansu Geology.* **17**:1-10.

## Apêndice S2

Mesquite version 2.75 (build 566) Date: Thu Apr 24 11:18:34 BRT 2014

Window refers to project with home file Appendix 2 (Mesquite file)

=====

Tree window

Showing Stored Trees for taxa "Taxa"

Original Tree: Tree 1 from search (criterion: minimize Tree value using character matrix) (id 1, version 276)

Tree Description:

((((((((((((Rinconsaurus:35.7,Isisaurus:56.1,Panamericansaurus:53.4,Bonitasaurua:38.4,Mendozasaurus:35.7,Muyelensaurus:35.7,((Aeolosaurus\_maximus:17.6,Aeolosaurus\_rionegrinus:11.5):3.0,Gondwanatitan:20.6):35.5,(((Argentinosaurs:19.1,Opisthocoelicaudia:47.1):3.0,Alamosaurus:50.0):3.0,(Neuquensaurus:20.6,(Rocasaurus:17.6,Saltasaurus:17.6):3.0):32.5):3.0):3.0,Epachtosaurus:35.3):3.0,Lirainosaurus:59.0):3.0,Malawisaurus:30.6):3.0,Andesaurus:40.2):3.0,Chubutisaurus:24.1):3.0,(Euhelopus:17.8,Phuwiangosaurus:17.8):9.2):3.0,Tastavinsaurus:30.1):3.0,Sauroposeidon:45.6):3.0,Ligabueisaurus:48.6):17.3,(((Brachiosaurus:12.3,Cedarosaurus:31.0):3.0,Giraffatitan:15.3):3.0,Europasaurus:9.0):3.0,Tehuelchesaurus:9.1):3.0,Camarasaurus:24.4);  
Tree with node numbers:

----- Trace Character History -----

Character: Log 10 femur

Parsimony reconstruction (Squared) [Squared length: 0.03716369]

node 2: 0.08318811  
node 3: 0.07067025  
node 4: 0.10835079  
node 5: 0.10669676  
node 6: 0.10147016  
node 7: 0.09469573  
node 8: 0.10676589  
node 9: 0.10436708  
node 10: 0.09557775  
node 11: 0.09831565  
node 12: 0.10071367  
node 13: 0.10852645  
node 14: -0.0040  
node 15: 0.238  
node 16: 0.158  
node 17: 0.072  
node 18: 0.272  
node 19: -0.093  
node 20: 0.059984796  
node 21: 0.07291931  
node 22: 0.19  
node 23: 0.046  
node 24: -0.057

node 25: 0.12624556  
node 26: 0.160070297  
node 27: 0.19107925  
node 28: 0.408  
node 29: 0.143  
node 30: 0.207  
node 31: -0.04823196  
node 32: -0.099  
node 33: -0.05694417  
node 34: -0.119  
node 35: -0.046  
node 36: 0.037  
node 37: 0.105  
node 38: -0.022  
node 39: 0.19  
node 40: 0.223  
node 41: 0.03690563  
node 42: -0.022  
node 43: -0.016  
node 44: 0.117  
node 45: 0.161  
node 46: 0.241  
node 47: 0.01689410  
node 48: 0.09108266  
node 49: 0.13411095  
node 50: 0.307  
node 51: 0.143  
node 52: 0.25  
node 53: -0.367  
node 54: 0.176  
node 55: 0.185



### Apêndice S3

Notações parentéticas usadas na construção da *supertree*.

Santucci & Arruda-Campos 2011

((((((((((((Aeolosaurus\_colhuehuapensis,Aeolosaurus\_rionegrinus),Aeolosaurus\_maximus),Gondwanatitan),Riconsaurus,Panamericansaurus,Maxakalisaurus),(Saltasaurus,Neuquensaurus),(Opisthocoelicaudia,Alamosaurus)),Baurutitan,Isisaurus),(Rapetosaurus,Nemegtosaurus)),Muyelensaurus),Malawisaurus),Euhelopus),Brachiosaurus)

D'Emic 2012

((((((((((((((((Alamosaurus,Saltasaurus),Opisthocoelicaudia),Malawisaurus),Andesaurus,Chubutisaurus),(Phuwiangosaurus,Tangvayosaurus)),Daxiatitan,Euhelopus)),Erketu),Qiaowanlong),Tastavinsurus),Sauroposeidon),Libabuesaurus),Venenosaurus,Cedarosaurus,Abydosaurus),Brachiosaurus),Giraffatitan),Europasaurus),Tehuelchesaurus),Camarasaurus)

Gallina & Apestegui 2010

((((((((((((((((Rocasaurus,Saltasaurus),Neuquensaurus),(Alamosaurus,Opisthocoelicaudia)),(Nemegtosaurus,Rapetosaurus)),(Godwanatitan,Aeolosaurus)),Antarctosaurus,Bonitasaura,Muyelensaurus,Rinconsaurus,Futalognkosaurus,Mendonzasaurus),Epachtosaurus),Lirainosaurus),(Malawisaurus,Andesaurus)),Ligabuesaurus),Chubutisaurus),Brachiosaurus),Camarasaurus)

Salgado *et al*, 1997

((((((((Neuquensaurus,Saltasaurus)Alamosaurus)Aeolosaurus((Trigonosaurus,Opisthocoelicaudia)Argentinosaurs)))(Epachtosaurus,Malawisaurus))Andesaurus)Chubutisaurus)Camarasauridae)

González Riga *et al*, 2009

((((((((((((((((Muyelensaurus,Rinconsaurus)(Aeolosaurus,Gondwanatitan))(Epachtosaurus,Rapetosaurus))(Rocasaurus,Saltasaurus)Neuquensaurus)Alamosaurus,Opisthocoelicaudia)Lirainosaurus)(Futalongosaurus,Mendonzasaurus)Malawisaurus)Andesaurus)(Malarguesaurus,Phuwiangosaurus)Ligabueisaurus)Chubutisaurus)Euhelopus)Brachiosaurus)Camarasaurus)

tree PAUP\_1 =

((((((((((((1,2),(3,4)),(5,6)),((7,8),9),(10,11))),12),((13,14),15)),16),(17,18),19),20),21),22),23);

tree PAUP\_2 = (((((((((7,9),11),4),((24,10),25)),5,15),16),20),22),23);

tree PAUP\_3 =

((((((((((((((((8,7),9),(11,10)),(26,6)),(3,4)),27,28,2,1,13,14),5),12),(15,16)),19),20),22),23);

tree PAUP\_4 = (((((((((((((29,4),30),3),1,31,32),(7,9),(10,11)),33,34),(6,26)),2),15),21),22);

tree PAUP\_5 =

((((((((((((((((((((11,7),10),15),16,20),(18,35)),36,21)),37),38),39),40),19),41,42,43),22),44),45),46),23);