



**UNIVERSIDAD NACIONAL
DEL NORDESTE**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
Y AGRIMENSURA**

CORRIENTES, 2021

***MICROESTRUCTURA ÓSEA Y DENTAL DE DINOSAURIOS
TITANOSAURIFORMES DE ARGENTINA: IMPLICANCIAS
PALEOBIOLÓGICAS***



Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

Tesista: Lic. Romina González

Director: Dr. Ignacio A. Cerda

Co-director: Dr. Leonardo Salgado

Sub-director: Dr. Alfredo Zurita

Agradecimientos

La realización de esta tesis ha sido un proyecto sumamente enriquecedor, que nunca hubiera sido posible sin la ayuda de las siguientes personas e instituciones a las que debo todo mi agradecimiento.

A mi director de tesis, el Dr. Ignacio Cerda por la paciencia, dedicación y la dirección de este trabajo. Por darme la oportunidad de aprender sobre algo tan apasionante como es la Paleohistología.

A mi codirector el Dr. Leonardo Salgado y mi subdirector el Dr. Alfredo Zurita por haberme acompañado en esta etapa y haberme brindado su apoyo en todos los momentos en los que los necesité.

A los jurados (Dr. José L. Carballido; Dr. Alejandro Otero y Dr. Victor Zaracho) por sus útiles correcciones que me ayudaron a enriquecer el manuscrito.

A los curadores e investigadores que permitieron cortar el material de estudio. Gracias a: Carlos Muñoz (MPCA), Bernardo González Riga (Laboratorio de Dinosaurios-FCEN), Marcelo Reguero (MLP), Asociación Amigos del Museo de Cinco Saltos (MCS), Leonardo Filippi (MAU), Pablo E. Ortiz (Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo), Martín Ezcurra (MACN) y José Carballido (MEF).

A las doctoras Mariana Brea, Nora Cabaleri y Silvia Gnaedinger por su amabilidad y por permitirme acceder a su laboratorio para la toma de fotografías.

Al personal del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL) por hacer de los días laborales tan amenos. A su director el Dr. Oscar Gallego, técnicos y técnicas, a mis compañeros de laboratorio y a los que me cruzo en los pasillos.

CONICET por haber financiado este proyecto.

Marcos Ercoli quién brindó desinteresadamente la reconstrucción en vida de los saurópodos saltasaurinos que ilustra la portada de la tesis.

A mis amigos y amigas por sus palabras de aliento, por sus consejos, por haberme alojado en sus casas, por las charlas y momentos divertidos. Sole, Celeste, Alicia, Marcos, Selva, Naty, Maca, Raquel, Rafa, Guille, Artur, Matti, Virginia, Damian, Andrés, Anita y a todo el grupo PaleoUBA.

A mi familia por su aliento y por estar tan cerca estando lejos. Facu, Román, Brenda, Rosa, Mariano, Silvia, Ivana, Oscar y Lucas.

A mi hijo Milo. Gracias por tu paciencia, por ser el inspirador y el motor de vida. Por enseñarme que incluso la tarea más grande se puede lograr si se hace un paso a la vez.

A Mateo, mi compañero en el camino. Gracias por tus consejos, por cuidarme, por enseñarme a querer ser mejor, por levantarme el ánimo y hacerme reír en los momentos difíciles.

RESUMEN

El clado Titanosauriformes comprende a un grupo de dinosaurios saurópodos macronarios con diversos tamaños corporales, incluyendo tanto formas de talla modesta (alrededor de cuatro toneladas) como gigantes (más de 60 toneladas). El estudio de la biología de los saurópodos representa un enorme desafío dada la ausencia de formas análogas modernas. Una de las disciplinas que ha permitido ampliar sustancialmente el conocimiento paleobiológico de los saurópodos (y otros grupos fósiles) es la paleohistología. Esta disciplina se basa en el estudio de la estructura microscópica de los huesos u otras partes duras en formas fósiles a partir de la obtención de cortes delgados, utilizando para ello, técnicas petrográficas y de la histología ósea moderna. La importancia de esta disciplina estriba en el hecho de que distintos tejidos y estructuras histológicas tienen un origen y significado biológico común entre los tetrápodos, lo que permite inferir procesos y fenómenos biológicos en grupos extintos.

Si bien una gran parte de los estudios paleohistológicos han sido enfocados en dinosaurios saurópodos, existen muchas hipótesis que han sido propuestas por diversos autores que no han sido debidamente testeadas (p.ej., posible incremento de la tasa relativa de remodelación secundaria en Titanosauria), o bien muchos tópicos han sido pobremente explorados (histología dental, paleopatologías) o directamente no han sido estudiados (histología de láminas neurales). El objetivo general de la presente Tesis es contribuir al conocimiento paleobiológico de los dinosaurios Titanosauriformes de Argentina a partir del estudio de la estructura fina (microanatomía e histología), tanto de su esqueleto postcraneal como de sus dientes y estructuras vinculadas. Adicionalmente, se pretende estudiar anomalías óseas en huesos postcraneales de Titanosauriformes.

Se estudiaron, entre elementos óseos y dientes, más de 200 secciones delgadas y se indagó (principalmente desde la paleohistología) sobre: 1- los rasgos histológicos que caracterizan a los Titanosauriformes, 2- los cambios que ocurren a nivel histológico durante la ontogenia, 3- la correlación temporal entre las variaciones histológicas y anatómicas durante la ontogenia, 4- el valor de las costillas y arcos hemales para su utilización en estudios esqueletocronológicos, 5- la microestructura de las láminas neurales y 6- la microestructura dental. Además, se describieron e interpretaron (principalmente a nivel macroscópico) anomalías óseas de origen patológico en diferentes elementos postcraneales.

Entre los resultados más relevantes se destaca que la histología de Titanosauriformes no revela importantes diferencias con el tejido cortical reportado para otros Sauropoda. En términos generales, el tejido cortical de los Titanosauriformes se caracteriza por exhibir tejido fibrolamelar altamente vascularizado y sin marcas de crecimiento durante etapas tempranas de la ontogenia, en tanto que en etapas tardías del crecimiento, se evidencian marcas de crecimiento en el tejido primario y la tasa de remodelación secundaria tiende a ser alta. El reconocimiento de la variación de ciertos parámetros histológicos permitió establecer cuatro patrones histológicos que caracterizan cuatro etapas distintas del crecimiento ontogenético. El análisis en conjunto de rasgos histológicos y los cambios anatómicos ocurridos durante la ontogenia reveló que la maduración sexual ocurre previamente a la completa fusión de las suturas neurocentrales de la columna vertebral, en tanto que la madurez somática (momento en que un individuo alcanza el tamaño adulto) ocurre con posterioridad a dicha fusión. Por otra parte, se encontró que existe variación respecto al momento en el cual ocurre la maduración sexual y se produce la fusión de las suturas neurocentrales en las distintas regiones de la columna. Los elementos axiales no resultaron ser los elementos que mejor registran el crecimiento ontogenético, por lo cual carecen de valor para su utilización en estudios esqueletocronológicos. Se encontró que Saltosaurinae carece del denominado “tejido lamelar modificado”, el cual ha sido previamente reportado para otras formas de talla corporal reducida. El tejido cortical de Titanosauria presenta un alto grado de remodelación secundaria, sustentando la hipótesis de que este carácter podría ser un rasgo común del grupo. La histología de las láminas neurales revela que la mayoría de ellas posiblemente tenían alguna función en el sostén de los paquetes musculares y sólo unas pocas estarían vinculadas a los divertículos del sistema neumático. Se identificaron anomalías óseas de posible origen patológico en cinco ejemplares de titanosaurios. Las paleopatologías se encuentran con mayor frecuencia en los elementos axiales y posiblemente su etiología se corresponde con enfermedades degenerativas (p. ej. espondiloartropatías) e infecciones. El análisis de la microestructura dental permitió identificar unidades estructurales primarias y secundarias en la dentina y el esmalte, se estimó una tasa de reemplazo dental de entre 36 y 54 días para un Titanosauria indeterminado. Los rasgos microestructurales del esmalte estudiados mediante MEB, presentan potencial para su utilización en estudios sistemáticos.

Por lo tanto, el presente trabajo aporta información novedosa y amplía el conocimiento paleobiológico sobre Titanosauriformes, en particular sobre los titanosaurios de Argentina.

Palabras clave: Titanosauriformes, Titanosauria, Sauropoda, Paleosteohistología, Paleobiología.

Índice

RESUMEN.....	3
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN	9
1.1. Introducción general.....	9
1.2. Marco teórico y antecedentes.....	12
1.2.1. Microestructura ósea.....	12
1.2.2. Microestructura dental	17
1.2.3. Paleopatologías.....	18
1.3. Objetivos.....	19
1.4. Hipótesis	20
1.5. Marco filogenético y grupo de estudio	21
1.6. Terminología.....	28
1.6.1. Terminología osteohistológica	28
1.6.2. Terminología de paleopatologías.....	39
1.6.3. Terminología de dientes.....	41
CAPITULO 2: MATERIALES	47
2.1. Listado de géneros, especies e instituciones	47
2.2. Tabla de secciones delgadas	49
CAPÍTULO 3: METODOLOGÍA	65
3.1. Metodologías empleadas para la confección de secciones delgadas	65
3.2. Metodología empleada para el estudio de piezas dentales.....	77
3.3. Metodología empleada para el estudio de paleopatologías.....	80
CAPÍTULO 4: RESULTADOS	82
4.1. Microestructura ósea	82
4.1.1. Histología de huesos postcraneales	82
4.1.1.1. <i>Tehuelchesaurus benitezii</i>	82
4.1.1.2. <i>Chubutisaurus insignis</i>	84
4.1.1.3. <i>Andesaurus delgadoi</i>	92
4.1.1.4. <i>Epachthosaurus sciuttoi</i>	94
4.1.1.5. <i>Narambuenatitan palomoi</i>	102

4.1.1.6. <i>Bonatitan reigi</i>	105
4.1.1.7. <i>Aeolosaurus sp.</i>	112
4.1.1.8. <i>Rinconsaurus caudamirus</i>	118
4.1.1.9. <i>Muyelensaurus pecheni</i>	124
4.1.1.10. <i>Bonitasaura salgadoi</i>	133
4.1.1.11. <i>Pellegrinisaurus powelli</i>	148
4.1.1.12. <i>Petrobrasaurus puestohernandezi</i>	152
4.1.1.13. <i>Pitekunsaurus macayai</i>	159
4.1.1.14. <i>Elaltitan lilloi</i>	162
4.1.1.15. <i>Neuquensaurus australis</i>	164
4.1.1.16. “ <i>Neuquensaurus robustus</i> ”	185
4.1.1.17. <i>Rocasaurus muniozi</i>	191
4.1.1.18. <i>Saltasaurus loricatus</i>	196
4.1.2. Histología de láminas neurales.....	219
4.1.2.1. Lámina postespinal (POSL)	219
4.1.2.2. Lámina paradiapofisial (PPDL)	221
4.1.2.3. Lámina prezigoparapofisial (PRPL)	223
4.1.2.4. Lámina prezigodiapofisial (PRDL).....	224
4.1.2.5. Lámina centroparapofisial (ACPL).....	227
4.1.2.6. Lámina centropostzigoparapofisial (CPOL).....	230
4.1.2.7. Lámina centrodiapofisial (PCDL).....	232
4.1.2.8. Lámina espinoprezigapofisial (SPRL)	233
4.1.2.9. Lámina prespinal (PRSL).....	236
4.1.2.10. Lámina espinodiapofisial (SPDL).....	238
4.2. Paleopatologías	240
4.2.1. <i>Chubutisaurus insignis</i>	240
4.2.2. <i>Neuquensaurus australis</i>	244
4.2.3. <i>Neuquensaurus sp.</i>	245
4.2.4. <i>Rocasaurus muniozi</i>	247
4.2.5. <i>Saltasaurus loricatus</i>	249

4.3. Análisis dental.....	250
4.3.1. Características generales de dientes de Titanosauria y Titanosauriformes basales	251
4.3.2. Microestructura dental	254
4.3.3. Tiempo de formación dental y tasa de reemplazo	260
CAPÍTULO 5: DISCUSIÓN.....	264
5.1. Caracterización histológica y microanatómica del esqueleto poscraneal	264
5.2. Variación histológica durante la ontogenia.....	267
5.3. Rasgos histológicos de la historia de vida y comparación con parámetros morfológicos de madurez	272
5.4. Análisis de marcas de crecimiento en elementos axiales y apendiculares.....	276
5.5. Evaluación de diferencias taxonómicas a nivel histológico.....	279
5.6. Remodelación secundaria en huesos apendiculares de Titanosauria.....	281
5.7. Microestructura de láminas neurales	283
5.7.1. Caracterización histológica de las láminas neurales	284
5.7.2. Estructuras fibrilares y reconstrucción de tejidos blandos	285
5.8. Paleopatologías óseas en Titanosauria	287
5.8.1. Patologías óseas en <i>Chubutisaurus insignis</i>	288
5.8.2. Tibia CHMO-565	289
5.8.3. Paleopatologías óseas en vértebras caudales de Saltasurinae.....	292
5.8.4. Consideraciones finales	293
5.9. Microestructura dental.....	294
CAPÍTULO 6: CONCLUSIONES	299
ANEXOS	322

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

1.1. Introducción general

El estudio microestructural de los tejidos calcificados de los vertebrados se encuentra dentro de la rama de la Biología denominada Histología (estudio de los tejidos de los organismos). Las primeras investigaciones histológicas están ligadas a la invención del microscopio entre los siglos XVI y XVII, lo que significó un gran avance en el conocimiento particularmente en el campo de la medicina. Sin embargo, el estudio de los tejidos también es utilizado por muchas otras disciplinas, entre ellas la Paleontología.

Por definición, un tejido es una agrupación de células organizadas para realizar una función específica (Ross y Pawlina, 2008). Existen cuatro tipos básicos de tejidos: nervioso, muscular, epitelial y conectivo. Este último es de gran interés para la paleontología de vertebrados dado que incluye a los tejidos esqueléticos mineralizados: hueso, cartílago calcificado, dentina, esmalte y cemento (Bailleul et al., 2019). El hecho de que la microestructura de los tejidos mineralizados pueda preservarse en el registro fósil, ha permitido el desarrollo de la Paleohistología como una importante disciplina dentro de la Paleontología. La misma se basa en el estudio e interpretación de los tejidos preservados en formas fósiles, mayormente a partir de la obtención de cortes delgados, utilizando para ello técnicas petrográficas y de la histología ósea moderna (Lamm, 2007). La aplicación de esta disciplina se fundamenta en el hecho de que los tejidos y las estructuras histológicas tienen un origen y significado biológico común entre los tetrápodos, lo que permite inferir procesos y fenómenos biológicos en grupos extintos (de Ricqlès et al., 1991).

Los orígenes de los estudios paleohistológicos sobre dinosaurios se remontan al siglo XIX (a partir de 1849), cuando investigadores como John Quecket, Gideon Mantell y Richard Owen realizaron las primeras descripciones paleohistológicas en vertebrados fósiles (Chinsamy-Turan, 2005). Durante el siglo XX se establecieron los lineamientos teóricos básicos para las descripciones paleohistológicas. En este sentido, se destacan los trabajos de Enlow y Brown (1956, 1957a, 1957b), quienes aportaron una clasificación del tejido óseo basada en el patrón vascular y su microestructura histológica en huesos de vertebrados fósiles y vivientes. Otro investigador notable es Armand de Ricqlès, quien

publicó entre los años 1968 y 1981 una detallada clasificación tipológica y funcional del tejido óseo (Padian, 2011). También son relevantes los trabajos de Robin Edward Hay Reid (Reid, 1985, 1987, 1990, 1996, 1997a, 1997b; 1997c) quien fue uno de los primeros en descubrir marcas de crecimiento en hueso de dinosaurios, al tiempo que también reconoció la diversidad de tipos tisulares entre taxones e incluso dentro de un mismo individuo y relacionó las características histológicas con procesos fisiológicos (Erickson, 2012). Cabe mencionar que durante la década del 80 los estudios paleohistológicos experimentaron un gran crecimiento, probablemente debido a las contribuciones realizadas para inferir la estrategia de termorregulación en dinosaurios (p.ej. de Ricqlès, 1980, 1983; Reid, 1985; Bakker, 1986). Actualmente existe en la bibliografía detalladas descripciones paleohistológicas de una amplia variedad de taxones lo que ha aportado valiosa información que no podrían conocerse analizando únicamente la anatomía esquelética a nivel macroscópico.

Los saurópodos son un grupo de dinosaurios conocidos por su icónico cuello largo, vértebras con características anatómicas únicas y grandes tallas corporales; de hecho, fueron los vertebrados más grandes que habitaron la Tierra. Las estrategias biológicas que permitieron a los saurópodos alcanzar tallas descomunales han llamado la atención de los investigadores desde los primeros descubrimientos. En este sentido, los estudios paleohistológicos permitieron dilucidar cuestiones paleobiológicas del grupo. Entre los trabajos más relevantes se destacan los centrados en inferir la dinámica de crecimiento de los individuos (p.ej. Rimblot-Baly et al., 1995; Curry, 1999; Curry Rogers y Erickson, 2005; Sander, 2000; Sander y Tückmantel, 2003; Sander et al., 2004; Klein y Sander, 2008; Woodward y Lehman, 2009; Klein et al., 2012a). Otra temática bastante abordada es aquella relacionada con ciertos aspectos de la historia de vida de los saurópodos, entre ellos longevidad (p.ej. Curry, 1999), maduración sexual (p.ej. Sander et al., 2008) y maduración somática (p.ej. Sander, 2000). Asimismo, otros estudios histológicos incluyen reconstrucción de tejidos blandos (p.ej. Lamberts et al., 2018), origen y desarrollo de estructuras óseas (p.ej. Bellardini y Cerda, 2017), dimorfismo sexual (Woodruff et al., 2017), determinación de paleopatologías (p.ej. García et al., 2016), y biomecánica (Company, 2011).

Titanosauriformes es el nombre del clado que reúne a un grupo morfológicamente diverso de saurópodos de amplia distribución geográfica y que incluye tanto formas con tamaños corporales de más de 60 toneladas (p.ej. *Patagotitan mayorum*) hasta de tallas más modestas que no superaban los 3.500 kg (p.ej. *Neuquensaurus australis*) (Stein et al., 2010; Carballido et al., 2017). Actualmente, los Titanosauriformes son el grupo de dinosaurios saurópodos más estudiado a nivel paleohistológico, lo que permitió ampliar sustancialmente el conocimiento sobre la biología de este linaje. En este sentido, se dispone en la literatura de descripciones histológicas realizadas sobre series ontogenéticas de diversas formas, por ejemplo de *Alamosaurus sanjuanensis* (Woodward y Lehman, 2009), *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Klein et al., 2009) y *Ampelosaurus atacis* (Klein y Sander, 2008, Klein et al., 2012a), entre otros taxones. También se dispone de estudios que focalizaron en la histología de diferentes partes del esqueleto de un taxón determinado, como por ejemplo, *Chubutisaurus insignis* (Carballido et al., 2011), *Bonitasaura salgadoi* (Gallina, 2012) y *Dreadnoughtus schrani* (Lacovara et al., 2014), entre otros taxones.

Las contribuciones antes mencionadas han permitido profundizar en varios aspectos de la paleobiología y evolución de los Titanosauriformes. Sin embargo, muchas de las hipótesis propuestas por diversos autores no han sido debidamente testeadas (p.ej. posible incremento de la remodelación secundaria del tejido óseo), o bien muchos tópicos han sido pobremente explorados (histología dental, paleopatologías) o directamente no han sido estudiados (histología de láminas neurales). Por lo tanto, esta tesis presenta un análisis integral de la histología de diferentes elementos esqueléticos de Titanosauriformes que permitirá comprender algunas de las interrogantes que concierne a la biología de este grupo de dinosaurios.

El presente trabajo de tesis doctoral comprende el estudio paleohistológico de estructuras óseas y dentales de Titanosauriformes de Argentina con el objetivo de dilucidar diferentes aspectos vinculados a la paleobiología y sistemática del grupo. Específicamente, se pretende aportar al conocimiento sobre historia de vida de los titanosauriformes (incluyendo maduración sexual y somática); tasa relativa de crecimiento; estimación de edades relativas y absolutas de los individuos; correlación entre estructuras anatómicas

particulares del esqueleto y tejidos blandos asociados; tasa de reemplazo dental; y desarrollo de patologías óseas. Complementariamente, tras el análisis completo de los materiales, se pondrá a prueba el valor sistemático de la microestructura ósea y dental en el grupo de estudio.

1.2. Marco teórico y antecedentes

El estudio paleohistológico que aquí se presenta será abordado desde diferentes temáticas, por lo que es conveniente dividir el marco teórico en tres partes: microestructura ósea; microestructura dental y paleopatologías. En cada sección se hará énfasis en lo estudiado hasta el momento en Titanosauriformes.

1.2.1. Microestructura ósea

Entre los primeros estudios paleohistológicos realizados en elementos óseos de saurópodos se destacan los trabajos de Ricqlès (1968) y Reid (1981). Estos autores notaron que el hueso compacto cortical estaba constituido fundamentalmente por un tejido fibrolamelar altamente vascularizado. Las características del tejido fibrolamelar, el cual consiste básicamente de una matriz ósea entretejida en la cual se encuentran embebidas osteonas, permitió inferir la tasa de crecimiento de los saurópodos por comparación a la observada en tetrápodos actuales. Por su parte, Reid (1981) detectó por primera vez marcas de crecimiento o interrupciones en la depositación del tejido fibrolamelar en huesos apendiculares indeterminados, sugiriendo un crecimiento cíclico en saurópodos al igual que sucede en reptiles actuales. Estos primeros descubrimientos alentaron importantes investigaciones que se focalizaron en inferir aspectos vinculados a la dinámica de crecimiento tales como patrón de crecimiento, rasgos de historia de vida, edad relativa al momento de la muerte, reconstrucción de tejidos blandos y valoración en estudios sistemáticos de los caracteres histológicos.

Entre las primeras contribuciones que tratan sobre patrones de crecimiento durante la ontogenia de saurópodos, se deben mencionar los estudios de Curry (1999) y Sander (2000). Curry (1999) estudió la microestructura ósea del diplodocoideo *Apatosaurus*, mientras que Sander (2000) estudió la histología de saurópodos diplodocoideos

(*Barosaurus africanus* y *Dicraeosaurus hansemani*) y titanosauriformes (*Giraffatitan brancai* y *Janenschia robusta*). Ambos autores mencionaron que el tejido óseo predominante durante la mayor parte de la ontogenia es el tejido fibrolamelar laminar (tejido asociado a una alta tasa de osteogénesis relativa). También notaron que en estados ontogenéticos avanzados, el tejido fibrolamelar adquiere mayor grado de organización (fibrilar y vascular) y que el mismo es sustituido por otros tejidos con baja tasa de osteogénesis (p.ej. tejido lamelar o pseudolamelar) o bien es afectado por el proceso de remodelación ósea con desarrollo de un tejido secundario (tejido haversiano). Además, Sander et al. (2004) ha mencionado que si bien el crecimiento es ininterrumpido durante la mayor parte de la ontogenia, es frecuente observar interrupciones estacionales de la osteogénesis en individuos adultos. Por otra parte, en estudios recientes (Cerdeña et al., 2017; Apaldetti et al., 2018) realizados en Lessemsauridae (saurópodos no-Eusauropoda o sauropodomorfos muy cercanos al origen de Sauropoda según la definición que se tome de estos últimos), se reporta un patrón de crecimiento diferente, evidenciado por la presencia de un tejido fibrolamelar reticular con marcas de crecimiento durante la mayor parte de la ontogenia.

En cuanto a los Titanosauriformes, se han postulado dos tipos de patrones de crecimiento. El primer patrón histológico es el reportado, por ejemplo, para los titanosaurios *Alamosaurus sanjuanensis* (Woodward y Lehman, 2009), *Bonitasaura salgadoi* (Gallina, 2012) y *Rapetosaurus krausei* (Curry Rogers y Kulik, 2018), los cuales muestran características similares al detectado por Sander (2000) y Sander et al. (2004, 2011) para la mayor parte de los Neosauropoda. Así, estos taxones crecían de manera rápida e ininterrumpida hasta un determinado momento en el que la tasa de osteogénesis tendía a disminuir gradualmente hasta detenerse. A diferencia de los taxones estudiados por Sander (2000), donde se reporta que el mayor grado de remodelado del tejido primario ocurre en individuos que están próximos o que han alcanzado la madurez somática, en un grupo derivado de Titanosauriformes (i.e. Titanosauria) el proceso de remodelado se activa temprano en la ontogenia. El segundo patrón histológico es el detectado, por ejemplo, en los titanosaurios *Phuwiangosaurus sirindhornae* (Klein et al., 2009), *Ampelosaurus atacis* (Klein et al., 2012a) y *Magyarosaurus dacus* (Stein et al., 2010) en los que se ha reportado, además de un intenso remodelado, una tasa de crecimiento baja respecto al primer patrón

histológico. La baja tasa de crecimiento de estos taxones se evidencia por la presencia de un tejido principalmente del tipo lamelar o pseudolamelar en lugar de entretejido (Klein et al., 2009). El conocimiento sobre la tasa relativa de crecimiento es importante porque puede brindar indicios sobre cómo ésta influyó en la reducción o aumento del tamaño corporal en ciertos linajes (Chinsamy Turan, 2005). Por ejemplo, *Magyarosaurusdacus* es uno de los saurópodos titanosaurios más pequeños que se conocen. Stein et al. (2010) reportaron en la histología de sus huesos apendiculares una matriz pseudolamelar en el tejido cortical, lo cual se relaciona a una tasa de crecimiento inferior respecto a la matriz entretejida que frecuentemente muestran los titanosaurios de grandes tallas corporales. Esta relación entre microestructura ósea y tasa de crecimiento se fundamenta en los estudios realizados por Amprino (1947), quien ha reportado que diferentes tipos de tejidos óseos están íntimamente vinculados a diferentes tasas de formación y, por ende, a diferentes tasas de crecimiento somático.

El momento en que los individuos alcanzan la madurez sexual (i.e. momento en el que se produce la maduración de las gónadas) y somática (i.e. momento en el que el individuo alcanza el tamaño adulto) son rasgos de la historia de vida que han sido inferidos para algunos saurópodos. La madurez somática es inferida histológicamente por la presencia de una estructura histológica muy particular denominada capa circunferencial externa (CCE) o sistema fundamental externo (Sander, 2000). De acuerdo a diversos estudios (p.ej. Curry, 1999; Sander, 2000; Klein y Sander, 2008), la madurez somática en saurópodos diplodocoideos y macronarios basales era alcanzada tardíamente en la ontogenia. En Titanosauriformes, sólo se ha detectado CCE en la corteza de un taxón (*Alamosaurus* Woodward y Lehman, 2009), mientras que la mayoría de los especímenes estudiados carecen de la mencionada marca, incluso está ausente en individuos de grandes tallas corporales (Klein et al., 2009, 2012a; Company, 2011). En cuanto a la madurez sexual, ésta se infiere a partir de la observación de ciertos parámetros tal como el decrecimiento en la tasa de osteogénesis (Sander, 2000). Esta disminución de la osteogénesis se piensa que ocurre porque el animal comienza a destinar más recursos para su reproducción, que luego ya no están disponibles para el crecimiento (Case, 1978a, Case, 1978b, Sander, 2000). La disminución de la tasa de crecimiento al momento en que los individuos alcanzan la madurez sexual ha sido observada en cocodrilos y tortugas vivientes

(Lance, 2003). De esta manera, en un estudio realizado por Klein y Sander (2008) se ha inferido que saurópodos diplodocoideos y macronarios basales alcanzan la madurez reproductiva previa a la maduración somática. Es importante señalar que la información histológica para la inferencia de madurez sexual y somática, hasta la fecha, no ha sido comparada con los indicadores de maduración esquelética (eg. fusión de arcos neurales).

La inferencia de edades relativas mediante estudios paleohistológicos consiste en el conteo de marcas de crecimiento presentes en la región cortical del tejido óseo, método conocido como esqueletocronología (Castanet et al., 1993). Al igual que sucede en aves, mamíferos y reptiles actuales, se asume que en dinosaurios dichas marcas de crecimiento se depositaban a un ritmo anual en la corteza de los huesos apendiculares (Castanet et al., 1993). A partir de estudios esqueletocronológicos se logró estimar la edad relativa al momento de la muerte de algunos saurópodos tales como el neosaurópodo *Bothriospondylus madagascariensis* calculada en 43 años (Ricqlès, 1980) o como el titanosaurio *Lirainosaurus astibiae* que poseía al menos 11 años (Company, 2011). No obstante, algunos autores mencionaron que la aplicación de la esqueletocronología en huesos apendiculares es difícil de implementar debido a que las marcas de crecimiento, como se mencionó antes, suelen depositarse tardíamente en la ontogenia y además, al hecho de que muchas de las marcas de crecimiento se pierden durante el proceso de reconstrucción secundaria, el cual es particularmente intenso en estados tempranos del desarrollo de algunos grupos. Así, las comparaciones entre taxones teniendo en cuenta la edad relativa son limitadas. Con el propósito de sortear esa dificultad, Klein y Sander (2008) establecieron 13 estadios histológicos ontogenéticos (EHO) en Sauropoda a partir de la histología de huesos apendiculares. Cada estadio se diferencia de otro por cambios en los parámetros histológicos del tejido fibrolamelar laminar (p.ej. organización del sistema vascular, presencia de discontinuidades, grado de desarrollo de las osteonas primarias), y en la intensidad de remodelado. Si bien la propuesta de los EHO reportada por Klein y Sander (2008) ha sido utilizada en Titanosauriformes (p.ej. *Phuwiangosaurus* Klein et al., 2009; *Rapetosaurus* Curry Rogers y Kulik, 2018), actualmente está en discusión su utilización y algunos autores para poder aplicar los EHO debieron añadir estadios (p.ej. Stein et al., 2010). Wascow y Sander (2014) realizaron un estudio histológico sobre costillas de un ejemplar asignado al macronario basal *Camarasaurus* sp. con el propósito de indagar si las

mismas poseen un mejor registro de marcas de crecimiento que los huesos apendiculares. Entre sus resultados, los autores determinaron que la histología de la costilla consiste de un tejido “lamelar-zonal” sugiriendo una tasa de aposición ósea menor que la inferida para los huesos apendiculares, y que el extremo proximal del eje de la costilla contiene un registro de crecimiento más completo comparado con los huesos largos. Estos autores también mencionaron que el grado de remodelado del tejido “lamelar-zonal” suele ser menor que el presente en el tejido fibrolamelar que comúnmente presentan los huesos largos, atribuyendo esta diferencia a cuestiones biomecánicas, siendo los huesos más afectados por estrés los que están más influenciados por la reconstrucción secundaria. Por su parte, Curry Rogers y Kulik (2018) realizaron descripciones detalladas de las costillas dorsales del titanosaurio *Rapetosaurus krausei* obteniendo como resultado la presencia de un tejido particular denominado “*pneumosteum*” el cual sugiere que las costillas se encontraban asociadas a divertículos neumáticos provenientes del sistema respiratorio.

Además de las temáticas ya mencionadas, existen unos pocos trabajos que se han enfocado en la caracterización histológica de estructuras particulares del esqueleto de los Titanosauriformes. Por ejemplo, en la literatura se dispone de estudios que indagan sobre la microestructura de osteodermos (Salgado, 2003; Cerda y Powell, 2010; Cerda et al., 2015), costillas cervicales hipertrofiadas (Cerda, 2009; Klein et al., 2012b; Lacovara et al., 2014) y estructuras óseas enigmáticas como la denominada osificación supraneural de las vértebras sacras de diversas formas tales como *Epachthosaurus* (Giménez et al., 2008; Cerda et al., 2015). Estos estudios permitieron inferir acerca del tipo de mineralización, función y relación de dichas estructuras con tejidos blandos. Una de las características más notables del esqueleto axial de los saurópodos, incluyendo a los Titanosauriformes, es la existencia de un conjunto de láminas óseas que conectan, entre sí y con el centro vertebral, diferentes puntos del arco neural (Salgado et al., 2006). Es importante señalar que tales estructuras poseen gran importancia a nivel sistemático para los saurópodos (Salgado y Powell, 2010). Se ha sugerido que las láminas neurales separaban divertículos aéreos (Britt, 1997). También se les ha atribuido una posible función estructural secundaria (Wilson, 1999). Sin embargo, hasta la fecha no se han realizado estudios histológicos sobre las láminas neurales que permitan soportar o refutar las hipótesis propuestas.

Finalmente, otro aspecto poco explorado es aquel que indaga sobre la posibilidad de hallar caracteres con valor sistemático a nivel microestructural. Sander (2000) en un estudio realizado sobre saurópodos de la Formación Tendaguru de Tanzania, propone que las diferencias histológicas podrían ser utilizadas para diferenciar entre distintas especies. En el caso de los titanosauriformes, contribuciones realizadas en titanosaurios han mencionado sobre la presencia de una histología “típica” caracterizada, entre otros rasgos, por la presencia de una cantidad inusual de tejido secundario (Woodward y Lehman, 2009; Company, 2011; Stein et al., 2010; Klein et al., 2012a). Sin embargo, no existen hasta la fecha estudios que hayan intentado poner a prueba las mencionadas hipótesis.

1.2.2. Microestructura dental

Los dientes de dinosaurios suelen ser elementos frecuentes en los yacimientos fosilíferos debido a su resistencia a los procesos tafonómicos y a que la mayoría de los dinosaurios poseían, entre dientes funcionales y de reemplazo, al menos cincuenta dientes en sus mandíbulas (Park et al., 2000). En general, el estudio de los dientes de los vertebrados se ha focalizado en examinar la morfología, función y la microestructura fina (Sander, 1999). Esta última, en el caso de los Titanosauriformes, fue escasamente explorada, siendo los únicos trabajos disponibles los realizados por García y Cerda (2010a) y García y Zurriaguz (2016). En la contribución de García y Cerda (2010a) se estudió, entre otros tópicos, la relación esmalte dentina en dientes de embriones de titanosaurios, proponiendo que dicha relación decrece con la ontogenia. Por su parte, García y Zurriaguz (2016) estudiaron en detalle los tejidos periodontales (cemento, ligamento periodontal y hueso alveolar) de un Titanosauria indeterminado del Cretácico Superior de Argentina, aportando evidencia sobre el tipo de implantación dental en estos organismos. En este contexto, un aspecto poco conocido de los Titanosauriformes, particularmente en Titanosauria, es aquel relacionado a examinar la tasa de recambio dental a partir del estudio de la microestructura fina. La única excepción es el trabajo de D’Emic et al. (2013), en el que se calcula la tasa de reemplazo dental mediante la utilización de líneas incrementales de la dentina de *Camarasaurus* y *Diplodocus*. Cabe destacar que este tipo de estudio, hasta la fecha, no ha sido realizado en Titanosauriformes.

1.2.3. Paleopatologías

La disciplina conocida como Paleopatología, es el estudio de las enfermedades y lesiones que han sufrido los animales y que dejan evidencia en el registro fósil (Tanke y Rothschild, 1997). Los primeros estudios paleopatológicos comenzaron a fines del siglo XVIII. Esper, en 1774, estudió y describió una fractura en la pelvis de un mamífero fósil del Pleistoceno (en Puchalt Fortea, 2001). Durante los siglos XIX y XX hubo un gran período de crecimiento en estudios paleopatológicos, experimentando un impulso definitivo sobre todo en el área de la Arqueología. Esta disciplina alcanzó su propia madurez como una especialidad tras los estudios de gran relevancia de Moodie (1923) y Pales (1930). El reconocimiento de estructuras de origen patológico es importante porque aporta información novedosa acerca de eventos (enfermedades y traumas) ocurridos durante la historia de vida de organismos extintos (Tschopp et al., 2015). En la actualidad se dispone de un gran número de contribuciones sobre paleopatologías tanto en humanos (p.ej., Ortner, 2003) como en otros vertebrados. Los estudios paleopatológicos efectuados por fuera de humanos se refieren tanto a lesiones óseas originadas accidentalmente como a aquellas relacionadas con enfermedades. Entre las primeras se encuentran marcas producidas por mordidas (Tanke y Currie, 2000; Wolff y Varricchio, 2005) o combates intraespecíficos (Farke, 2004) y fracturas producidas por traumas (Tanke y Farke, 2006; Farke et al., 2009). Entre las anomalías relacionadas a enfermedades que han dejado evidencias en las estructuras óseas pueden citarse casos de osteoartritis (Rothschild, 1990; Rothschild y Tanke, 1992; Cisneros et al., 2010), infecciones (Petersen et al., 1972; Wolff et al., 2009), anomalías dentarias (Moodie, 1930), fusión de vértebras (Cisneros et al., 2010), osificación de tendones (Rothschild, 1987; Rothschild y Berman, 1991) y tumores (Wang y Rothschild, 1990).

En cuanto a patologías en dinosaurios, las mismas han sido documentadas en un gran número de trabajos. Entre ellas pueden citarse casos de fusión de vértebras, tumores, infecciones óseas (p.ej. osteomielitis) y fracturas producidas por traumas (Tanke y Currie, 2000; McWhinney et al., 2001; Wolff y Varricchio, 2005; Farke et al., 2007; Bell y Coria, 2013). Por su parte, los Titanosauriformes también han recibido una gran atención en

cuanto al análisis de sus patologías óseas. Martinelli et al. (2014) estudiaron vertebras fusionadas y una fractura en un arco hemal en dos ejemplares del titanosaurio *Uberabatitan ribeiroi*, atribuyendo las anomalías óseas a espondiloartropatías, a una infección o ambas etiologías. Chinsamy et al. (2016) reportaron la presencia de tejidos óseos inusuales en diferentes elementos esqueléticos (metatarsal, vértebra y osteodermo) de un Saltosaurinae indeterminado. En este caso, de todas las anomalías detectadas, sólo la del metatarsal fue identificada como de origen patológico. De Souza Barbosa et al. (2016) reportaron dos tipos de tumores óseos en una vértebra caudal de un Titanosauria indeterminado. García et al. (2016) estudiaron un caso de osteomielitis en una serie caudal de un Titanosauria indeterminado. Finalmente, González et al. (2017) reportaron múltiples patologías (vertebra, metatarsal y fémur) en el ejemplar tipo de *Bonitasaura salgadoi*, infiriendo que las mismas serían resultado de infección y tumores osteoblásticos respectivamente.

Las mencionadas contribuciones han aportado valioso conocimiento acerca de comportamiento e historia de vida de los saurópodos. Sin embargo, la gran mayoría de las contribuciones efectuadas se enfoca en un caso particular aislado. De este modo, no se ha realizado hasta el momento un estudio sistemático a gran escala que incluya la revisión de una gran cantidad de individuos correspondientes a distintas especies de Titanosauriformes. La gran cantidad de especies de reconocidas en Argentina para este clado brinda una excelente oportunidad para efectuar tal estudio.

1.3. Objetivos

Habiendo planteado el marco teórico de las distintas temáticas abordadas en esta disertación, se presentan a continuación los objetivos.

Objetivo general

La presente tesis se centra en el estudio paleobiológico de dinosaurios Titanosauriformes provenientes principalmente del Cretácico Superior de Argentina. El mismo se basa en el análisis de la estructura fina (microanatomía e histología) de elementos tanto postcraneales como de dientes y estructuras vinculadas. El principal interés es el de ahondar en aspectos relacionados a la dinámica de crecimiento, morfología funcional,

reconstrucción de tejidos blandos, paleopatologías y sistemática, contribuyendo de esta manera al conocimiento de la biología del grupo bajo estudio.

Objetivos específicos

Teniendo en cuenta los objetivos generales mencionados anteriormente, se persiguen los siguientes objetivos específicos:

- 1- Caracterizar la microanatomía y la osteohistología del esqueleto postcranial de distintas especies pertenecientes al clado Titanosauriformes.
- 2- Reconocer las principales variaciones ocurridas en los tejidos óseos durante la ontogenia y determinar su correspondencia temporal con cambios morfológicos.
- 3- Identificar la presencia de marcas de crecimiento en distintos huesos del esqueleto apendicular y axial, con el fin de establecer los elementos más adecuados para estudios esquelotocronológicos.
- 4- Reconocer la existencia de diferencias taxonómicas a nivel histológico. En particular, establecer si el grado de remodelación es mayor dentro de Titanosauria que en el resto de los Titanosauriformes.
- 5- Examinar la histología de las láminas neurales de diferentes especies de Titanosauriformes, determinando su relación con tejidos blandos (p.ej. ligamentos, divertículos) y posible función.
- 6- Identificar, mediante la anatomía macroscópica y la histología, distintos tipos de patologías óseas en Titanosauriformes, determinando su frecuencia relativa en los diferentes especímenes.
- 7- Caracterizar la histología dental de Titanosauriformes, identificando estructuras como líneas de crecimiento en la dentina y líneas de crecimiento en el esmalte (líneas de Retzius). Reconocer diferentes tipos de cemento en la raíz de los dientes de Titanosauriformes.
- 8- Inferir la tasa de recambio dental en Titanosauriformes y compararla con la de otros saurópodos.

1.4. Hipótesis

Se enumerarán a continuación las hipótesis que se pondrán a prueba.

- 1- Comparados con otros Sauropoda, los grupos más derivados de Titanosauriformes (p.ej. Saltasaurini) poseían un crecimiento relativamente más lento durante su desarrollo, el cual se ve reflejado en los tejidos óseos depositados en sus huesos apendiculares.
- 2- Existe en Titanosauriformes una relación directa entre la masa corporal y la tasa relativa de crecimiento. Así, formas de talla corporal reducida poseen en su corteza tejidos de tipo lamelar o pseudolamellar (bajas tasa de crecimiento relativa).
- 3- Existe en Titanosauriformes una correlación temporal entre los cambios ocurridos en los tejidos óseos y los cambios ocurridos en el esqueleto postcraneal (p.ej. fusión de suturas craneales y suturas neurocentrales).
- 4- Mientras que láminas neurales impares como las pre- y postespinal están vinculadas a la inserción de ligamentos, otras como las espinoprezigapofisiales están relacionadas a la división de divertículos neumáticos.
- 5- Al igual que los caracteres anatómicos, los caracteres microanatómicos e histológicos de los Titanosauriformes (tanto de sus estructuras óseas como dentales) presentan variaciones a nivel taxonómico.
- 6- Los dientes de Titanosauria poseen una tasa de crecimiento semejante a la reportada para otros dientes de corona estrecha (p. ej. *Diplodocus*).
- 7- La presencia de patologías óseas en Titanosauriformes está estrechamente vinculada al estadio ontogenético de los individuos. De esta manera, los individuos de avanzada edad exhibirán mayor número de patologías que aquellos más jóvenes.

1.5. Marco filogenético y grupo de estudio

Los dinosaurios saurópodos se conocen desde el Triásico Tardío y fueron los megaherbívoros dominantes en el Jurásico Superior y el Cretácico Inferior, momento en que alcanzaron su mayor diversidad, descendiendo hasta extinguirse en el límite Cretácico – Paleógeno (Curry y Wilson, 2005, 2015; Barco, 2009). Fueron animales cuadrúpedos caracterizados por poseer un cráneo proporcionalmente pequeño, cuello extremadamente

largo y cuerpo con forma de barril (Upchurch et al., 2004). Se conocen restos de dinosaurios saurópodos en todos los continentes, siendo particularmente abundantes en la Patagonia argentina, donde se ha reportado una notable diversidad de uno de los grupos más derivado, los Titanosauriformes, particularmente del grupo de los Titanosauria (Salgado, 2001; Powell, 2003).

En un contexto filogenético, los saurópodos se reúnen en un gran clado denominado Sauropodomorpha (Fig. 1). Este clado fue erigido por Huene (1932) para designar al grupo que incluye a Sauropoda y sus ancestros, los “Prosauropoda”. Actualmente este último reúne taxones que conforman un grupo parafilético, denominados comúnmente como sauropodomorfos basales (p.ej. Yates, 2007; Yates et al., 2010; Pol et al., 2011). Sauropoda es un clado monofilético que reúne a más de 150 especies válidas cuyas principales características diagnosticas están relacionadas a elementos apendiculares (Wilson, 2005; Otero y Salgado, 2015). Dentro de Sauropoda, un clado fuertemente soportado e importante es el de los Neosauropoda, caracterizado por rasgos tales como los de una cresta deltopectoral del húmero baja y sección femoral transversalmente elíptica, entre otras (Upchurch, 1995; Salgado et al., 1997; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). Los estudios cladísticos han permitido identificar dos grupos principales dentro de Neosauropoda: Diplodocoidea y Macronaria. El primero está conformado por dos linajes Rebbachisauridae y Flagellicaudata. Por su parte, Macronaria es un grupo taxonómicamente diverso que contiene una serie de linajes entre los que se encuentra el clado Titanosauriformes (Wilson, 2005). Las principales definiciones filogenéticas utilizadas en esta tesis se exhiben en la Tabla 1.

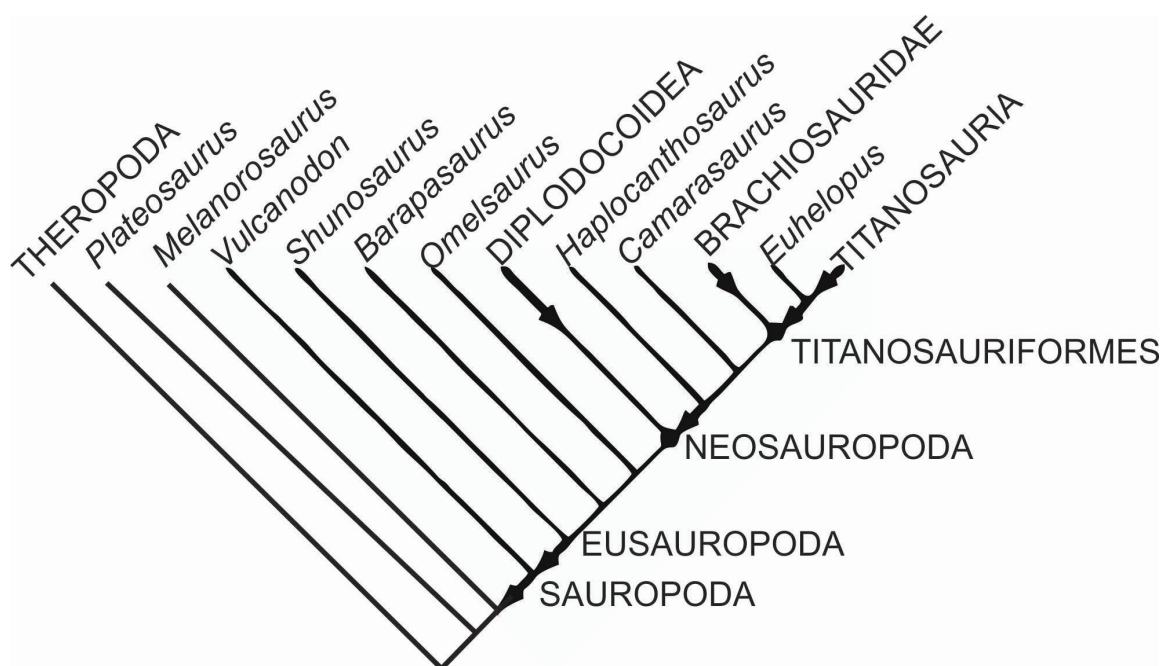


Figura 1. Relaciones filogenéticas de Sauropodomorpha mostrando los principales grupos que lo incluyen (hipótesis filogenética modificada de Wilson y Sereno, 1998). Las flechas indican grupos definidos en base a la rama (*stem-based*) y los círculos definidos en base al nodo (*node-based*).

Tabla 1. Definiciones filogenéticas utilizadas en la presente tesis.

Clado	Definición	Referencia
Sauropodomorpha	El clado más inclusivo que contiene a <i>Saltasaurus loricatus</i> pero no a <i>Passer</i> o <i>Triceratops</i> .	Sereno, 2007
Sauropoda	El clado más inclusivo que contiene a <i>Saltasaurus loricatus</i> pero no a <i>Melanorosaurus readi</i> .	Yates, 2007
Eusauropoda	El clado menos inclusivo que contiene a <i>Shunosaurus</i> y <i>Saltasaurus</i>	Upchurch et al., 2004
Neosauropoda	Clado que contiene a <i>Diplodocus longus</i> , a <i>Saltasaurus loricatus</i> , su ancestro común más reciente y a todos sus descendientes.	Bonaparte, 1986

Diplodocoidea	Todos los neosaurópodos más cercanos a <i>Diplodocus</i> que a <i>Saltasaurus</i> .	Wilson y Sereno, 1998
Flagellicaudata	Clado que contiene a <i>Diplodocus longus</i> , <i>Dicraeosaurus hansemani</i> , su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.	Harris y Dodson, 2004
Macronaria	El clado más inclusivo que contiene a <i>Saltasaurus loricatus</i> Bonaparte y Powell 1980 pero no a <i>Diplodocus longus</i> .	Wilson y Sereno, 1998
Camarasauromorpha	Clado que contiene a Camarasauridae, Titanosauriformes, su ancestro común más reciente y a todos sus descendientes.	Salgado et al. 1997
Titanosauriformes	El clado menos inclusivo que contiene a <i>Brachiosaurus brancai</i> y <i>Saltasaurus loricatus</i> .	Salgado et al. 1997
Brachiosauridae	Titanosauriformes más estrechamente relacionados a <i>Brachiosaurus</i> que a <i>Saltasaurus</i> .	Wilson y Sereno, 1998
Somphospondyli	Titanosauriformes más estrechamente relacionados a <i>Saltasaurus</i> que a <i>Brachiosaurus</i> .	Wilson y Sereno, 1998
Titanosauria	El clado más inclusivo que contiene a <i>Andesaurus delgadoi</i> y <i>Saltasaurus loricatus</i> .	Salgado et al. 1997
Lithostrotia	Clado que contiene a <i>Malawisaurus dixeyi</i> , a <i>Saltasaurus loricatus</i> , su ancestro común más reciente y a todos sus descendientes.	Upchurch et al. 2004
Aeolosaurini	Clado más amplio que contiene a <i>Aeolosaurus rionegrinus</i> y <i>Gondwanatitan faustoi</i> pero no a <i>Saltasaurus loricatus</i> ni a <i>Opisthocoelicaudia skarzynskii</i> .	Franco-Rosas et al., 2004
Saltosauridae	Clado que contiene a <i>Opisthocoelicaudia</i>	Powell, 1992

	<i>skarzynskii</i> , a <i>Saltasaurus loricatus</i> , su ancestro común más reciente y a todos sus descendientes.
Saltosaurini	El clado menos inclusivo que contiene a Salgado y <i>Saltasaurus loricatus</i> y a <i>Neuquensaurus Bonaparte, 2007 australis</i> .

Titanosauriformes comprende a un grupo sumamente exitoso y de amplia distribución geográfica que dominaron los ecosistemas terrestres desde el Jurásico tardío hasta final del Cretácico, lo que representa un intervalo temporal de aproximadamente 65 Ma. El registro fósil de Titanosauria (un grupo derivado de Titanosauriformes) del Cretácico de Argentina es uno de los más ricos a nivel mundial, tanto por su abundancia como por su diversidad taxonómica. Se reconocieron más de más de 40 especies válidas sólo para Argentina hasta el año 2015 (Otero y Salgado, 2015). Los hallazgos provienen principalmente de Patagonia, con excepción de algunos taxones descubiertos en las provincias de Mendoza, Salta y La Rioja. La primera descripción de un titanosauriforme de Argentina se remonta al siglo XIX, la cual fue realizada por Lydeker (1983). Este autor estudió materiales axiales y apendiculares de un Titanosauria hallado en la provincia de Río Negro, el cual asignó al género “*Titanosaurus*”. Posteriormente Powell (1986,1992), propuso sustituir el género “*Titanosaurus*” por *Neuquensaurus*. Entre fines del siglo XX y durante las últimas dos décadas, el número de taxones asignados a Titanosauriformes derivados se incrementó notablemente gracias a la labor de investigadores que comenzaron a realizar excavaciones sistemáticas. En este sentido se destacan los trabajos realizados por Bonaparte y Powell (1980), Powell (1987, 1990, 1992), Calvo y Bonaparte (1991), Coria y Bonaparte (1993), Chiappe, Salgado y Coria (2001), Calvo y González Riga (2003), Apesteguía (2004)entre otros. Esta riqueza de material da una buena idea del importante rol en los ecosistemas terrestres que debió cumplir este grupo de dinosaurios durante el Cretácico de Argentina (Fig. 2).



Figura 2. Reconstrucción de saurópodos titanosaurios (artista: Jorge Blanco).

La monofilia de Titanosauriformes está bien sustentada por varios estudios (p.ej. Upchurch, 1998; Wilson y Sereno, 1998; Curry Rogers y Foster, 2001; Wilson, 2002). El clado fue erigido y definido por Salgado et al. (1997) como el grupo conformado por el ancestro común más reciente entre *Brachiosaurus brancai* (*Giraffatitan brancai* Janensch, 1914) y *Saltasaurus loricatus*, y todos los descendientes (Salgado et al., 1997). Entre las características diagnósticas del clado se pueden mencionar arcos neurales ubicados anteriormente en los centros caudales medios y posteriores, falange ungueal del dígito I reducida o ausente, lóbulo preacetabular del ilion fuertemente expandido y dirigido hacia arriba, presencia de una comba lateral en el fémur, entre otras (Salgado et al., 1997). De acuerdo con Mannion et al. (2013), el grupo Titanosauriformes comprende a dos clados principales, Brachiosauridae y Somphospondyli. A su vez, dentro de Somphospondyli se encuentra el clado Titanosauria.

Para la presente tesis, el muestreo abarcó taxones de amplia distribución filogenética, incluyendo Somphospondyli basales (p.ej. *Chubutisaurus*), Titanosauria basales (i.e. *Andesaurus*) y derivados (p.ej. *Saltasaurus*) y Aeolosaurini (p.ej.

Aeolosaurus). Además, se incluyó un taxón del outgroup perteneciente a Camarasauromorpha (i.e. *Tehuelchesaurus*) con fines comparativos. En la Figura 3 se presenta la propuesta filogenética de Díez Díaz et al. (2018) en la que se aprecian las relaciones filogenéticas de algunas especies de Titanosauriformes estudiadas en esta tesis.

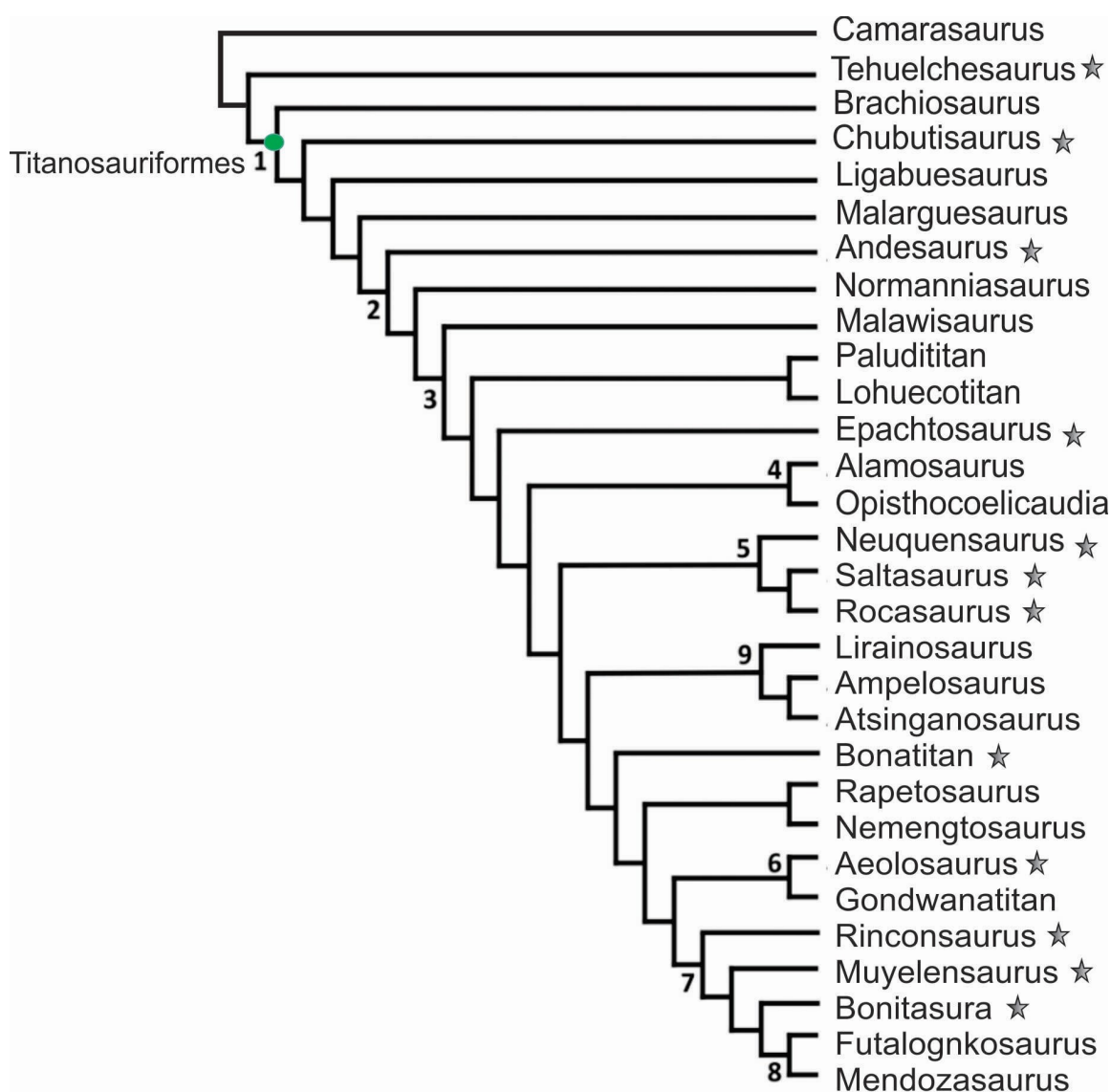


Figura 3. Filogenia de Titanosauriformes en la que se muestran algunos de los taxones estudiados en esta tesis (estrellas). La topología del árbol corresponde a la hipótesis filogenética modificada de Díez Díaz et al. (2018). Los números indican los siguientes nodos: 1- Titanosauriformes, 2- Titanosauria, 3- Lithostrotia, 4- Opisthocoelicaudiinae, 5- Saltosaurinae, 6- Aeolosaurini, 7- Rinconsauria, 8- Lognkosauria, y 9- Lirainosaurinae.

1.6. Terminología

A fin de facilitar al lector la comprensión precisa de la descripción del material fósil, se consideró apropiado introducir un conjunto de conceptos relacionados con la estructura ósea, histología dental y paleopatologías que serán utilizados posteriormente en la sección de resultados.

1.6.1. Terminología osteohistológica

Estructura general del hueso

El término “hueso” puede aludir a dos conceptos distintos, el de elemento u órgano y el de tejido (Francillon-Vieillot et al., 1990). Como órgano, el hueso se puede clasificar en función de su forma y de su arquitectura. En este sentido, según su forma los huesos se agrupan en largos, cortos y planos (Ross y Pawlina, 2008). De acuerdo a su arquitectura, los huesos se clasifican en compacto (sin espacios visibles) y en esponjoso (con poros donde se aloja la médula ósea). El primero aparece como una capa compacta y densa. El hueso esponjoso presenta trabéculas (delgadas espículas de tejido óseo ramificadas), donde el tejido óseo forma un reticulado. Los espacios de este retículo son continuos y, en el hueso vivo, están ocupados por la médula ósea, vasos sanguíneos y nervios (Hall, 2005). Casi todo el espesor del hueso en la diáfisis de los huesos largos está formado por tejido óseo compacto, mientras que la región medular puede estar formada por una cavidad abierta o bien integrada de forma total o parcial por tejido esponjoso. En la epífisis el volumen del tejido óseo esponjoso es en general muy importante, mientras que el hueso compacto apenas forma una delgada cubierta exterior (Ross y Pawlina, 2008).

Desde un punto de vista microestructural, el hueso es un tipo especializado de tejido conjuntivo, formado por distintos tipos de células y por material intercelular calcificado; la matriz ósea. Las células que se reconocen son: a) células osteoprogenitoras: son células que derivan de células progenitoras mesenquimáticas pluripotentes de la médula ósea. Durante la formación de tejido óseo las células osteoprogenitoras se diferencian en osteoblastos, esto ocurre sobre todo durante la vida fetal y la etapa de crecimiento. En la edad adulta se

pueden observar en relación con la reparación de fracturas. b) osteoblastos: células que se encargan de sintetizar y producir la parte orgánica de la matriz ósea. A medida que deposita matriz orgánica, los osteoblastos van quedando inmersos en ésta, y cuando quedan incluidos por completo pasan a denominarse osteocitos. Los osteoblastos también se encargan de la mineralización de la matriz. c) osteoclastos: son células especializadas en la reabsorción ósea. A menudo se localizan en las cavidades de la superficie del hueso denominadas lagunas de Howship. d) osteocitos: células óseas propiamente dichas, su función más importante es la de mantener el intercambio de sustancias nutritivas entre los vasos sanguíneos y la matriz extracelular, y depositar o extraer pequeñas cantidades de sales de calcio cuando el metabolismo del hueso así lo requiere. Los osteocitos se conectan entre sí mediante numerosas prolongaciones citoplasmáticas que discurren en canales estrechos denominados canalículos (canaliculi). Las lagunas de osteocitos (u osteoplastos), son pequeños espacios excavados en la matriz ósea que corresponden a la ubicación de los osteocitos (Ross y Pawlina, 2008). Por otra parte, la matriz ósea puede dividirse en una porción orgánica y otra inorgánica. La porción orgánica está constituida principalmente por fibras colágenas del tipo I, incluidas en una sustancia fundamental que consiste en varias macromoléculas (p.ej. condroitín sulfato, ácido hialurónico, osteonectina, osteopontina y osteocalcina). La porción inorgánica, representa el 65% del peso seco y está constituido por cristales de hidroxiapatita, bicarbonato, citrato de magnesio, sodio y potasio (Ross y Pawlina, 2008).

A nivel microscópico, el tejido óseo exhibe diversas estructuras, las cuales se citan a continuación y que posteriormente serán utilizadas para la descripción paleohistológica.

Matriz ósea

La matriz ósea puede clasificarse en función de la orientación de las fibras colágenas y organización de los cristales de apatita. La **matriz entretejida** consiste en fibras colágenas en una organización azarosa (Fig. 4). La **matriz lamelar** es aquella donde las fibras colágenas se encuentran estrechamente asociadas formando lamelas y se orientan de forma paralela (Fig. 4A). La matriz **pseudolamelar** posee una gran cantidad de fibras colágenas íntimamente asociadas, las cuales se orientan mayormente en el mismo sentido y de forma paralela, pero sin organizarse en lamelas sucesivas (Fig. 4B) (Francillon Vieillot et al.,

1990). Estos diferentes tipos de matrices muestran distintas tasas relativas de deposición ósea. Ricqlès et al. (1991) mencionaron que la tasa de formación de la matriz entretejida puede variar entre los 5 y 40 micrones por día, mientras que la matriz pseudolamelar se forma a una tasa de entre 0,10 y 0,5 micrones por día y la matriz lamelar se forma a tasas inferiores a 0,04 y 30 micrones.

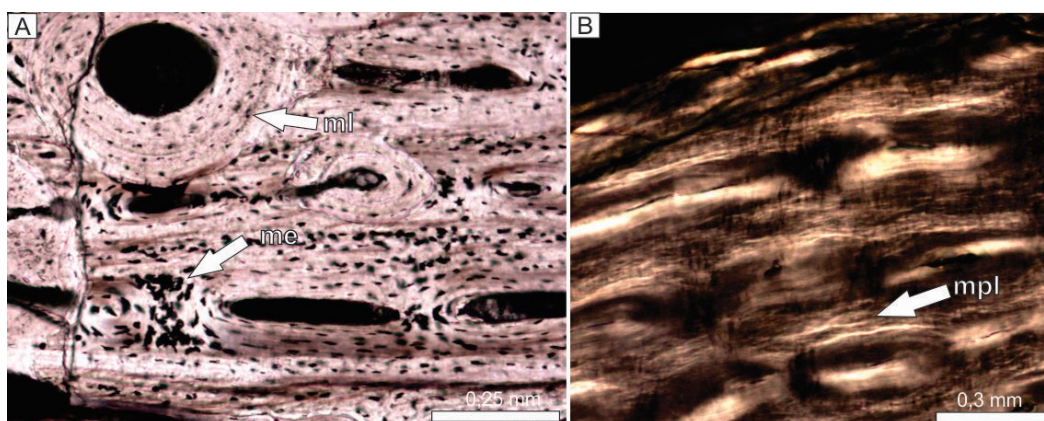


Figura 4. Clasificación de la matriz ósea de acuerdo al grado de ordenamiento de las fibras que la componen. A) corteza externa del húmero de *Andesaurusdelgadoi* MUC-Pv 132, mostrando matriz entretejida entre las osteonas, y matriz lamelar revistiendo la parte interna del canal vascular. B) matriz pseudolamelar en la corteza del fémur *Muyelensaurus pecheni* MRS Pv 429. Imagen A con luz normal, imagen B con luz polarizada. Abreviaturas: me: matriz entretejida, ml: matriz lamelar, mpl: matriz pseudolamelar.

La orientación de las fibras colágenas de la matriz ósea de vertebrados fósiles puede inferirse mediante el uso de luz polarizada. Esto se debe a que la disposición de las fibras condiciona la organización de los cristales depositados durante la mineralización. El sistema de polarización de la luz del microscopio provoca su vibración y su transmisión en un solo plano (plano de polarización). Cuando las ondas polarizadas atraviesan la lámina delgada pueden sufrir diversas modificaciones dependiendo de las características de los cristales que componen la lámina delgada (Raith et al., 2012). En general, cuando las fibras que componen la matriz ósea carecen de un ordenamiento determinado se dice que la matriz es ópticamente isótropa. Esto significa que su comportamiento óptico es independiente de la dirección, según la cual, se propaga la luz y sus propiedades ópticas (velocidad de la luz, índice de refracción y color) no cambian con el movimiento de la platina del microscopio. El comportamiento óptico del tejido óseo isótropo exhibe monorrefringencia bajo luz polarizada, es decir que permanece siempre en extinción

(oscuro) al mover la platina del microscopio (Bromage et al., 2003). Por el contrario, si las fibras exhiben un arreglo ordenado, entonces se dice que la matriz es ópticamente anisótropa. La propagación de la luz en los materiales ópticamente anisótropos es dependiente de la dirección de propagación de la luz, y sus propiedades ópticas cambian con el movimiento de la platina del microscopio (Raith et al., 2012). Los tejidos anisótropos exhiben birrefringencia bajo luz polarizada por lo que se observa una variación en la intensidad del brillo en un giro de 45°, entre la posición de menor iluminación (posición de extinción) y el color de interferencia (posición de máxima iluminación) (Bromage et al., 2003). Cabe señalar que las propiedades ópticas del tejido pueden verse perturbadas si la lámina delgada se encuentra muy alterada por diagénesis (Betancourt Rodríguez, 2014).

Las propiedades ópticas antes mencionadas también se evidencian en la organización lamelar dentro de las osteonas secundarias. En este sentido, se han identificado tres tipos de organización fibrilar en los canales secundarios: osteona tipo I, osteona tipo II y osteona tipo III (Bromage et al., 2003). En la osteona tipo I (Fig. 5A), las fibras colágenas se disponen de manera concéntrica al eje de la osteona y se observan birrefringentes bajo luz polarizada en secciones transversales al canal vascular. En la osteona tipo III (Fig. 5C), las fibras se orientan en paralelo al eje de la osteona y se visualizan monorrefringentes. Las osteonas tipo II (Fig. 5B), presentan alternancia de fibras de disposición concéntricas y en paralelo al eje de la osteona por lo que se observan mono y birrefringentes bajo luz polarizada.

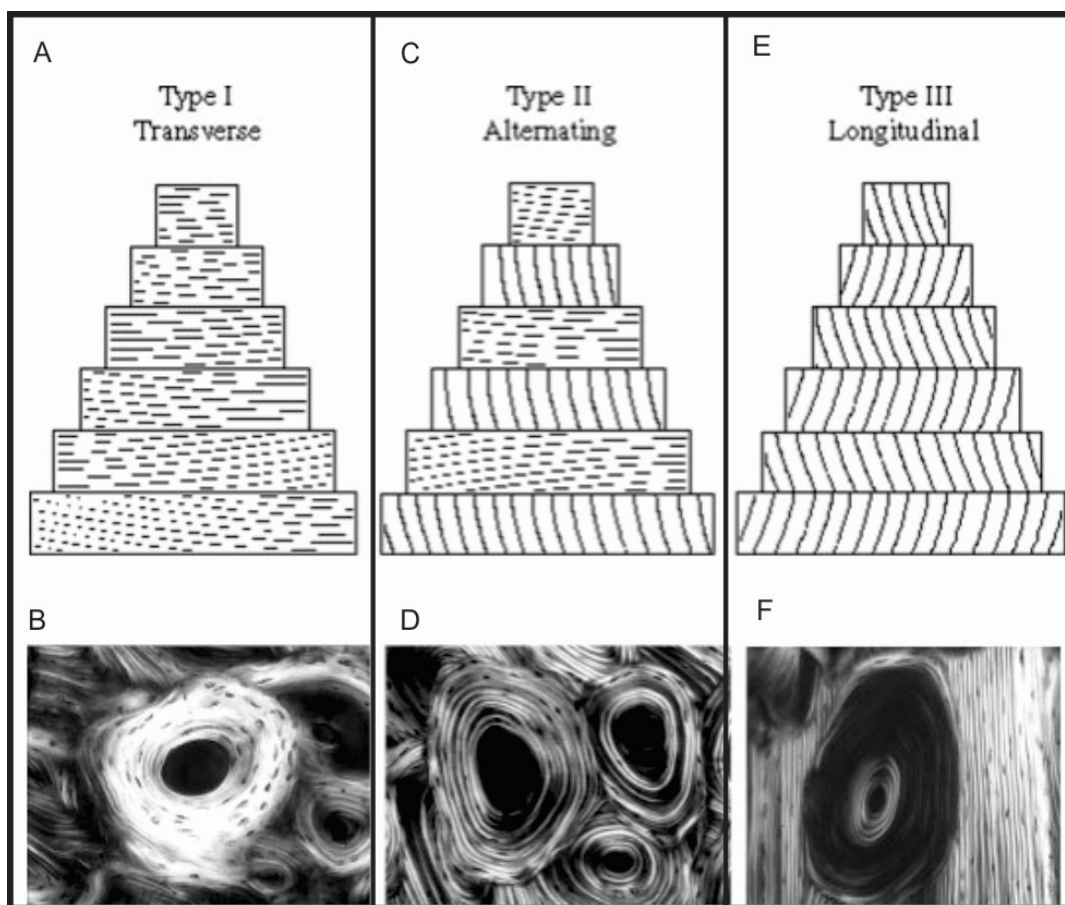


Figura 5. Clasificación de las osteonas secundarias de acuerdo a sus propiedades ópticas. En A, C y E se muestran osteonas individuales vistas a lo largo de su eje mayor, donde una porción de cada lamela concéntrica ha sido eliminada para mostrar la orientación de las fibras colágenas (representadas como rayas cortas) de la lamela contigua más cercana al canal vascular. En B, D y F se muestran secciones transversales de distintos tipos de osteonas secundarias bajo luz polarizada circular. A) esquema de osteona tipo I: contiene lamelas cuyas fibras colágenas se distribuyen de manera concéntrica al eje longitudinal de la osteona (i.e. orientación del canal de Havers). B) fotografías de osteona tipo I bajo luz polarizada. Al girar la platina del microscopio, la osteona siempre se observa birrefringente (aspecto brillante). C) esquema de osteona tipo II: contiene lamelas cuyas fibras colágenas alternan entre disposición concéntrica y en paralelo al eje longitudinal de la osteona. D) fotografías de osteona tipo II bajo luz polarizada. Al girar la platina del microscopio, las lamelas de la osteona muestran una alternancia de birrefringencia (aspecto brillante) y monorrefringencia (aspecto oscuro). E) esquema de osteona tipo III: contiene lamelas cuyas fibras colágenas se disponen en paralelo al eje longitudinal de la osteona. F) al girar la platina del microscopio, la osteona siempre se observa monorrefringente (aspecto oscuro). Esquema modificado de Bromage et al. (2003).

Una **línea de reabsorción**, también llamada línea cementante o de cemento, es una línea delgada irregular que se deposita en áreas óseas previamente reabsorbidas (Fig. 6A). En el tejido óseo se evidencian por la convergencia e interrupción en la continuidad de dichas líneas. La **línea de brillo** consiste en una capa delgada muy tenue y de aspecto brillante, el cual se debe a una disminución en la densidad de las lagunas de osteocitos de la matriz entretejida (Ricqlès et al., 2000; Sander, 2000) (Fig. 6B).

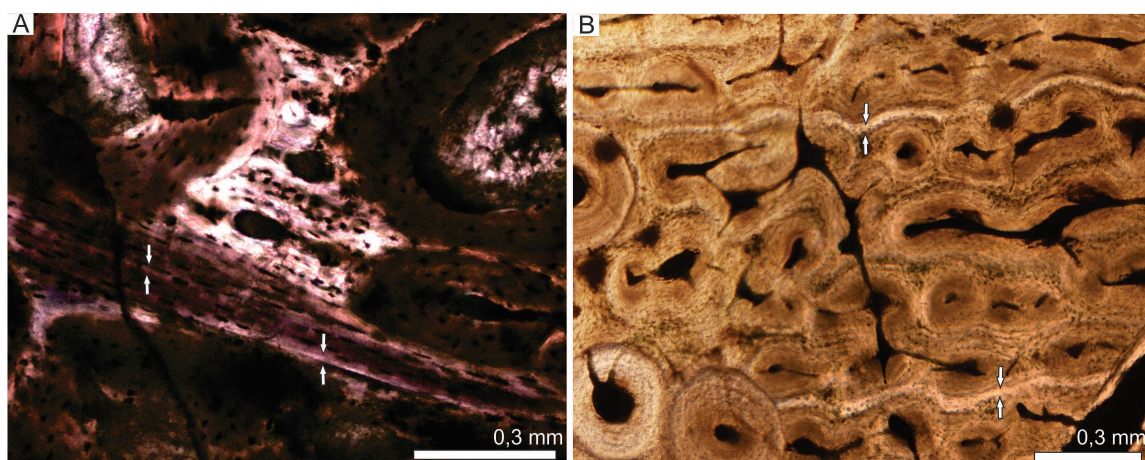


Figura 6. Línea de reabsorción y línea de brillo. A) sección delgada de lámina neural de *Neuquensaurus australis* donde se detectaron dos líneas de reabsorción (flechas) que indican el límite de la reabsorción osteoclástica y el comienzo de la depositación osteoblástica, B) sección delgada del húmero de *Saltasaurus loricatus* donde se detectaron dos líneas de brillo en la corteza externa (flechas).

El término **marcas de crecimiento** se utiliza para referirse a cualquier estratificación en la corteza del tejido óseo primario. Existen varios tipos de marcas de crecimiento, siendo los **annuli**, zonas y líneas de crecimiento detenido (siglas en inglés, LAGs *lines of arrested growth*) los más comunes. Los **annuli** son capas de tejido formadas durante períodos en los cuales la osteogénesis (i.e. formación de tejido óseo) es relativamente lenta. Por ello, los annuli suelen estar formados por tejido lamelar o pseudolamelar (Chinsamy-Turan, 2005) (Fig. 7A). Se denomina **zona** a la capa de tejido originada en períodos de rápida osteogénesis (Fig. 7A). Las zonas están en general formadas por hueso entretejido o pseudolamelar. En este último caso, las fibras colágenas exhiben una organización espacial más desordenada que las de los annuli. Las zonas también presentan en general un mayor grado de vascularización que los annuli, los cuales

pueden llegar a ser avasculares (Chinsamy-Turan, 2005). Al conjunto de una zona y un annulus se le denomina anillo de crecimiento (Chinsamy-Turan, 2005). Las **líneas de crecimiento detenido** (LCD), corresponden a líneas continuas que indican el cese temporal de la ontogénesis (Fig. 7B). Estos son indicadores fiables del ritmo de crecimiento y generalmente se forman anualmente en vertebrados actuales (Castanet et al., 1996).

Otra estructura osteohistológica relevante en términos biológicos es la denominada **capa circunferencial externa** (CCE), también conocida como sistema fundamental externo. La misma se visualiza como una capa que contiene numerosas marcas de crecimiento estrechamente agrupadas en la corteza externa del hueso y es un indicador del cese del crecimiento somático (Fig. 7C). En esta capa la matriz ósea puede ser lamelar o pseudolamelar y en general se encuentra pobremente vascularizada o es avascular.

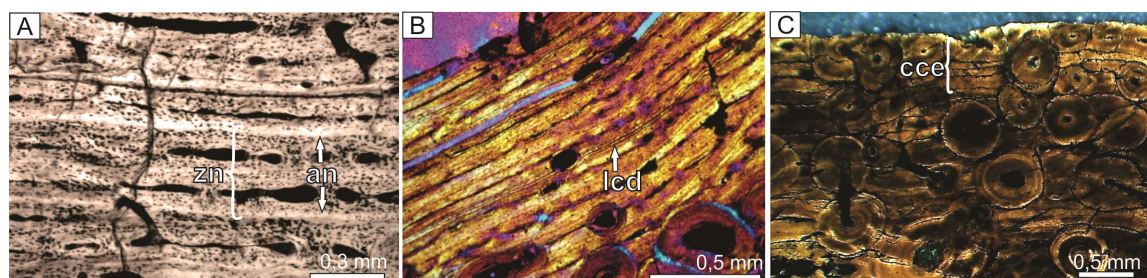


Figura 7. Marcas de crecimientos en la corteza externa de *Neuquensaurus australis* MPCA 5/27(A), *Pellegrinisaurus powelli* MPCA 1500 (B) y *Epachthosaurus sciuttoi* UNPSJB-Pv 920 (C). A) dos annuli delimitando una zona de tejido fibrolamelar laminar. B) línea de crecimiento detenido. C) capa circunferencial externa. Imagen B con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: an: annuli, cce: capa circunferencial externa, lcd: línea de crecimiento detenido.

Vascularización

El tejido óseo puede clasificarse en **avascular** (ausencia de canales vasculares) (Fig. 8A) y en **vascularizado** (Fig. 8B). En el último caso, se considera canal vascular primario al que se forma por primera vez en una superficie determinada. Puede ser simple (rodeado por la matriz ósea recientemente depositada) o parte integral de una osteona primaria. Si el canal se forma luego de un proceso de resorción ósea, se denomina secundario o de Havers. Este tipo de canales son los que integran a las osteonas secundarias o de Havers (Reid, 1996).

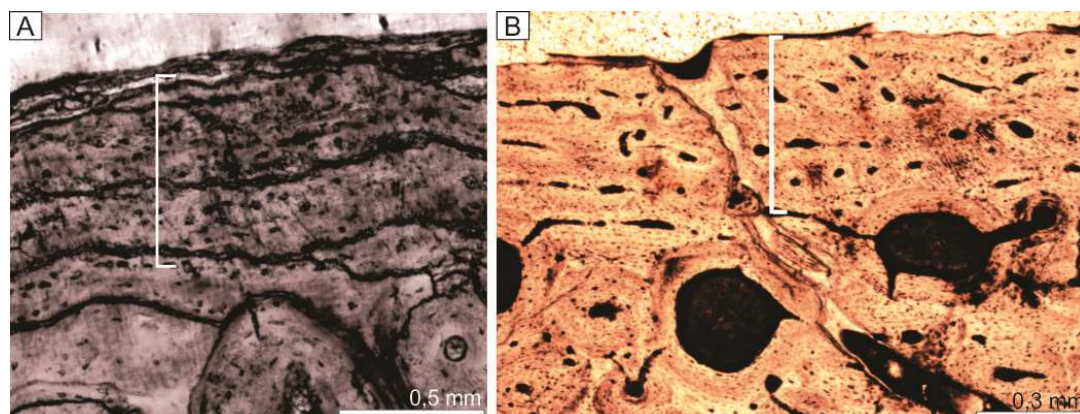


Figura 8. Clasificación del tejido óseo en función de la presencia de canales vasculares. A) tejido óseo avascular en la periferia de la corteza externa (corchete) de *Epachthosaurus sciuttoi* UNPSJ 920/ E2. B) tejido óseo vascular en la periferia de la corteza externa (corchete) de *Neuquensaurus australis* MPA 5/27. La imagen A con luz polarizada y la imagen B con luz normal.

Como se mencionó antes, un canal vascular primario puede ser simple o puede formar una osteona (Fig. 9). En el caso que forme una osteona, ésta consiste de un revestimiento lamelar concéntrico al conducto central, el cual contiene vasos y nervios (Francillon Vieillot et al., 1990) (Fig. 9). Las osteonas pueden ser primarias o secundarias.

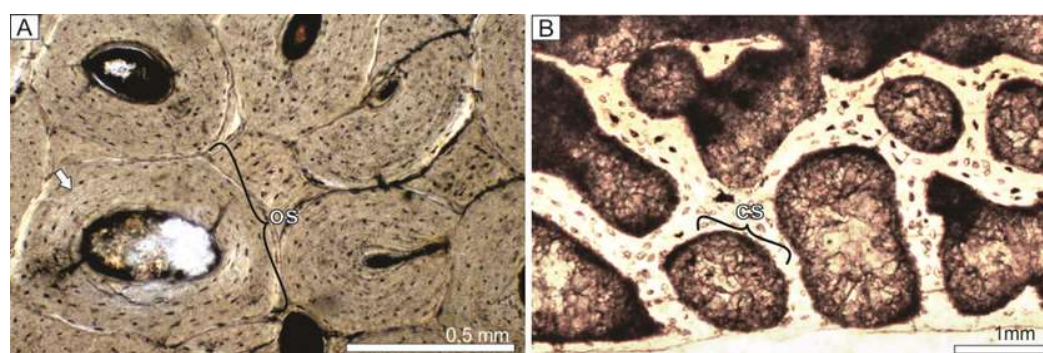


Figura 9. Clasificación de los canales vasculares de acuerdo a su estructura. A) osteonas en la corteza media de *Aeolosaurus rionegrinus* MPCA-Pv 27176. La flecha indica el tejido lamelar que reviste internamente el espacio vascular. B) canal vascular simple en el tejido óseo de un embrión de Titanosauria indeterminado MCF-PVPH-799. Las dos imágenes con luz normal. Abreviaturas: cs: canal simple, os: osteona secundaria.

Las osteonas primarias son canales vasculares revestidos por hueso lamelar depositado centrípetamente al eje del canal (Fig. 10A). Su formación se da en superficies inicialmente carentes de cualquier tipo de tejido óseo por lo que no poseen una línea cementante (Francillon Vieillot et al., 1990). Las osteonas secundarias o sistemas de Havers se forman luego de la erosión del tejido óseo que circunda a un canal vascular y que posteriormente se rellena con capas de hueso lamelar (Francillon Vieillot et al., 1990). Este último es depositado centrípetamente a un conducto central, el conducto o canal de Havers, que se dispone comúnmente en paralelo al eje largo del hueso y contiene vasos y nervios (Fig. 10A). Otro sistema de canales conductores de vasos, los conductos de Volkmann, se disponen en general de manera perpendicular al eje largo del hueso y comunican los conductos de Havers entre sí y con las superficies externa e interna del hueso (Black y Tadros, 2020). Las osteonas secundarias se caracterizan por presentar línea de cemento (línea que señala la reabsorción del tejido previamente depositado) (Francillon Vieillot et al., 1990) (Fig. 10B).

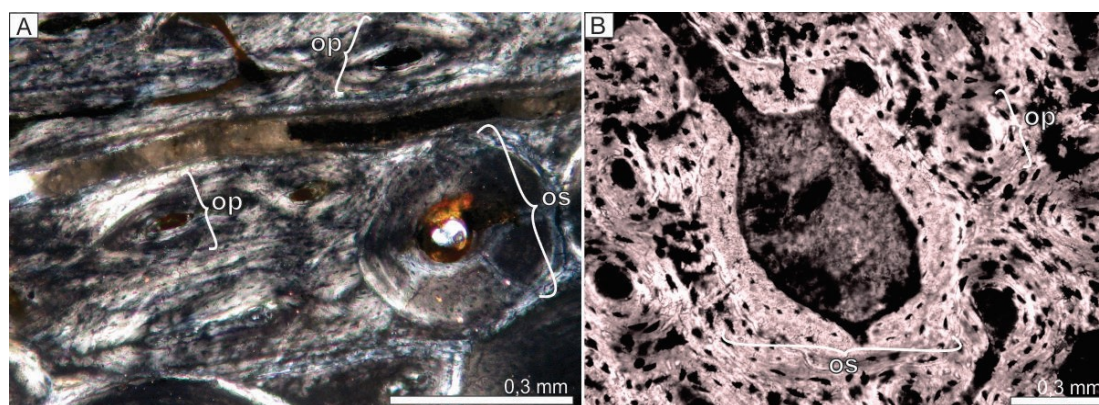


Figura 10. Tipos de osteonas en el tejido cortical de *Pellegrinisaurus powelli* MPCA 1500 (A) y *Titanosauria* indeterminado MAU-PV-LI-599(B). A) osteonas primarias y secundarias bajo luz. B) osteonas primarias y secundarias bajo luz normal. Abreviaturas: op: osteona primaria; os: osteona secundaria.

En la corteza los canales primarios pueden orientarse de manera paralela (Fig. 11A1), concéntrica (Fig. 11A2), perpendicular u oblicua (Fig. 11A3) respecto al eje mayor del hueso. De acuerdo al arreglo espacial, los canales vasculares se denominan longitudinales

(orientación paralela), circunferenciales (orientación concéntrica) y radiales u oblicuos (orientación perpendicular). Sin embargo, también es posible observar en el tejido una combinación de las disposiciones antes mencionadas, así, la organización vascular puede exhibir un patrón laminar, (Fig. 11B1) plexiforme (Fig. 11B2) o reticular (Fig. 11B3). El patrón laminar exhibe canales vasculares circunferenciales y longitudinales organizados en capas superpuestas denominadas láminas (Fig. 11). El patrón plexiforme contiene canales vasculares radiales, además de canales circunferenciales y longitudinales (Fig. 11). El patrón reticular posee canales vasculares que carecen de una orientación particular y tiene aspecto de una malla irregular (Francillon Vieillot et al., 1990; Chinsamy-Turan, 2005).

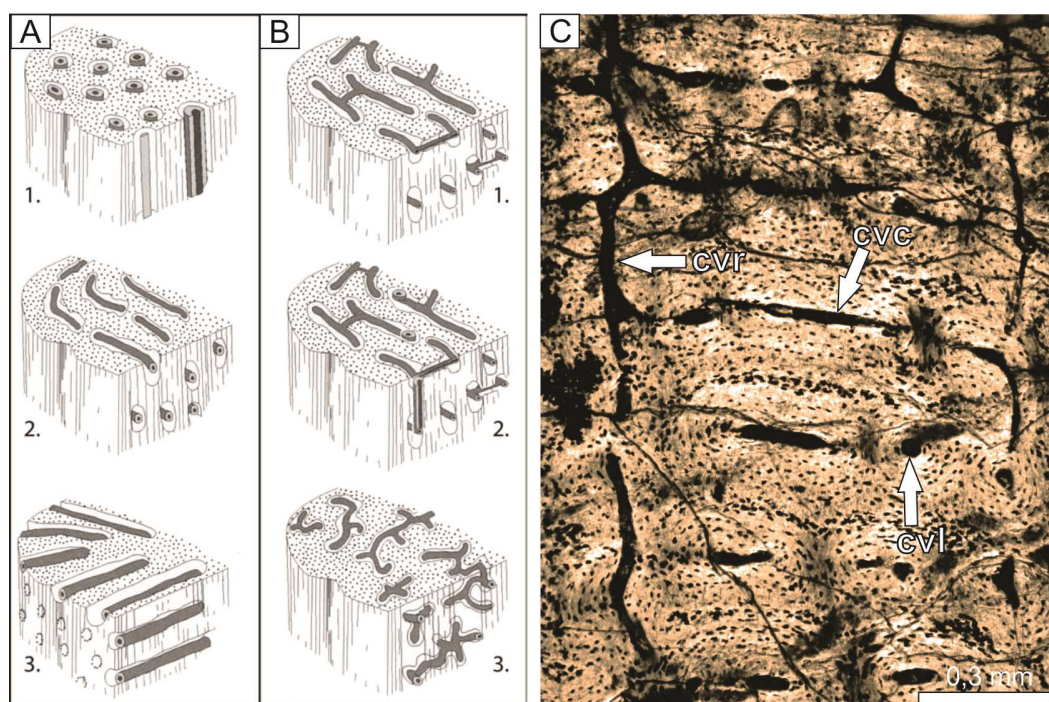


Figura 11. Orientación de los canales respecto al eje mayor del hueso. A1) canales longitudinales. A2) canales circunferenciales. A3) canales radiales. B1) patrón vascular laminar constituido por canales circunferenciales y longitudinales. B2) patrón vascular plexiforme constituido por canales circunferenciales, longitudinales y radiales. B3) patrón vascular reticular constituido por canales sin una orientación particular formando una trama irregular. C) sección transversal del tejido óseo de un Titanosauria indeterminado MAU-PV-LI-599, mostrando canales circunferenciales, longitudinales y radiales organizados en un patrón plexiforme. Imagen C con luz normal. Abreviaturas: cvc: canal vascular

circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial. (Imágenes A y B modificadas de Curry Rogers y Erickson, 2005).

Tejido primario y secundario

Como producto del crecimiento del hueso, el tejido óseo primario es remplazado por hueso secundario en un proceso denominado remodelación ósea. Este remodelado tiene origen temprano en la ontogenia y se produce durante la totalidad de la misma y puede iniciarse para reparar pequeñas fracturas, en respuesta a tensiones extraordinarias, o por requerimiento de iones de calcio para otros procesos metabólicos. La remodelación se logra por una acción acoplada de osteoblastos y osteoclastos formando una unidad modeladora ósea y comprende 4 fases (activación, reabsorción, inversión y formación) formando una unidad modeladora ósea (Geneser, 2006; Waldron, 2009). Por otra parte, se denomina modelación ósea al incremento constante de masa ósea en el período de crecimiento hasta alcanzar el tamaño y forma definitivo. Este proceso se caracteriza por el desacoplamiento de la actividad de los osteoblastos y osteoclastos, existiendo un predominio osteoblástico (Geneser, 2006).

Tejido óseo fibrolamelar y haversiano

Como se mencionó en párrafos anteriores, existen varios parámetros que permiten realizar una caracterización del tejido óseo primario tales como, marcas de crecimiento, tipo de matriz, tipo de vascularización, etc. La combinación de los mencionados parámetros refleja la histovariabilidad presente en un determinado tejido. Ahora bien, no existe en la literatura una clasificación de la histovariabilidad dado que esto resultaría en numerosas combinaciones posibles de los parámetros histológicos descriptivos. Sin embargo, existen dos complejos de tejidos óseos compactos relativamente comunes en dinosaurios y que pueden ser reconocidos por una serie de características particulares, estos son el tejido fibrolamelar y el haversiano. El hueso fibrolamelar se forma a partir de un hueso finamente esponjoso constituido por una matriz entretejida. Posteriormente, el tejido es compactado por la depositación de una matriz lamelar concéntrica a los canales vasculares. El hueso

fibrolamelar se caracteriza por ser un tejido de rápido crecimiento, por estar altamente vascularizado y por poseer osteonas primarias (Reid, 1996) (Fig. 12A). El hueso haversiano es el hueso que se forma luego de la reabsorción del hueso primario. El hueso haversiano se caracteriza por estar constituido por osteonas secundarias en distintos grados de maduración (Woodward, 2005) (Fig. 12B).

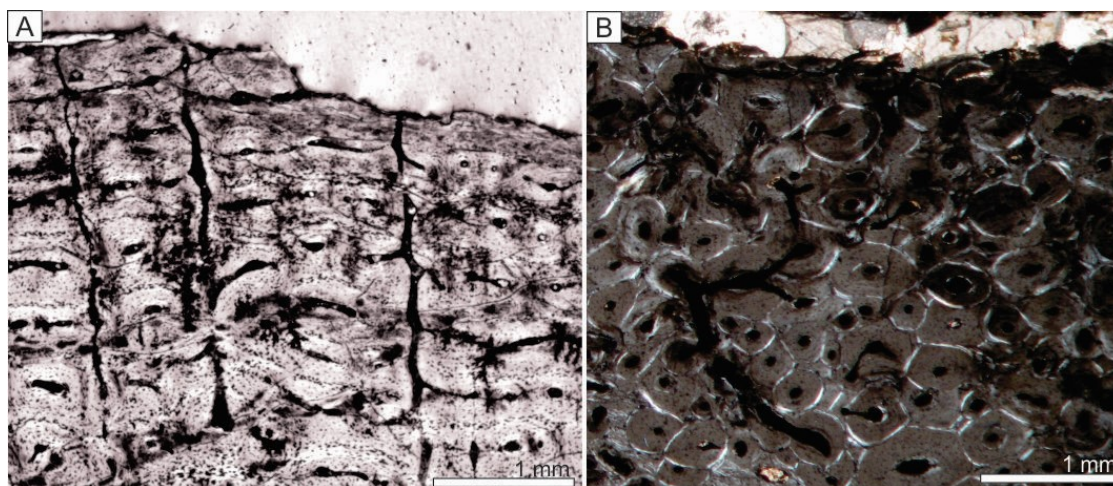


Figura 12. Tipos de tejidos óseos en el hueso compacto. A) tejido fibrolamelar de Titanosauria indeterminado MUC-Ph-2. B) tejido haversiano de *Aeolosaurus* sp. MPCA-Pv 27177. La imagen A con luz normal y la imagen B con luz polarizada.

1.6.2. Terminología de paleopatologías

A continuación se presentan una serie de términos que serán utilizados para referir las paleopatologías detectadas en el material de estudio.

- Lesión reabsortiva (osteolítica): término utilizado para referirse a lesiones destructivas que producen pérdida de la densidad ósea (Rodríguez, 2012) (Fig. 13A).
- Lesión proliferativa (osteoblástica): término utilizado para referirse a lesiones que producen un aumento de la densidad ósea (Rodríguez, 2012) (Fig. 13B).
- Margen de la lesión: puede ser bien definido o poco definido. En el primer caso la superficie de la lesión se observa continua y es frecuente observar un reborde óseo (borde esclerótico) rodeando a la lesión. Por el contrario, en el segundo caso, la lesión

muestra un margen discontinuo e irregular, con mínimo o sin esclerosis reactiva (Miller, 2008) (Fig. 13C).

- Zona de transición: interfase entre el hueso sano y la lesión. Por lo general lesiones de crecimiento lento muestran zonas de transición estrecha y las de crecimiento rápido muestran zonas de transición amplia (Miller, 2008).
- Textura: sensación al tacto con la lesión (superficie lisa o rugosa).



Figura 13. Patologías en huesos humanos. A) lesión ósea reabsortiva. B) lesión ósea proliferativa. C) dibujo esquemático que muestra el tipo de margen de una lesión ósea. A la derecha se muestra un margen poco definido y a la izquierda un margen bien definido.

1.6.3. Terminología de dientes

Los dientes poseen los tejidos más duros del esqueleto de los vertebrados: la dentina, el esmalte y el cemento (Fig. 14). En esta sección se brinda un breve marco teórico de los tejidos mineralizados que conforman el diente y la terminología utilizada para describir la estructura microscópica de los tejidos analizados.

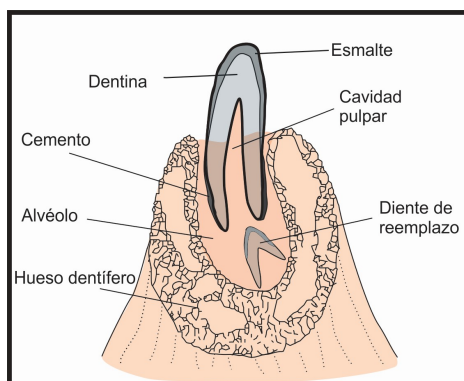


Fig. 14. Dibujo esquemático de un diente de reptil de implantación tecodonta mostrando las diferentes estructuras y tejidos duros que lo conforman.

Esmalte

Es el tejido más mineralizado y más duro del esqueleto de los vertebrados, y está compuesto principalmente por una matriz inorgánica rica en fosfato y carbonatos de calcio que forman cristales de hidroxiapatita (Ross y Pawlina, 2008). En menor proporción, también contiene agua y una matriz de naturaleza proteica. Es un tejido que no puede regenerarse, es avascular y acelular y se encuentra cubriendo la dentina subyacente (Ferraris y Muñoz, 2002). En mamíferos, los cristales de hidroxiapatita se unen para formar prismas. El esmalte en las coronas de amniotas no mamalianos, en general, carece de estructuras prismáticas. Uno de los pioneros en explorar la complejidad estructural del esmalte en diversos reptiles fue Sander (1999), quién como resultado de su estudio concluyó que la superficie externa del esmalte restringe la microestructura de éste, y que esmaltes estructuralmente similares pueden encontrarse en taxones filogenéticamente distantes pero de hábitos alimenticios similares (Sander, 1999). Para llevar a cabo su estudio, el autor utilizó una nomenclatura similar a la propuesta por Koenigswald (1980) y por Koenigswald y Clemens (1992) para el esmalte mamaliano. Esta terminología consiste

en el reconocimiento de cinco niveles de complejidad estructural bajo microscopio electrónico de barrido: el nivel de cristal (*crystallite level*), nivel de módulo (*module level*), nivel de tipo de esmalte (*enamel type level*), el nivel “*schmelzmuster*” (*schmelzmuster level*) y el nivel de dentición (*dentition level*) (Fig. 15).

A continuación se describe brevemente cada uno de los niveles.

- El nivel de cristal (*crystallite level*) describe la orientación de los cristales individuales de esmalte en relación al límite de esmalte-dentina.
- Los módulos (*module level*) son la repetición de unidades formadas por distintos arreglos de cristales y delimitados por planos de discontinuidad o zonas de cambio de orientación en los cristales.
- El tipo de esmalte (*enamel type*) refiere a volúmenes de esmalte continuos formados por la repetición del mismo módulo o disposición del cristal.
- El nivel *Schmelzmuster* reúne el arreglo espacial de todos los tipos de esmalte y discontinuidades mayores que caracterizan a un diente, siendo la herramienta más útil al momento de realizar una diagnosis dado que resume todos los tipos distintos de características en varios niveles de un simple diente.
- El nivel de dentición incluye la variación del *schmelzmuster* en coronas morfológicamente distintas en la misma hilera de dientes. Este nivel no puede ser abordado debido que la muestra está conformada por dientes aislados.

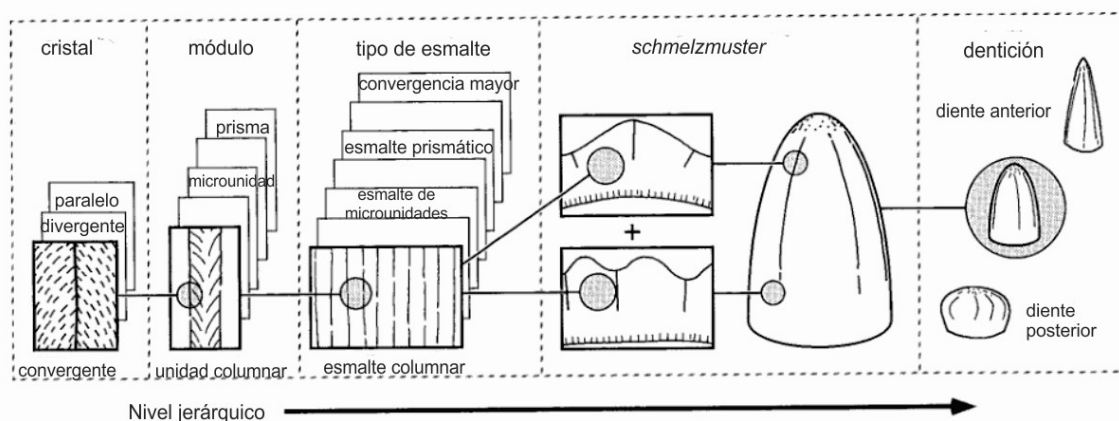


Figura 15. Niveles de complejidad del esmalte dental (esquema modificado de Sander, 1999).

El esmalte, además, presenta unidades estructurales secundarias que son resultado de variaciones en la mineralización y se producen durante la amelogenesis (formación del esmalte dentario), entre ellas se pueden mencionar las estrías de Retzius, los penachos adamantinos, husos adamantinos y laminillas (Gili et al., 2012). Las estrías de Retzius son líneas de color oscuro y ancho variable que marcan la aposición sucesiva de capas de tejido adamantino durante la formación de la corona (Fig. 16A). Los penachos adamantinos son estructuras ramificadas y representan grupos de prismas hipomineralizados que emergen desde el límite amelodentinario (Fig. 16A). Los husos adamantinos son las prolongaciones de los odontoblastos que pasan a través del límite amelodentinario hacia el esmalte. Bajo el microscopio óptico aparecen como espacios oscuros y suelen distinguirse por su forma cupuliforme, dado que los conductos dentinales se encuentran engrosados en los extremos (Fig. 16B). Las laminillas son fisuras que se extienden desde la superficie del esmalte hacia el límite amelodentinario. Pueden extenderse hacia la dentina y penetrar en ella (Ferraris y Muñoz, 2002).

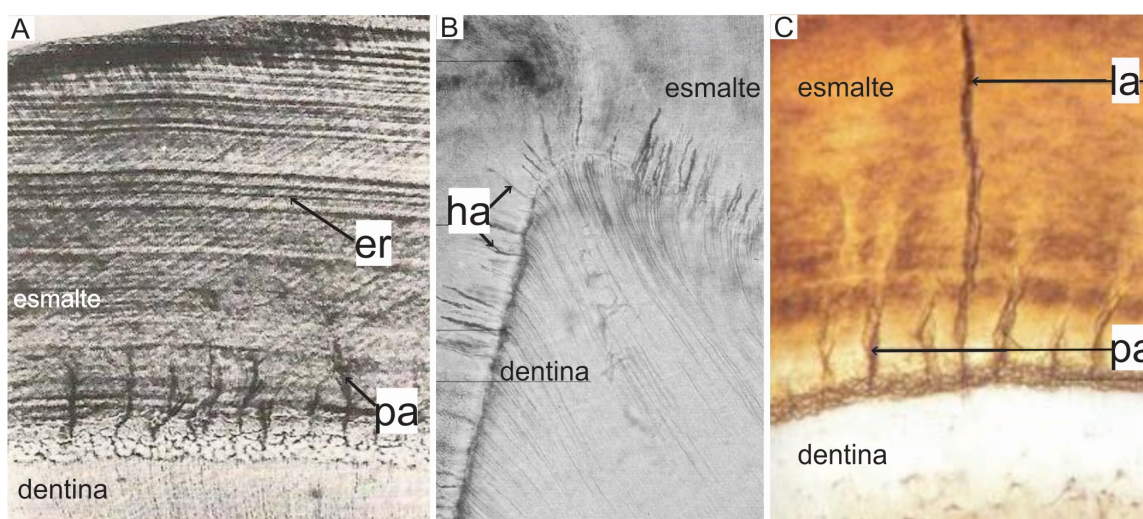


Figura 16. Estructuras secundarias del esmalte. A) estrías de Retzius y penachos adamantinos. B) huso adamantino. C) laminillas. Todas las imágenes corresponden a diente humano y tomadas con aumento de x 100. Imagen A modificada de Ten Cate (1994). Imágenes B y C modificadas de Ferraris y Muñoz (2002). Abreviaturas: er: estrías de Retzius, ha: huso adamantino, la: laminilla, pa: penacho adamantino.

Dentina

La dentina es el segundo tejido más duro de los vertebrados. Durante la mineralización de los dientes, el esmalte se forma hacia el exterior desde la unión esmalte-dentina mientras que la dentina se produce hacia la cavidad pulpar (Ross y Pawlina, 2008). La dentina es producida por células especializadas denominadas odontoblastos, que se ubican entre la dentina y la cavidad pulpar. La unidad estructural primaria de la dentina son los túbulos dentinarios, los cuales son los encargados de alojar los procesos odontoblásticos y de recorrer la dentina desde la pulpa hasta la unión amelodentinaria. Además del componente citoplasmático, la dentina está constituida por una matriz de colágeno calcificado (Ferraris y Muñoz, 2002). Por otra parte, las unidades estructurales secundarias de la dentina están representadas por las líneas incrementales (de von Ebner y líneas de contorno de Owen), la dentina interglobular (o espacios de Czermak) y la zona granulosa de Tomes. La variación en la producción de la matriz de la dentina deja marcadores de crecimiento microscópico en la forma de líneas incrementales. Las marcas incrementales se pueden dividir en dos tipos, marcadores de periodo corto las cuales se originan en un ritmo circadiano de 24 horas, y los marcadores de periodo largo son marcas más pronunciadas que pueden producirse por un período de tiempo mayor a 24 horas. En la dentina pueden identificarse dos tipos de líneas incrementales, las líneas de von Ebner y las líneas de Owen. Las líneas de von Ebner reflejan el ritmo diario de aposición de la matriz dentinaria (Fig. 17A). Bajo microscopio se observan como estriaciones transversales y se localizan perpendiculares a los túbulos dentinales. Las líneas de Owen se las interpreta como alteraciones en la calcificación de la dentina, son líneas irregulares en grosor y espaciamiento, perpendiculares a los túbulos dentinarios y son más notorias que las líneas de von Ebner. Los espacios de Czermack se observan como regiones negras de tamaño variable y se producen por defecto de mineralización (Fig. 17B). La zona granulosa de Tomes se encuentra en la periferia de la dentina radicular y observa como una franja oscura y delgada, de aspecto granular que contiene numerosas cavidades o pequeños espacios irregulares (Fig. 17C).

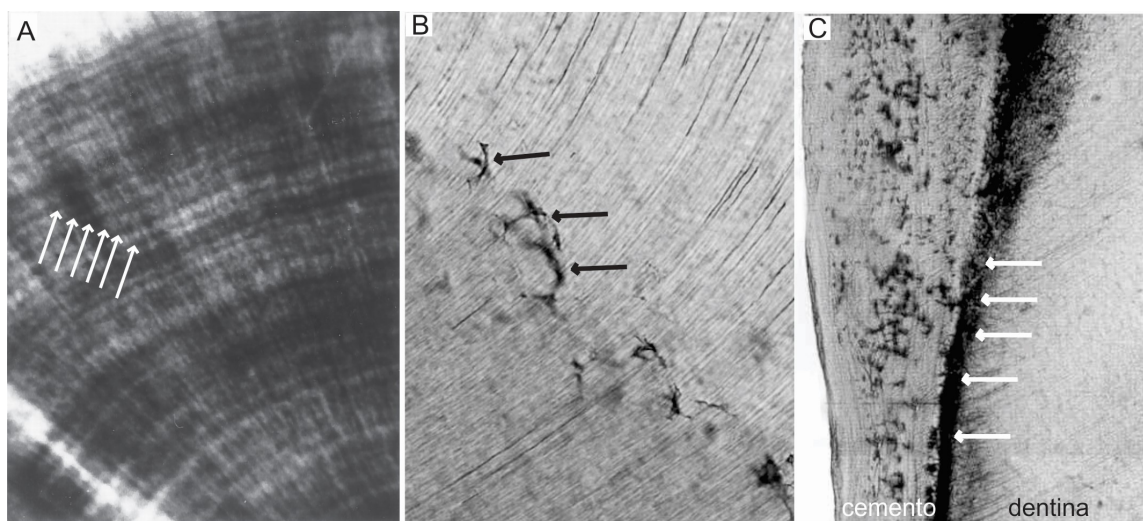


Figura 17. Estructuras secundarias de la dentina. A) líneas de von Ebner (flechas blancas). B) espacios de Czermack (flechas negras). C) zona granulosa de Tomes (flechas blancas). Imagen A diente de reptil, el resto diente de humano. Aumento A: x 40, el resto x 100. Imagen A modificada de Erickson (1996), el resto de las imágenes modificadas de Ferraris y Muñoz (2002).

Cemento

El cemento recubre a la dentina en su porción radicular y su función principal es la de anclar las fibras del ligamento peridontal a la raíz del diente. Funcionalmente, forma parte de una estructura denominada “periodonto” junto con el hueso alveolar, el ligamento periodontal y la encía, que van a servir de base al diente para que éste quede fijo a su alveolo en el caso de que se trate de una dentición de implantación tecodonta (Berkovitz y Shellis, 2018). El cemento, en general, no está vascularizado por lo que no sufre procesos de reabsorción y remodelado. Además, el cemento está formado por células denominadas cementoblastos y cementocitos, y una matriz extracelular calcificada. La formación del cemento se conoce como cementogénesis y ocurre tardíamente en el desarrollo dentario. Durante la cementogénesis, el cemento deposita líneas incrementales a ritmos irregulares. A diferencia del esmalte y la dentina, la periodicidad precisa entre las líneas incrementales es desconocida. Se ha mencionado que las líneas surgen como resultado de diferencias en el grado de mineralización y/o diferencias en la composición de la matriz (Berkovitz y Shellis, 2018). Existen dos tipos de cementos, el celular y el acelular. El cemento celular comienza a depositarse cuando el diente entra en oclusión. Se forma con mayor rapidez, por lo que

algunos cementoblastos pueden quedar incluidos en la matriz, convirtiéndose en cementocitos. El cemento acelular comienza a depositarse antes de que el diente emerja de la encía. Se deposita lentamente, de manera que los cementoblastos retroceden a medida que secretan la matriz, y no quedan incluidos en el tejido. La porción del ligamento peridontal y hueso alveolar que está embebido en el cemento radicular presenta fibras de Sharpey, las cuales pueden encontrarse total o parcialmente mineralizadas (LeBlanc y Reizs, 2013).

CAPITULO 2: MATERIALES

2.1. Listado de géneros, especies e instituciones

A continuación se detallan los especímenes a partir de los cuales se obtuvieron las muestras para la confección de láminas delgadas. De igual modo, las instituciones que actúan de repositorio.

Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional del Comahue (MUC)

Andesaurus delgadoi Calvo y Bonaparte, 1991

Material consultado: MUC Pv 132 (Holotipo)

Museo Provincial Carlos Ameghino (MPCA), Cipolletti, Río Negro.

Aeolosaurus rionegrinus Powell, 1986

Material consultado: MPCA Pv 27176; MPCA Pv 27177. Todos estos corresponden al material referido.

Pellegrinisaurus powelli Salgado, 1996

Material consultado: MPCA 1500 (Holotipo).

Bonitasaura salgadoi Apesteguía 2004

Material consultado: MPCA 460/3/5/6 (Holotipo).

Rocasaurus muniozi Salgado y Azpilicueta, 2000

Material consultado: MPCA Pv 46 (Holotipo).

Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN), Buenos Aires.

Bonatitan reigi Martinelli y Forasiepi, 2004

Material consultado: MACN-Pv-RN 821; MACN-Pv-RN 1061. Todos corresponden al material referido.

Chubutisaurus insignis DelCorro, 1974 (los restos de este taxón se encuentran alojados en dos instituciones).

Material consultado: MACN 1822/41 (Holotipo).

Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MPEF), Trelew, Chubut.

Chubutisaurus insignis Del Corro, 1974

Material consultado: MPEF 1129(Holotipo).

Tehuelchesaurus benitezii Rich, Vickers-Rich, Giménez, Cúneo, Puerta y Vaca, 1999

Material consultado: MPEF Pv 1125 (Holotipo).

Colección de Paleontología de Vertebrados de la Fundación Instituto Miguel Lillo (PVL), Tucumán.

Elaltitan lilloi Mannion y Otero, 2012

Material consultado: PVL 4628(Holotipo).

Saltasaurus loricatus Bonaparte y Powell, 1980

Material consultado: PVL 4017/62/63/65/69/70/71/75/82/91/151/220. Todos estos corresponden al material referido.

Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco Paleontología de vertebrados (UNPSJB), Comodoro Rivadavia, Santa Cruz.

Epachthosaurus sciuttoi Powell, 1986

Material consultado: UNPSJB Pv 920 (Material referido).

Museo Argentino Urquiza de Rincón de los Sauces (MRS), Neuquén.

Algunos ejemplares poseen la abreviatura MAU (Museo Argentino Urquiza)y otros MAU RS (Museo Argentino Urquiza, Rincon de los Sauces).

*Muyelensaurus pecheni*Calvo, González Riga y Porfiri, 2007

Material consultado: MRS Pv 70; MRS Pv 352; MRS Pv 89; MRS Pv 429

Todos estos corresponden al paratipo.

Narambuenatitan palomoi Filippi, García y Garrido, 2010

Material consultado: MAU Pv 425/12 (Holotipo).

Petrobrasaurus puestohernandezii Filippi, Canudo, Salgado, Garrido, García, Cerda y Otero 2011.

Material consultado: MAU-Pv-PH-449(Holotipo).

Pitekunsaurus macayai Filippi y Garrido 2008

Material consultado: MAU-Pv-AG-446/1(Holotipo).

Rinconsaurus caudamirus Calvo y González Riga, 2003

Material consultado: MAU Pv RS 49; MRS Pv 92; MRS Pv 47. Todos estos corresponden al paratipo.

Museo Regional de Cinco Saltos (MCS), Río Negro

De acuerdo con Otero (2010), el género *Neuquensaurus* contiene una única especie (*N. australis*). Por cuestiones relacionadas al etiquetado del material, en la presente Tesis se considerarán dos morfotipos, uno grácil (*N. australis*) y otro robusto (“*N. robustus*”).

Neuquensaurus australis (Lydekker, 1893)

Material consultado: MCS Pv 5(Material referido).

“*Neuquensaurus robustus*”

Material consultado: MCS Pv 6; MCS Pv 8; MCS Pv 9. Todos estos corresponden al material referido.

Museo de La Plata

Neuquensaurus australis (Lydekker 1893)

Material consultado: MLP CS 1019(Material referido).

2.2. Tabla de secciones delgadas

La información referente a los cortes delgados (también llamados láminas o secciones delgadas) se presenta en la Tabla 2. En la misma se detalla para cada especie analizada el tipo de elemento muestreado, el tipo de muestra obtenida (muestra completa o muestra parcial), la procedencia estratigráfica, geográfica y edad de los taxones estudiados.

Tabla 2. Información sobre las secciones delgadas analizadas.

Taxón	N° de colección	Elemento	Tipo de muestra	Fm/localidad	Edad	Referencia
<i>Andesaurus delgadoi</i>	MUC PV 132	Fémur derecho	Parcial- cara anterior	Candeleros/ cercanía de Villa el Chocón, Neuquén	Cenomaniano	Mannion y Calvo, 2010
<i>Aeolosaurus sp.</i>	MPCA Pv 27176	Húmero derecho	Parcial- cara anterior	Allen/ Salitral Moreno, Río Negro	Campaniano inferior-Maastrichtiano	Salgado y Coria, 1993
	MPCA Pv 27177	Fémur izquierdo	Parcial- cara anterior y posterior	Allen/ Salitral Moreno, Río Negro	Campaniano inferior-Maastrichtiano	Salgado y Coria, 1993
<i>Bonatitan reigi</i>	MACN-Pv 821	Fémur Izquierdo		Allen/ Salitral de Santa Rosa-Salinas de Trapalco	Campaniano inferior-Maastrichtiano	Martinelli y Forasiepi, 2004; Salgado et al., 2015
	MACN-Pv 821	Fémur derecho				
	MACN-Pv 821	Húmero derecho				

	MACN Pv 1061	Fémur derecho				
<i>Bonitasaura salgadoi</i>	MPCA 460-3	Húmeroderecho	Parcial- cara posterior	Bajo de la Carpa/ cercanías de Cerro Policía, Río Negro	Santoniano inferior- Campaniano	Gallina y Apesteguía, 2015
	MPCA 460-5	Ulna izquierda	Parcial-cara posterior			
	MPCA 460-6	Metacarpiano III derecho	Completa- sector medio			
	460-8	Arco hemal	Completa- sector proximal			
	460/9	Costilla cervical	Completa- sector distal			
	460/11	Costilla dorsal	Completa- sector distal			
	460/12	Costilla dorsal	Completa- sector medio			
	460/13	Costilla dorsal	Completa- sector proximal			
<i>Chubutisaurus insignis</i>	MPEF- Pv 1129/ K1	Fémur derecho	Parcial-cara posterior	Cerro Barcino/	Albiano	Krause et al. 2020
	MPEF-	Fémur derecho	Parcial-cara anterior			

	Pv 1129/ K2					
	MACN 18222/42	Costilla cervical	Completa			
	MACN 18222/42	Costilla cervical	Completa			
	MACN 18222	Tibia derecha	Parcial- cara anterior, posterior y medial			
<i>Elaltitan lilloi</i>	PVL 4628	Húmero izquierdo	Parcial- cara anterior y posterior	Bajo Barreal/	Cenomaniano medio- Turoniano	Mannion y Otero, 2012
<i>Epachthosaurus sciuttoii</i>	UNPSJB Pv 920/ E2	Fémur derecho	Parcial-cara anterior	Bajo Barreal/	Cenomaniano- Turnoniano	Martínez et al., 2004
	UNPSJB Pv 920	Fémur izquierdo	Parcial- cara anterior y posterior			
	UNPSJB Pv 920	Húmero derecho	Parcial- cara anterior y posterior			
<i>Muyelensaurus pecheni</i>	MRS-Pv 70	Húmero izquierdo	Parcial-cara anterior y posteromedial	Portezuelo/ Rincón de los Sauces	Turoniano Tardío- Coniaciano	Calvo et al., 2007a

					Temprano	
	MRS-Pv 352	Húmero izquierdo	Parcial completa-cara anterior y posteromedial			
	MRS-Pv 89	Fémur izquierdo	Parcial- cara anterior y posterior			
	MRS-Pv 429	Fémur derecho	Parcial- cara anterior y posterior			
<i>Narambuenatitan palomoi</i>	MAU Pv 425/12	Húmero izquierdo	Parcial- cara anterior y posterior	Anacleto / Puesto Narambuena, Neuquén	Campaniano temprano- medio	Filippi et al., 2010
<i>Neuquensaurus australis</i>	MCS Pv 5/25	Tibia derecha	Parcial-cara anterior	Anacleto/ Cinco Saltos	Campaniano	Otero, 2010
	MLP CS 1019	Húmero derecho	Parcial- anterolateral			
	MCS Pv 5/28	Fémur derecho	Parcial- cara anterior, posterior			
	MCS Pv 5/27	Fémur izquierdo	Parcial-cara anterior y posterior			
	MCS Pv 5/26	Fíbula derecha	Parcial- cara anterior			
	MCS Pv	Costilla dorsal	Completa- sector			

	5/49		proximal			
<i>Neuquensaurus australis</i>	MCS Pv 5/50	Costilla dorsal	Completa- sector medio			
	MCS Pv 5/51	Costilla dorsal	Completa- sector distal			
	MCS Pv 5/52	Costilla dorsal	Completa- sector distal			
	MCS Pv 5/32-53	Arco hemal	Parcial-región proximal			
	MCS Pv 5/32-54	Arco hemal	Parcial-región medial			
	MCS Pv 5/32-55	Arco hemal	Parcial-región distal			
	5/20-1	Vertebra dorsal	Completa - lamina espinodiapofisial			
	5/20-2	Vertebra dorsal	Completa- lámina centroparapofisial anterior			
	5/20-3	Vertebra dorsal	Completa- lámina prezigoparapofisial			
	5--21	Vertebra dorsal	Completa- lámina espinopostzigapofisial			

	5/21-1	Vertebra dorsal	Completa- lámina prespinal			
	5/21-2	Vertebra dorsal	Completa- lámina prespinal			
	5/21-3	Vertebra dorsal	Completa- lámina paradiapofisial			
	5/21-4	Vertebra dorsal	Completa- lámina centropostzigoparapofisial			
	5--22 (1)	Vertebra dorsal	Completa-lámina centrodiapofisial posterior			
	5--22 (1)	Vertebra dorsal	Completa- lámina espinoprezigadiapofisial			
<i>“Neuquensaurus robustus”</i>	MCS Pv 9	Fémur derecho	Parcial-cara anterior y posterior			
	MCS Pv 8	Húmero izquierdo	Parcial-cara anterior y posterior			
	MCS Pv 6	Tibia derecha	Parcial- cara anterior			
<i>Pellegrinisaurus powelli</i>	MPCA Pv- 1500	Fémur derecho	Parcial-cara anterior y posterior	Allen/ Pellegrini	Lago Campaniano	Salgado, 1996
<i>Petrobrasaurus</i>	MAU-	Tibia derecha	Completa	Plottier/Rincón de	Coniaciano-	Filippii et

<i>puetohernandesi</i>	Pv-PH-449/9			los Sauces	Santoniano	al., 2011
	MAU Pv 449/ 226	Costilla dorsal	Completa			
	MAU Pv 449/ 227	Costilla dorsal	Completa			
<i>Pitekunsaurus macayai</i>	MAU-Pv-446/1	Fémur izquierdo	Parcial-cara anterior y posterior	Anacleto/Aguada Grande	Campaniano Inferior - Medio	Filippi y Garrido, 2008
<i>Rinconsaurus caudamirus</i>	MAU-Pv-RS 49	Fémur derecho	Parcial-cara anterior y posterior	Bajo de la Carpa/Cañadón Río Seco, Neuquén	Santoniano	Calvo y Gonzalez Riga, 2003
	MRS-Pv 92	Fémur izquierdo	Parcial-cara anterior			
	MRS-Pv 47	Húmero izquierdo	Parcial-cara anterior y posterior			
<i>Rocasaurus muniozi</i>	MPCA Pv 46/ 3	Vértebra dorsal media	Parcial-lámina prezigodiapofisial	Allen/ Salitral Moreno, Río Negro		Salgado y Azpilicueta, 2000
	MPCA Pv 46/ 4	Vértebra dorsal media	Parcial-lámina espinodiapofisial			

	MPCA Pv 46/ 14	Isquion derecho	Parcial- extremo posterior			
	MPCA 46/ 6	Fémur izquierdo	Parcial-cara posterior			
	46/4	Corona dental	Completa			
	46/4 II	Corona dental	Completa			
	46/3	Corona dental	Completa			
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017/75	Ulna derecha	Parcial- cara anterior	Lecho/El Brete	Campaniano tardío?- Maastrichtiano	Powell, 2003
	PVL 4017/65	Húmero	Parcial			
	PVL 4017-220	Tibia izquierda	Parcial- cara anterior y posterior			
	PVL 4017-82	Fémur izquierdo	Completa			
	PVL 4017-62	Húmero izquierdo	Completa			
	PVL 4017-71	Húmero derecho	Parcial- cara anterior, posterior y medial			
	PVL	Radio derecho	Parcial- cara posterior			

	4017/151					
	PVL 4017-70	Húmero	Parcial- cara anterior y posterior			
	PVL 4017-91	Fíbula	Completo			
	PVL 4017/127	Metatarsiano	Completa			
	PVL 4017-69	Húmero izquierdo	Completa			
	PVL 4017-63	Húmero derecho	Parcial- cara anterior y posterior			
<i>Tehuelchesaurus benitezii</i>	MPEF PV 1125	Húmero derecho	Parcial- cara anterior	Cañadón Calcáreo/no especificado	Oxfordiano– Titoniano	Carballido et al., 2011
<i>Patagotitan mayorum</i>	3399/8	Vertebra dorsal	Completo-Prespinal lámina	Cerro Barcino/estancia La Flecha	Albiano tardío	Carballido et al., 2017
<i>Patagotitanmayorum</i>	3399/9	Vertebra dorsal	Parcial- Centropostzigapofisial			

			lámina			
<i>Patagotitanmayorum</i>	3399/8	Vertebra dorsal	Parcial- Postzigodiapofisial lámina			
<i>Patagotitanmayorum</i>	3400/14 a	Vertebra dorsal	Parcial- Prezigodiapofisial lámina			
<i>Patagotitanmayorum</i>	3399/9	Vertebra dorsal	Parcial- Centro postzigapofisial lámina			
<i>Patagotitanmayorum</i>	3399/9	Vertebra dorsal	Parcial -Posterior centrodiapofisial lámina			
<i>Patagotitanmayorum</i>	3400/14	Vertebra dorsal	Parcial- espinodiapofisial lámina			
<i>Patagotitanmayorum</i>	3400/7	Vertebra dorsal	Parcial- espinoprezigodiapofisial lámina			
<i>Neuquensaurus australis</i>	5--2	Vertebra dorsal	Completo-Postspinal lámina			
	5--10	Vertebra dorsal	Completo - espinoprezigapofisial lámina			
	5--12	Vertebra dorsal	Completo- Prespinal			

			lámina			
	5--12	Vertebra dorsal	completo -Anterior Centroparapofisial lámina			
Titansauriformes indet.	MEF 3212	Corona dental	Completo	Grupo Chubut	Aptiano- Albiano	
Titanosauriformes indet.	MEF 3062 a	Corona dental	Completo	Grupo Chubut	Aptiano- Albiano	
Titanosauria indet.	MPCA 1	Corona dental	Completo	Anacleto/Cinco Saltos, Lago Pellegrini	Campaniano- Maastrichtiano	García y Cerdeña, 2010 ab; García y Zurriaguz, 2016
Titanosauria indet.	MPCA 2	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA 3	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA 4	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA 5	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA 6	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA 7	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet	MPCA- Ph 8	Corona dental	Completo			

Titanosauria indet.	MPCA- Ph 9	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 10	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 11	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 12	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 13	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 14	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 15	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 16	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 17	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 18	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA-	Corona dental	Completo			

	Ph 19					
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 20	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 1	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 2	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 3	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 4	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 5	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 6	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA- Ph 7	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 21	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 22	Corona dental	Completo			

Titanosauria indet.	MPCA Ph 23	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 24	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 25	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 26	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 27	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 35	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 36	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 37	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 38	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA Ph 39	Corona dental	Completo			
Titanosauria indet.	MPCA	Corona dental	Completo			

	Ph 40					
Titanosauria indet.	MPCA Ph 41	Corona dental	Completo			

CAPÍTULO 3: METODOLOGÍA

3.1. Metodologías empleadas para la confección de secciones delgadas

Para la presente tesis se examinaron 135 secciones delgadas de huesos apendiculares, 16 secciones delgadas de elementos axiales, 25 secciones delgadas de láminas neurales y 53 secciones delgadas de dientes de titanosauriformes.

Las técnicas empleadas para el estudio microestructural de huesos y dientes implicaron la realización de una serie de procedimientos sobre el material que conlleva a la pérdida de la pieza original (técnica destructiva). Por lo tanto, la realización ordenada y progresiva de las etapas que se detallan a continuación es fundamental para lograr la obtención del preparado paleohistológico.

A- Tareas previas a la obtención de la muestra

Antes de seccionar el material fósil se tomaron fotografías y se registraron sus dimensiones (p.ej. longitud, circunferencia, etc.) con el objeto de preservar un registro preciso de su morfología. En el caso de los huesos apendiculares, siempre que fue posible, se midió la longitud próximo-distal y la circunferencia a mitad de la diáfisis de los taxones muestreados para esta disertación (Anexo 1). En cuanto a las piezas dentales se midió la longitud de la corona y su circunferencia mayor y menor. En el resto de los elementos óseos se realizó un registro fotográfico.

B- Obtención de muestras

En primer lugar, se rotuló sobre la muestra con marcador indeleble el número de colección y la orientación del corte (proximal/distal, lateral/medial, anterior/posterior) (Fig. 18A). Luego se procedió a la extracción de un fragmento de hueso que, en el caso de los elementos óseos apendiculares, se realizó en la región media de la diáfisis como sugieren Sander et al. (2011), debido a que es la región con el menor grado de remodelación secundaria. Respecto a las láminas neurales y piezas dentales, éstas fueron cortadas en el plano perpendicular al eje de máxima longitud del elemento. En algunos casos el área de corte presentó fracturas naturales que fueron aprovechadas para extraer un fragmento del

hueso, utilizando para ello una pistola de aire caliente Stanley (STXH2000) (Fig. 18B). La aplicación de calor en el sitio a muestrear permitió separar los fragmentos unidos por el pegamento. Una vez despegada la pieza, se forzó la ruptura mediante el uso de un cincel.

En el caso de las piezas dentales y en aquellos elementos óseos que no presentaron fracturas naturales en la zona seleccionada para corte, se procedió a la extracción de la muestra de manera mecánica mediante la utilización de otras herramientas, tales como, minitorno, sierra de precisión o taladro. Previo a la utilización de las mencionadas herramientas, se colocó masilla epoxy de dos componentes sobre la superficie a cortar con el propósito de proteger y estabilizar la muestra durante del corte. Para el muestreo de las láminas neurales se utilizó un minitorno Dremel 4000 provisto de un disco de corte de 60 mm de diámetro (Fig. 18C-D). Para el muestreo de las piezas dentales se usó una sierra de precisión equipada con una cuchilla MK-303 con filo de diamante (20 cm de diámetro y 0,5 mm de espesor) y motor de 0.75 HP y 2800 RPM (Fig. 18E-G).



Figura 18. Obtención de la muestra. A) el primer paso consiste en rotular con marcador indeleble el margen lateral o medial y el extremo proximal para orientar la muestra, en este caso un fémur. B) para aquellos materiales que presentaron fracturas naturales se utilizó una pistola de calor para extraer un fragmento de hueso. C-D) las láminas neurales de las vértebras (C) fueron cortadas con minitorno Dremel 4000 (D). La línea punteada en (C) indica la zona de corte. E-F-G) las coronas dentales (E) fueron cubiertas con masilla epoxi (F) y luego cortadas con una sierra de precisión (G). La línea punteada en (E) indica la zona de corte.

Para seccionar los huesos apendiculares se utilizaron diferentes herramientas, incluyendo minitorno, sierra de precisión y taladro. La utilización del taladro para la extracción de las muestras fue realizada siguiendo una modificación del protocolo propuesto por Sander (2000), quién aplicó esta metodología en huesos de saurópodos de la Formación Tendaguru en Tanzania. El taladro empleado está equipado con una broca hueca (30 mm de diámetro) que en su extremo tiene una cubierta de granos de diamantes (Fig. 19A-B). La longitud de la broca permitió penetrar hasta 50 mm desde la superficie del hueso, obteniendo como resultado una muestra cilíndrica desde la superficie anterior a la posterior del hueso (Fig. 19C). Según el tipo de herramienta aplicada para la extracción, las muestras obtenidas podían ser parciales, es decir obtenidas mediante pistola de calor, minitorno o taladro (Fig. 19C-E) o bien podían ser completas, es decir obtenidas con una sierra de precisión (Fig. 19F). Finalmente, en el caso de las muestras óseas se removió la masilla epoxy con pistola de calor y se prosiguió con la etapa de inclusión en resina (ver paso D- procesamiento de la muestra). Por el contrario, se dejó la cubierta protectora de masilla epoxy en la muestra correspondiente a las piezas dentales.

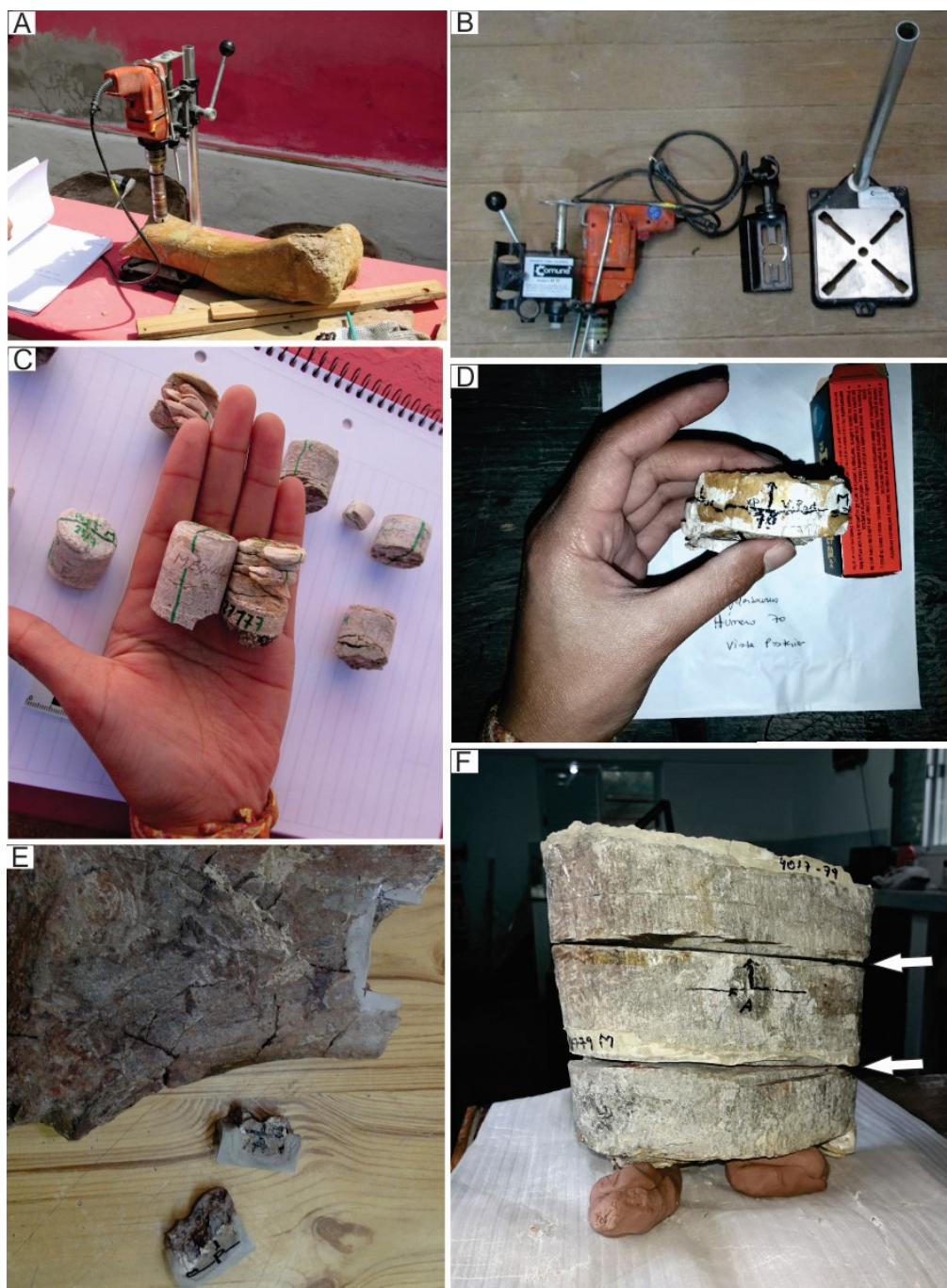


Figura 19. Muestreo de huesos apendiculares de Titanosauriformes. A-B) taladro y soporte utilizados para la extracción de la muestra. En A se muestra el taladro sostenido por un soporte y en posición para perforar un fémur. C) muestra cilíndrica obtenida con taladro. D) fragmento de hueso extraído con pistola de calor. E) dos fragmentos extraídos con minitorno. F) muestra completa seccionada con sierra de precisión. Las flechas indican los dos planos de corte.

C- Restauración del material fósil

La etapa de restauración consiste en la fabricación de un molde y una réplica del fragmento muestreado para evitar la pérdida de información anatómica (p.ej. longitud total del elemento) y de landmarks valiosos (p.ej. correlato óseo con zona de inserción muscular). Este paso se aplicó en las piezas de gran tamaño como los huesos apendiculares. Para ello se utilizó el protocolo propuesto por Navarro et al. (2018), el cual consiste básicamente en: 1- señalización con lápiz del perímetro medio de la pieza a replicar (Fig. 20A); 2- construcción de una estructura contenedora fabricada con plastilina, e inclusión de la pieza a replicar dentro de ésta. La pieza debe hundirse en la plastilina hasta la marca realizada con lápiz (Fig. 20B); 3- preparación del producto para fabricar el molde (Fig. 20C). Se elaboraron moldes de una o dos caras dependiendo de la complejidad morfológica de la pieza. Para ello, se preparó un caucho de silicona RTV de dos componentes (100 partes de silicona: 4 partes de catalizador) y se vertió la preparación en el contenedor de plastilina; 4- luego del fraguado de la silicona se confeccionó un contenedor de yeso (Fig. 20D) para estabilizar el molde; 5- una vez obtenido el molde de una de las caras se procedió a realizar el molde de silicona de la otra cara de la muestra (Fig. 20E-F); 7-una vez obtenidos los moldes de las dos caras de la muestra, se procedió preparar el producto que calcará la forma del elemento óseo extraído; en este caso, se usó una resina acrílica de base acuosa (marca Ecocryl) (Fig. 20G); 8- finalmente, se reemplazó la muestra original por la réplica mediante el uso de adhesivo poxypol. (Fig. 20H-I).



Figura 20. Procedimientos realizados para la restauración del material fósil. A) se señaló el perímetro de la muestra con lápiz para luego hundirla en plastilina hasta la línea marcada. B) estructura contenedora realizada con plastilina donde posteriormente se introdujo la muestra. C) la cara expuesta de la muestra fue cubierta con caucho de silicona con el propósito de obtener el molde de una de las caras. D) una vez fraguado el caucho se relleno

el contenedor de plastilina con yeso para darle sostén al molde. E-F) una vez fraguado el yeso, se procede a extraer la plastilina incorporada en el segundo paso y se repite el procedimiento, esta vez para otra cara que fuera primero cubierta con plastilina. G) una vez realizado el molde se procede a rellenar el mismo con resina acrílica de base acuosa para obtener la réplica. H) muestra original (parte superior de la imagen) y réplica de resina (parte inferior de la imagen). I) restauración del material fósil.

D- procesamiento de la muestra

Las muestras obtenidas fueron sometidas a un protocolo para la confección de secciones delgadas. Parte de las secciones delgadas analizadas (65 cortes) se realizaron por el servicio técnico del laboratorio de la Universidad Nacional de San Luis. El resto de las secciones fue confeccionado por la doctoranda en el MPCA, en la ciudad de Cipolletti, Río Negro. En este último caso, el protocolo aplicado se basó en el propuesto por Chinsamy y Raath (1992) y modificado por Navarro et al. (2017), cuyos principales pasos se detallan a continuación.

El primer paso en la elaboración de las secciones delgadas, es la inclusión de la muestra en resina. Este procedimiento tiene el propósito de reforzar la estructura del fósil y minimizar la pérdida de material. La inclusión se llevó a cabo sólo a las muestras óseas. Cabe mencionar que en una sección transversal completa, la muestra de los huesos apendiculares tiene varios cm de diámetro, por lo que se debió dividir la muestra en fragmentos más pequeños. Esto se realizó por dos razones, por un lado para facilitar los pasos del procesamiento y por otro para adecuar el preparado paleohistológico al tamaño de la platina de un microscopio. Para la inclusión de la muestra en resina se introdujeron las mismas en un contenedor realizado con papel de aluminio en donde se vertió resina epoxi de dos componentes (DICAST LY 554) (Fig. 21A). A continuación se dejó reposar en estufa durante un periodo de tiempo de entre 24 y 36 horas para lograr la consolidación de la resina. Transcurrido ese tiempo se obtuvo como resultado un bloque o taco, el cual contiene la muestra en resina ya consolidada (Fig. 21B). Cabe mencionar que en el protocolo propuesto por Chinsamy y Raath (1992) recomiendan utilizar una cámara de vacío para realizar la inclusión, ya que de esta manera se garantiza que todos los poros que pueda contener el hueso queden completamente embebidos en la resina. Sin embargo, debido a que el laboratorio del MPCA carece de cámara de vacío, se aplicó un paso

alternativo que permitió una buena impregnación de la resina al fósil. Antes de efectuar el paso alternativo, se hizo un corte transversal de la muestra y se pulió la superficie de interés con polvo abrasivo de carburo de silicio (carborundo) mediante el uso de la desbastadora automática (motor de 1 HP y frecuencia de 1500 RPM) del MPCA (Fig. 21C). Para ello se espolvoreó el carborundo sobre el plato de la desbastadora, la cual está formada por una base de hierro sobre la que se apoya un vidrio de 27,5 cm de diámetro. El desbaste de la muestra se realizó primero con grano grueso (180) y luego con grano fino (400), tomando el recaudo de lavar las partes en contacto con los granos al cambiar de granulometría para evitar la mezcla de tamaños en el polvo y que no se formen surcos indeseados. A continuación, se realizó el paso alternativo el cual consistió en cubrir la superficie pulida con una resina epoxy de baja viscosidad (DICAST LY 867) en combinación con un catalizador (DICURE HY 867) en una proporción 100:60. Posteriormente, se dejó secar en estufa y se repitió el paso alternativo varias veces hasta lograr la completa impregnación de la resina en los poros del hueso. Las coronas dentales, que fueron cubiertas con masilla epoxy, no fueron incluidas en resina debido a la alta dureza de las piezas por lo que no fue necesario su inclusión y se prosiguió directamente con el siguiente paso.

Concluido el paso de inclusión, la siguiente etapa se centró en realizar un nuevo desbaste, tanto mecánico como manual, a la superficie correspondiente a la futura sección delgada de todas las muestras (óseas y dental), con el propósito de que la misma quede perfectamente lisa y sin rugosidades. El desbaste manual se ejecutó sobre un vidrio presionando la muestra sobre éste, al mismo tiempo que se realizan movimientos en forma de 8. Después, se continuó con la adhesión o montaje de la superficie pulida a un vidrio esmerilado mediante la utilización de una resina epoxi (DICAST LY 86 y endurecedor DICURE HY 554), la cual se dejó actuar en estufa durante 24 hs.

Finalizado el montaje, la muestra fue cortada transversalmente al eje de mayor longitud con sierra diamantada con la intención de disminuir su espesor entre 1,5 y 3 mm. La sección delgada así obtenida vuelve a ser desbastada tanto de forma mecánica como manual, hasta alcanzar el espesor óptimo para la indagación de la microestructura bajo microscopio (Fig. 21D).



Fig. 21. Obtención de las secciones delgadas. Se ilustran algunos de los procedimientos más importantes así como parte del equipamiento utilizado. A) contenedores de aluminio. B) muestras incluidas en la resina consolidada (taco). C) muestras con una de sus caras pulidas con desbastadora automática. D) taco y sección delgada obtenida. E-F) equipo perteneciente al MPCA (fotos extraídas de Navarro et al., 2018). En E) se visualiza la sierra de precisión con disco diamantado y en F) la desbastadora automática.

E- Descripción paleohistológica

Para la caracterización microanatómica e histológica de las secciones delgadas, se utilizó un microscopio petrográfico *Labklass* (JPL-1350A). Las imágenes histológicas se

obtuvieron en dos lugares diferentes, por un lado en el laboratorio de petrografía del Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS-CONICET), de la Universidad de Buenos Aires, que cuenta con un microscopio óptico marca *ZeissPrimo Star* con cámara digital Canon modelo PowerShot A640 incorporada. El otro lugar es el laboratorio de Paleobotánica en el Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción (CICYTTP-CONICET), el cual cuenta con un microscopio *Nikoneclipse E200POL* que posee una cámara NIKON modelo Coolpix (DS-3M).

Las descripciones de las secciones delgadas se basaron en: presencia y distribución de tejidos primarios y secundarios, grado de ordenamiento de fibras colágenas (matrices entretejidas, lamelares o pseudolamelares), tipo de canales vasculares (primarios o secundarios, simples u organizados en osteonas), tipo de vascularización (longitudinal, circunferencial, oblicua, laminar, plexiforme o reticular), forma, densidad y ordenamiento de lagunas de osteocitos, forma de los canaliculi, presencia y distribución de fibras extrínsecas (fibras de Sharpey) y, presencia de distintas marcas de crecimiento (líneas de crecimiento detenido, annuli, modulaciones, capa circunferencial externa).

Se cuantificó el grado de remodelación secundaria siguiendo la propuesta de Mitchell et al. (2017). Esa metodología consiste en dividir el hueso compacto cortical en tres partes iguales y registrar en cada región el número máximo de solapamientos que exhiben las osteonas secundarias (Fig. 22). Luego se registra el número total de generaciones de osteonas secundarias solapadas de la sección. Este último valor se denomina estado de remodelado (ER).

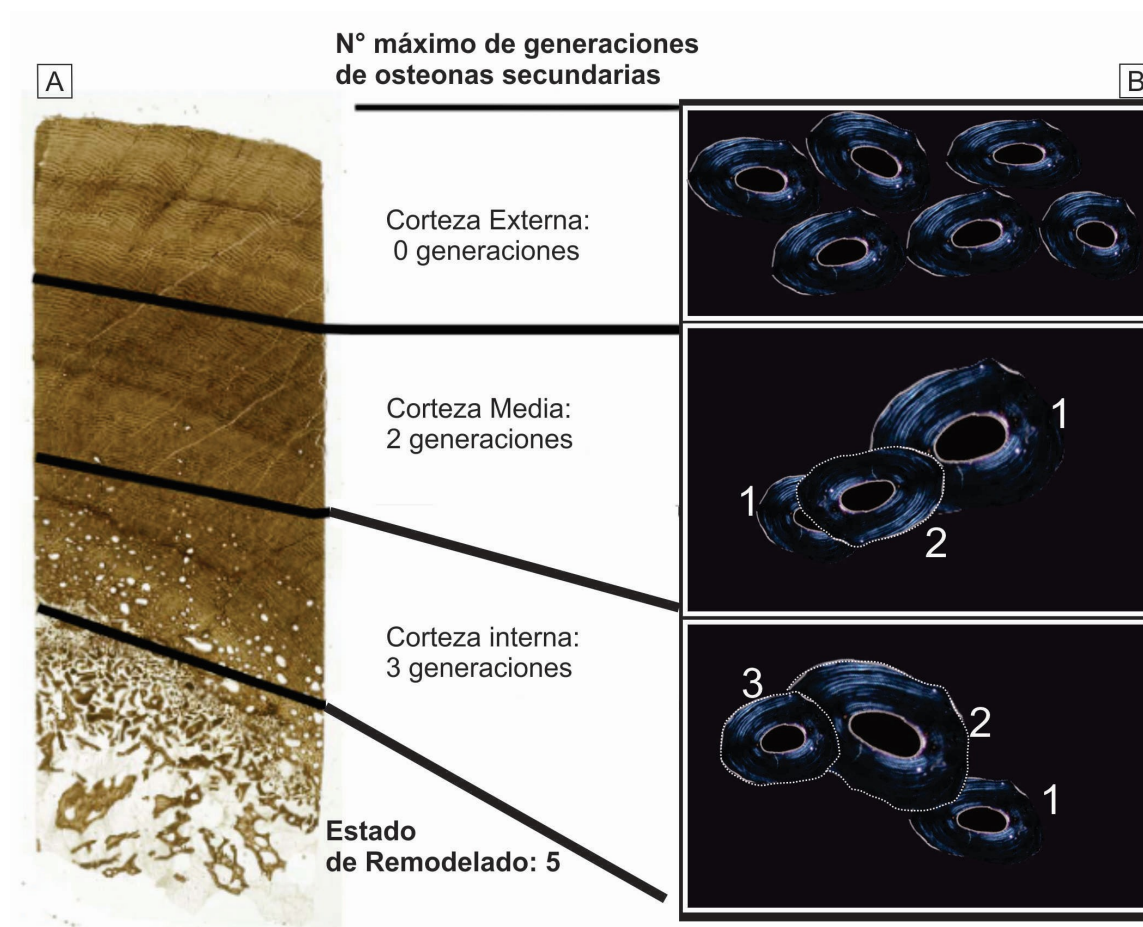


Figura 22. Cuantificación del grado de remodelación secundaria. A) sección delgada del fémur de un Apatosaurinae donde se muestra la división de la corteza en tres partes. B) esquema donde se aprecia el conteo de osteonas secundarias solapadas. En el centro se muestra el número de osteonas secundarias de cada región y el estado de remodelado total de la corteza. Figura modificada de Mitchell et al. (2017).

Se utilizó la nomenclatura propuesta por Francillon Vieillot et al. (1990) y Chinsamy-Turan (2005). Con respecto a los dientes, se describieron en detalle distintos tipos de tejidos, incluyendo cemento, dentina y esmalte. Las definiciones utilizadas en las descripciones pueden apreciarse en la sección terminología.

3.2. Metodología empleada para el estudio de piezas dentales

Se examinaron 53 secciones delgadas provenientes de 28 elementos dentales, de los cuales dos corresponden a Titanosauriformes basales indeterminados y el resto a Titanosauria indeterminados (Tabla 2). El material de estudio se constituye de secciones transversales y longitudinales. La mayoría de las secciones fueron estudiadas por García y Cerda (2010ab) y García y Zurriaguz (2016). Para la presente tesis se revisaron las secciones estudiadas por los mencionados autores y se confeccionaron nuevos preparados paleohistológicos para ser analizadas tanto bajo microscopio petrográfico como por microscopio electrónico de barrido. El material estudiado pertenece a la colección del MPCA y del MEF (ver tabla 2).

La descripción morfológica de las coronas se realizó siguiendo la propuesta de Saegusa y Tomida (2011). De acuerdo con este autor, los rasgos anatómicos de los dientes permiten identificar las principales regiones de la corona como se indica a continuación: 1-labial: superficie convexa de la corona; 2-lingual: superficie cóncava de la corona; 3-distal: lado de la corona con mejor desarrollo de faceta de desgaste; y 4-mesial: lado de la corona con menor o nulo desarrollo de faceta de desgaste. No obstante, en el caso de que no se logre detectar las facetas de desgaste se hablará simplemente de superficie lateral.

Las características histológicas documentadas en la dentina se basaron en el recuento de líneas incrementales, el registro del espaciamiento entre éstas y en la medición de su espesor. Para el caso del esmalte, se midió el espesor del mismo y se contabilizó el número de estrías transversales. El espesor de la capa de esmalte y el número de líneas incrementales fue utilizado para la estimación del tiempo de formación dental y tasa de reemplazo. Las mediciones fueron obtenidas indirectamente a partir de fotografías digitales y empleando el software Image J (Rasband, 2003). También, se identificaron estructuras secundarias del esmalte y la dentina. La nomenclatura utilizada se detalla en la sección terminología de coronas dentales.

Preparación de muestras para su observación en Microscopio Electrónico de Barrido (MEB):

Se seleccionaron 8 coronas dentales para ser analizadas con MEB. La preparación de las muestras siguió los pasos delineados por Sander (1999). Los dientes fueron cortados transversalmente con una sierra de precisión equipada con un disco diamantado MK-303. Luego se pegó la muestra a un portaobjeto y se pulió la superficie de interés. Posteriormente, se realizó un desgaste corrosivo de la superficie del diente mediante un lavado localizado de la zona con ácido clorhídrico (HCl 2M), durante aproximadamente 5-10 segundos. Inmediatamente, las muestras fueron inmersas en agua destilada para dar final a la acción del ácido. Para eliminar cualquier tipo de impureza presente en la superficie de la corona se realizó un lavado con detergente durante 3 minutos. Una vez secas las muestras, éstas fueron montadas en una caja de petri y metalizadas con oro-paladio. Finalmente se observaron y fotografiaron en el laboratorio de Microscopia Electrónica y Análisis por Rayos X (LAMARX), el cual cuenta con un microscopio electrónico de barrido marca ZEISS SIGMA (FE-SEM), ubicado en la ciudad de Córdoba.

Método para la estimación del tiempo de formación dental:

La estimación del tiempo de formación del diente se calculó siguiendo la metodología propuesta por Erickson (1996). En primer lugar, se identificaron estructuras histológicas cuya apariencia y distribución fueren congruentes con líneas de von Ebner. Estas líneas se producen diariamente en la dentina y son resultado de su crecimiento por aposición. Una vez identificadas las líneas de von Ebner, se obtuvo el promedio de la distancia entre las mismas en la muestra de dientes aislados. Luego, se calculó el espesor promedio de la dentina en los dientes funcionales y de reemplazo de la mandíbula del Titanosauria indeterminado MCS-Pv 061. Dicha muestra preserva tanto dientes funcionales como de reemplazo. De acuerdo con García y Cerda (2010a), los alvéolos 6° u 8°, 8° o 10° y 10° o 12° son los que preservan dientes funcionales y de reemplazo sucesivos, por lo que se escogieron dichos alvéolos para calcular el espesor de la dentina. Los espesores de la dentina obtenidos fueron divididos por la distancia promedio entre líneas de von Ebner para estimar el tiempo (en número de días) de formación dental, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$T_{df(días)} = E_{df} / K$$

$$T_{dr}(\text{días}) = E_{dr} / K$$

T_{df} : tiempo de formación de la dentina en diente funcional

T_{dr} : tiempo de formación de la dentina en diente de reemplazo

K : distancia promedio entre líneas de von Ebner en dientes aislados

E_{df} : espesor de la dentina del diente funcional

E_{dr} : espesor de la dentina del diente de reemplazo

Método para la estimación de tasa de reemplazo:

La tasa de reemplazo dental es el tiempo requerido para reemplazar un diente en un determinado alveolo (D'Emic et al., 2013). Para estimar la tasa de reemplazo se siguió la metodología mencionada por Erickson (1996), en la que propone calcular la tasa de reemplazo (T_{rd}) promedio como la sustracción entre la tasa de formación de la dentina del diente funcional (T_{df}) y la tasa de formación de la dentina del diente de reemplazo (T_{dr}), de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$T_{rd} \text{ (días)} = T_{df} - T_{dr}$$

T_{rd} : tasa de reemplazo

T_{df} : tiempo de formación de la dentina en diente funcional

T_{dr} : tiempo de formación de la dentina en diente de reemplazo

3.3. Metodología empleada para el estudio de paleopatologías

El estudio sobre paleopatologías se inició con la inspección macroscópica directa en busca de cualquier alteración de forma o estructura en el esqueleto postcraneal. Los siguientes pasos consistieron en realizar descripciones minuciosas, comparar e inferir el tipo de patología. Las definiciones utilizadas se muestran en la sección Terminología de Paleopatologías. Se utilizó la propuesta de Rega (2012) para la identificación de paleopatologías, la cual se basa en considerar los siguientes criterios:

- Número y patrón del área afectada.
- Multiplicidad de la lesión (unitaria, compuesta o fusionada).
- Tipo de respuesta (proliferativa, reabsortiva o mixta).
- Localización en el tejido óseo (región perimedular, sobre la región subperiosteal, en la corteza o en el hueso esponjoso).
- Localización en el hueso (diáfisis, epífisis, metáfisis, etc.).
- Margen de la lesión (bien definido o mal definido).
- Textura.
- Densidad ósea.

- Presencia de particularidades tales como, hoyos de drenaje, textura *felegree*, secuestro óseo etc.

Adicionalmente, se realizaron tomografías computadas en dos vértebras (*Rocasaurus muniozi* y *Neuquensaurus australis*). Las imágenes digitales fueron realizadas en el Instituto de Cardiología de Corrientes con un tomógrafo marca General Electric modelo Light speed VGT de 128 *slice*.

Una vez reconocidas las anomalías se tomó como material de comparación la bibliografía especializada en patologías óseas. De acuerdo con el método de “Soporte filogenético viviente” (*Extant Phylogenetic Bracket* Witmer, 1995), las características a evaluar en el material de estudio fósil deben compararse con las mismas características presentes en los grupos vivientes más cercanamente emparentados en la filogenia, si se quiere obtener un nivel bajo de especulación en las inferencias realizadas. En este caso el material de estudio son dinosaurios, por lo tanto se intentó realizar las comparaciones con arcosaurios vivientes (cocodrilos y aves) con el fin de trabajar con un bajo grado de especulación. Sin embargo, cuando esto último no fue posible, las comparaciones se realizaron con otros grupos vivientes cercanamente emparentados en la filogenia (Witmer, 1995). Dado el enorme cúmulo de conocimiento sobre osteopaleopatologías en mamíferos, principalmente humanos, también se consultó bibliografía del área de la medicina. Es importante señalar que el diagnóstico en los estudios de paleopatología debe ser considerado de presunción y se llega a él por exclusión, mediante el diagnóstico diferencial, sin poder demostrarlo tal y como exige la medicina actual.

CAPÍTULO 4: RESULTADOS

4.1. Microestructura ósea

4.1.1. Histología de huesos postcraneales

4.1.1.1. *Tehuelchesaurus benitezii*

La sección delgada proviene de una muestra parcial obtenida de la región anterior del húmero derecho. Este elemento forma parte del material holotipo (Carballido et al., 2010).

MPEF-Pv 1125 Húmero

La sección delgada incluye hueso compacto y no presenta restos de tejido correspondiente a la región medular. El tejido compacto está compuesto principalmente por tejido fibrolamelar. La corteza externa se encuentra altamente vascularizada por osteonas primarias dispuestas en arreglo circunferencial, radial y longitudinal (Fig. 23A). Independientemente del patrón vascular que presentan las osteonas primarias, estas presentan pocas capas de tejido lamelar asociadas al canal vascular. La matriz ósea es de tipo entretejida (Fig. 23B). Las lagunas poseen forma principalmente estrellada y exponen claramente sus canaliculi. En muchos casos los canaliculi aparecen conectando lagunas de osteocitos vecinas. Si bien la región subperiosteal se encuentra pobremente preservada para identificar fibras de Sharpey, tampoco se las observa en el resto de la corteza externa. Las osteonas secundarias presentan un aspecto más bien homogéneo en la corteza externa, donde se las aprecia con pocas capas de revestimiento endosteal, lo que resulta en amplios espacios vasculares. La histología de la corteza media es similar a la presente en la corteza externa, siendo la única diferencia la presencia de osteonas secundarias que exhiben espacios vasculares alargados (Fig. 23C). También en la corteza media se observan algunas cavidades de reabsorción (Fig. 23D). Las osteonas secundarias aumentan en cantidad hacia la corteza interna donde exhiben espacios vasculares mucho más amplios (Fig. 23E). A diferencia de la corteza externa y media, en el sector cortical interno las osteonas secundarias aparecen agrupadas (en ciertos sectores) y en muchos casos solapadas. En este sentido se observan osteonas de primera y segunda generación (Fig. 23F). Las osteonas primarias

por su parte, presentan espacios vasculares de tamaño variable detectándose osteonas de lumen amplio y estrecho. También en la corteza interna se detectan cavidades de reabsorción. No se identifican marcas de crecimiento. En toda la corteza las osteonas secundarias son de tipo I.

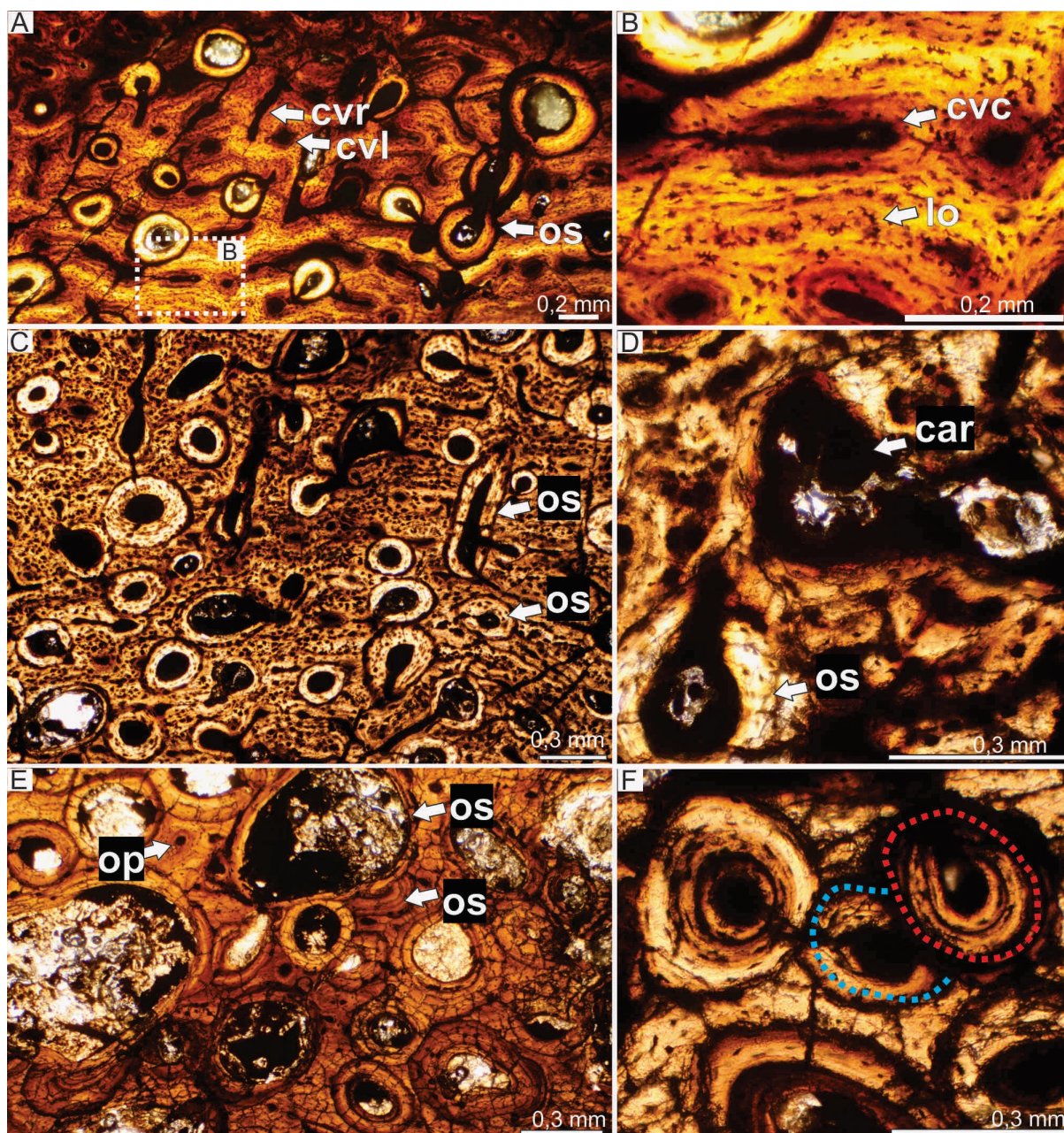


Figura 23. Histología ósea de húmero de *Tehuelchesaurus benitezii* MPEF-Pv 1125. A) corteza externa altamente vascularizada por canales radiales, longitudinales y circunferenciales y por osteonas secundarias dispersas. B) detalle de la corteza externa exhibiendo matriz entretejida (recuadro marcado en A). La misma contiene lagunas de osteocitos con formas estrelladas. C) corteza media exhibiendo tejido primario y osteonas secundarias. D) detalle de la corteza media en donde se aprecia una cavidad de reabsorción. E) corteza interna en donde se detectan osteonas secundarias con amplios espacios vasculares. F) detalle de la corteza interna en donde se identifica osteonas

secundarias de primera y segunda generación. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, lo: laguna de osteocito, os: osteona secundaria.

4.1.1.2. *Chubutisaurus insignis*

Las muestras provienen de dos huesos apendiculares (fémur y tibia) y de un elemento del esqueleto axial (costilla cervical). Estos elementos corresponden a un individuo y forman parte del holotipo (Carballido et al. 2011). Si bien el ejemplar tipo de *Chubutisaurus insignis* fue originalmente incorporado a la colección del MACN, parte de las muestras aquí analizadas se obtuvieron de materiales colectados más recientemente (Carballido et al., 2011).

Costilla cervical MPEF-Pv 1129

La sección delgada proviene de una muestra completa. La microanatomía revela hueso compacto que rodea una región central más porosa (Fig. 24A). El tejido que compone el hueso compacto es principalmente de tipo haversiano (Fig. 24B). Las propiedades ópticas de las osteonas no son óptimas pero parecen corresponder a osteonas tipo III. En la región cortical más externa se identifica una delgada capa monorefringente, la cual corresponde a una matriz entretejida (Fig. 24C). Ésta presenta una gran densidad de lagunas de osteocitos de forma estrellada e irregular distribuidas de manera desordenada. También en la región cortical se aprecian fibras de Sharpey dispuestas de manera perpendicular o levemente oblicua respecto a la superficie externa (Fig. 24D). No se detectan marcas de crecimiento en el tejido primario. El centro de la muestra consta de un tejido más poroso constituido por osteonas secundarias de amplios espacios vasculares (Fig. 24E). También se distinguen cavidades de reabsorción distribuidas entre las osteonas secundarias (Fig. 24F). En todo el tejido secundario se observan osteonas secundarias de primera y segunda generación, tal como lo evidencia el solapamiento de sus líneas cementantes (Fig. 24G).

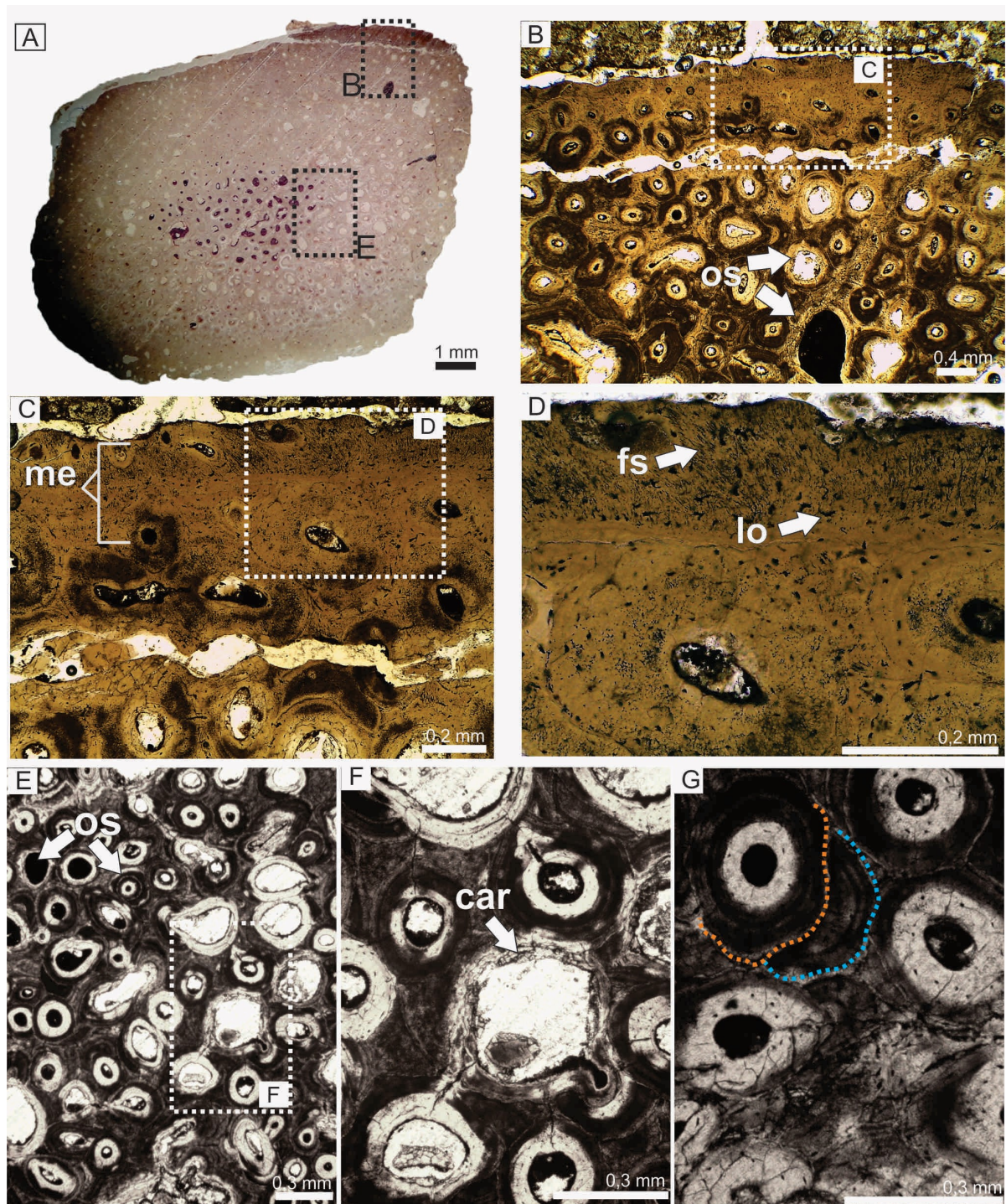


Figura 24. Histología ósea de costilla cervical de *Chubutisaurus insignis* MPEF-Pv 1129. A) sección transversal de la costilla cervical. B) región cortical externa mostrando osteonas secundarias de amplios espacios vasculares (recuadro marcado en A). C) región subperiosteal exhibiendo matriz entretejida. D) detalle de la región subperiosteal donde se aprecian fibras de Sharpey (recuadro marcado en C). E) región cortical interna donde además de osteonas secundarias se distingue una cavidad de reabsorción (recuadro marcado en A). F) detalle de una cavidad de reabsorción (recuadro marcado en E). G) corteza interna mostrando dos osteonas secundarias solapadas. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. Imágenes E-G con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, fs: fibras de Sharpey, lo: laguna de osteocito, me: matriz entretejida, os: osteona secundaria.

FémurMPEF-Pv 1129/ K1- K2

Las láminas delgadas proceden de muestras parciales correspondientes a la porción anterior y posterior del fémur derecho. Debido a que éstas presentan una histología similar, se procede a describir la corteza posterior resaltando las diferencias con la corteza anterior cuando corresponda.

Macroscópicamente se distingue hueso compacto sin restos de tejido trabecular. La corteza externa posterior está dominada por un tejido haversiano denso, excepto en la región subperiosteal donde se observan al menos diez líneas de crecimiento muy cercanas entre sí (Fig. 25A). Estas líneas recorren la totalidad de la muestra y se disponen en paralelo al margen exterior. Las mismas se interpretan como líneas de crecimiento detenido que integran una capa circunferencial externa (Fig. 25B). Las lagunas de osteocitos de la matriz poseen un contorno oval, con canaliculi cortos y se distribuyen siguiendo la orientación de los gruesos paquetes de fibras que compone la matriz (Fig. 25C). Esta última muestra birrefringencia bajo luz polarizada y no se detectan lamelas, lo que sugiere que se trata de una matriz pseudolamelar. Las osteonas secundarias de la corteza externa muestran varios ciclos de revestimiento endosteal, lo que resulta en un estrecho espacio vascular. También en la corteza externa se observan dos osteonas secundarias solapadas. El espacio vascular asociado a las osteonas secundarias es principalmente circular, aunque ocasionalmente adquieren un aspecto alargado o elíptico, y suelen estar conectadas entre sí por canales de Volkman. En la parte más periférica de la corteza externa se observan fibras de Sharpey que penetran la corteza externa en ángulo oblicuo (Fig. 25C). La corteza media también está dominada por osteonas secundarias (Fig. 25D) y entre ellas es posible observar parches de matriz pseudolamelar (Fig. 25E). Se reconocen tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas en la corteza media (Fig. 25F).

La corteza interna se encuentra muy fragmentada, sin embargo, puede apreciarse que la microestructura de la misma es semejante a la observada en la corteza media (Fig. 25G). En ciertos sectores las osteonas secundarias aparecen dispersas y se presentan en diferente grado de desarrollo, con pocas a varias capas de lamelas concéntricas de tejido lamelar. Se registran tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas. Entre las osteonas se puede entrever la presencia de la matriz pseudolamelar y osteonas primarias longitudinales (Fig. 25H).

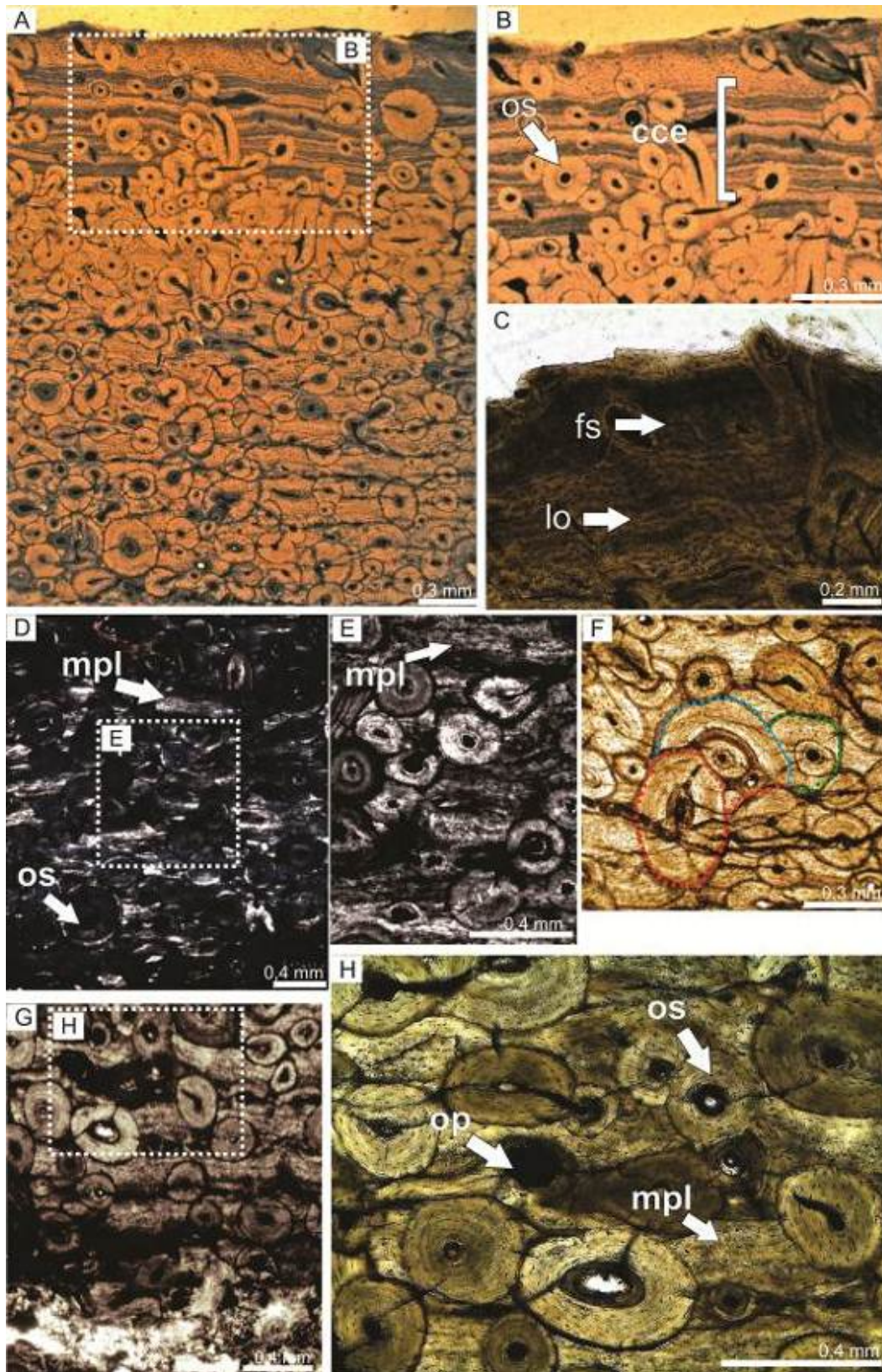


Figura 25. Histología ósea de fémur de *Chubutisaurus insignis* MPEF-Pv 1129/K1-K2. A) corteza externa constituida por una delgada capa de tejido primario. B) detalle de región subperiosteal donde se muestra una CCE(recuadro marcado en A). C) región subperiosteal donde se reconocen fibras de Sharpey y matriz pseudolamelar la cual exhibe lagunas de osteocitos aplanadas. D) corteza media formada por tejido secundario y restos de matriz primaria pseudolamelar. E) detalle de la corteza media exhibiendo

relictos de matriz pseudolamelar (recuadro marcado en D). F) corteza media mostrando tres generaciones de osteonas secundarias diferentes. Las líneas punteadas indican el contorno de la línea cementante. G) corteza interna con un moderado grado de remodelado secundario. H) detalle de corteza interna en donde se reconocen restos de matriz pseudolamelar entre las osteonas secundarias (recuadro marcado en G). Imágenes D-E con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: cce: capa circunferencial externa, fs: fibras de Sharpey, lo: laguna de osteocito, mpl: matriz pseudolamelar, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

Tibia MACN 18222

La sección delgada proviene de un fragmento parcial del elemento y preserva tejido óseo de la porción anterior, posterior y medial de la tibia izquierda. En dichas regiones las características histológicas son similares por lo que se opta por describir el tejido óseo de la sección anterior, señalando las diferencias con las otras regiones.

Microanatómicamente sólo se identifica hueso compacto cortical. El hueso cortical consiste fundamentalmente en tejido haversiano denso (Fig. 26A,C,E). La corteza externa contiene numerosas osteonas secundarias que llegan incluso hasta el margen externo (Fig. 26B). La gran mayoría de las osteonas secundarias presentan un buen desarrollo de tejido lamelar revistiendo el espacio vascular, lo que le confiere birrefringencia bajo luz polarizada. Las osteonas se corresponden con al menos dos generaciones distintas de remodelación secundaria, evidenciado por la superposición de sus líneas de cementación. En la corteza media se visualizan osteonas secundarias con espacios vasculares circulares y oblicuos (Fig. 26C). La matriz ósea es entretejida y contiene lagunas de osteocitos de forma globosa, alargada o irregular, las cuales aparecen densamente agrupadas (Fig. 26D). En la corteza interna, las osteonas secundarias tienen un espacio vascular mucho más amplio debido al escaso número de capas de tejido lamelar que se encuentra revistiendo internamente dicho espacio (Fig. 26E). Varias de las osteonas se conectan unas con otras mediante canales de Volkman (Fig. 26F). En la corteza interna también se detectan cavidades de reabsorción. Tanto la corteza interna como la media presentan dos generaciones de osteonas superpuestas (Fig. 26G). En toda la corteza las osteonas secundarias son de tipo III y no se identifican fibras de Sharpey ni marcas de crecimiento.

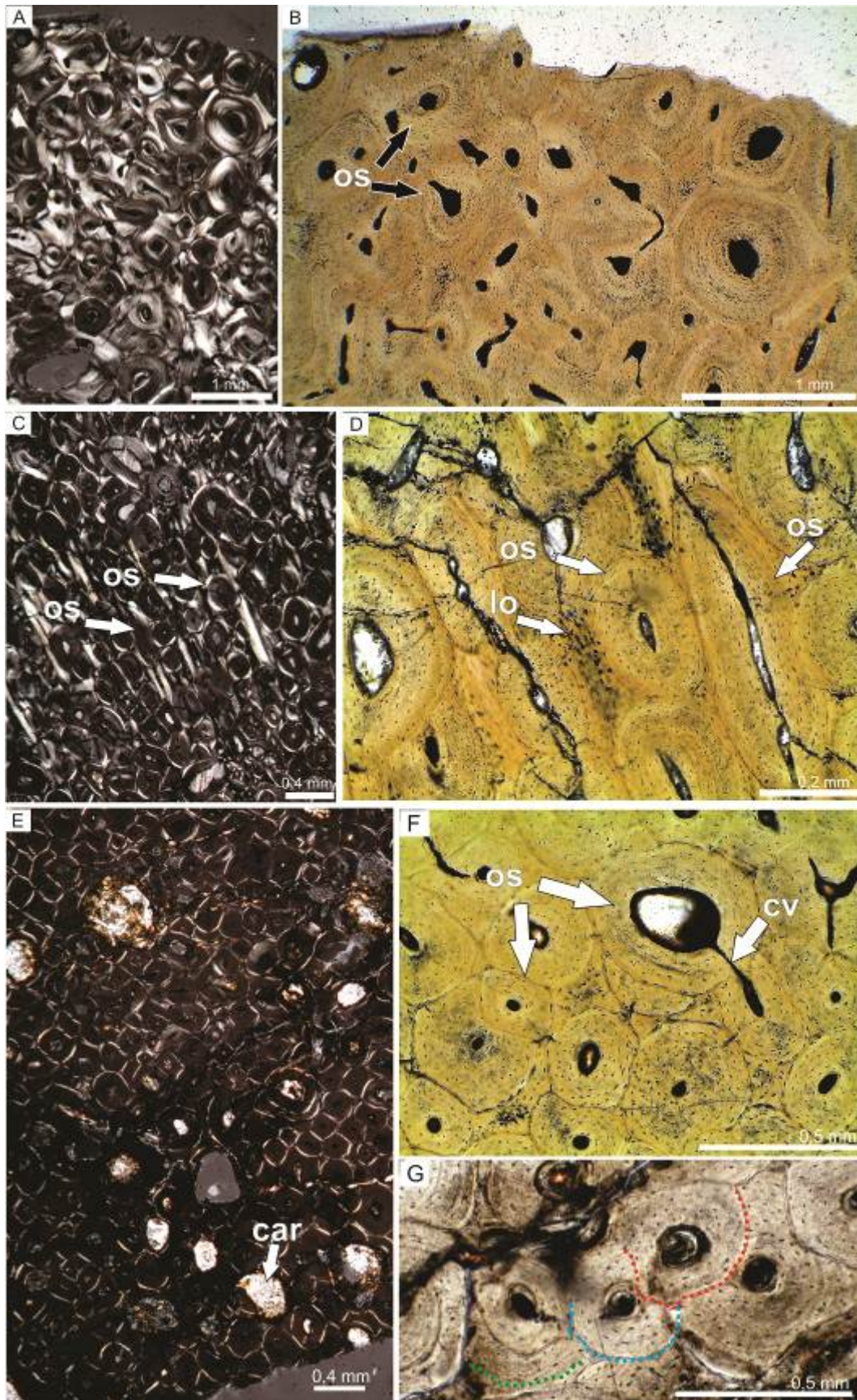


Figura 26. Histología ósea de tibia de *Chubutisaurus insignis* MACN 18222. A) corteza externa altamente remodelada. B) detalle de corteza externa. C) corteza media intensamente remodelada. No obstante, existen sectores donde se detecta una

matriz entretejida. D) corteza media mostrando una matriz entretejida entre las osteonas secundarias. E) corteza interna remodelada y cavidades de reabsorción. F) osteonas secundarias de la corteza interna. G) corteza interna exhibiendo tres ciclos de remodelación secundaria. Las líneas punteadas indican el contorno de la línea cementante. Imágenes A,C,E con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cv: canal de Volkman, lo: laguna de osteocito, os: osteona secundaria.

La corteza externa en la región lateral de la tibia presenta un cambio tisular inusual en cuanto a su porosidad (Fig. 27A). El tejido compacto secundario que domina la mayor parte de la corteza cambia a un tejido primario más poroso. El tejido secundario exhibe dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas (Fig. 27B), las cuales suelen estar conectadas por canales de Volkman (Fig. 27B). Entre las osteonas secundarias se distingue una matriz entretejida con lagunas de osteocitos densamente agrupadas. Por encima del tejido secundario se dispone un tejido primario con características diferentes a los tejidos primarios típicos. El mismo está constituido por una matriz entretejida muy fibrosa (Fig. 27C) y se encuentra altamente vascularizado por osteonas primarias longitudinales (Fig. 27D). Además, dicho tejido está atravesado por grandes cavidades de reabsorción y osteonas secundarias mayormente en un estado de maduración temprano (Fig. 27E).

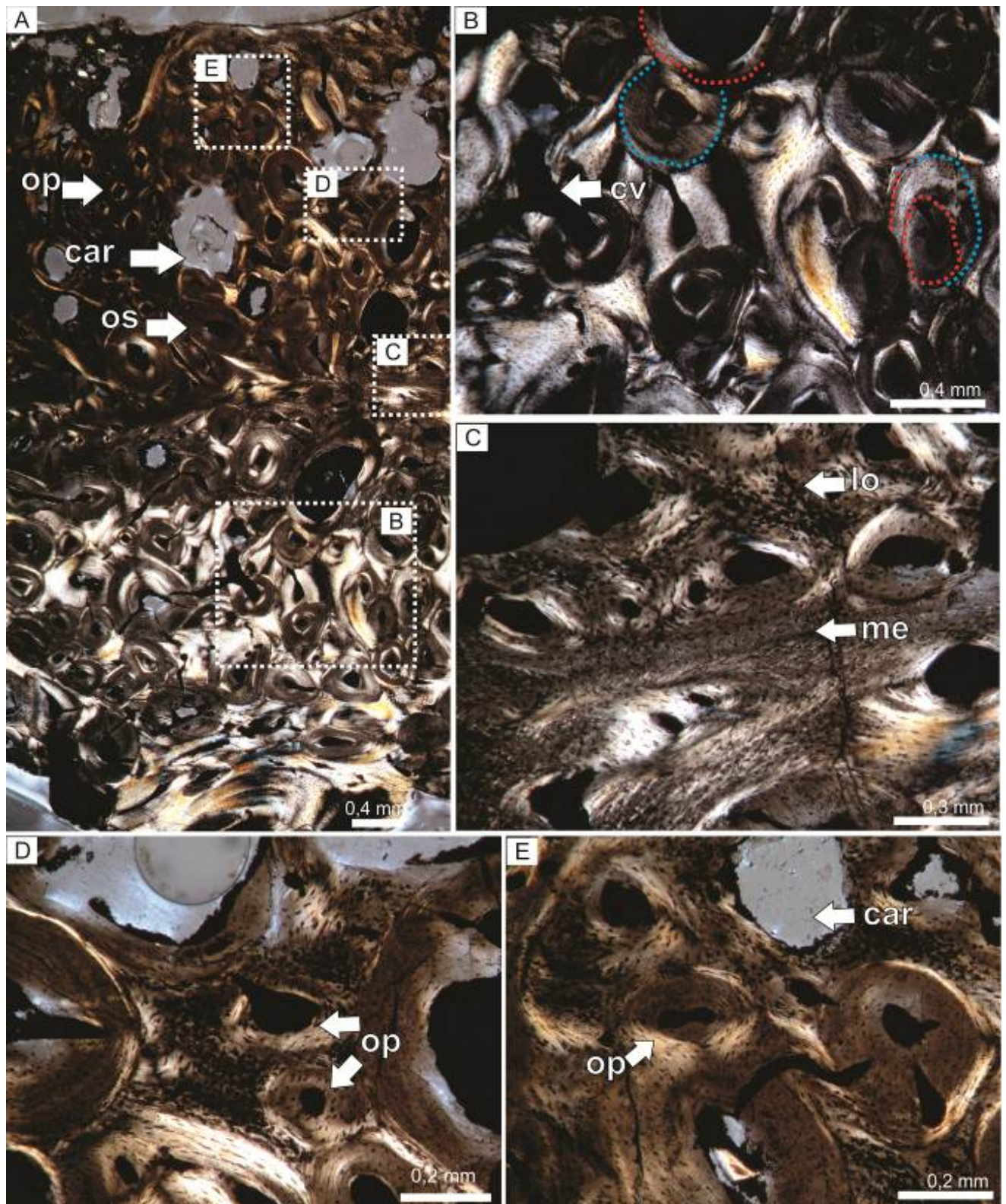


Figura 27. Histología ósea de tibia de *Chubutisaurus insignis* MACN 18222. A) corteza externa mostrando tejido cortical constituido por un tejido secundario (mitad inferior de la imagen) y un tejido primario (mitad superior de la imagen). B) detalle del tejido secundario donde se muestran dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas y un canal de Volkman (recuadro marcado en A). La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. C) tejido primario conformado por una matriz entretejida (recuadro marcado en A). D) detalle de la corteza externa donde se aprecian osteonas

primarias (recuadro marcado en A). E) detalle de la corteza externa donde se visualiza una cavidad de reabsorción (recuadro marcado en A). Todas las imágenes con luz polarizada. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cv: canal de Volkman, lo: laguna de osteocito, me: matriz entretejida, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

4.1.1.3. *Andesaurus delgadoi*

La muestra proviene del fémur de un individuo correspondiente al holotipo descripto originalmente por Calvo y Bonaparte (1991).

Fémur MUC-Pv 132

La sección transversal proviene de una muestra parcial del área anterior del fémur derecho. La microanatomía consiste en hueso cortical compacto sin restos de tejido trabecular. La corteza externa está constituida por un tejido fibrolamelar laminar (Fig. 28A) y osteonas secundarias dispersas. Éstas últimas, en toda la corteza, son de tipo I y tipo III. También en la corteza externa se evidencian fibras de Sharpey, las cuales se disponen de manera oblicua al margen externo y en ciertos sectores penetran hacia la corteza media (Fig. 28B). La matriz entretejida muestra lagunas de osteocitos agrupadas de forma densa e irregular. Si bien la vascularización es mayormente circunferencial, también se distinguen algunos canales longitudinales, radiales y oblicuos. Las osteonas primarias poseen un estrecho espacio vascular con un bajo número de ciclos de revestimiento endosteal. Hacia la corteza media se detectan osteonas secundarias pero estas aparecen dispersas y en bajo número (Fig. 28C). Las osteonas primarias por su parte son abundantes, poseen amplios espacios vasculares y se orientan de manera circunferencial y en menor medida de manera longitudinal. La matriz que contiene a las osteonas primarias es de tipo entretejida gruesa (Fig. 28D). En la corteza interna las osteonas secundarias exhiben canales vasculares amplios y entre ellas puede apreciarse relictos del tejido primariofibrolamelar (Fig. 28E, F). También en la corteza interna se registran generaciones de osteonas secundarias solapadas y algunas de ellas muestran amplios espacios vasculares. El tejido lamelar que reviste los canales vasculares puede observarse tanto monorrefringente (osteona tipo III) como birrefringente (osteona tipo I) bajo luz polarizada.

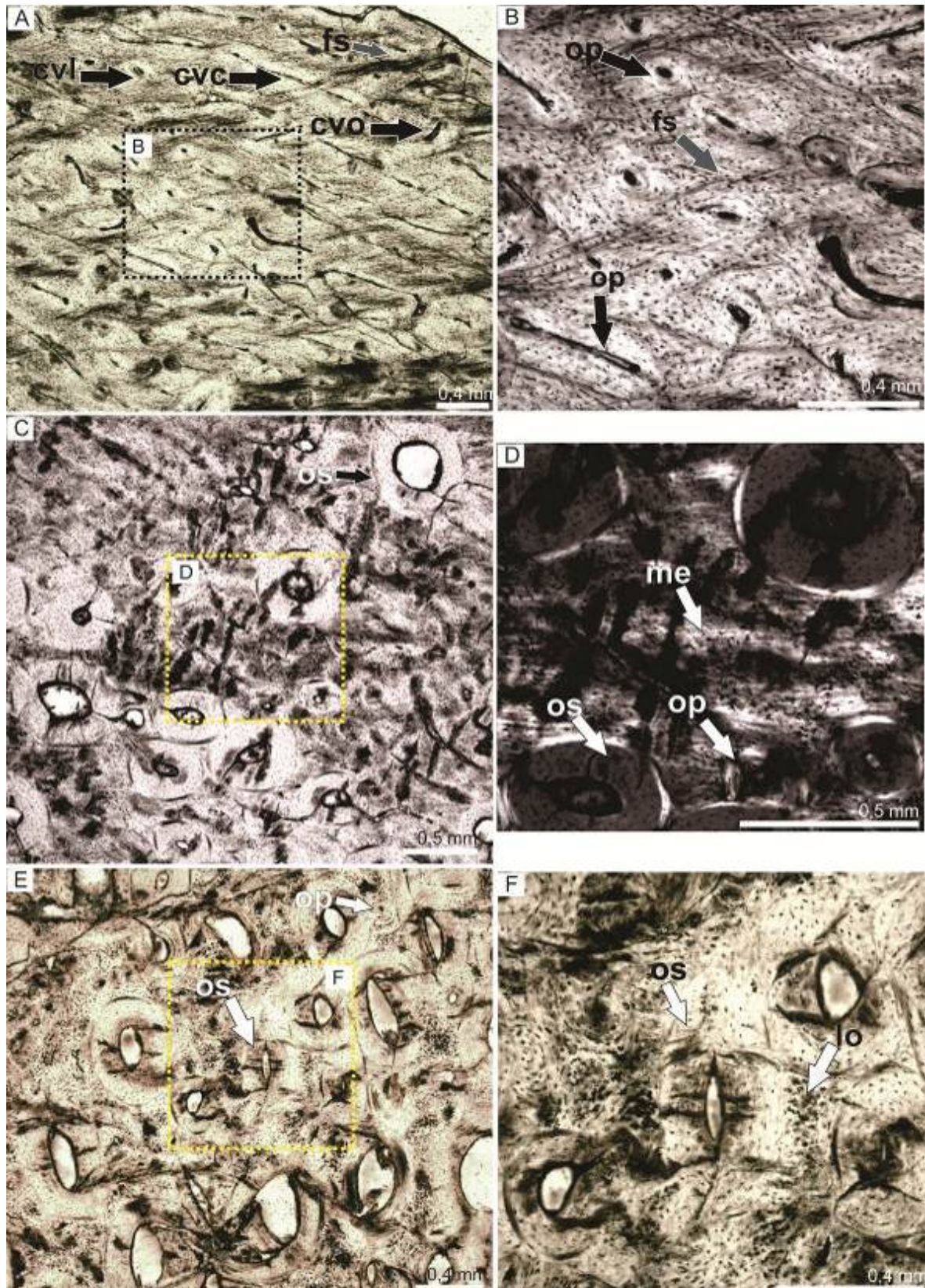


Figura 28. Histología ósea de fémur de *Andesaurus delgadoi* MUC-Pv 132. A) corteza externa mostrando un tejido fibrolamelar laminar. B) corteza media donde se aprecian fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). C) corteza media exhibiendo un tejido fibrolamelar con osteonas secundarias dispersas. D) detalle de corteza media donde se observa una matriz entretejida (recuadro marcado en B). E) corteza interna remodelada

mostrando amplios espacios vasculares de las osteonas secundarias. F) detalle de corteza interna donde se visualizan densas agrupaciones de lagunas de osteocitos (recuadro marcado en E). Imágenes A,E-F con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvo: canal vascular oblicuo, fs: fibras de Sharpey, lo: laguna de osteocito, me: matriz entretejida, op: osteona primaria.

4.1.1.4. *Epachthosaurus sciuttoi*

El muestreo de este taxón incluye dos elementos apendiculares (fémur y húmero). Estos corresponden al espécimen referido más completo que se conoce (Martínez et al., 2004). Es importante mencionar que se cuenta con dos secciones delgadas del fémur provenientes a diferentes niveles de la diáfisis. En las mismas se reconocieron diferencias en la microestructura, justificándose así sus descripciones por separado.

Húmero UNPSJB-Pv 920

Las secciones delgadas provienen de dos fragmentos parciales del húmero derecho e incluyen tejido óseo de la porción anterior y posterior del elemento. La presente muestra se encuentra bastante alterada por procesos tafonómicos, por lo que se opta por describir la sección posterior por ser la sección que mejor expone la microestructura ósea.

El tejido óseo está formado por hueso compacto en la región cortical. La muestra no incluye tejido trabecular de la región medular. La corteza externa está invadida por agrupaciones de osteonas secundarias, las cuales llegan hasta el margen más externo del tejido (Fig. 29A). Estas osteonas se observan monorretrógradas bajo luz polarizada (osteonas secundarias tipo III) y en algunos sectores se detectan osteonas de primera y segunda generación. La región subperiosteal preserva una capa delgada de matriz ósea de tipo pseudolamelar y pobremente vascularizada en la cual se disponen lagunas de osteocitos pequeñas de formas globosas, ovaladas y estrelladas. Sobre la matriz pseudolamelar se observa un patrón estratificado que consiste en dos anillos y una LCD. Estas marcas de crecimiento interrumpen su continuidad cuando contactan con osteonas secundarias (Fig. 29B). También en la corteza externa se registran fibras de Sharpey las cuales penetran hasta la corteza media. La remodelación ósea es relativamente mayor en

la corteza media e interna respecto a la corteza externa. Las osteonas secundarias en la corteza externa son de primera y segunda generación al igual que en la corteza media, mientras que se registran tres solapamientos en la corteza interna. Si bien en la corteza media las osteonas secundarias se aprecia densamente agrupada, éstas no forman un tejido haversiano denso debido a que es posible reconocer tejido primario intersticial entre ellas (Fig. 29C). El tejido primario contiene osteonas primarias circunferenciales y longitudinales (Fig. 29D). En la corteza interna, las osteonas secundarias forman un tejido haversiano denso y son de tipo III (Fig. 29E). Hacia la región medular, las osteonas secundarias tienen amplios espacios vasculares que van incrementando su diámetro hasta formar un tejido esponjoso (Fig. 29F). Este último posee abundantes espacios intertrabeculares de morfología irregular y están revestidos internamente por unas pocas capas de tejido lamelar (Fig. 29G).

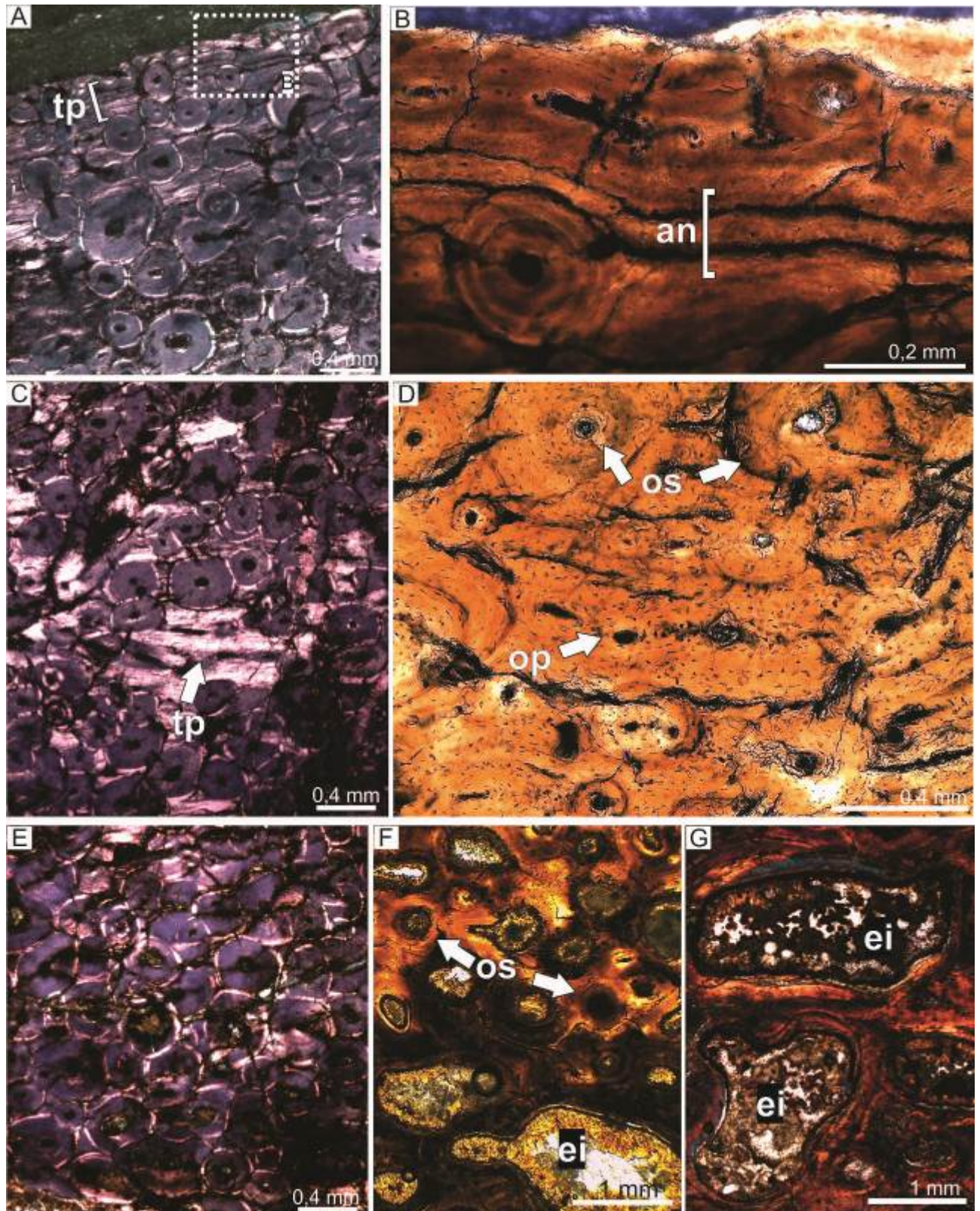


Figura 29 Histología ósea de húmero de *Epachthosaurus sciuttoi* UNPSJB-Pv 920. A) corteza externa mostrando numerosas osteonas secundarias. B) detalle de región subperiosteal mostrando un annulus (recuadro marcado en A). C) corteza media exhibiendo agrupaciones de osteonas secundarias y entre ellas parches de matriz pseudolamelar. D) corteza media constituida por tejido primario de tipo fibrolamelar con canales vasculares longitudinales. E) corteza interna compuesta por

tejido haversiano denso. F) región perimedular mostrando cavidades de reabsorción y osteonas secundarias con amplios espacios vasculares. G) tejido trabecular. Imágenes A,C,E con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: ei: espacio intertrabecular, lcd: línea de crecimiento detenido, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, tp: tejido primario.

Fémur UNPSJ 920/ E2

La sección delgada proviene de un fragmento parcial correspondiente al área anterior del fémur derecho. En este caso se desconoce el sector de la diáfisis del cual procede la sección.

La microanatomía revela sólo hueso compacto. La corteza exhibe un alto grado de remodelación secundaria (Fig. 30A,E,I). En la corteza externa, más precisamente en la región subperiosteal, se advierte una capa muy delgada de matriz ósea avascular y monorrefringente bajo luz polarizada (Fig. 30B). Dicha matriz contiene lagunas de osteocitos de forma ovalada y estrellada que se distribuyen levemente alineados entre sí y se disponen en paralelo al margen externo (Fig. 30C). No se identifican lamelas en la matriz lo que sugiere que se trata de una matriz pseudolamelar. También en la periferia se aprecian abundantes fibras de Sharpey que se disponen de manera perpendicular respecto a la superficie externa (Fig. 30B). Aunque la matriz pseudolamelar suele exhibir birrefringencia bajo luz polarizada, en este caso la monorefringencia posiblemente se deba a la gran abundancia de fibras extrínsecas que predominan en el margen externo de la muestra. También en la periferia y en el sector central de la muestra, es posible observar que el tejido primario exhibe cierta estratificación que consiste en al menos cuatro líneas de crecimiento detenido muy próximas unas de otras. Todas las características observadas en la capa periférica de tejido primario son consistentes con el aspecto de una CCE (Fig. 30D). En la corteza media las osteonas secundarias se presentan en diferentes grados de desarrollo de revestimiento endosteal, aunque predominan aquellas con estrechos espacios vasculares de forma circular y gran desarrollo de revestimiento lamelar interno (Fig. 30E). Dichas osteonas no llegan a conformar un tejido haversiano denso debido a que se identifica un tejido primario intersticial, el cual consiste en gruesos paquetes de fibras intrínsecas birrefringentes bajo luz polarizada (Fig. 30F). El tejido lamelar asociado a las osteonas secundarias se observa monorrefringente bajo luz polarizada, lo que denota que las mismas representan

osteonas tipo III (Fig. 30G-H). En la corteza interna las osteonas secundarias siguen siendo abundantes (Fig. 30I), sin embargo hay sectores donde estas aparecen más dispersas y es posible detectar osteonas primarias longitudinales (Fig. 30J). El número de solapamientos de las osteonas secundarias es de dos, tanto en la corteza media como en la interna (Fig. 30K), mientras que se registran tres solapamientos en la corteza externa.

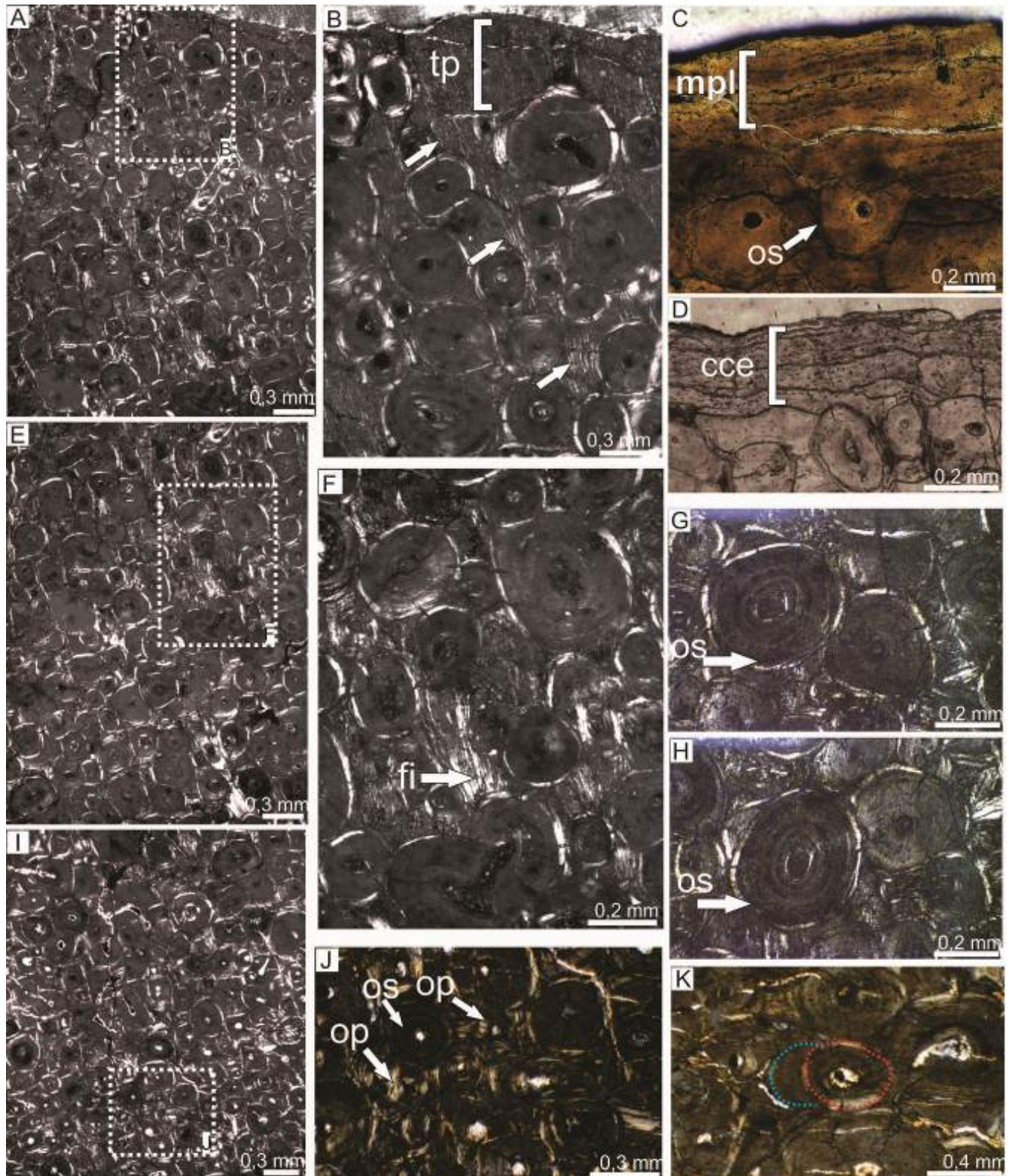


Figura 30. Histología ósea de fémur de *Epachthosaurus sciuttoi* UNPSJ 920/ E2. A) corteza externa dominada por tejido secundario. B) detalle de la corteza externa exhibiendo matriz ósea en la región subperiosteal (recuadro marcado en A). C) margen subperiosteal mostrando la distribución de las lagunas de osteocitos. D) margen subperiosteal donde se aprecia una CCE. E) corteza media dominada por osteonas secundarias. F) detalle de la corteza media mostrando fibras intrínsecas (recuadro marcado en E). G-H) osteonas secundarias de tipo III. Al girar la platina del microscopio aproximadamente 45° desde la posición mostrada en G) hacia la posición mostrada en

H), la osteona permanece oscura. I) corteza interna compuesta principalmente de tejido secundario. J) detalle de corteza interna donde se aprecian osteonas primarias y secundarias (recuadro marcado en I). K) osteonas secundarias de primera y segunda generación. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. Imágenes C-D con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: cce:capa circunferencial externa,fi: fibras intrínsecas,lo: laguna de osteocito, mo: matriz ósea, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

Fémur UNPSJB-Pv 920

Las secciones delgadas provienen de muestras parciales e incluyen tejido óseo tanto de la región anterior como de la posterior del fémur izquierdo. La preservación del tejido óseo no es óptima. Se describe la sección anterior por ser la muestra que mejor preserva el tejido óseo.

Lamicroanatomíarevela principalmente hueso compacto cortical y una región medular colapsada donde se advierten fragmentos de trabéculas. El hueso compacto es primario en origen y posee un moderado grado de remodelación secundaria (Fig. 31A,D,F).La corteza externa está constituida por tejido primario altamente vascularizado el cual contiene osteonas secundariasdispersas (Fig. 31A). Se evidencia matriz ósea de tipo entretejida en la región subperiosteal. En dicha matriz se pueden entrever dos o tres líneas de crecimiento detenido, opacadas en ciertos sectores por densos manojos de fibras de Sharpey orientadas perpendicular al margen externo (Fig. 31B). También en la corteza externa se distingue una capa de pocos milímetros de espesor donde las osteonas primarias muestran espacios vasculares amplios y se disponen en un arreglo longitudinal, circunferencial y radial (Fig. 31C). La histología de la corteza media se torna más homogénea, observándose un tejido fibrolamelar con vascularización longitudinal y circunferencial, el cual está invadido por osteonas secundarias que no llegan a formar un tejido haversiano (Fig.31D). Bajo luz polarizada se pueden identificar finas fibras extrínsecas paralelas entre sí (Fig. 31E). Las osteonas secundarias se hacen más abundantes en la corteza interna en donde presentan amplios espacios vasculares y escaso desarrollo de revestimiento endosteal. Además, los canales de las osteonas secundariasostentan formasoblongas, irregulares y elípticas (Fig. 31F). Se registranal menos dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas en la corteza interna (Fig. 31G).También en esta región aparecen cavidades de reabsorcióndispersas.Las osteonas son de tipo IIIen toda la región cortical. La región medular se encuentramuy mal preservada. No obstante, se detectan pequeños

fragmentos de tejido trabecular en el cual se visualiza una matriz lamelar con lagunas de osteocitos fusiformes.

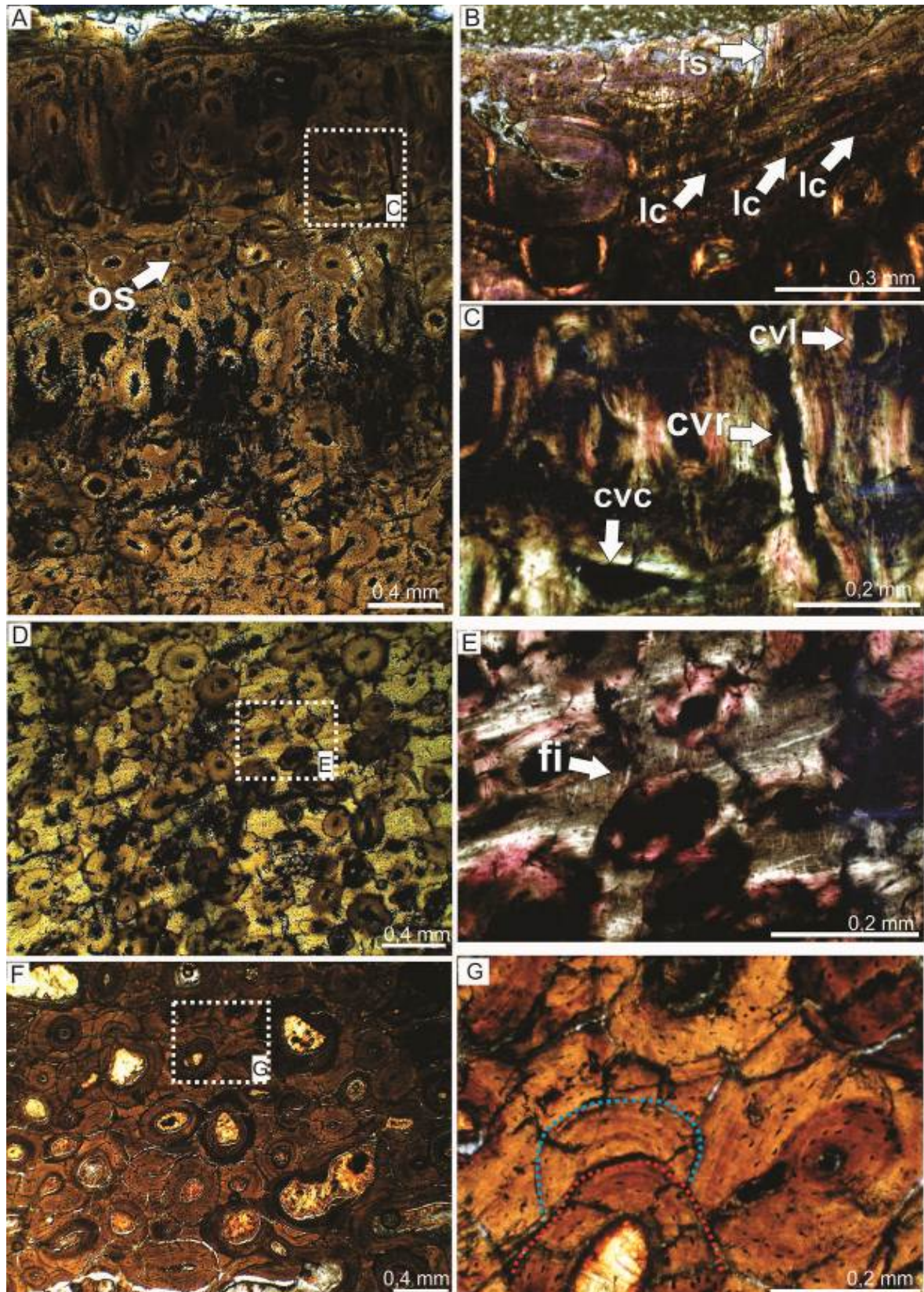


Figura 31. Histología ósea de fémur de *Epachthosaurus sciuttoi* UNPSJB-Pv 920. A) corteza externa compuesta por tejido primario invadido por osteonas secundarias. B)

región subperiosteal donde se aprecian fibras de Sharpey de orientación perpendicular al margen externo y líneas de crecimiento. C) detalle de osteonas primarias (recuadro marcado en A), las cuales se disponen de manera longitudinal, circunferencial y radial al eje próximo-distal del fémur. D) corteza media mostrando osteonas secundarias dispersas. E) detalle de la corteza media en donde se detectan fibras extrínsecas. F) corteza interna intensamente remodelada (recuadro marcado en D). G) detalle de corteza interna donde se registra una generación de osteonas secundarias superpuestas (recuadro marcado en F). La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. Imágenes B-C, E con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: cvc canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, fi: fibras intrínsecas, fs: fibras de Sharpey, lc: línea de crecimiento.

4.1.1.5. *Narambuenatitan palomoi*

La muestra proviene de un húmero, el cual corresponde al único individuo de la especie y forma parte del material holotipo (Filippi et al., 2011).

Húmero MAU 425/12

Se cuenta con dos cortes delgados procedentes de muestras parciales de la región anterior y posterior del húmero izquierdo. En estas regiones el tejido óseo posee características similares por lo que se opta por describir la muestra correspondiente a la porción anterior señalando, cuando corresponda, las diferencias con la posterior.

A nivel microanatómico se observa hueso compacto en la región cortical y hueso trabecular en la región medular. El hueso compacto está conformado mayormente por tejido fibrolamelar laminar con ocasionales canales oblicuos y radiales (Fig. 32A, C-D). La corteza externa exhibe una histología particular puesto que se distinguen dos tipos de arreglos vasculares en el mencionado tejido fibrolamelar (Fig. 32A). En la porción más profunda la corteza externa se visualiza un patrón vascular de tipo laminar, al igual que en la mayor parte de la corteza. En la porción más externa, por su parte, se distinguen canales de orientación radial (Fig. 32B) tanto en la sección anterior como la posterior. La matriz entretejida contiene lagunas de osteocitos con forma estrellada o irregular, de las cuales se interconectan mediante largos canaliculi. En la región subperiosteal se aprecian delgadas fibras de Sharpey dispuestas de forma paralela entre sí y perpendicular a la corteza externa. La corteza media presenta tejido fibrolamelar laminar (Fig. 32C) con signos de remodelado, evidenciado por la presencia de osteonas secundarias distribuidas de forma agrupada o dispersa. El tejido primario

que se encuentra entre las osteonas secundarias contiene amplios canales vasculares de disposición principalmente circunferencial (Fig.32D). Hacia la región cortical interna se observan numerosas osteonas secundarias(Fig. 32E). Las osteonas de Havers son de primera y segunda generación(Fig.32F). Las mismas son de tipo I,tanto en la corteza media como en la interna. El hueso compacto paulatinamente da lugar al hueso esponjoso hacia la región perimedular. En dicha transiciónse observan, además de osteonas secundarias, amplias cavidades de reabsorción asociadas al sector perimedular (Fig.33A).El hueso esponjoso se compone de trabéculasóseas que dejan ampliosespacios intertrabeculares de forma alargada o irregular (Fig. 33B). El tejido trabecular está compuesto por hueso lamelar secundario. En las regiones más gruesas de las espículas óseas del tejido trabecular se detectan osteonas secundarias (Fig. 33C).

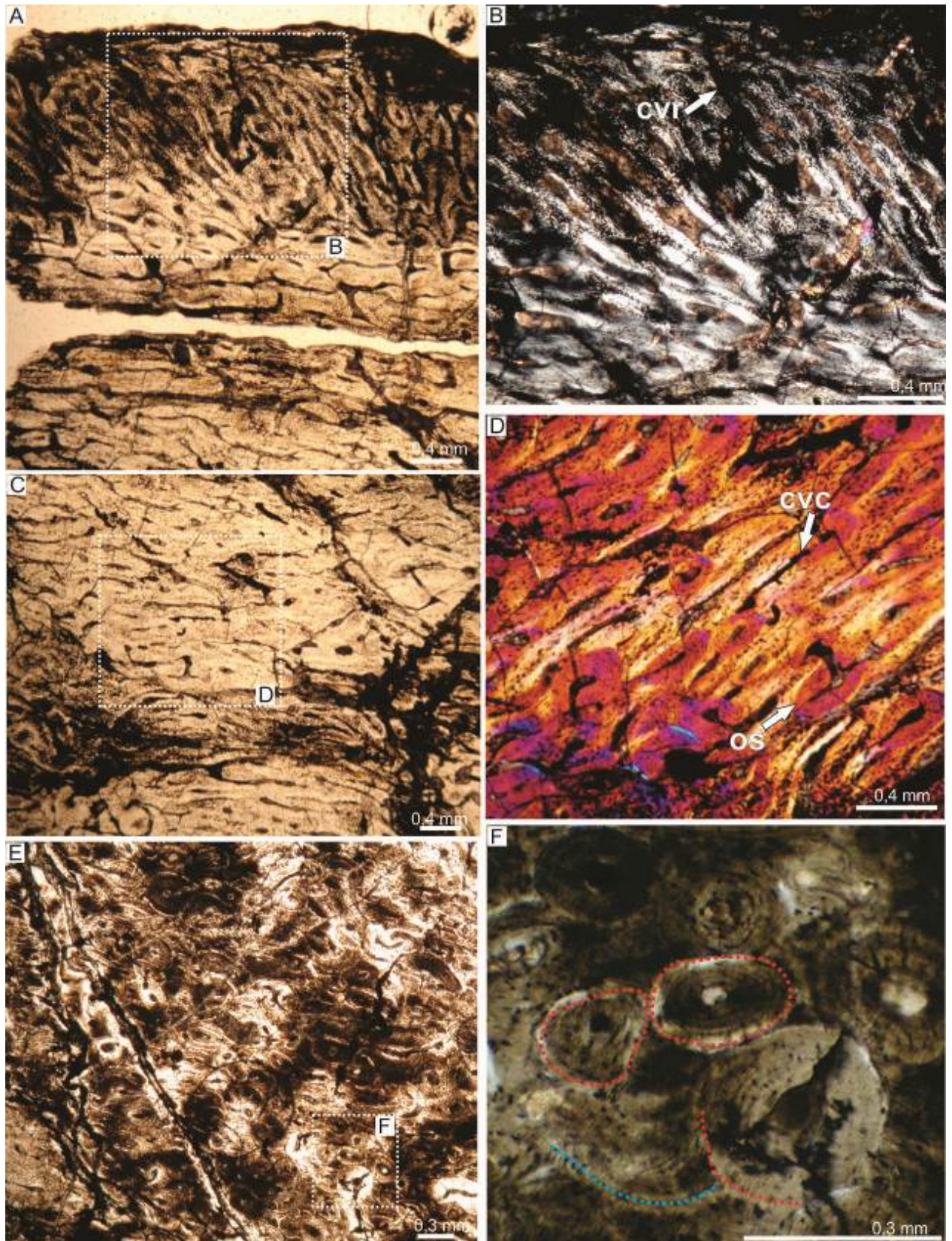


Figura32. Histología ósea de húmero de *Narambuenatitan palomoi* MAU 425/12. A) corteza externa donde se detecta tejido fibrolamelar con vascularización laminar (parte inferior de la imagen) y radial (parte superior de la imagen). B) detalle de la región subperiosteal mostrando canales vasculares radiales (recuadro marcado en A). C) corteza media en la cual se evidencia un patrón vascular principalmente laminar.

D)detalle de corteza media donde se visualizan canales primarios circunferenciales y osteonas secundarias (recuadro marcado en C). E) corteza interna intensamente remodelada. F)detalle de corteza interna mostrando osteonas secundarias de primera y segunda generación. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. Imágenes B,D con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: cvc: canal vascular circunferencial,cvr: canal vascular radial,os: osteona secundaria.

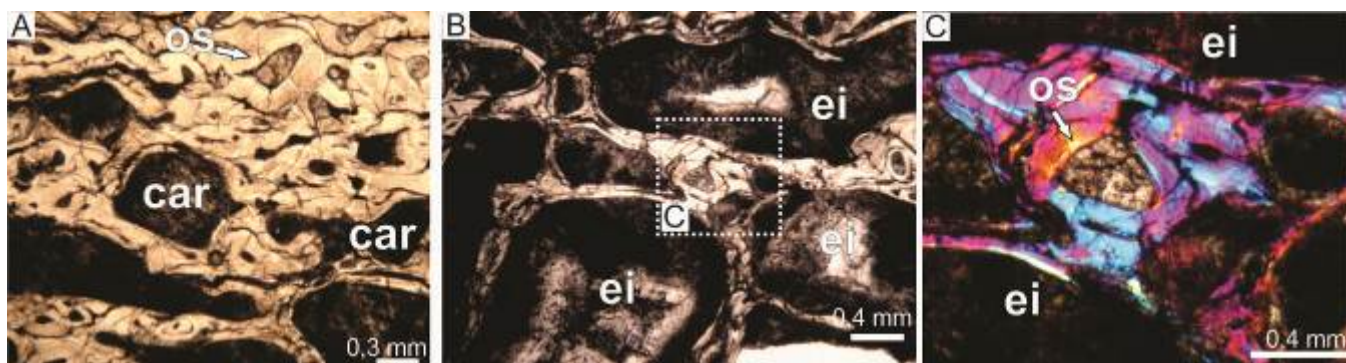


Figura33. Histología de la corteza interna y cavidad medular del húmero MAU 425/12 de *Narambuenatitan palomoi*. A) región perimedular donde se observan osteonas secundarias y cavidades de reabsorción. B) cavidad medular donde se detectan espacios intertrabeculares y tejido trabecular remodelado. C) detalle del tejido trabecular mostrando osteonas secundarias (recuadro marcado en B). Imagen A con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, ei: espacio intertrabecular, os: osteona secundaria.

4.1.1.6. *Bonatitan reigi*

Las secciones delgadas provienen de muestras completas obtenidas de huesos apendiculares (un húmero y dos fémures). Estos elementos forman parte del material referido y corresponden a dos individuos diferentes identificados como individuo B (fémur MACN-Pv RN 821) e individuo D (húmero MACN-Pv RN 821 y fémur MACN-Pv RN 1061) por Salgado et al. (2014).

Húmero MACN-Pv RN 821

La lámina delgada procede de una muestra completa obtenida del húmero derecho. La misma conserva solamente hueso compacto, el cual está constituido mayormente por tejido fibrolamelar (Fig. 34A). La corteza externa está formada por canales vasculares longitudinales, radiales y circunferenciales (Fig. 34B). Estos canales

se observan en diferentes proporciones en la corteza externa, detectándose una mayor cantidad de canales circunferenciales en la corteza externa posterior y anterior, respecto a la región lateral y medial en donde predominan los canales radiales. Los canales vasculares radiales son muy abundantes en toda la corteza media (Fig. 34C), aunque existen pequeñas áreas donde los canales circunferenciales son importantes (p. ej. sector anterolateral). Estos canales poseen espacios vasculares muchos más amplios que los presentes en la corteza externa. En la corteza media anterior no se visualizan osteonas secundarias, no obstante, las mismas están presentes en la corteza media posterior donde se distribuyen de manera dispersa y son de tipo I. También en la corteza media se identifican amplias cavidades de reabsorción (Fig. 34A). En la corteza interna se aprecia una línea bien marcada que se interpreta como un LCD. La misma separa dos patrones vasculares distintos, por un lado el patrón radial, que como se mencionó antes domina en la corteza media, y por el otro un patrón vascular plexiforme el cual predomina en la corteza interna (Fig. 34D). Asimismo en la corteza interna, se identifican cavidades de reabsorción y osteonas secundarias, las cuales son abundantes en la región cortical posterior.

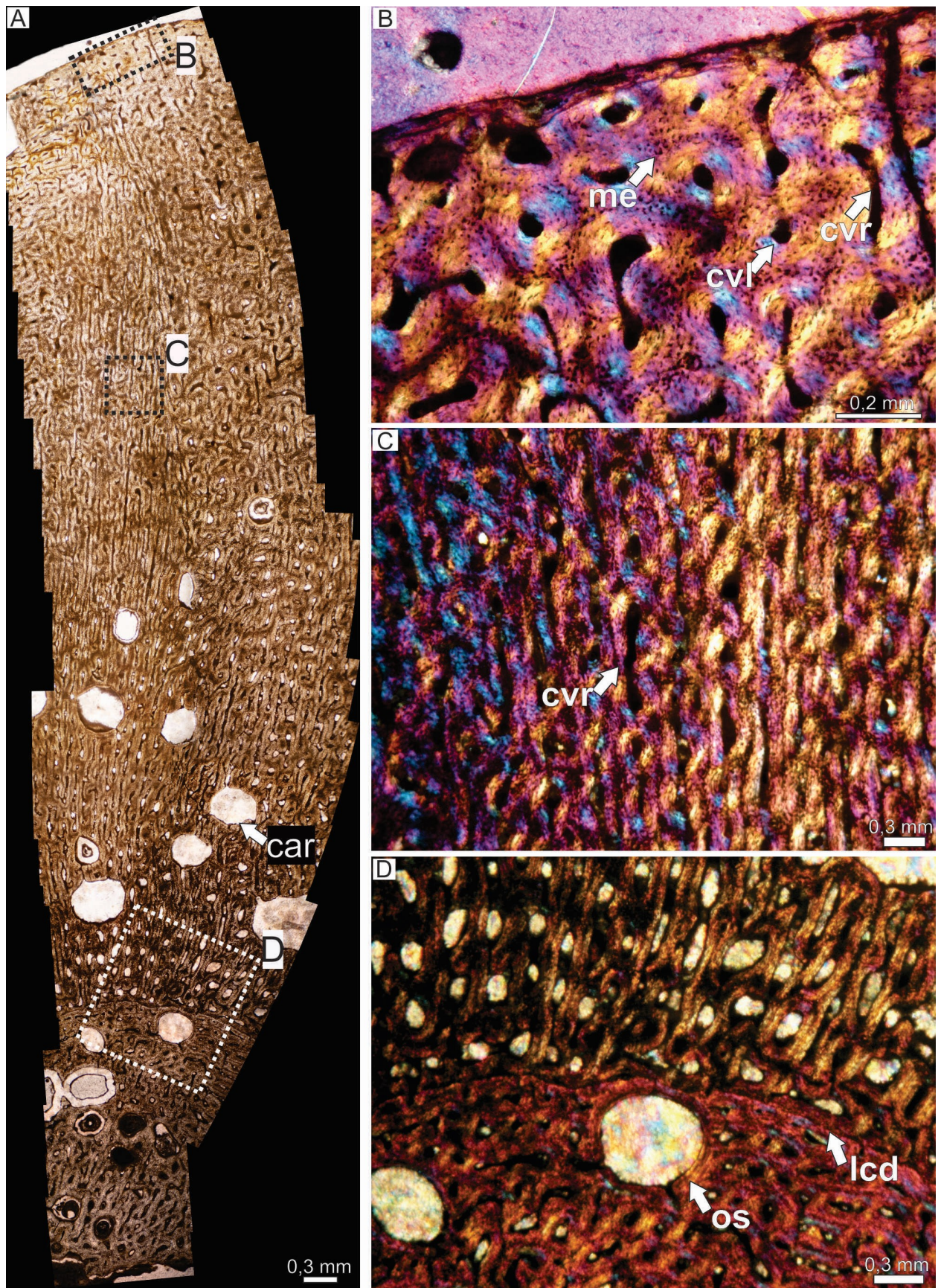


Figura 34. Histología ósea de húmero de *Bonatitan reigi* MACN-Pv RN 821. A) tejido cortical anterior altamente vascularizado. B) corteza externa exhibiendo tejido fibrolamelar con vascularización longitudinal y radial (recuadro marcado en A). C)

corteza media compuesta principalmente por canales vasculares radiales. D) corteza interna en donde se observa una clara separación, mediante una LCD, de dos tipos vasculares: radial (parte superior de la imagen) y plexiforme (parte inferior de la imagen). Imagen A con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, li: línea de reabsorción, me: matriz entretejida, os: osteona secundaria.

Fémur MACN-Pv RN 821

La muestra consiste de una sección transversal completa del fémur izquierdo. La diáfisis está compuesta por hueso compacto cortical y por pequeños fragmentos de hueso esponjoso. El tejido cortical anterior se compone mayormente de tejido fibrolamelar altamente vascularizado (Fig. 35A). Tanto la corteza externa como la media exhiben canales vasculares organizados en osteonas primarias orientadas principalmente de forma longitudinal y radial (Fig. 35B,C). Los canales radiales son particularmente largos en la corteza externa lateral y medial (1,9 mm de longitud) donde algunos de ellos se anastomosan y comunican con el margen externo. En toda la corteza, la matriz entretejida contiene lagunas de osteocitos de forma subcircular o irregular, se encuentran densamente agrupadas y preservan canaliculi cortos. Se observan, de manera muy tenue, delgadas fibras de Sharpey en el sector subperiosteal. En la corteza media se detectan algunas cavidades de reabsorción dispersas (Fig. 35D) pero éstas son más abundantes en la corteza interna. En la corteza interna se visualizan osteonas primarias y secundarias. Las osteonas primarias están organizadas mayormente en un patrón vascular plexiforme, aunque también se identifican pequeñas áreas donde la vascularización es laminar. Las osteonas secundarias son poco abundantes, típicamente de tipo III y muestran espacios vasculares amplios de contorno subcircular. No se reconocen marcas de crecimiento en el tejido cortical.

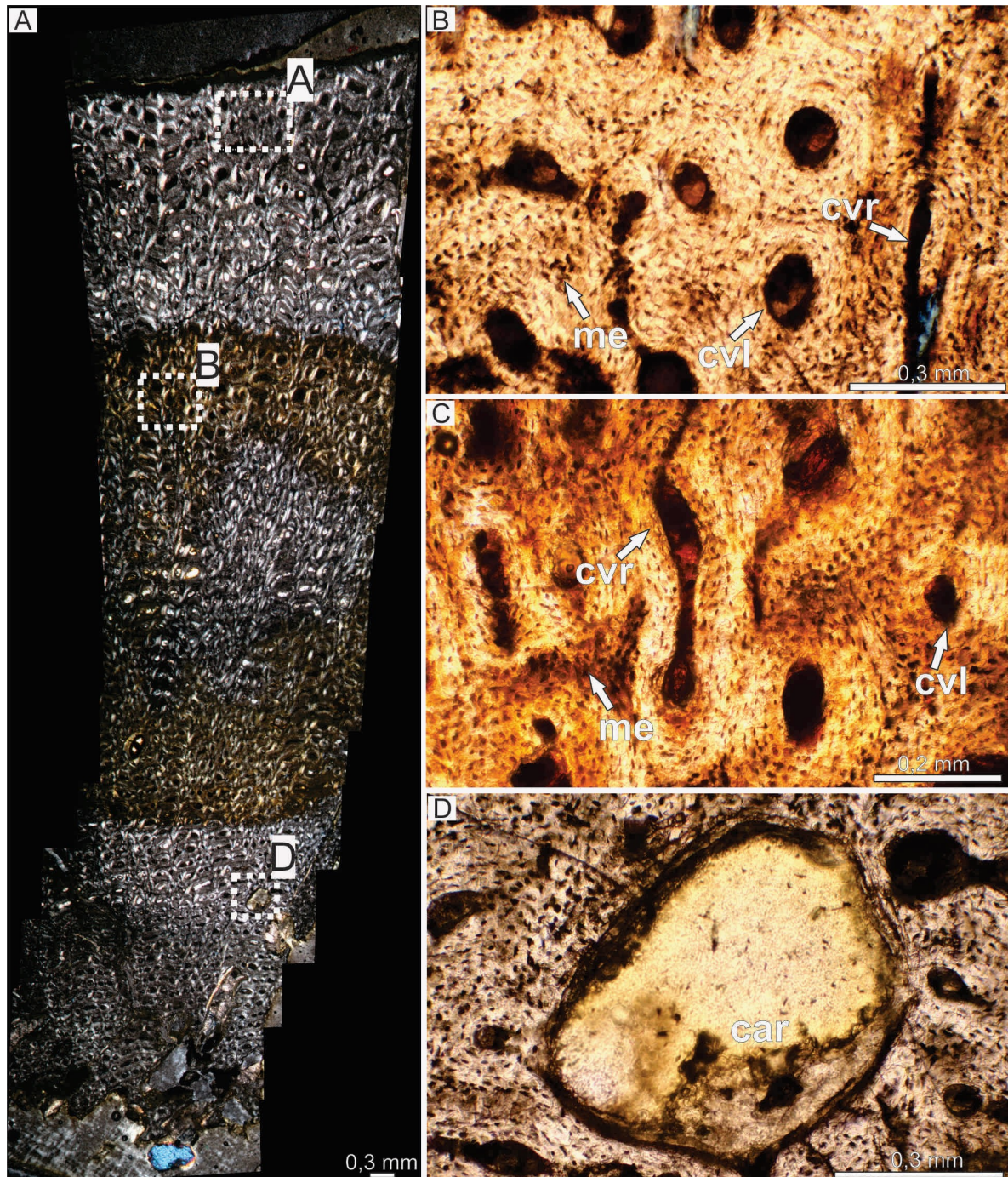


Figura 35. Histología ósea de fémur de *Bonatitan reigi* MACN-Pv RN 821. A) tejido cortical de la región anterior de la diáfisis. B) corteza externa en donde se aprecian canales vasculares inmersos en una matriz de tipo entretejida (recuadro marcado en A). C) corteza media exhibiendo una histología similar a la presente en la corteza externa (recuadro marcado en A). D) corteza media en donde se aprecia una cavidad de reabsorción (recuadro marcado en A). Imagen A con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, me: matriz entretejida.

Fémur MACN-Pv RN 1061

La muestra comprende una sección transversal completa del fémur derecho. La microanatomía revela hueso compacto y fragmentos de hueso trabecular pobremente preservado. El hueso cortical está constituido principalmente por tejido fibrolamelar y unas pocas osteonas secundarias. La corteza externa consta de osteonas primarias que exhiben espacios vasculares amplios (Fig. 36A-B). De hecho, los espacios vasculares son notablemente más amplios que los descriptos para el húmero y el fémur del ejemplar MACN-Pv RN 821. En toda la corteza el patrón vascular es principalmente plexiforme, no obstante, hay sectores (p.ej. la corteza externa lateral y medial) donde predominan los canales radiales por sobre los longitudinales y circunferenciales. En la corteza externa anterior y posterior los canales vasculares radiales son un componente minoritario y la orientación vascular es principalmente circunferencial y longitudinal. Las lagunas de osteocitos son abundantes y de forma redonda o irregular. No se observa la presencia de canaliculi. Se visualizan delgados manojos de fibras de Sharpey en el sector subperiosteal con orientación levemente oblicua respecto al borde externo del tejido. La corteza media también posee un patrón vascular principalmente plexiforme (Fig. 36C), no obstante, en algunos sectores se vuelve principalmente laminar. El tamaño de los espacios vasculares de las osteonas primarias es reducido respecto a las osteonas primarias de la corteza externa. La corteza interna presenta, además de canales primarios con patrón vascular de tipo plexiforme, grandes cavidades de reabsorción y osteonas secundarias de tipo I. Estas últimas poseen una escasa cantidad de tejido lamelar, lo que resulta en amplios espacios vasculares. No se reconocen marcas de crecimiento en la corteza. En la cavidad medular se observan fragmentos de trabéculas. Las mismas están formadas por tejido lamelar, localizado en la superficie que recubre el espacio intertrabecular, y por matriz entretejida en el área central de la trabécula (Fig. 36D). Además en algunas de las trabéculas es posible distinguir osteonas primarias con escaso desarrollo de tejido lamelar.

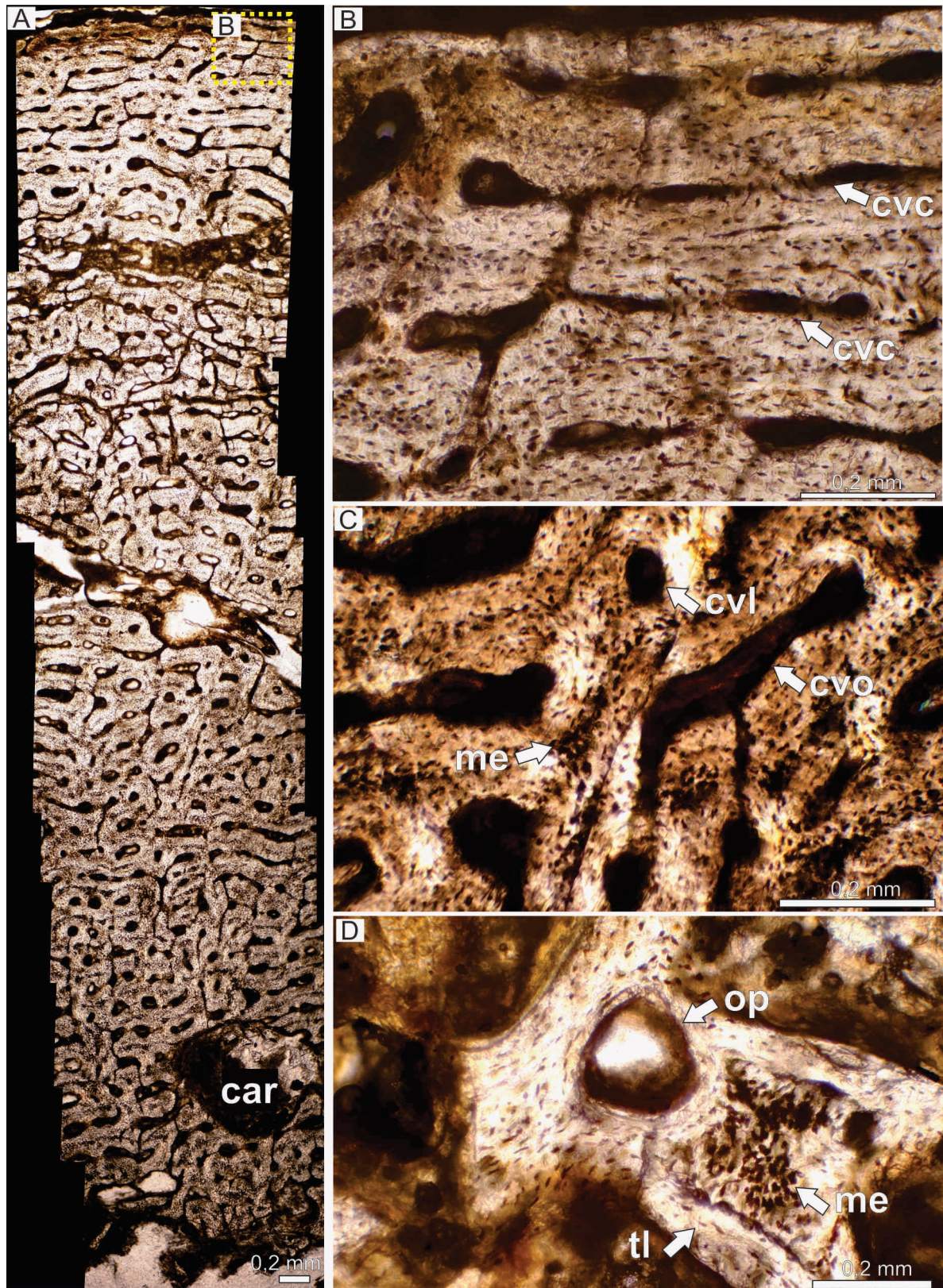


Figura 36. Histología ósea de fémur de *Bonatitan reigi* MACN-Pv RN 1061. A) tejido cortical de la región anterior. B) corteza externa en donde se aprecian canales vasculares circunferenciales (recuadro marcado en A). C) corteza media exhibiendo canales vasculares inmersos en una matriz de tipo entretejida (recuadro marcado en A). D) región medular en donde se reconocen fragmentos de tejido trabecular compuestas por matriz entretejida y tejido lamelar. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas:

car: cavidad de reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvo: canal vascular oblicuo, me: matriz entretejida, op: osteona primaria, tl: tejido lamelar.

4.1.1.7. *Aeolosaurus* sp.

Las muestras provienen de dos elementos apendiculares (fémur y húmero), ambos pertenecientes a individuos diferentes. Estos materiales fueron asignados a *Aeolosaurus* sp. por Salgado y Coria (1993).

Húmero MPCA-Pv 27176

La sección proviene de una muestra parcial obtenida de la región anterior del húmero derecho. Aunque el estado de preservación general es óptimo, en ciertos sectores la microestructura toma una coloración oscura como resultado de la diagénesis, dificultando su correcta caracterización.

La arquitectura del tejido a ojo desnudo consiste fundamentalmente de hueso compacto y de espículas óseas que delimitan espacios intertrabeculares en la región medular. La corteza externa se encuentra casi totalmente remodelada, exhibiendo osteonas secundarias de primera y segunda generación (Fig. 37A). En la región subperiosteal de la corteza externa se registra una delgada capa de hueso primario (Fig. 37B). La matriz ósea es entretejida y la misma presenta osteonas primarias longitudinales y lagunas de osteocitos de forma irregular y distribución azarosa (Fig. 37C). También en la región subperiosteal se distinguen fibras de Sharpey de orientación perpendicular al margen externo (Fig. 37C). Las osteonas secundarias son de tipo III en toda la corteza. La corteza media también exhibe un elevado grado de remodelación secundaria (Fig. 37D). Algunas osteonas presentan un escaso desarrollo de revestimiento endosteal por lo que muestran amplios espacios vasculares. En muchos sectores de la corteza media se advierten tres generaciones de remodelación secundaria, evidenciado por el solapamiento de las líneas de cemento (Fig. 37E). Además, se reconocen canales de Volkman conectando osteonas secundarias. Respecto a la corteza interna, allí es frecuente identificar osteonas secundarias con amplios espacios vasculares y una delgada capa de tejido lamelar revistiendo el canal vascular (Fig.

37F). Se detectan tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas en la corteza interna. Entre las osteonas secundarias se observan algunas cavidades de reabsorción (Fig. 37F). Las mismas carecen de revestimiento endosteal y el espacio vascular muestra una morfología irregular.

El tejido trabecular de la región medular exhibe osteonas secundarias solapadas (Fig. 37G). Los espacios intertrabeculares poseen forma irregular y se encuentran revestidos internamente por tejido lamelar (Fig. 37G).

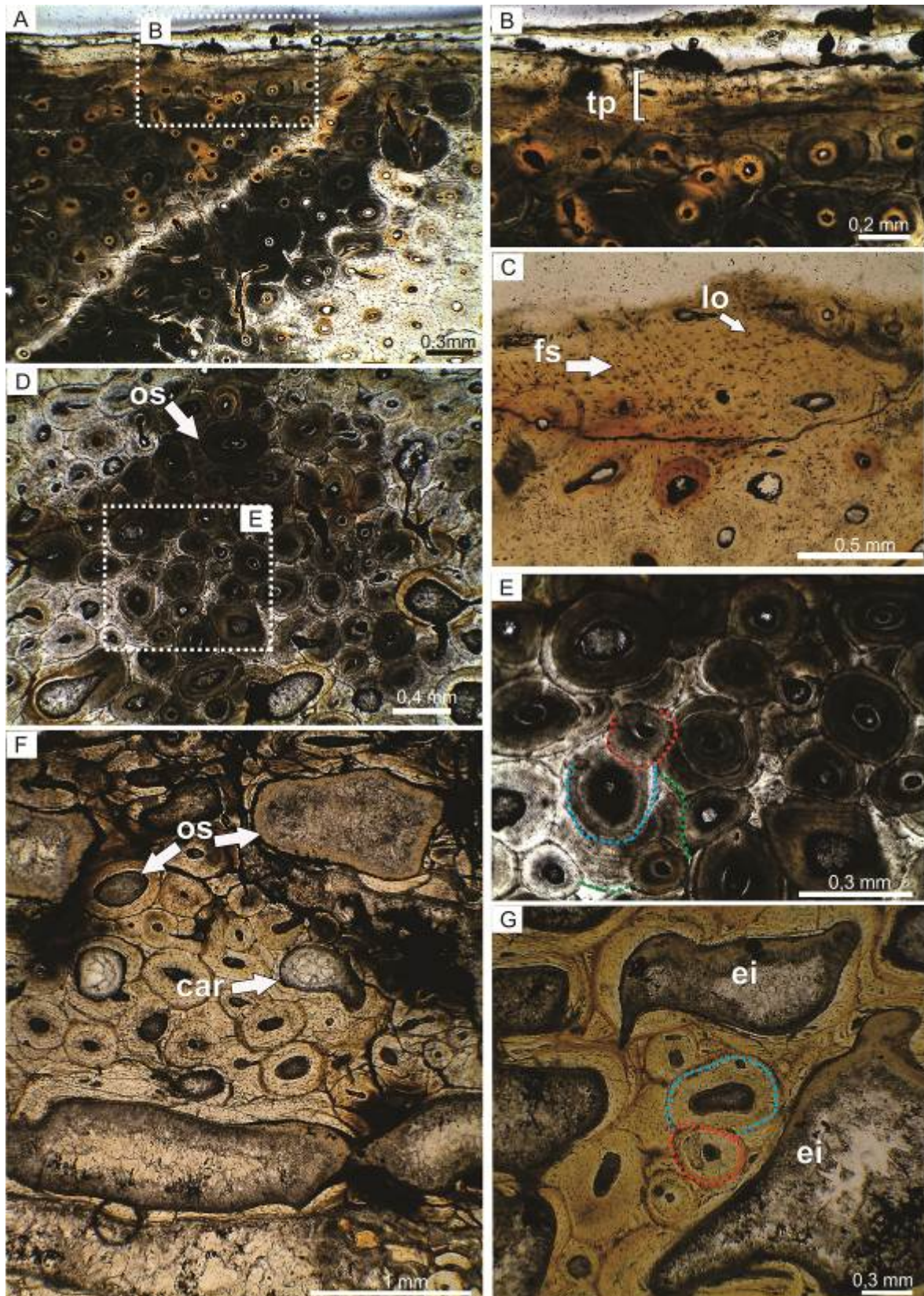


Figura 37. Histología ósea de húmero de *Aeolosaurus* sp. MPCA-Pv 27176. A) corteza compuesta mayormente por tejido haversiano. B) región subperiosteal mostrando un tejido primario fibrolamelar con vascularización longitudinal (recuadro marcado en A). C) detalle de región subperiosteal donde se aprecian fibras de Sharpey. D) corteza media mostrando un tejido haversiano que contiene osteonas secundarias con capas

gruesas y delgadas de tejido lamelar endosteal. E) detalle de la corteza media mostrando tres ciclos diferentes de remodelado secundario (recuadro marcado en D). F) corteza interna que contiene osteonas secundarias de amplios espacios vasculares y cavidades de reabsorción. G) hueso esponjoso donde se aprecia tejido trabecular secundario con dos osteonas secundarias solapadas. Las líneas punteadas indican el contorno de la línea cementante. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, ei: espacio intertrabecular, fs: fibras de Sharpey, lo: laguna de osteocito, os: osteona secundaria, tp: tejido primario.

Fémur MPCA-Pv 27177

Los cortes delgados provienen de dos fragmentos parciales, correspondientes a la porción anterior y posterior del fémur izquierdo. Ambas secciones muestran una histología similar, por lo que se describe a continuación el tejido óseo de la sección anterior marcando las diferencias con el presente en la sección posterior.

La muestra incluye una corteza compacta y restos de tejido esponjoso de la región medular. La corteza externa está conformada mayormente por tejido secundario denso con osteonas monorefringentes bajo luz polarizada lo que denota que se trata de osteonas tipo III (lamelas cuyas fibras colágenas se disponen en paralelo al eje de la osteona) (Fig. 38A). Mientras que la porción externa de la corteza anterior exhibe osteonas secundarias de primera y segunda generación, en la corteza posterior se visualizan osteonas de hasta tercera generación. La región subperiosteal presenta una delgada capa de matriz primaria de tipo entretejida que contiene grandes lagunas de osteocitos dispersas (Fig. 38B) y canales vasculares organizados en osteonas primarias. Las lagunas de osteocitos son claramente visibles, tienen formas irregulares o estrelladas, y en muchas de ellas es posible observar el desarrollo de cortos canaliculi impartiendo en forma radial. En cuanto a la corteza media, ésta se encuentra intensamente remodelada formando un tejido haversiano denso (Fig. 38C). En este tejido, se observan tres generaciones de osteonas secundarias solapadas. Los canales secundarios muestran espacios vasculares de forma principalmente circular y se encuentran interconectados por canales de Volkman (Fig. 38D). Por su parte, en la corteza interna las osteonas secundarias exhiben amplios espacios vasculares, debido a la delgada capa de tejido lamelar que reviste internamente los canales (Fig. 38E). Dichos espacios vasculares presentan una morfología ovalada, longitudinal o irregular (Fig. 38F). Se reconocen dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas en la corteza interna. También en la corteza interna es frecuente observar cavidades de

reabsorción dispersas. No se identifican marcas de crecimiento ni fibras de Sharpey en ningún sector de la corteza. La región medular contiene trabéculas cuyos espacios intertrabeculares tienen forma elíptica y se encuentran revestidos internamente por tejido lamelar (Fig. 38G). Este tejido contiene lagunas de osteocitos de forma ovalada y se organizan siguiendo la distribución de las lamelas. En algunas trabéculas se aprecian osteonas secundarias dispersas.

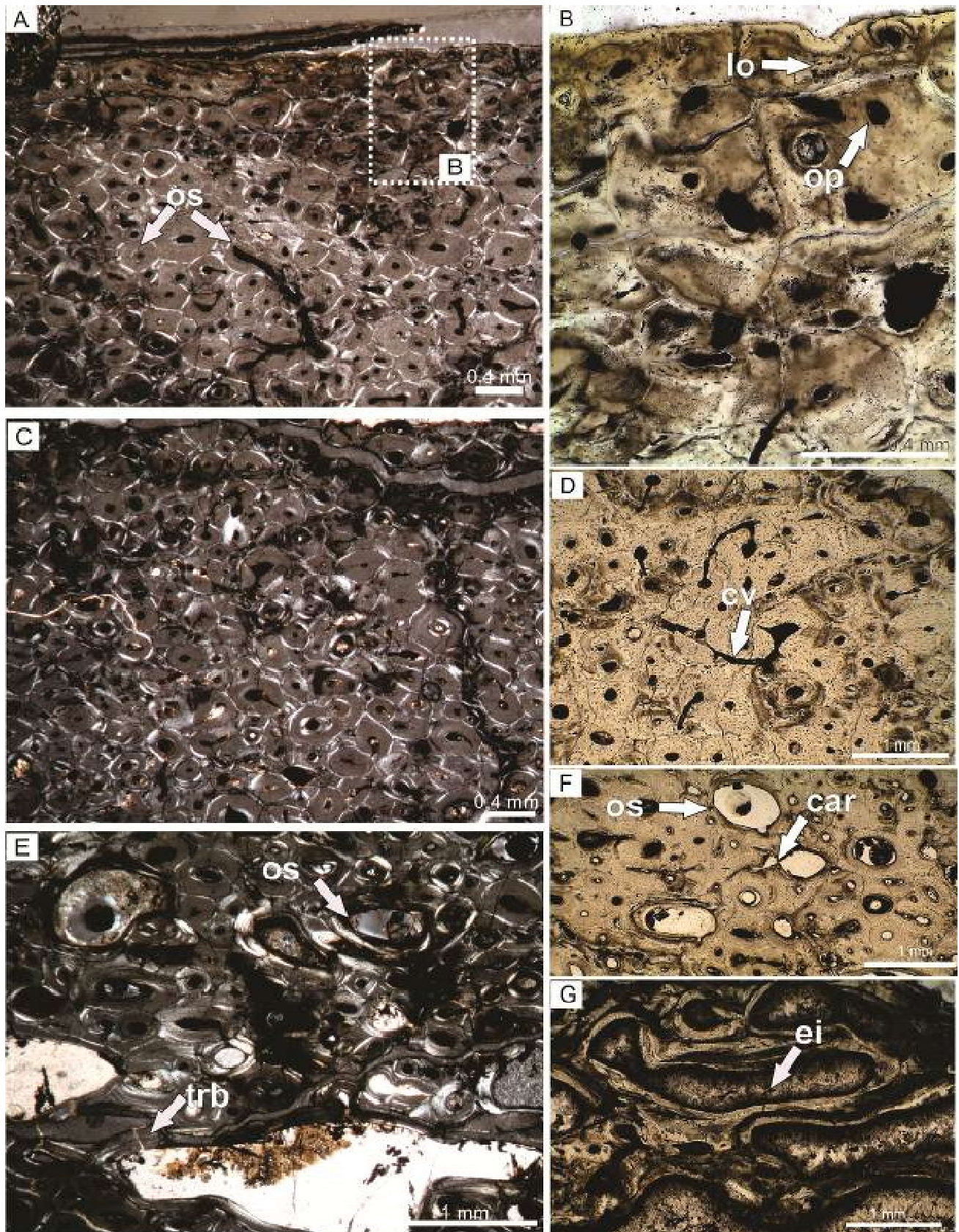


Figura 38. Histología ósea de fémur de *Aeolosaurus* sp. MPCA-Pv 27177. A) corteza externa compuesta por un tejido haversiano denso. B) detalle de región subperiosteal mostrando lagunas de osteocitos subcirculares y osteonas primarias (recuadro marcado en A). C) corteza media altamente remodelada. D) corteza media mostrando canales de

Volkman. E) corteza interna remodelada donde se aprecia la transición hacia la región medular. F) corteza interna mostrando cavidades de reabsorción. G) tejido esponjoso. Imágenes A,C,E con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cv: canal de Volkman, ei: espacio intertrabecular, lo: laguna de osteocito, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, trb: trabécula.

4.1.1.8. *Rinconsaurus caudamirus*

Las secciones delgadas provienen de cortes parciales obtenidos de huesos apendiculares (un húmero y dos fémures). Estos elementos pertenecen al menos a tres individuos asignados a estadios ontogenéticos juveniles y adultos, y forman parte del material paratipo (Calvo y González Riga, 2003).

Húmero MAU-Pv-RS 47

Se cuenta con dos secciones delgadas obtenidas de fragmentos parciales del húmero izquierdo, las cuales comprenden el sector anterior y posterior de la diáfisis. Ambas secciones sólo preservan tejido cortical. Los parámetros microestructurales de la corteza anterior y posterior son similares, por lo que se opta por describir la sección posterior por ser la muestra con mejor estado de preservación.

La corteza se compone principalmente de tejido secundario y una menor proporción de tejido primario. La corteza externa exhibe una moderada cantidad de osteonas secundarias (Fig. 39A). Las mismas están inmersas en una matriz pseudolamelar. Las lagunas de osteocitos son difíciles de visualizar por el pobre estado de preservación, no obstante, muchas de ellas se distinguen por su morfología ovalada. También en la corteza externa se detectan osteonas primarias circunferenciales y longitudinales que exhiben mayormente espacios vasculares estrechos, y fibras de Sharpey que emergen del sector subperiosteal y llegan hasta la corteza media. Se contabilizan al menos tres LCD en la corteza externa (Fig. 39B). En la corteza media (Fig. 39C) e interna (Fig. 39E) las osteonas secundarias conforman un tejido haversiano. El número de solapamientos de las osteonas secundarias es dos en la corteza externa y tres en la corteza media e interna (Fig. 39D,F). Hacia la parte más profunda de la corteza interna, las osteonas secundarias tienen espacios vasculares más amplios y se

aprecian algunas cavidades de reabsorción. No se distingue con claridad el tipo de osteona secundaria pero posiblemente se tratan de osteonas tipo I.

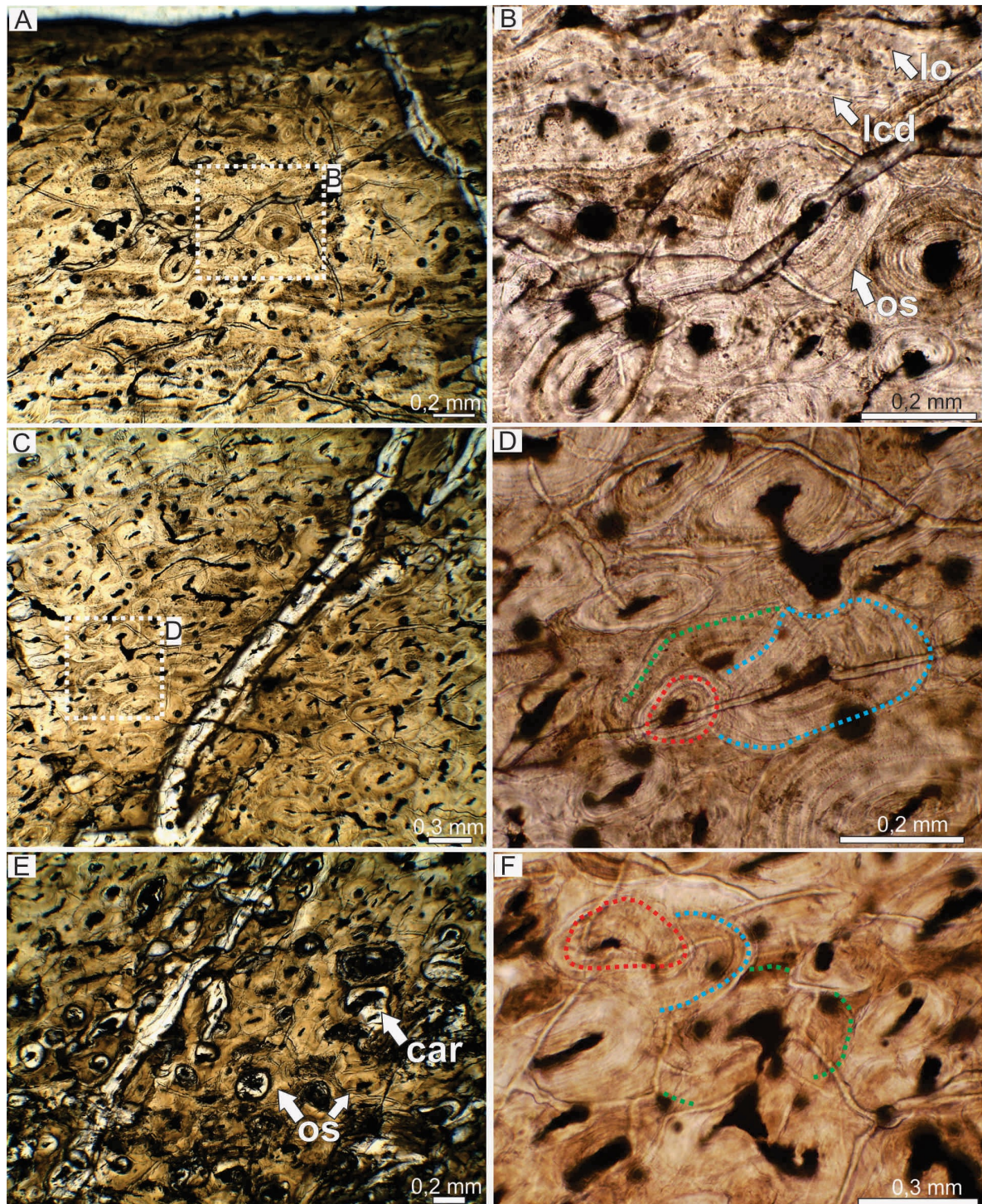


Figura 39. Histología ósea de húmero de *Rinconsaurus caudamirus* MAU-Pv-RS 47. A) corteza externa en donde se observa tejido haversiano predominante. B) detalle de la corteza externa en donde se aprecia una posible LCD (recuadro marcado en A). C) corteza media exhibiendo tejido haversiano. D) detalle de la corteza media en donde se registran tres generaciones de osteonas solapadas (recuadro marcado en C). E) corteza

interna compuesta por tejido haversiano y cavidades de reabsorción. F) detalle de la corteza interna en donde se identifican osteonas secundarias de hasta tercera generación. Imágenes A,C,E con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, lcd: línea de crecimiento detenido, lo: laguna de osteocito, os: osteona secundaria.

Fémur MAU-Pv-RS 49

Se cuenta con dos secciones delgadas provenientes de muestras parciales. Las mismas fueron obtenidas del sector anterior y posterior de la diáfisis de un fémur derecho. El tejido óseo muestra un mal estado de preservación y se encuentra bastante fragmentado. La corteza anterior es la que mejor expone su histología por lo que se procede a describir dicho sector, mencionando las diferencias con la corteza posterior cuando corresponda.

El tejido incluye hueso compacto y restos mal preservados de tejido trabecular. Este último no preserva su microestructura por lo que se describe solamente el hueso compacto cortical. La corteza está conformada principalmente por un tejido primario altamente vascularizado. La corteza externa exhibe canales vasculares que se organizan en osteonas primarias mayormente circunferenciales (Fig. 40A,B). Estas osteonas muestran estrechos espacios vasculares y varios ciclos de deposición de tejido endosteal. La escasa matriz ósea es difícil de clasificar por el mal estado de preservación del tejido, no obstante, la misma parece ser de tipo pseudolamelar. Las lagunas de osteocitos son pequeñas, de forma oval y su orientación es bastante ordenada. La región subperiosteal está invadida por delgadas fibras de Sharpey. Se visualizan al menos cuatro marcas de crecimiento en la corteza media y externa, las cuales se corresponden con LCD (Fig. 40C). En la corteza media el tejido fibrolamelar sigue siendo predominante (Fig. 40D-E), aunque se distinguen algunas osteonas secundarias aisladas. La corteza interna por su parte posee una mayor densidad de osteonas secundarias (Fig. 40F). Si bien dichas osteonas no llegan a formar un tejido haversiano denso, dado que aún se detecta matriz pseudolamelar entre los sistemas de Havers, en ciertos sectores se las observa agrupadas. En este último caso se registran osteonas secundarias de primera y segunda generación (Fig. 40G). No se detectan solapamientos de osteonas secundarias en la corteza media. En toda la corteza las osteonas secundarias posiblemente se clasifican como osteonas tipo 1.

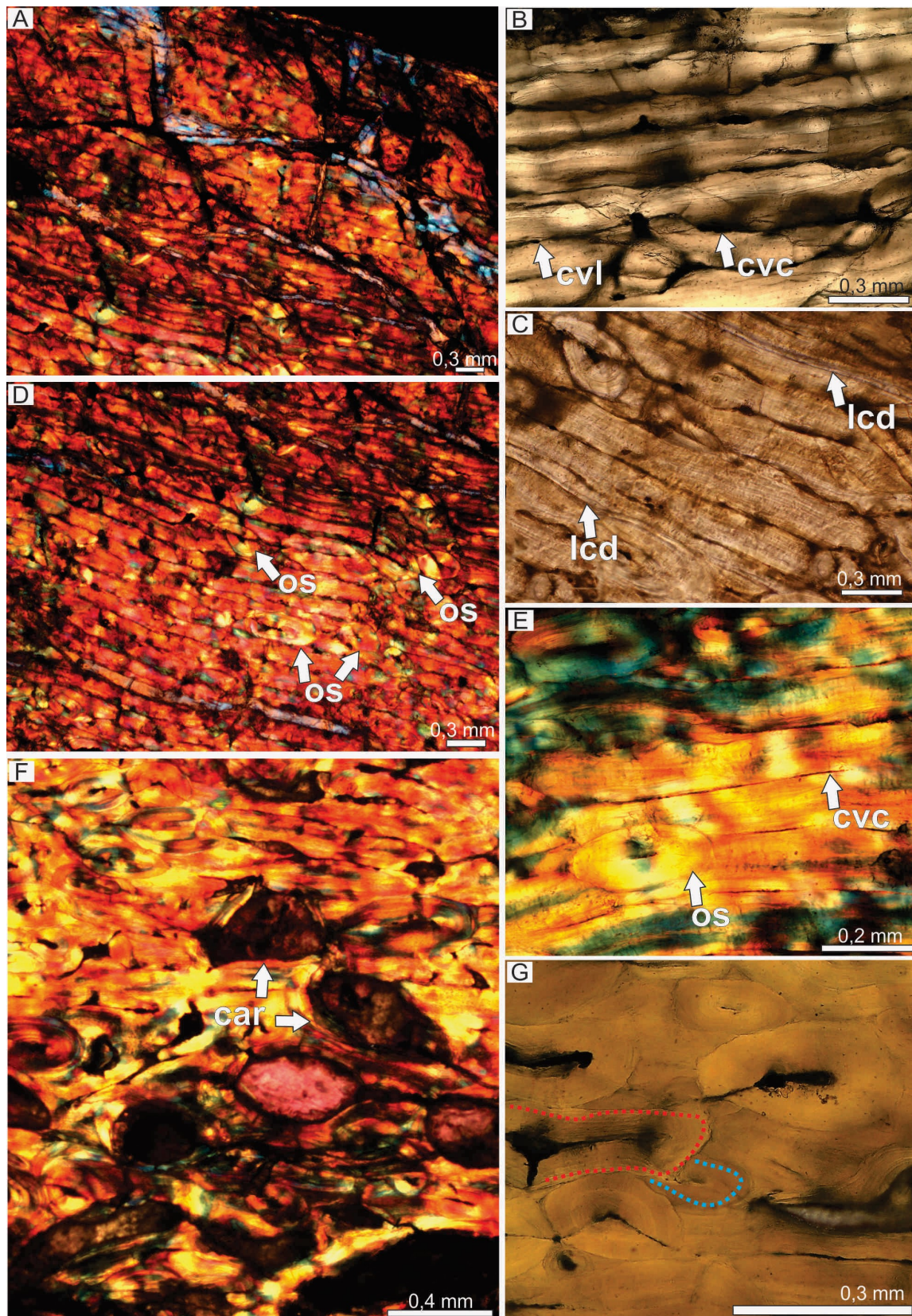


Figura 40. Histología ósea de húmero de *Rinconsaurus caudamirus* MAU-Pv-RS 49. A) corteza externa exhibiendo un tejido primario altamente vascularizado por canales circunferenciales en su mayoría. B) detalle de la corteza externo en donde se aprecian los canales vasculares circunferenciales. C) detalle de la corteza externa en donde se identifican dos LCD. D) corteza media en donde se observan algunas osteonas

secundarias en el tejido primario. E) detalle de la corteza media exhibiendo osteonas primarias y secundarias. F) corteza interna compuesta principalmente por tejido secundario y algunas cavidades de reabsorción. Todas las imágenes con luz polarizada. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, lcd: línea de crecimiento detenido, os: osteona secundaria.

Fémur MAU-Pv-RS 92

La muestra procede de la cara anterior del fémur izquierdo. El tejido óseo está constituido por hueso compacto en la región cortical y restos mal preservados de tejido esponjoso en la región medular. Este último no se incluye en la presente descripción dado que su microestructura no es evidente.

El hueso cortical está formado tanto por tejido secundario como primario, siendo este último menos abundante. La corteza externa exhibe una matriz pseudolamelar birrefringente, la cual se encuentra altamente vascularizada por canales primarios mayormente circunferenciales (Fig. 41A). También se destacan canales vasculares radiales, donde muchos de ellos se unen a los canales circunferenciales. Se identifican osteonas secundarias dispersas. En ciertos sectores de la corteza externa se visualizan dos o tres líneas muy próximas entre sí inmersas en una capa delgada de matriz pseudolamelar y avascular. Dichas líneas se interpretan como componentes de un annulus (Fig. 41B). Se registran dos de estas discontinuidades en la corteza externa. En el sector subperiosteal se observan delgadas y difusas fibras de Sharpey, que se orientan de manera perpendicular al margen externo. La corteza media posee una abundante cantidad de osteonas secundarias, las cuales poseen un aspecto bastante heterogéneo debido a que los espacios vasculares muestran tamaños y formas variables (Fig. 41C). Entre las osteonas secundarias aún es posible distinguir matriz pseudolamelar intersticial (Fig. 41D). Se observan dos generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza media. En la corteza externa y media las osteonas secundarias son de tipo III. La corteza interna se compone de un tejido haversiano denso (Fig. 41E). Las osteonas secundarias se caracterizan por mostrar varias capas de tejido lamelar resultando en estrechos espacios vasculares. Se registran osteonas secundarias de al menos tres generaciones (Fig. 41F). No se puede establecer con certeza el tipo de osteona secundaria en la corteza interna debido a que en dicha región las propiedades ópticas del tejido se ven alteradas por el mal estado de preservación.

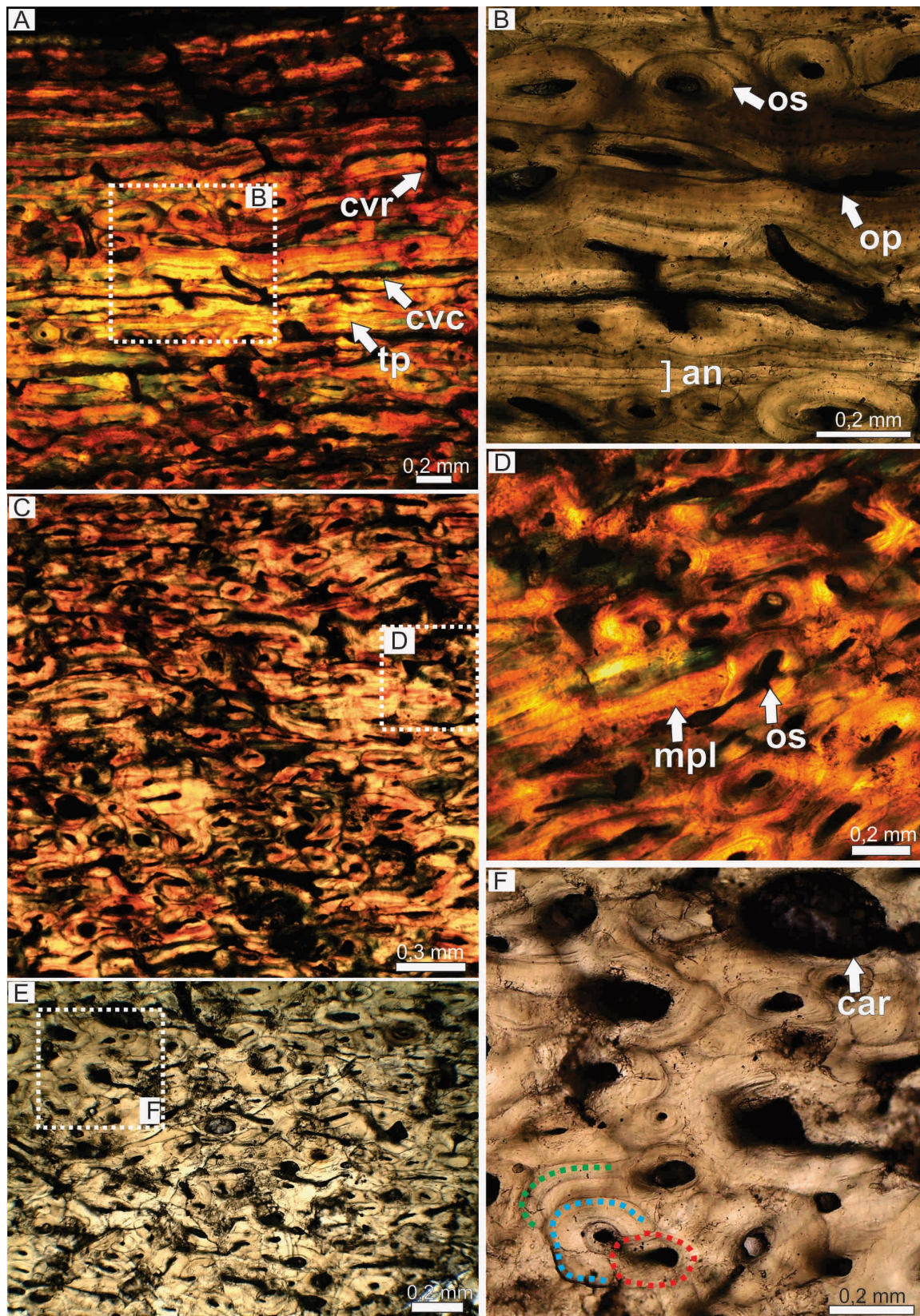


Figura 41. Histología ósea de húmero de *Rinconsaurus caudamirus* MAU-Pv-RS 92. A) corteza externa exhibiendo una matriz de tipo pseudolamelar. B) detalle de la corteza externa en donde se identifica un annulus (recuadro marcado en A). C) corteza media intensamente remodelada. D) detalle de la corteza media en donde se aprecia restos de matriz pseudolamelar (recuadro marcado en C). E) corteza interna compuesta por tejido haversiano. F) detalle de la corteza interna exhibiendo tres generaciones de osteonas

secundarias solapadas (recuadro marcado en E). Imágenes B,F con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: an: annulus, car: cavidad de reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvr: canal vascular radial, mpl: matriz pseudolamelar, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, tp: tejido primario.

4.1.1.9. *Muyelensaurus pecheni*

Los cuatro huesos estilopodiales examinados pertenecen a cuatro individuos diferentes y referidos a este taxón por Calvo et al. (2007). Ninguno de los elementos muestreados (dos húmeros y dos fémures) corresponden al holotipo, el cual está constituido sólo por un basicráneo (Calvo et al., 2007).

Húmero MRS Pv 70

La sección delgada proviene de un fragmento parcialmente completo del húmero izquierdo e incluye tejido óseo de la región anterior, medial y posterior. Microanatómicamente se observa hueso compacto que rodea una cavidad medular rellena con sedimento. La corteza externa de la región anterior está conformada mayormente por tejido secundario (Fig. 42A) el cual exhibe dos generaciones de osteonas solapadas. Las mismas son de tipo III. También se distingue una delgada capa de tejido primario invadido por fibras de Sharpey (Fig. 42B). El tejido primario presenta una matriz entretejida con lagunas de osteocitos de forma irregular y osteonas primarias longitudinales y circunferenciales. La matriz exhibe tenues líneas paralelas que le dan un aspecto estratificado a la corteza externa, pero estas líneas se corresponden en realidad con las lamelas del tejido lamelar asociado a las osteonas primarias. Por lo tanto, su correspondencia a marcas de crecimiento puede descartarse. El resto de la corteza está invadida por osteonas secundarias formadas durante diferentes generaciones de remodelación (Fig. 42C,E). Se identifican tres generaciones de osteonas solapadas en la corteza media y dos en la corteza interna (Fig. 42D,F). La porción posterior y medial de la corteza está conformada exclusivamente por tejido secundario. En el mismo, las osteonas se ven relativamente pequeñas y se detectan osteonas de hasta cuarta generación en la corteza posterior. La región medular exhibe un mal estado de preservación, pero en ciertos sectores se advierten restos de hueso esponjoso que contienen fragmentos de trabéculas conformadas por tejido lamelar.

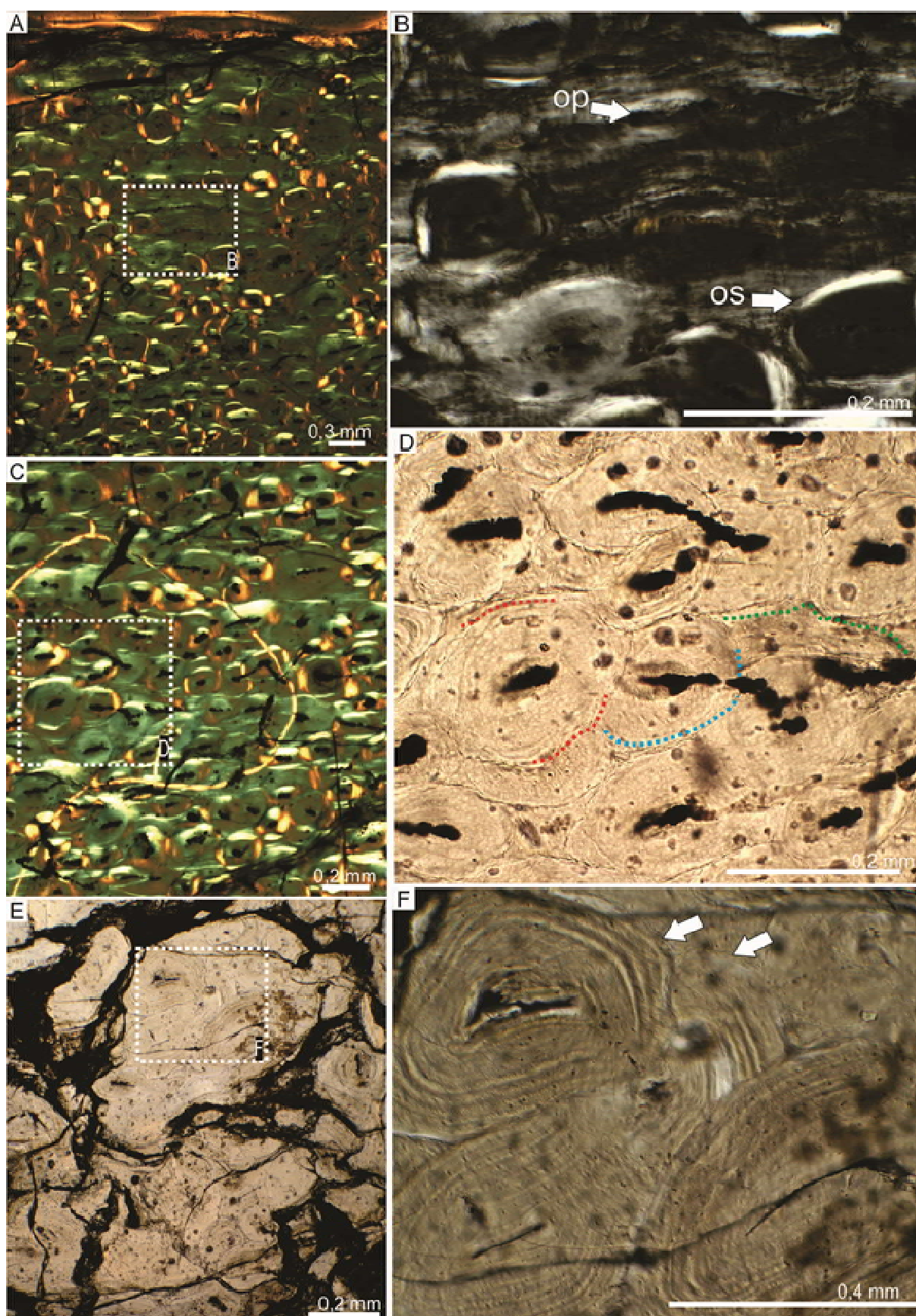


Fig. 42. Histología ósea de húmero de *Muyelensaurus pecheni* MRS Pv 70. A) corteza externa constituida casi totalmente por tejido secundario. B) detalle de la corteza externa donde se identifica una matriz entretejida opacada por fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). C) corteza media altamente remodelada. D) detalle de corteza media mostrando tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas (recuadro marcado en C). La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. E) corteza interna. F) detalle de corteza interna (recuadro marcado en E). Las flechas indican dos osteonas secundarias solapadas. Imágenes A-C con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

Húmero MRS Pv 352

La lámina delgada proviene de una muestra incompleta que contiene tejido óseo de la región anterior, medial y posterior del húmero izquierdo. Se describe a continuación el tejido preservado en la sección anterior señalando las diferencias con las otras regiones.

La muestra se compone de tejido trabecular en su región medular y tejido compacto cortical. La histología de la región cortical es evidente principalmente bajo luz polarizada. El tejido predominante es secundario. En éste se observan osteonas de tipo III. La corteza externa muestra numerosas roturas, pese a esto es posible detectar que dicha región se compone de tejido primario, el cual presenta grupos dispersos de osteonas secundarias (Fig. 43A). En las cercanías del margen subperiosteal se aprecia que el hueso primario es de tipo fibrolamelar, evidenciado por la presencia de pequeñas lagunas de osteocitos de forma subcircular o irregular y de orientación azarosa (Fig. 43B). Los canales vasculares del tejido primario están organizados mayormente en osteonas primarias circunferenciales y longitudinales, las cuales ocasionalmente se contactan con canales orientados de manera oblicua. También en la corteza externa, se advierte un patrón estratificado en las cercanías del margen subperiosteal, principalmente visible en el sector posterior del tejido, vinculado a la presencia de marcas de crecimiento (Fig. 43C). Éstas consisten en al menos cuatro LCD dobles y simples. La corteza media está dominada por osteonas secundarias, aunque en ciertos sectores es posible detectar parches de tejido primario (Fig. 43D). Este tejido contiene matriz entretejida con lagunas de osteocitos dispersas y de contorno irregular. Además, en la matriz entretejida se disponen osteonas primarias mayormente longitudinales (Fig. 43E). Se identifican tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas en la corteza media, las cuales muestran gran desarrollo de revestimiento endosteal y presentan un estrecho espacio vascular de forma subcircular y oval. La corteza interna

se encuentra bastante fragmentada, sin embargo es posible observar un elevado grado de remodelación secundaria (Fig. 43F), en donde se distinguen al menos dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas (Fig. 43G). En la región medular se identifican fragmentos alargados de hueso trabecular entre el sedimento que rellena la cavidad medular. Las trabéculas están constituidas por tejido lamelar.

La histología de la corteza posterior y medial es en general similar a la observada en la corteza anterior, así, la corteza se compone mayormente por un tejido secundario. Sin embargo, se detectan algunas particularidades. La corteza externa de la región medial exhibe un menor grado de remodelación secundaria que el observado en la corteza anterior y posterior. Allí las osteonas secundarias se encuentran dispersas y no muestran solapamiento. Por su parte, en la corteza externa posterior las osteonas secundarias invaden la región subperiosteal y se orientan alineadas y en paralelo al margen superficial externo. En la corteza media e interna se contabilizan al menos tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas. Entre las osteonas secundarias se visualizan pequeñas aéreas donde se distinguen lagunas de osteocitos de forma principalmente irregular, correspondiente a una matriz entretejida.

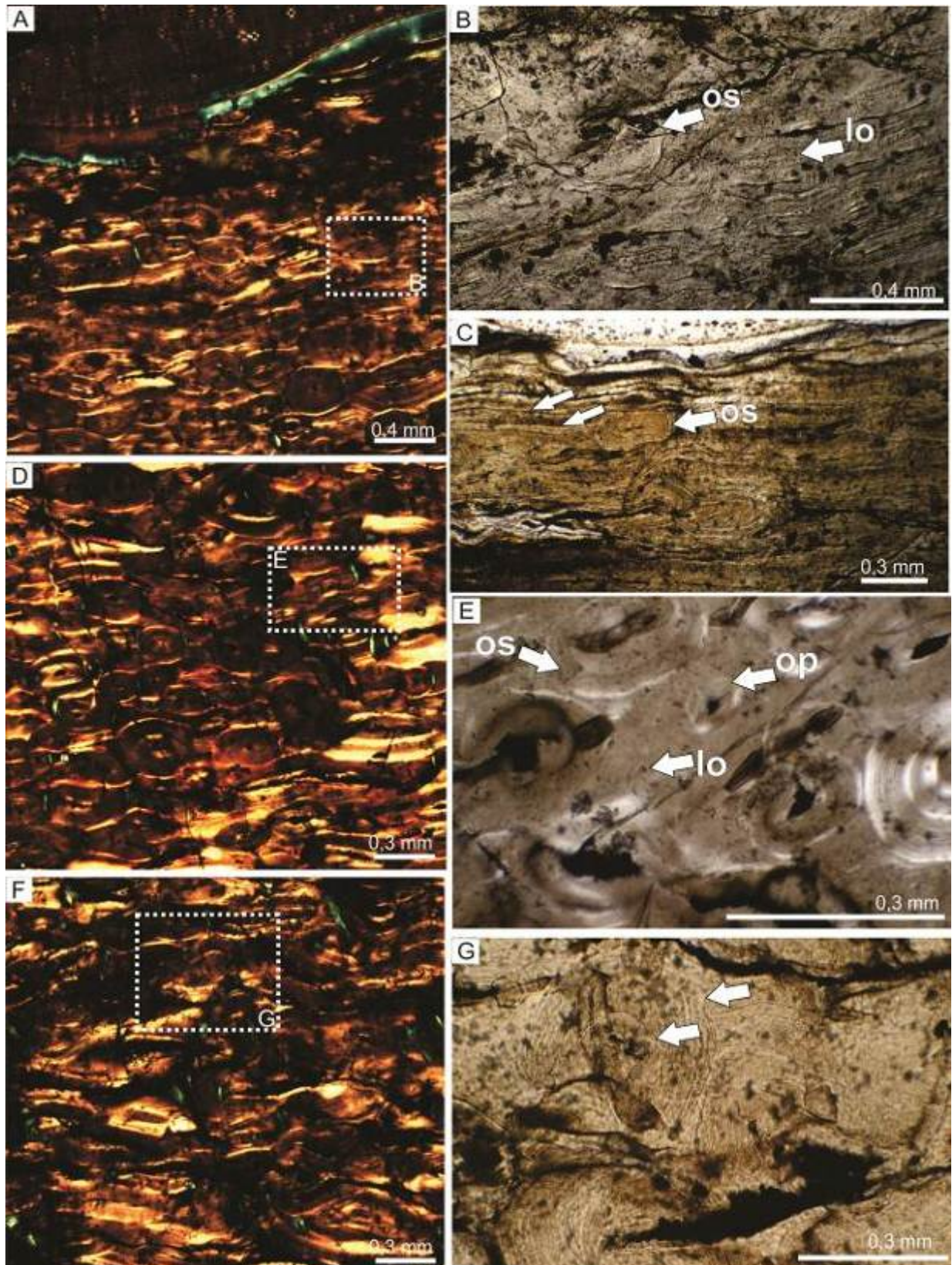


Figura 43. Histología ósea de húmero de *Muyelensaurus pecheni* MRS Pv 352. A) corteza externa mostrando un tejido primario invadido por agrupaciones de osteonas secundarias. B) detalle del tejido primario (recuadro marcado en A). Aunque la preservación del tejido primario no es óptima, las características de las lagunas de osteocitos son compatibles con la presencia de una matriz entretejida. C) corteza externa exhibiendo líneas de crecimiento detenido (flechas). D) corteza media donde además de

abundantes osteonas secundarias se aprecian parches de tejido primario. E) detalle del tejido primario en donde se distinguen lagunas de osteocitos dispersas y osteonas (recuadro marcado en D). F) corteza interna alterada por diagénesis. La misma exhibe remodelación secundaria. G) corteza interna (recuadro marcado en F). Las flechas indican dos osteonas secundarias solapadas. Imágenes B-C,G con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: lo: laguna de osteocito, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

Fémur MRS Pv 89

La lámina delgada incluye tejido óseo de la región anterior y posterior del fémur izquierdo. El tejido presenta varias roturas y el estado de preservación no es bueno. Pese a esto, las características microestructurales son evidentes. Se describe el hueso compacto de la región anterior por ser el que presenta el mejor estado de preservación, marcando las diferencias con la región posterior cuando corresponda.

La corteza está formada por un tejido fibrolamelar con vascularización de orientación circunferencial y longitudinal (Fig.44A,D). En la corteza externa y media se observan líneas tenues y continuas que se corresponden con marcas de crecimiento (Fig.44A). Se contabilizan cuatro LCD. En la corteza externa, las lagunas de osteocitos de la matriz entretejida son relativamente grandes, tienen forma irregular y se encuentran densamente agrupadas entre las osteonas primarias. Estas osteonas exhiben un espacio vascular estrecho debido al grueso revestimiento endosteal que las rodea (Fig.44B). Se reconocen fibras de Sharpey, las cuales se evidencian desde el margen externo cortical hasta la corteza media. La corteza media posee canales vasculares longitudinales, oblicuos y circunferenciales. El revestimiento endosteal de los canales que se encuentran en la corteza media es menor que el presente en la corteza externa, por lo que se distinguen espacios vasculares amplios (Fig.44C). La corteza interna exhibe osteonas secundarias de tipo III distribuidas de manera dispersa (Fig.44D) y cavidades de reabsorción, siendo las osteonas secundarias más abundantes en la corteza interna posterior. Se detectan dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas en la corteza interna (Fig.44E). La región medular se encuentra muy fragmentada, no obstante, es posible observar que la misma contiene hueso trabecular con signos de remodelación secundaria (Fig.44F).

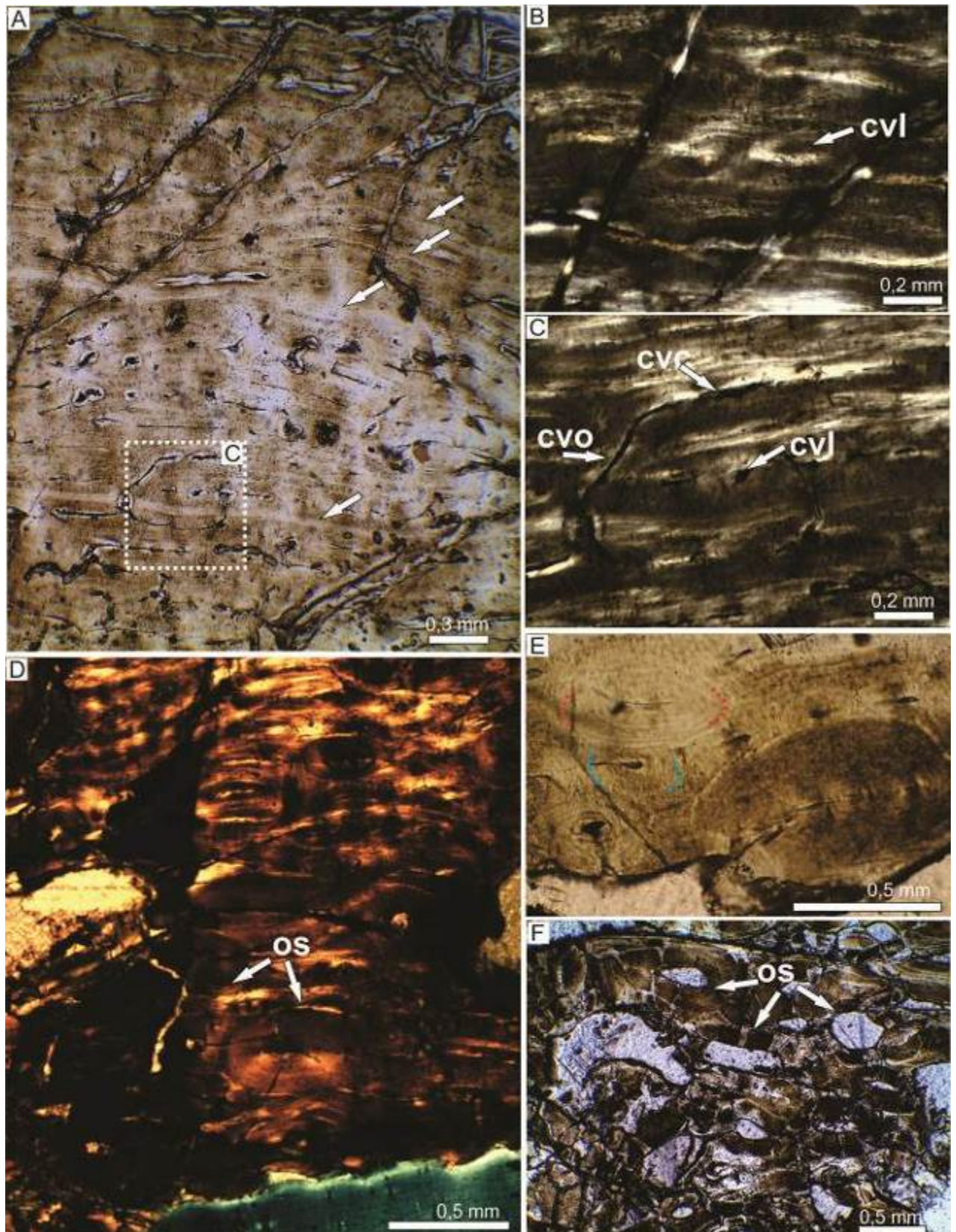


Fig. 44. Histología ósea de fémur de *Muyelensaurus pecheni* MRS Pv 89. A) corteza externa y media mostrando cuatro líneas de crecimiento detenido (flechas). B) detalle de corteza externa exhibiendo canales primarios longitudinales cuyo lumen se encuentra obliterado por un denso desarrollo del tejido lamelar. C) detalle de corteza externa mostrando canales en arreglo longitudinal, circunferencial y oblicuo, todos ellos con

escaso desarrollo de revestimiento endosteal(recuadro marcado en A). D) corteza interna en donde se aprecian osteonas secundarias dispersas. E) detalle de osteonas secundarias solapadas de la corteza interna. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. F) región medular con signos de remodelación secundaria. Imágenes B-D con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: cvc canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, os: osteona secundaria.

Fémur MRS Pv 429

La muestra se compone de dos fragmentos parciales de la región anterior y posterior del fémur derecho. Debido a que la histología de ambas regiones es similar, se describe la sección anterior marcando las diferencias con la sección posterior cuando corresponda.

A bajas magnificaciones se identifica solamente hueso compacto correspondiente a la región cortical. El tejido óseo está constituido en gran parte por tejido primario(Fig.45A,C,E). La corteza externa exhibe una organización vascular de tipo laminar. Las osteonas primarias poseen estrechos espacios vasculares y un delgado revestimiento interno de tejido lamelar (Fig.45B). Las lagunas de osteocitos de la matriz son pequeñas, de contorno irregular y con frecuencia más alargadas que anchas, sin embargo, son menos aplanadas que las lagunas de osteocitos que componen el tejido lamelar asociado a las osteonas primarias. Debido a la morfología de las lagunas de osteocitos se descarta una matriz entretejida. La matriz ósea muestra cierto grado de ordenamiento, aunque no llega a ser lamelar por lo que se clasifica como una matriz pseudolamelar. Gruesos paquetes de fibras de Sharpey se extienden desde la corteza externa hasta la media (Fig.45B). Entre las osteonas primarias de la corteza externa, se observan algunas osteonas secundarias dispersas o agrupadas, las cuales son más frecuentes en la corteza media (Fig.45C). Se identifican dos generaciones de osteonas secundarias en la corteza media. El grado de remodelación de la región media es mayor en la corteza posterior. Los canales primarios de la región cortical media, poseen espacios vasculares mucho más amplios que en la corteza externa. Asimismo, además de canales en arreglo longitudinal y circunferencial, se visualizan algunos canales oblicuos y radiales (Fig.45D). Las osteonas secundarias de la corteza media aparecen aisladas o en grupos, y en muchos casos se las distingue alineadas. Los espacios vasculares de dichas osteonas son más amplios que los que se observa en la corteza

interna. La corteza interna está constituida por un tejido haversiano denso (Fig.45E), el cual muestra dos generaciones de osteonas secundarias (Fig.45F). En todo el tejido cortical las osteonas secundarias son de tipo III.

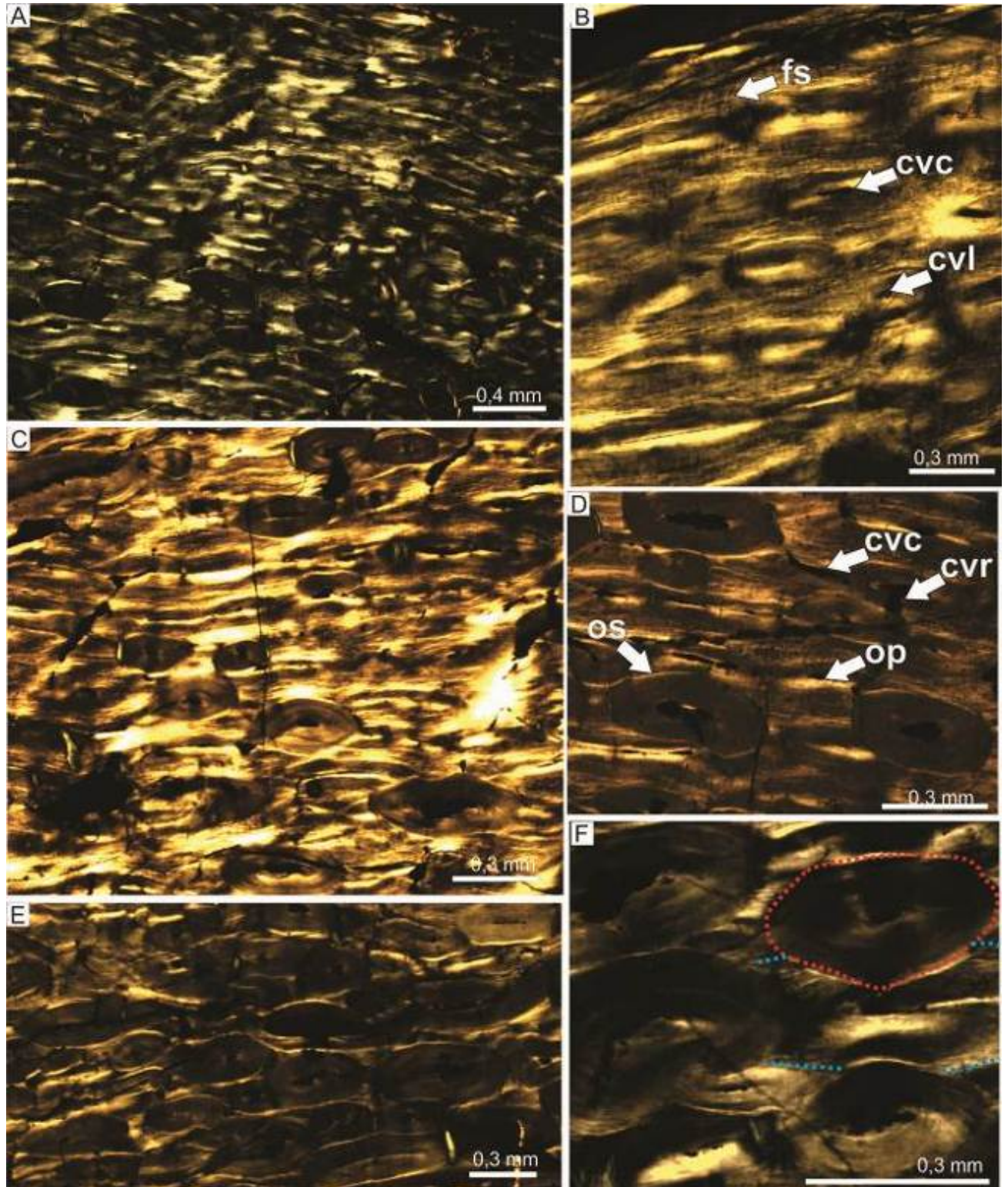


Figura45. Histología ósea de fémur de *Muyelensaurus pecheni* MRS Pv 429. A) corteza externa mostrando tejido fibrolamelar laminar con osteonas secundarias dispersas. B)

detalle de región subperiosteal donde se detectan fibras de Sharpey y canales vasculares. C) corteza media donde se observa tejido primario con osteonas secundarias. D) corteza media compuesta por canales primarios y secundarios. E) corteza interna altamente remodelada. F) detalle de la corteza interna donde se registran dos generaciones de osteonas secundarias solapadas. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. Todas las imágenes con luz polarizada. Abreviaturas: cvc canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, fs: fibras de Sharpey, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

4.1.1.10. *Bonitasaura salgadoi*

Las muestras provienen de elementos óseos axiales (arco hemal y costillas) y apendiculares (húmero, ulna, metacarpiano) del espécimen tipo (Apesteguía, 2004). Una descripción de estas muestras fue efectuada a partir de observaciones realizadas con un microscopio biológico y publicada por Gallina (2012).

Costilla cervical MPCA 460/9

Se cuenta con una sección delgada parcial que procede de la porción distal de una costilla cervical. La sección incluye solamente hueso compacto de la región cortical (Fig. 46A). La histología del hueso compacto consta de un tejido haversiano predominante y de una pequeña cantidad de tejido primario localizado en el sector cortical externo (Fig. 46B). Las osteonas secundarias de la corteza externa exhiben diferentes tamaños y se las observa solapadas. Se registran tres generaciones de osteonas secundarias en el tejido cortical. Además, dichas osteonas poseen varias capas de tejido lamelar, por lo que los espacios vasculares son estrechos en su mayoría. El tejido primario de la región subperiosteal posee características similares al tejido pseudolamelar, por lo que se distinguen lagunas de osteocitos con forma de estrella, las cuales se encuentran densamente agrupadas sin una orientación particular (Fig. 46C). La parte más profunda de la corteza es similar a la antes descrita, es decir que consiste en tejido haversiano, siendo la única diferencia la presencia de cavidades de reabsorción distribuidas de manera dispersa (Fig. 46D). En toda la corteza las osteonas secundarias son de tipo I y III.

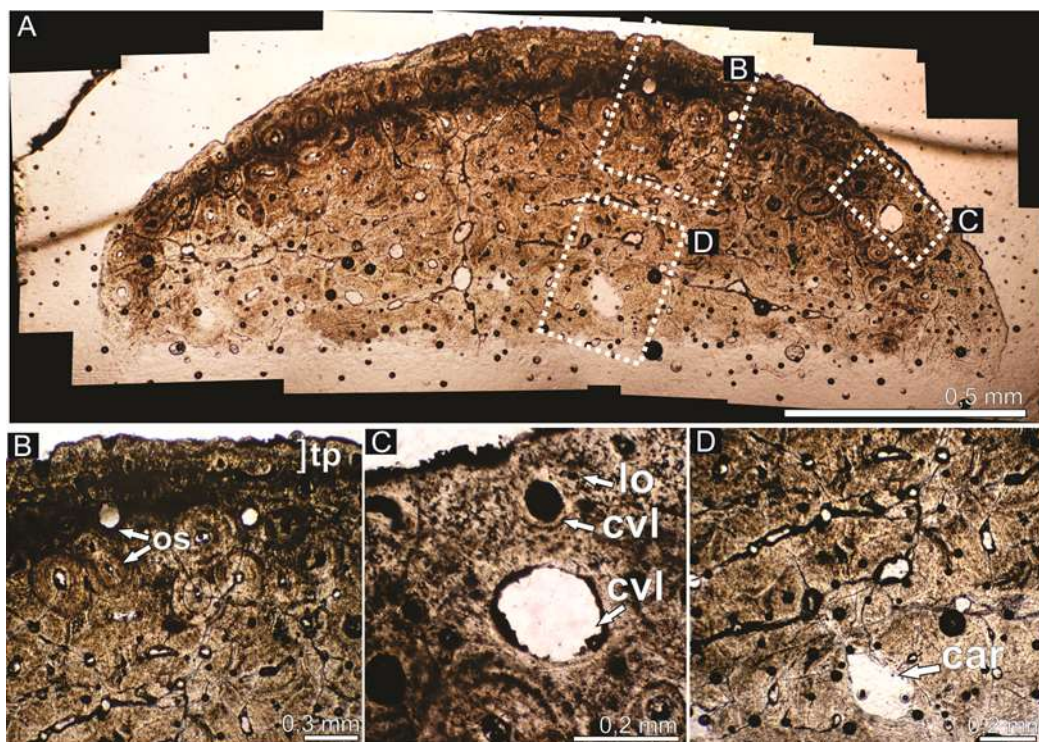


Figura 46. Histología ósea de costilla cervical de *Bonitasaura salgadoi* MPCA 640. A) sección transversal completa. B) región cortical externa mostrando osteonas secundarias y una capa delgada de tejido primario. C) región cortical periférica exhibiendo lagunas de osteocitos de la matriz entretejida. D) corteza interna mostrando osteonas secundarias y una cavidad de reabsorción. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvi: canal vascular longitudinal, lo: laguna de osteocito, op: osteona primaria, tp: tejido primario.

Costillas dorsales MPCA 460/11-13

Las muestras proceden de cortes transversales completos realizados en el sector proximal (MPCA 460/13), medio (MPCA 460/12) y distal (MPCA 460/11) de diferentes costillas dorsales.

La sección delgada MPCA 460/13 (Fig. 47A) corresponde al sector proximal de la costilla. El tejido cortical es principalmente de tipo fibrolamelar, el cual exhibe un bajo grado de reconstrucción secundaria. La corteza externa contiene osteonas primarias principalmente orientadas de forma longitudinal (Fig. 47B), aunque en ciertos sectores se visualizan también canales vasculares circunferenciales. En la superficie subperiosteal se identifican paquetes de fibras de Sharpey dispuestas de manera oblicua o perpendicular al margen externo. También en la corteza externa, se visualizan osteonas secundarias de tipo I distribuidas de manera dispersa. Por el contrario, en la corteza media la presencia de osteonas secundarias es más frecuente (Fig. 47C), no

obstante, aún es posible identificar tejido primario entre ellas. Las osteonas secundarias poseen espacios vasculares amplios o estrechos. La corteza interna, por su parte, exhibe osteonas secundarias (de tipo I) con amplios espacios vasculares que gradualmente dan paso al tejido esponjoso de la región medular (Fig. 47D). El hueso esponjoso ostenta espacios intertrabeculares de forma irregular (Fig. 47E) y trabéculas compuestas por tejido lamelar.

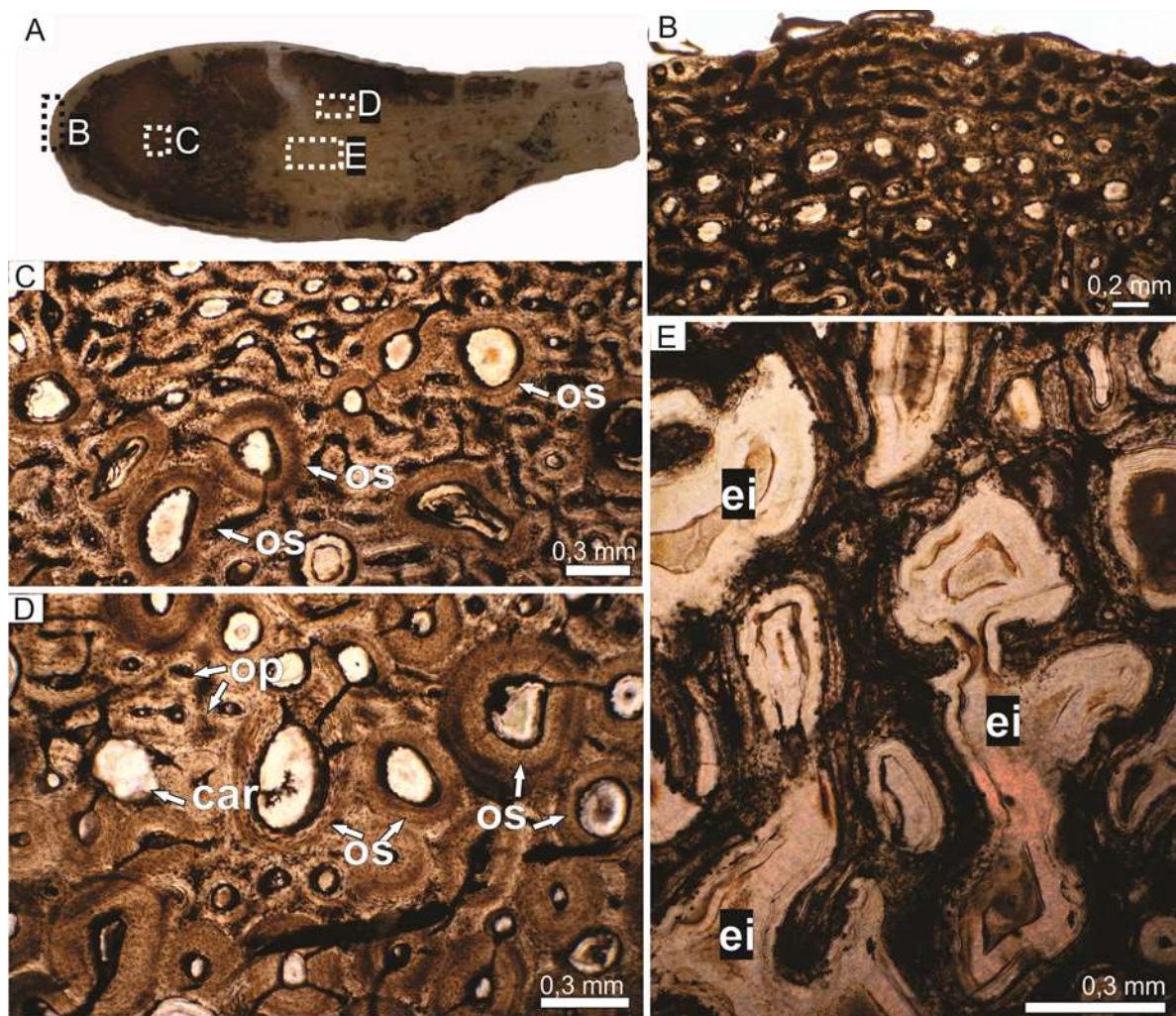


Figura 47. Histología ósea de costilla dorsal de *Bonitasaura salgadoi* MPCA 460. A) sección transversal completa. B) región cortical externa mostrando osteonas primarias. C) corteza media compuesta principalmente por tejido primario y por unas pocas osteonas secundarias. D) corteza interna compuesta mayormente por osteonas secundarias y por unas pocas osteonas primarias. E) hueso esponjoso en donde se aprecian grandes espacios intertrabeculares de forma irregular. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvl: canal vascular longitudinal, lo: laguna de osteocito, op: osteona primaria, tp: tejido primario.

La sección delgada MPCA 460/12 (Fig. 48A) proviene del sector medio de una costilla dorsal. La microanatomía consiste de hueso compacto y esponjoso. El hueso compacto es principalmente de origen primario el cual presenta un moderado grado de reconstrucción secundaria. La corteza externa está altamente vascularizada por osteonas primarias orientadas de manera longitudinal (Fig. 48B) y por unas pocas osteonas secundarias posiblemente de tipo I. La matriz es entretejida y contiene abundantes lagunas de osteocitos de forma irregular o de estrella (Fig. 48C). La cortezas media (Fig. 48D) e interna (Fig. 48E) están invadidas por osteonas secundarias de tipo I, las cuales forman un tejido haversiano. Hacia las proximidades de la región perimedular, las osteonas secundarias incrementan el tamaño de sus espacios vasculares (Fig. 48D). La transición del hueso compacto al esponjoso es abrupta. El hueso esponjoso contiene espacios intertrabeculares de forma subredondeada o irregular (Fig. 48E) y la superficie interna de los mismos están cubiertas por tejido lamelar.

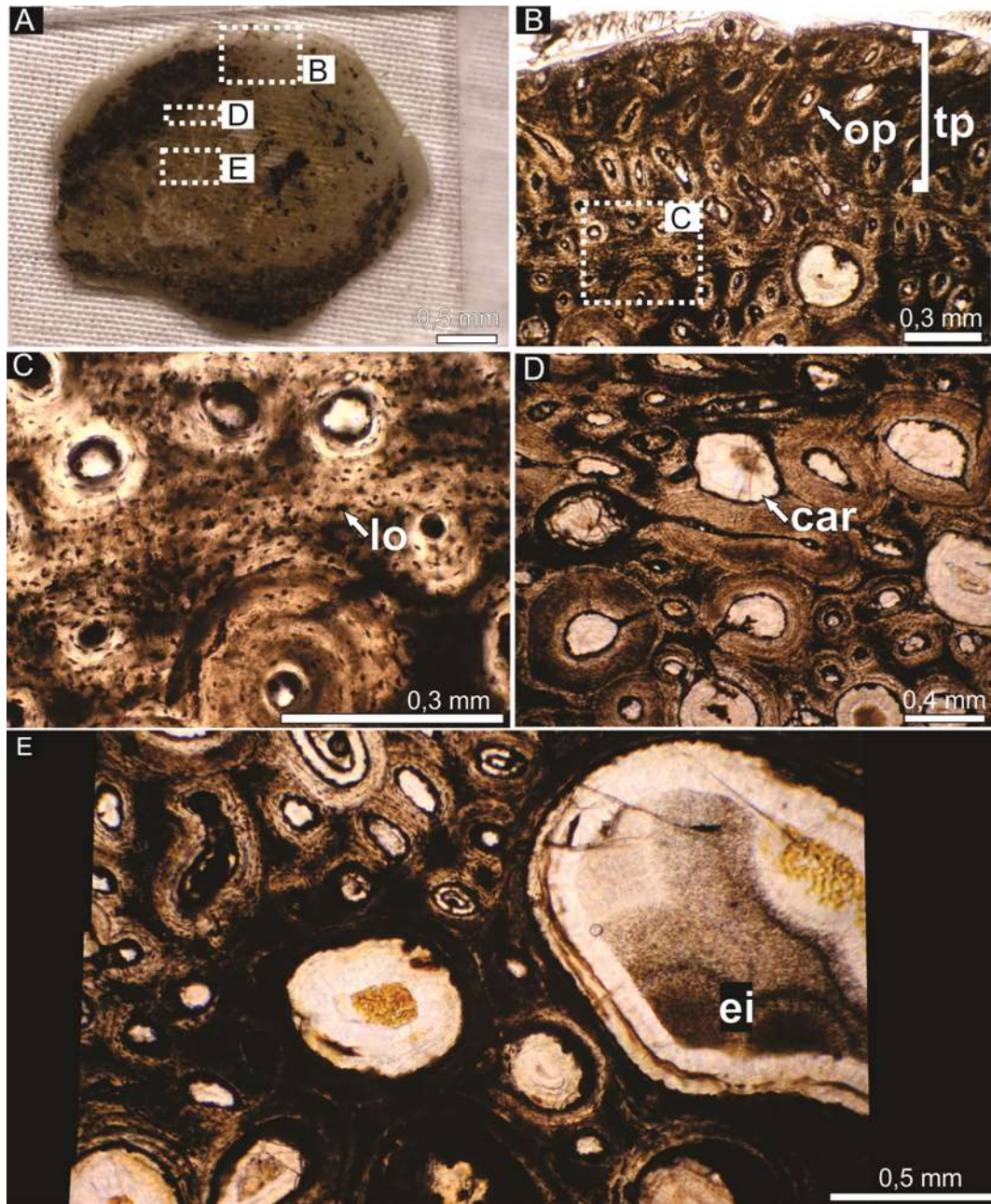


Figura 48. Histología ósea de costilla dorsal de *Bonitasaura salgadoi* MPCA 460. A) sección transversal completa. B) corteza externa mostrando osteonas primarias (recuadro marcado en A). C) detalle de la matriz entretejida donde se aprecian lagunas de osteocitos (recuadro marcado en B). D) corteza media mostrando tejido secundario (recuadro marcado en A). E) región transicional entre la corteza interna y cavidad medular (recuadro marcado en A). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, ei: espacio intertrabecular, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

La sección delgada MPCA 460/11 (Fig. 49A), procede de la porción distal de una costilla dorsal. La microanatomía revela hueso compacto cortical el cual rodea una región medular compuesta de hueso esponjoso. El hueso cortical está conformado

mayormente por tejido secundario, con excepción del sector subperiosteal en donde se visualiza una capa muy fina de hueso primario (Fig.49B). Las osteonas secundarias de la corteza externa conforman un tejido haversiano y son de tipo I. En su mayoría, las osteonas secundarias poseen una capa gruesa de tejido lamelar endosteal. En cuanto al tejido primario, el mismo exhibe canales simples y osteonas primarias de orientación longitudinal (Fig. 49C). La matriz es de tipo entretejida y en ella es posible identificar lagunas de osteocitos de forma globosa, estrellada e irregular. En algunas lagunas de osteocitos es posible observar canaliculi de corta extensión. La corteza media también consta de tejido haversiano y a diferencia de la corteza externa, las osteonas secundarias exhiben espacios vasculares amplios (Fig. 49D). No obstante, en un determinado sector entre la corteza media e interna se advierte una pequeña área con tejido primario. El mismo es de tipo fibrolamelar. Las osteonas secundarias de la corteza media exhiben espacios vasculares amplios que aumentan aún más su diámetro hacia la región perimedular. Se registran dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas en la corteza media. (Fig. 49E). La transición del hueso compacto al esponjoso se distingue claramente por la presencia de grandes espacios intertrabeculares y cavidades de reabsorción (Fig. 49F). La cavidad medular contiene espacios intertrabeculares colapsados y fragmentos de trabéculas compuestas por tejido lamelar (Fig. 49G).

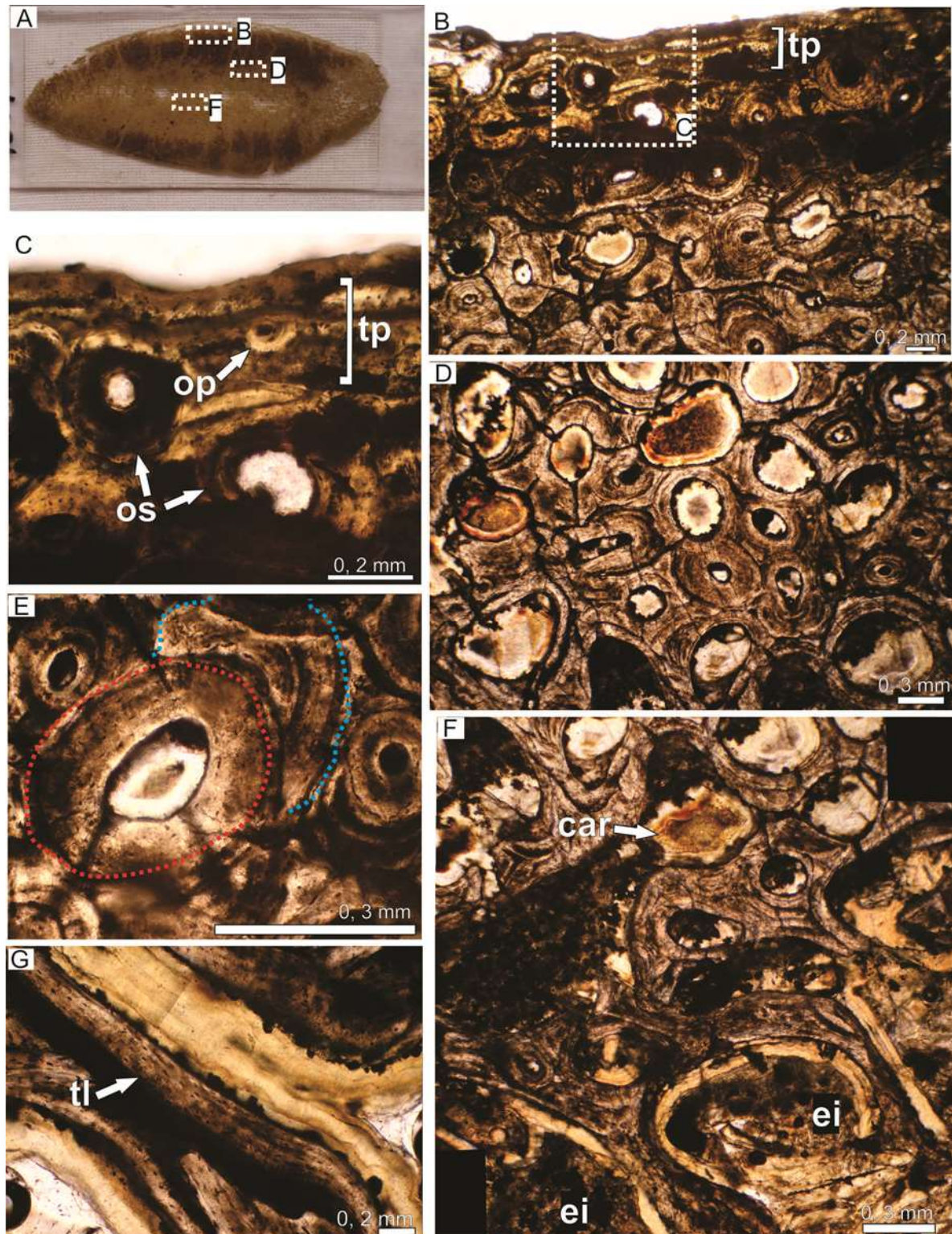


Figura 49. Histología ósea de costilla dorsal de *Bonitasaura salgadoi* MPCA 460. A) sección transversal completa. B) corteza externa mostrando osteonas secundarias y una capa delgada de tejido primario (recuadro marcado en A). C) detalle del tejido primario el cual contiene osteonas primarias (recuadro marcado en B). D) corteza media mostrando tejido secundario (recuadro marcado en A). E) detalle de la corteza media en donde se identifican dos osteonas secundarias solapadas. F) región transicional entre la corteza interna y la cavidad medular. G) fragmento de trabécula del hueso esponjoso. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, ei:

espacio intertrabecular, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar, tp: tejido primario.

Arco hemal MPCA 460-8

La sección delgada procede de una muestra completa obtenida del extremo proximal del arco hemal. A bajas magnificaciones se observa hueso compacto cortical que rodea una región central de hueso esponjoso. La corteza externa es principalmente de origen secundario en donde las osteonas conforman un tejido haversiano denso (Fig. 50A). Algunas osteonas secundarias se las observa invadiendo la superficie subperiosteal. En esta última región, se advierte una capa delgada de tejido fibrolamelar con vascularización mayormente longitudinal. También se identifican unos pocos canales vasculares circunferenciales y radiales. La matriz entretejida exhibe lagunas de osteocitos de forma irregular o de estrella. En el sector cortical externo se aprecia un aspecto estratificado, el cual posiblemente se corresponda con una CCE (Fig. 50B). La misma carece de canales vasculares y está compuesta por tejido lamelar. El tejido secundario de la corteza media exhibe canales vasculares en diferentes grados de desarrollo, observándose osteonas con espacios vasculares tanto amplios como estrechos (Fig. 50C). Se registran tres generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza media (Fig. 50D). En la corteza interna las osteonas poseen, en su mayoría, espacios vasculares amplios (Fig. 50E). Los mismos, gradualmente, dan lugar a los espacios intertrabeculares que tienen forma irregular y que se encuentran conformando el hueso esponjoso (Fig. 50F). Las trabéculas están compuestas por hueso lamelar endosteal y muchas de ellas contienen osteonas secundarias. En toda la corteza las osteonas secundarias son de tipo III.

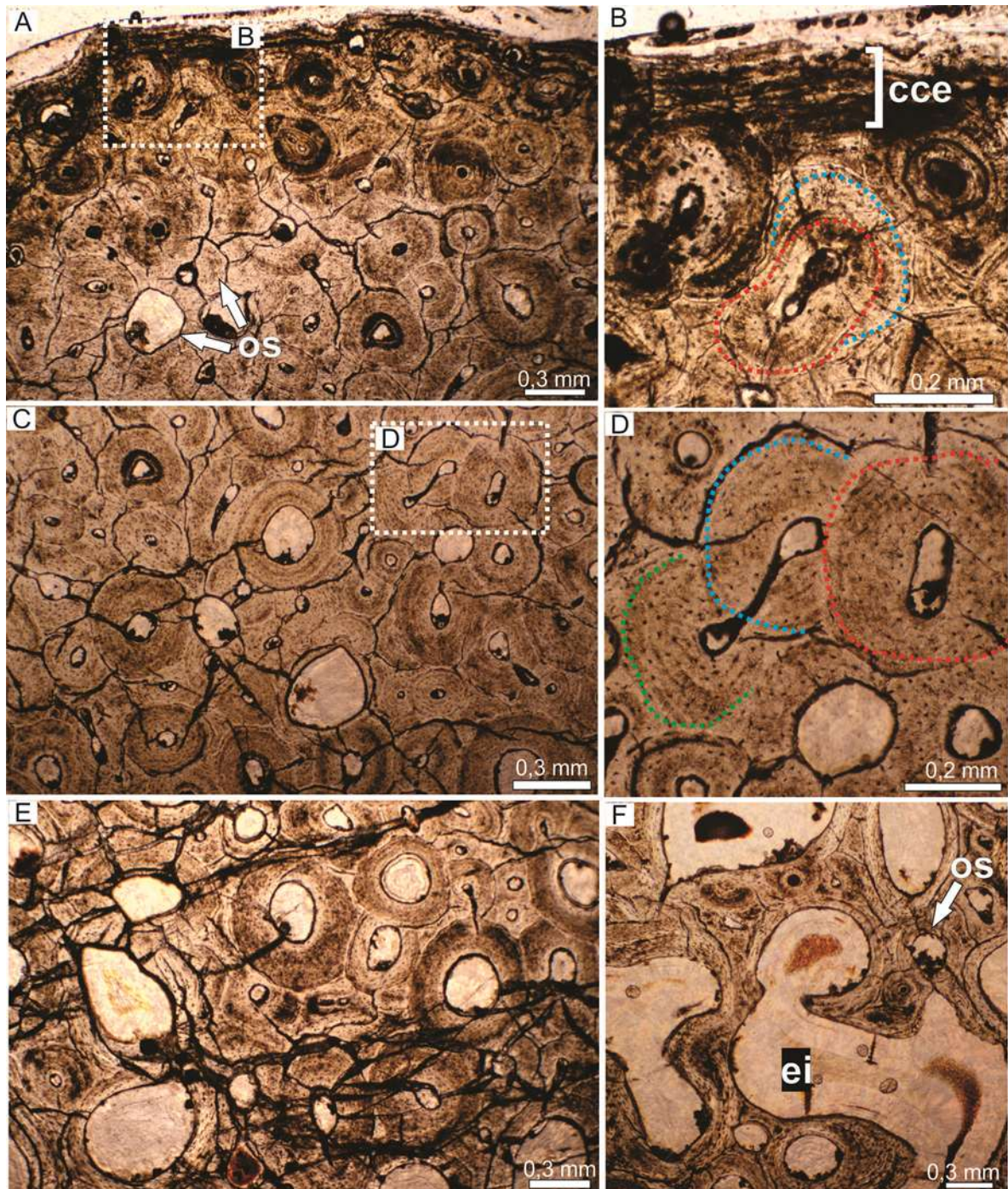


Figura 50. Histología ósea de arco hemal de *Bonitasaura salgadoi* MPCA 460. A) corteza externa constituida mayormente por tejido haversiano. B) detalle del sector subperiosteal donde se aprecia una posible CCE (recuadro marcado en A). C) corteza media exhibiendo tejido secundario. D) detalle de la corteza media en donde se identifican tres osteonas secundarias solapadas (recuadro marcado en C). E) corteza interna exhibiendo osteonas secundarias de amplios espacios vasculares. F) tejido esponjoso mostrando trabéculas donde algunas de ellas contienen restos de osteonas secundarias. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cce: capa circunferencial externa, ei: espacio intertrabecular, os: osteona secundaria.

Húmero MPCA 460-3

La sección delgada procede de una muestra parcial obtenida de la porción posterior del húmero derecho e incluye solamente tejido compacto. La corteza externa está constituida principalmente por tejido fibrolamelar (Fig. 51A). La vascularización es abundante y de tipo plexiforme, con predominancia de canales vasculares orientados de manera longitudinal y circunferencial (Fig. 51B). Las lagunas de osteocitos inmersas en la matriz entretejida son de forma subredondeada o irregular, y no muestran una orientación particular. Se observa una faltante importante de tejido subperiosteal, no obstante, en los sectores preservados se visualizan delgadas fibras de Sharpey. El tejido primario no exhibe interrupciones en su crecimiento. No se visualizan osteonas secundarias en la corteza externa. El grosor de la capa de tejido lamelar que reviste los espacios vasculares de las osteonas primarias, se mantiene homogéneo en la corteza externa y media. La histología de la corteza media es similar a la presente en la corteza externa (Fig. 51C), sin embargo, a diferencia de esta última la corteza media exhibe osteonas secundarias aisladas. Éstas, muestran distintos grados de desarrollo, por lo que se distinguen osteonas secundarias con capas gruesas o delgadas de revestimiento lamelar endosteal. También en la corteza externa se observan líneas de brillo, que separan hileras de osteonas primarias y se caracterizan por mostrar una baja densidad de lagunas de osteocitos (Fig. 51D). La corteza interna también se compone principalmente de tejido fibrolamelar, el cual está invadido por osteonas secundarias y cavidades de reabsorción de amplios espacios vasculares (Fig. 51E). En comparación con las osteonas primarias de la corteza externa y media, en la corteza interna las osteonas primarias muestran una mayor cantidad de tejido lamelar (Fig. 51F). Las osteonas secundarias identificadas en el tejido cortical son de tipo I y III.

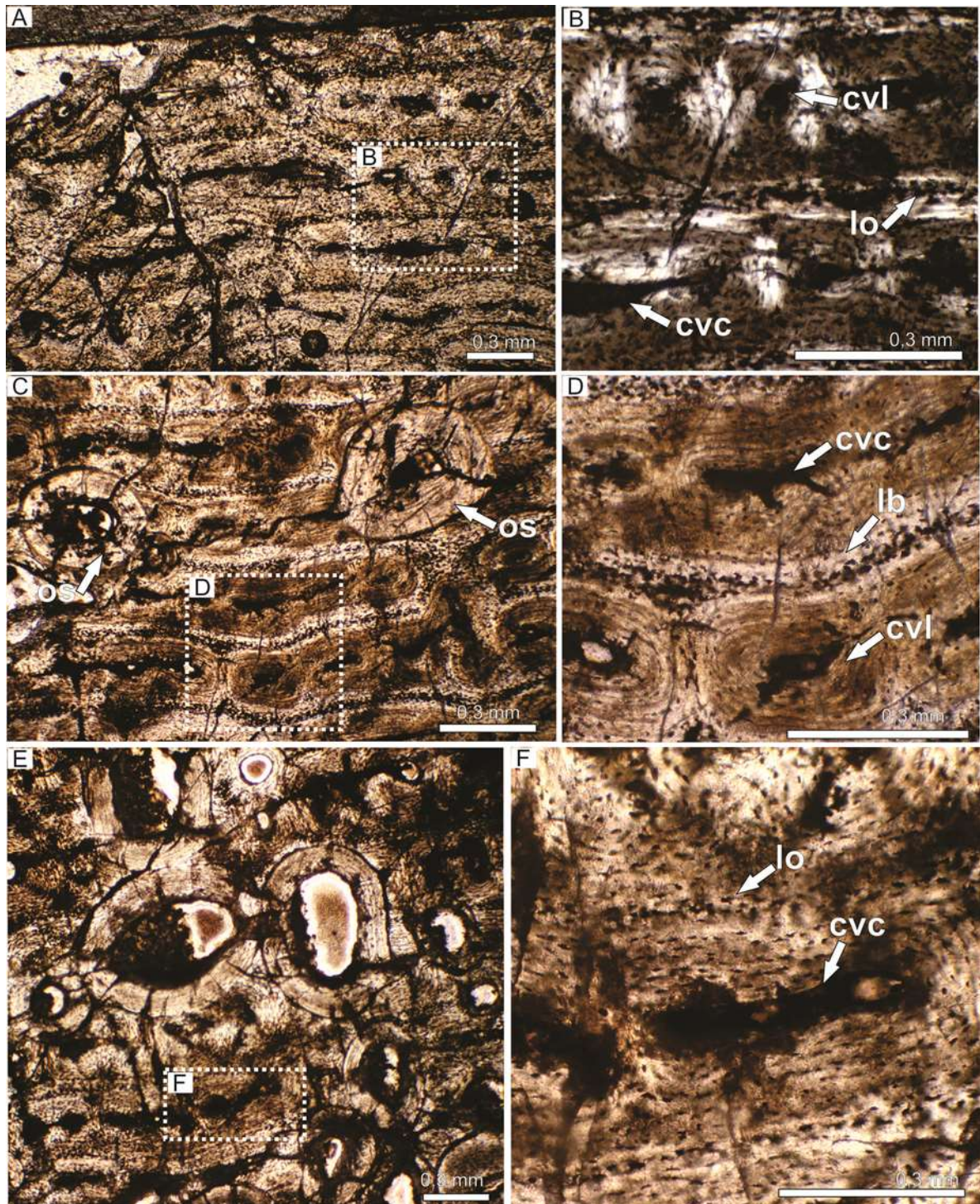


Figura 51. Histología ósea de húmero de *Bonitasaura salgadoi* MPCA 460. A) corteza externa mostrando tejido primario. B) detalle de la corteza externa donde se visualizan canales vasculares longitudinales y circunferenciales (recuadro marcado en A). C) corteza media exhibiendo tejido primario y osteonas secundarias dispersas. D) detalle de la corteza media mostrando una línea de brillo entre los canales vasculares (recuadro marcado en C). E) corteza interna compuesta por tejido primario y por osteonas secundarias. F) detalle de la corteza interna exhibiendo lagunas de osteocitos de la matriz entretejida. Imagen B con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, ei: espacio intertrabecuaar, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar, tp: tejido primario.

Ulna MPCA 460-5

La muestra es incompleta y procede de la porción posterior de la ulna izquierda. La sección delgada solo contiene hueso compacto. La corteza externa se compone principalmente de tejido fibrolamelar (Fig. 52A). El patrón vascular es plexiforme, con predominancia de canales longitudinales y circunferenciales. También se advierten algunas osteonas secundarias distribuidas de manera dispersa en la corteza externa. En la parte más periférica de la corteza, se observan varias líneas muy tenues y paralelas entre sí las cuales se confunden con marcas de crecimiento, pero al observar en detalle se aprecia que las mismas corresponden a lamelas del tejido lamelar asociado a los canales circunferenciales (Fig. 52B). En ciertos sectores de la corteza externa se visualizan empaquetamientos de fibras de Sharpey levemente inclinados respecto a la superficie externa (Fig. 52C). La corteza media (Fig. 52D) e interna (Fig. 52F) están compuestas por tejido haversiano denso. Las osteonas secundarias de ambas regiones se diferencian por el desarrollo de la capa de tejido lamelar que poseen los espacios vasculares, siendo más gruesa en la corteza media y delgada en la interna. Se identifican dos generaciones de osteonas secundarias solapadas tanto en la corteza media como en la interna (Fig. 52E). En la corteza interna los espacios vasculares de las osteonas secundarias son amplios o estrechos (Fig. 52F). Además, dichas osteonas se encuentran solapadas y entre ellas se distinguen amplias cavidades de reabsorción en la corteza interna (Fig. 52G). El número de osteonas secundarias de la corteza interna es de dos. Las osteonas secundarias identificadas en el tejido cortical son de tipo I.

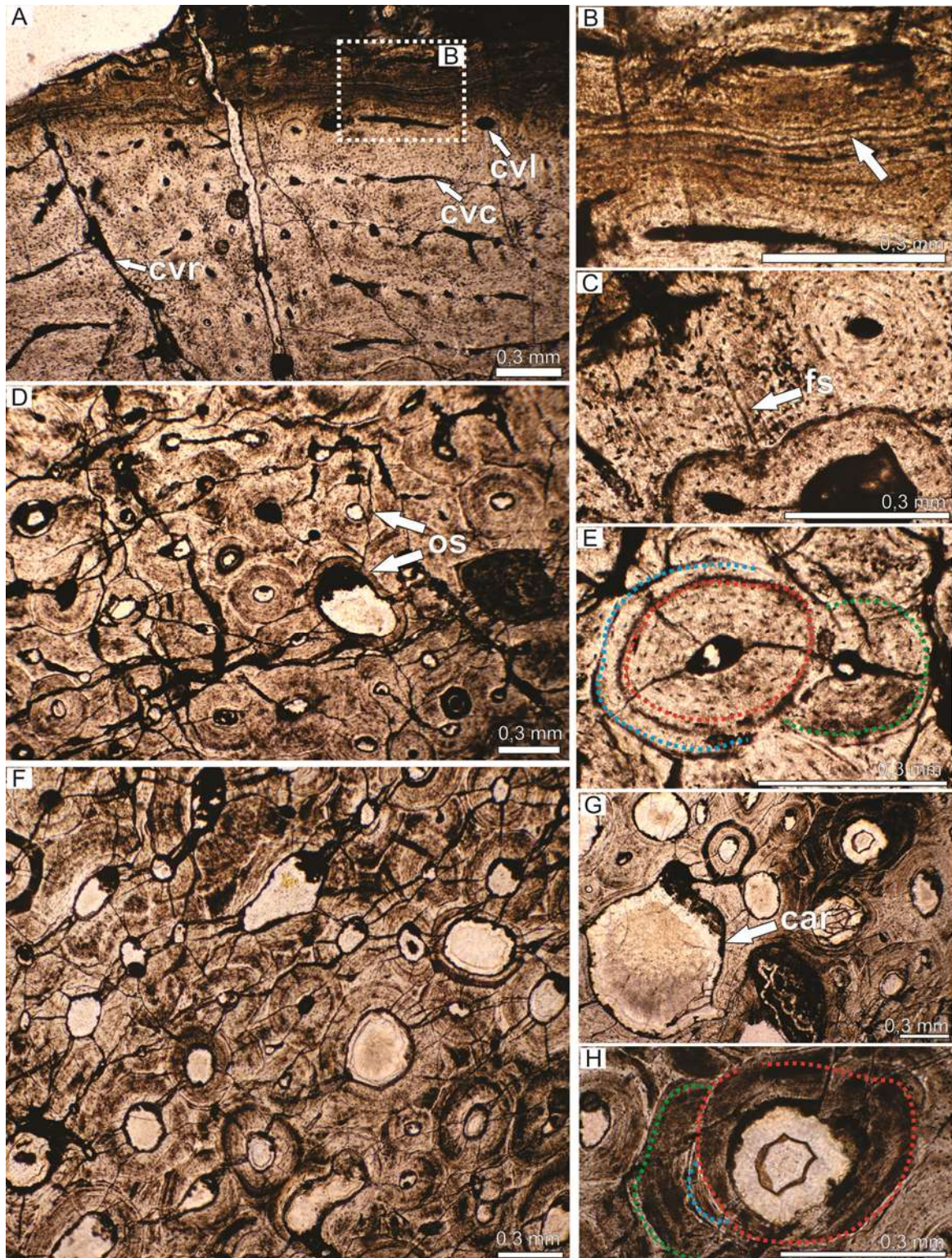


Figura 52. Histología ósea de ulna de *Bonitasaura salgadoi* MPCA 460. A) corteza externa exhibiendo tejido fibrolamelar. B) detalle de la corteza externa mostrando capas del tejido lamelar (flecha) asociado a las osteonas primarias (recuadro marcado en A). C) detalle de la corteza externa en donde se aprecian fibras de Sharpey. D) corteza media mostrando tejido secundario. E) detalle de la corteza media en donde se identifican tres osteonas secundarias solapadas. F) corteza interna exhibiendo tejido secundario. G) detalle de la corteza media mostrando una cavidad de reabsorción. H) dos generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza interna. Todas las

imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, fs: fibras de Sharpey, os: osteona secundaria.

Metacarpiano MPCA 460-6

Se cuenta con una sección transversal completa del metacarpiano. A bajas magnificaciones se observa que la sección incluye hueso esponjoso central, rodeado por una corteza de hueso compacto. La corteza externa está compuesta fundamentalmente por tejido secundario y por una capa delgada de tejido primario fibrolamelar restringido a la superficie subperiosteal (Fig. 53A). En esta última región, se aprecia que el tejido primario posee una abundante cantidad de lagunas de osteocitos de forma redonda o irregular, los cuales carecen de un ordenamiento específico. También en la porción más externa de la corteza se visualiza un posible annuli de hueso lamelar (Fig. 53B). Los canales vasculares del tejido primario se orientan principalmente de forma longitudinal. Las osteonas secundarias tienen espacios vasculares amplios o estrechos, y en muchas regiones de la corteza externa aparecen solapadas. En este sentido, se registran dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas. La región media (Fig. 53C) e interna de la corteza muestran una histología similar. Ambas están compuestas por tejido haversiano denso. En las mencionadas regiones, las osteonas secundarias muestran espacios vasculares de diámetro homogéneo, el cual va incrementado hacia las proximidades de la región perimedular. Se detecta más de una generación de osteonas secundarias en la corteza media. También son frecuentes, tanto en la corteza media como en la interna, la presencia de cavidades de reabsorción (Fig. 53D). Los canales vasculares secundarios detectados en la corteza corresponden a osteonas secundarias de tipo I. El área transicional entre el hueso compacto y el esponjoso es gradual (Fig. 53E), y se caracteriza por la presencia de osteonas secundarias con amplios espacios vasculares y por la presencia de grandes cavidades de reabsorción. El hueso esponjoso exhibe espacios intertrabeculares que se encuentran internamente revestidos por tejido lamelar endosteal

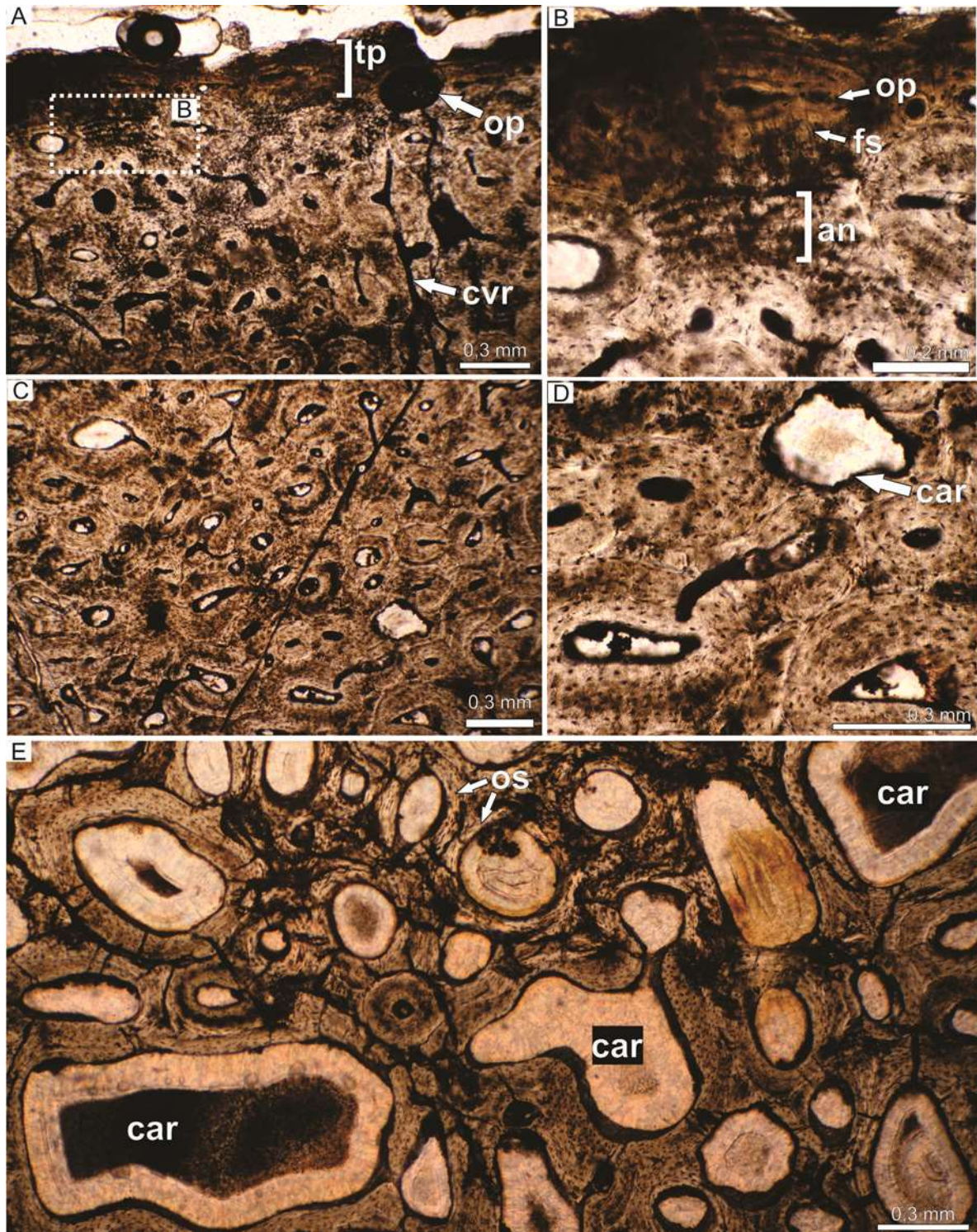


Figura 53. Histología ósea de metacarpiano de *Bonitasaura salgadoi* MPCA 460. A) corteza externa exhibiendo tejido secundario y una capa delgada de tejido primario. B) detalle de la corteza externa mostrando un annuli y fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). C) corteza media constituida por tejido haversiano denso. D) detalle de la corteza media en donde se aprecia una cavidad de reabsorción. E) región transicional desde el hueso compacto al esponjoso en donde se visualizan grandes cavidades de reabsorción. Abreviaturas: an: annuli, car: cavidad de reabsorción, cvr: canal vascular radial, fs: fibras de Sharpey, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, tp: tejido primario.

4.1.1.11. *Pellegrinisaurus powelli*

La muestra proviene de un corte parcial obtenido de un fémur el cual forma parte del material referido (Salgado, 1996).

Fémur MPCA 1500

Se cuenta con dos secciones delgadas correspondientes a la porción anterior y posterior de la diáfisis del fémur derecho. Ambas secciones provienen de muestras parciales. La microestructura ósea presente tanto en la sección anterior como la posterior son similares, por lo que se opta por describir el tejido óseo de la sección anterior.

El tejido óseo exhibe hueso compacto en la región cortical y restos de tejido trabecular en la región medular. El hueso cortical se compone principalmente de tejido primario el cual se encuentra remodelado sobre todo en la porción media e interna de la corteza (Fig. 54A,C,E). La corteza externa exhibe osteonas primarias en arreglo principalmente circunferencial (Fig. 54A), aunque también se observan sectores donde predomina una organización vascular de tipo plexiforme. La matriz presente entre las osteonas es escasa y las lagunas de osteocitos no se visualizan claramente debido al mal estado de preservación del tejido. No obstante, la morfología fusiforme de las lagunas de osteocitos y su orientación bastante uniforme son consistentes con una matriz pseudolamelar. Las osteonas primarias exhiben pocas capas de tejido lamelar endosteal por lo que los espacios vasculares son amplios. También en la corteza externa se detectan osteonas secundarias aisladas y cavidades de reabsorción. La corteza media muestra un mayor grado de remodelación secundaria respecto a la corteza externa (Fig. 54C). Se identifican generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza media (Fig. 54D). Tanto en la corteza externa como en la media son evidentes las marcas de crecimiento. Se contabilizan al menos cuatro líneas tenues correspondientes a LCD (Fig. 54B). La corteza interna está constituida por osteonas secundarias de amplios espacios vasculares (Fig. 54E). En ella se observan osteonas secundarias de hasta tercera generación. También en esta región son frecuentes las cavidades de reabsorción, las

cuales presentan amplios espacios internos. Las osteonas secundarias en toda la corteza son de tipo I. La transición desde el hueso compacto al esponjoso es gradual. Los espacios intertrabeculares del hueso esponjoso están recubiertos por tejido lamelar y el área correspondiente al hueso trabecular exhibe osteonas secundarias (Fig. 54F).

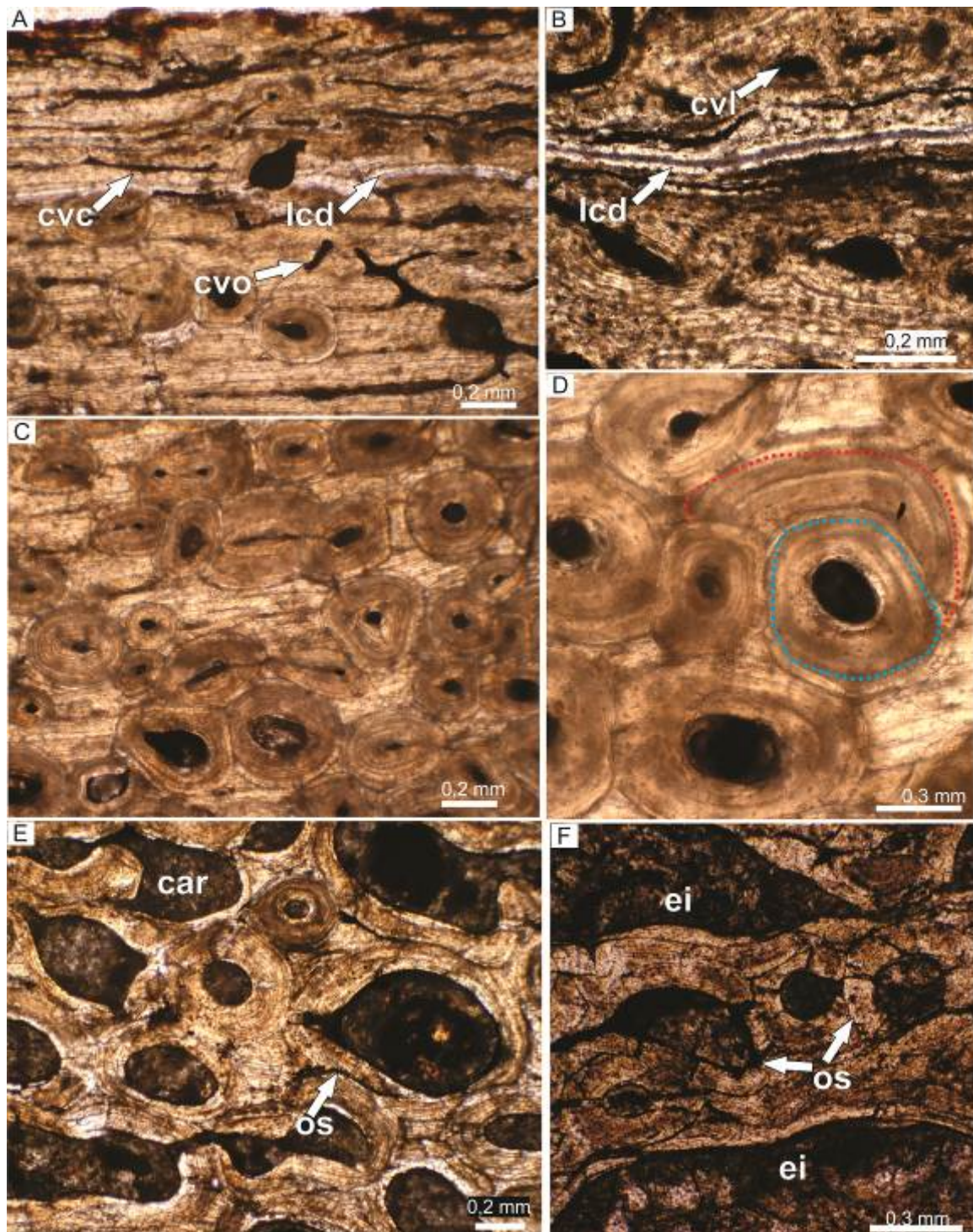


Figura 54. Histología ósea de la porción anterior del fémur de *Pellegrinisaurus powelli* MPCA 1500. A) corteza externa exhibiendo tejido primario con vascularización principalmente laminar. B) detalle de la corteza externa donde se aprecian canales

vasculares longitudinales y una LCD. C) corteza media con un moderado grado de remodelación secundaria. D) detalle de la corteza media mostrando osteonas secundarias de primera y segunda generación. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. E) corteza interna en donde se identifican osteonas secundarias y cavidades de reabsorción. F) región medular mostrando tejido trabecular y espacios intertrabeculares. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvo: canal vascular oblicuo, ei: espacio intertrabecular, lcd: línea de crecimiento detenido, os: osteona secundaria.

La corteza de la sección posterior exhibe una histología particular en su porción más externa. Allí se detecta un tejido altamente poroso, lo que le otorga a dicha región un aspecto semejante al hueso esponjoso (Fig. 55A). La porción más externa de la corteza, de aproximadamente dos milímetros de espesor, muestra una histología similar a la descrita para la corteza externa anterior. En este sentido, se observa un tejido primario con vascularización mayormente circunferencial (Fig. 55B). Por debajo del tejido primario, se visualiza un tejido altamente poroso. Dicha porosidad se debe a la presencia de grandes cavidades las cuales exhiben una delgada capa de revestimiento lamelar interno (Fig. 55A). También se observa en el tejido poroso, osteonas secundarias dispersas y cavidades de reabsorción. La matriz ósea contiene numerosas lagunas de osteocitos de forma globosa o irregular, densamente agrupadas (Fig. 55C) y unas pocas osteonas primarias. La corteza media es similar a la observada en la sección anterior (Fig. 55D). La misma contiene osteonas secundarias dispersas que incrementan su densidad hacia la región medular.

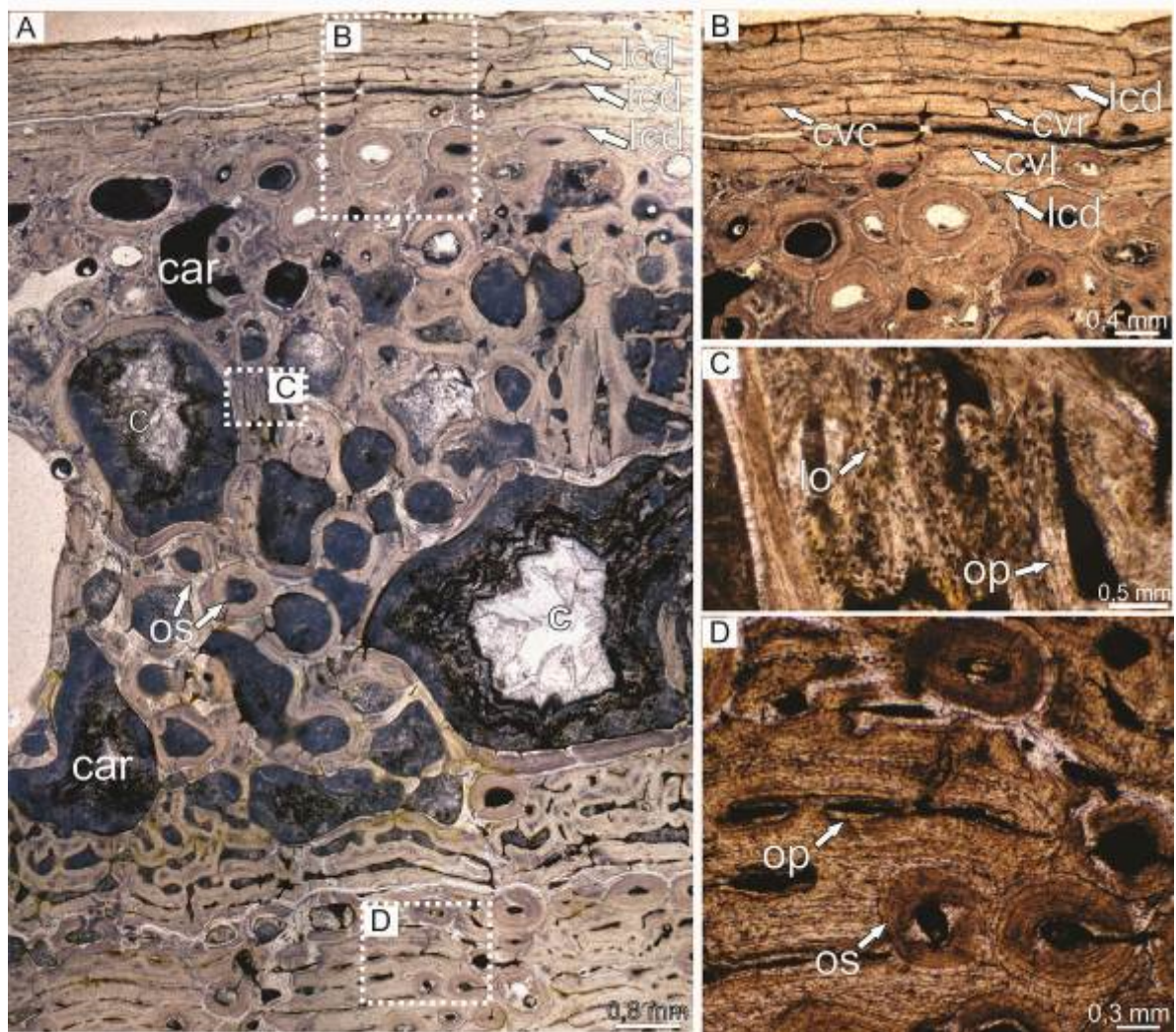


Figura 55. Histología de la porción posterior del fémur de *Pellegrinisaurus powelli* MPCA 1500. A) tejido altamente poroso en la corteza externa. El mismo contiene cavidades recubiertas internamente por tejido lamelar. B) región subperiosteal exhibiendo canales vasculares y líneas de crecimiento detenido (recuadro marcado en A). C) matriz ósea entretejida donde se aprecian lagunas de osteocitos y una osteona primaria (recuadro marcado en A) (recuadro marcado en A). D) detalle de la corteza media exhibiendo osteonas primarias y secundarias (recuadro marcado en A). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: c: cavidad, car: cavidad de reabsorción, lcd: línea de crecimiento detenido, cvc: canal vascular circunferencial, cvi: canal vascular longitudinal, cvi: canal vascular radial, lo: laguna de osteocito, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

4.1.1.12. *Petrobrasaurus puestohernandezi*

Se analiza la histología de una costilla dorsal y una tibia, ambos elementos forman parte del material holotipo y corresponden a un único individuo (Filippi et al., 2011).

Costilla dorsal MAU-Pv 449

Se cuenta con dos cortes transversales completos que proceden de dos sectores diferentes de una costilla dorsal. Los mismos corresponden a la región proximal (MAU-Pv 449/ 226) y media (MAU-Pv 449/ 227) de la costilla. Se describe a continuación el tejido óseo de ambos sectores por separado.

La sección delgada MAU-Pv 449/ 226 proviene de la región proximal de la costilla. A bajas magnificaciones se observa una capa delgada de hueso compacto que encierra al menos tres cavidades neumáticas (Fig. 56A). La corteza se encuentra pobremente preservada por la presencia de fracturas mayormente perpendiculares al margen externo y debido a la coloración oscura que presenta el hueso compacto. La corteza externa contiene osteonas secundarias aisladas y marcas de crecimiento (Fig. 56B). La matriz ósea es escasa y difícil de visualizar pero parece ser de tipo lamelar. Las lagunas de osteocitos son indistinguibles. En el sector subperiosteal se observan líneas a lo largo de la circunferencia del hueso, otorgándole a la corteza un aspecto estratificado (Fig. 56C). Se contabilizan tres LCD y un annulus. Estas marcas de crecimiento inmersas en tejido lamelar avascular son consistentes con las características presentes en una CCE. No se detectan fibras de Sharpey en la corteza.

Desde la corteza media hacia la corteza interna la cantidad de osteonas secundarias se incrementa, de hecho, en la corteza media se identifica un tejido haversiano denso (Fig. 56D). Las osteonas secundarias de la corteza media muestran mayor desarrollo de tejido lamelar endosteal que el presente en las osteonas de la corteza interna. Otra diferencia entre ambas regiones es la presencia de grandes cavidades de reabsorción en la corteza interna. El número de solapamientos entre osteonas secundarias fue de tres tanto en la corteza media como en la corteza interna (Fig. 56E). En el resto de la corteza el hueso compacto está poco desarrollado y se

encuentra muy fragmentado. Pese a esto, puede apreciarse que el tejido secundario ocupa una parte importante del hueso compacto cortical.

Las cavidades internas del tejido se encuentran rellenas con sedimento y su interior está cubierto por tejido lamelar (Fig. 56F). En este último se observan varias líneas de reabsorción correspondientes a diferentes ciclos de deposición del tejido lamelar (Fig. 56G). Además, se identifica en el tejido lamelar mineralizaciones muy tenues que se orientan de manera perpendicular a las lamelas que integran la matriz y que posiblemente se corresponda con tejido pneumosteal.

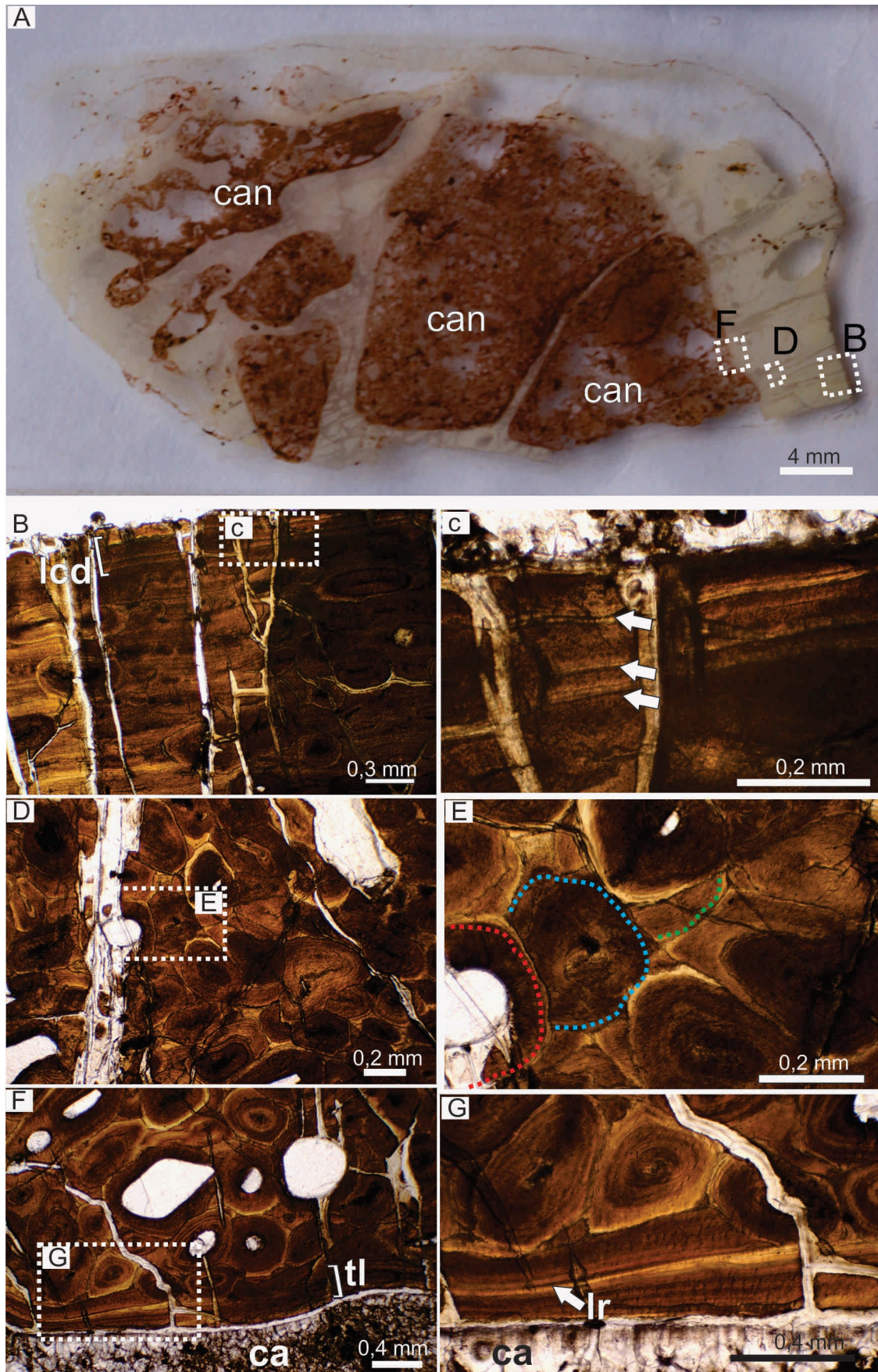


Figura 56. Histología de costilla dorsal de *Petrobrasaurus puestohernandezei* MAU-Pv 449/226. A) sección transversal completa. B) corteza externa exhibiendo osteonas

secundarias dispersas (recuadro marcado en A). C) detalle de la región subperiosteal exhibiendo tres LCD (recuadro marcado en B). D) corteza media en donde se observa tejido haversiano (recuadro marcado en A). E) detalle de la corteza media en donde se identifican tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas (recuadro marcado en D). La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. F) corteza interna en las proximidades de la cavidad neumática. Allí se detecta un tejido lamelar cubriendo la superficie interna de la cavidad (recuadro marcado en A). G) detalle del tejido lamelar (recuadro marcado en F). En este se observan líneas de reabsorción. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: can: cavidad neumática, lr: línea de reabsorción, tl: tejido lamelar.

La sección delgada MAU-Pv 449/227 proviene del sector medio de la costilla. La misma se compone de una cavidad medular rodeada por una corteza de hueso compacto (Fig. 57A). El estado de preservación del tejido óseo no es óptimo. Pese a esto, se observa que el hueso compacto está constituido desde la corteza externa a la interna por tejido haversiano denso (Fig. 57B). En ciertos sectores de la porción periférica de la corteza, se distingue una línea oscura que probablemente se corresponda con una LCD (Fig. 57C). También se identifican unas pocas osteonas primarias. Estas últimas se encuentran inmersas en una matriz ósea, la cual es difícil de clasificar debido a que no se distinguen lagunas de osteocitos y sus propiedades ópticas no permiten reconocer el ordenamiento de las fibras. La corteza media posee osteonas secundarias en un estado avanzado de madurez, evidenciado por la presencia de varias capas de tejido endosteal concéntrico al espacio vascular. También en la corteza media se registran osteonas secundarias de hasta tercera generación (Fig. 57D). La corteza interna, por su parte, posee osteonas secundarias que aumentan el tamaño de sus espacios vasculares hacia la región medular a la vez que adquieren una forma irregular. La transición entre el hueso compacto y el esponjoso es abrupta. El tejido esponjoso de la región medular se encuentra muy deteriorado por lo que se observan fragmentos de trabéculas y unos pocos espacios intertrabeculares (Fig. 57E). Las áreas dentro de las trabéculas están constituidas en su mayoría por tejido lamelar endosteal, aunque también se detectan trabéculas que contienen una matriz posiblemente de tipo entretejida (Fig. 57F). El espacio alrededor de los restos de trabéculas se encuentra rellenos con sedimento.

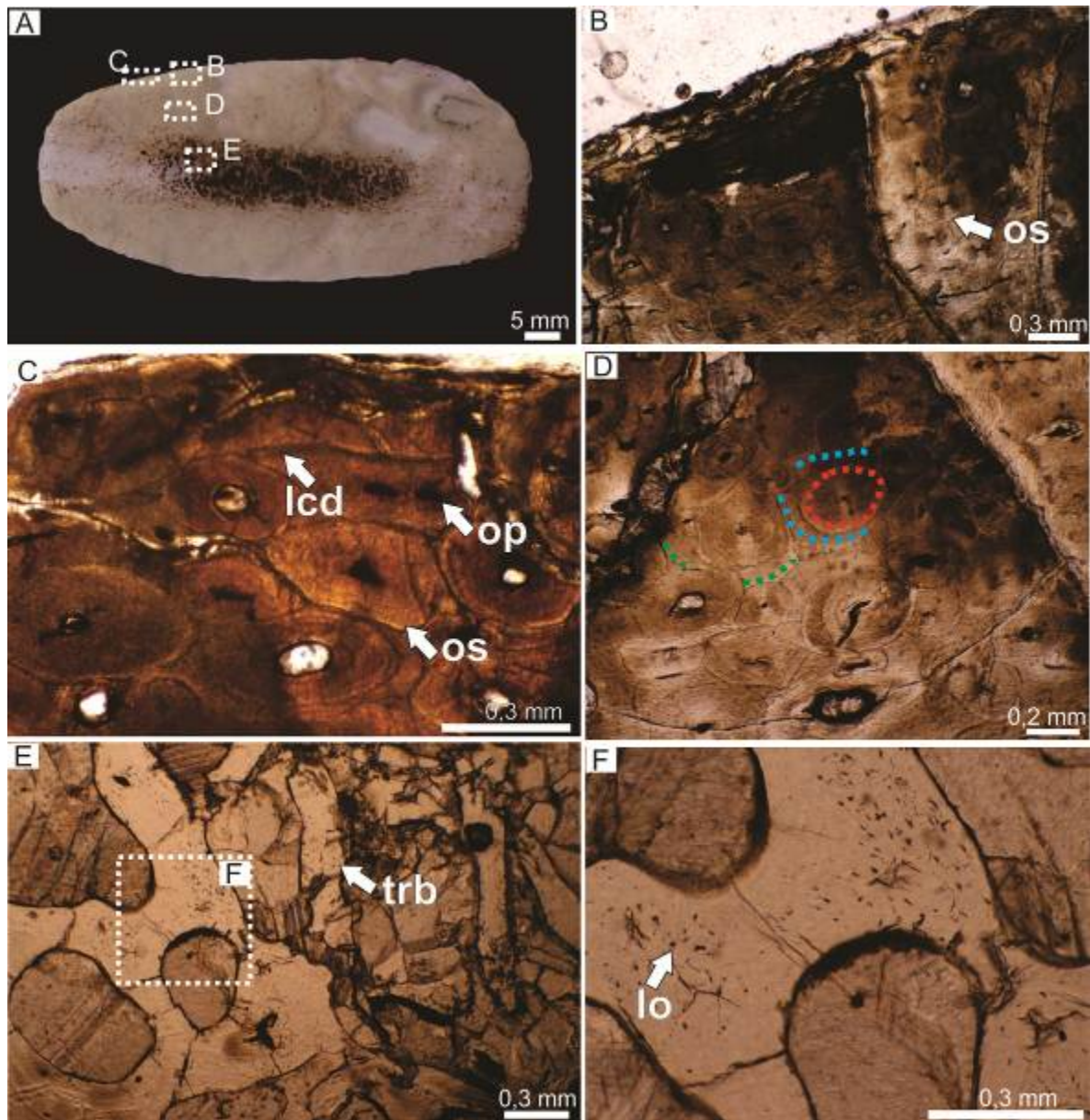


Figura 57: Histología de costilla dorsal de *Petrobrasaurus puestohernandezii* MAU-Pv 449/227. A) sección transversal completa. B) corteza externa altamente remodelada (recuadro marcado en A). C) detalle de la región subperiosteal exhibiendo una LCD (recuadro marcado en A). D) corteza media mostrando tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas (recuadro marcado en A). E) región medular exhibiendo trabéculas (recuadro marcado en A). F) detalle de una trabécula en donde se distinguen lagunas de osteocitos (recuadro marcado en E). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: lcd: línea de crecimiento detenido, lo: laguna de osteocito, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, trb: trabécula.

Tibia MAU-Pv 449/9

La muestra consiste de una sección transversal completa de la tibia derecha. Microanatómicamente puede diferenciarse hueso compacto en la región cortical y hueso esponjoso en la región medular. El estado de preservación no es óptimo dado que se observan varias fracturas distribuidas en la corteza. No obstante, en las regiones mejor preservadas puede apreciarse que el hueso compacto está constituido totalmente por tejido haversiano denso (Fig. 58A,C,E). La corteza externa exhibe osteonas secundarias que muestran varias láminas de tejido lamelar revistiendo el espacio vascular (Fig. 58A). Se detectan tres generaciones de osteonas solapadas (Fig. 58B). En la corteza media la mayoría de las osteonas secundarias tienen un buen desarrollo de tejido lamelar revistiendo los espacios vasculares (Fig. 58C) y hacia la corteza interna dichos espacios incrementan su tamaño (Fig. 58E). La corteza media presenta dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas (Fig. 58D). La corteza interna posee osteonas secundarias con amplios espacios vasculares y de contorno irregular (Fig. 58E). Se identifican tres generaciones de osteonas secundarias solapadas (Fig. 58F). El hueso esponjoso de la región medular contiene delgadas trabéculas en donde se aprecian osteonas secundarias (Fig. 58G). Estas osteonas poseen espacios vasculares de formas subcirculares e irregulares, los cuales están revestidos por una delgada capa de tejido lamelar. El mal estado de preservación de la corteza no permite clasificar con exactitud el tipo de osteonas secundarias pero parecen ser de tipo III. No se detectan fibras de Sharpey ni marcas de crecimiento.

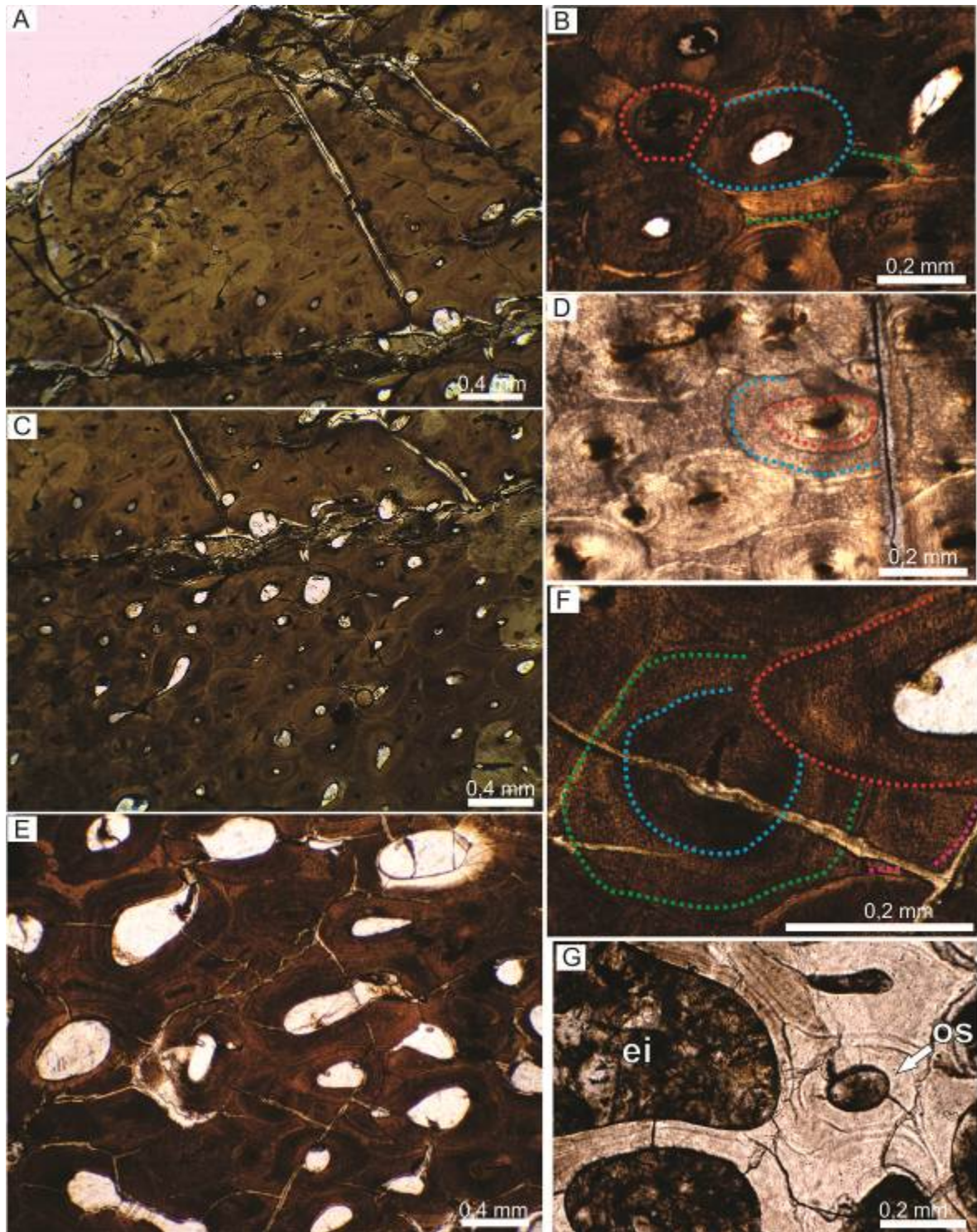


Figura 58. Histología ósea de tibia de *Petrobrasaurus puestohernandezii* MAU-Pv 449/9. A) corteza externa intensamente remodelada. B) corteza externa en donde se identifican osteonas secundarias de hasta tercera generación. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. C) corteza media. D) detalle de la corteza media exhibiendo osteonas secundarias de dos generaciones diferentes. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. E) corteza interna exhibiendo osteonas secundarias de amplios espacios vasculares. F) detalle de corteza media exhibiendo tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. G) región medular donde se observan trabéculas

compuestas por tejido secundario. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: ei: espacio intertrabecular, os: osteona secundaria.

4.1.1.13. *Pitekunsaurus macayai*

Se analiza la histología del fémur de *P. macayai* correspondiente al holotipo. El material holotipo se compone de un único individuo (Filippi y Garrido, 2008).

Fémur MAU-Pv AG 446/1

Los cortes delgados provienen de muestras parciales obtenidas de la superficie anterior y posterior del fémur izquierdo. Debido a que ambas regiones muestran una histología similar se opta por describir el tejido de la sección anterior resaltando las diferencias con el presente en la sección posterior.

La sección incluye hueso compacto y restos de tejido esponjoso en la región medular. En líneas generales, la corteza está constituida por tejido primario el cual se encuentra obliterado desde la parte más profunda de la corteza externa hasta la interna por una moderada cantidad de osteonas secundarias (Fig. 59A,D,F). La corteza externa muestra un tejido primario en el cual se disponen principalmente osteonas primarias y unas pocas osteonas secundarias dispersas (Fig. 59A). El patrón de vascularización de las osteonas primarias consiste mayormente en canales circunferenciales y longitudinales, aunque también se evidencian algunos canales oblicuos (Fig. 59B). Las osteonas primarias muestran gruesas capas de revestimiento lamelar endosteal. La matriz exhibe birrefringencia y es de tipo pseudolamelar (Fig. 59C), la misma contiene pequeñas lagunas de osteocitos fusiformes y distribuidas de forma aleatoria. Además, en determinados sectores de la región subperiosteal se observan abundantes fibras extrínsecas que se disponen de manera perpendicular al borde externo de la corteza. Se contabilizan al menos tres LCD en la corteza externa. La corteza media está conformada mayormente por osteonas secundarias (Fig. 59D). En dicha región se detectan dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas (Fig. 59E). La corteza interna se encuentra en mal estado de preservación, sin embargo, es posible detectar que en la misma predominan osteonas secundarias en un estado temprano de desarrollo

evidenciado por las pocas capas de tejido lamelar que reviste el espacio vascular (Fig. 59F). Se detectan tres generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza interna. En ciertos sectores de la corteza interna es posible visualizar cavidades de reabsorción y relictos de matriz pseudolamelar con pequeñas osteonas primarias longitudinales. Las osteonas secundarias gradualmente dan paso al tejido esponjoso de la cavidad medular. Esta última contiene trabéculas en las cuales se distinguen osteonas secundarias (Fig. 59G). Las osteonas secundarias en toda la corteza son del tipo III.

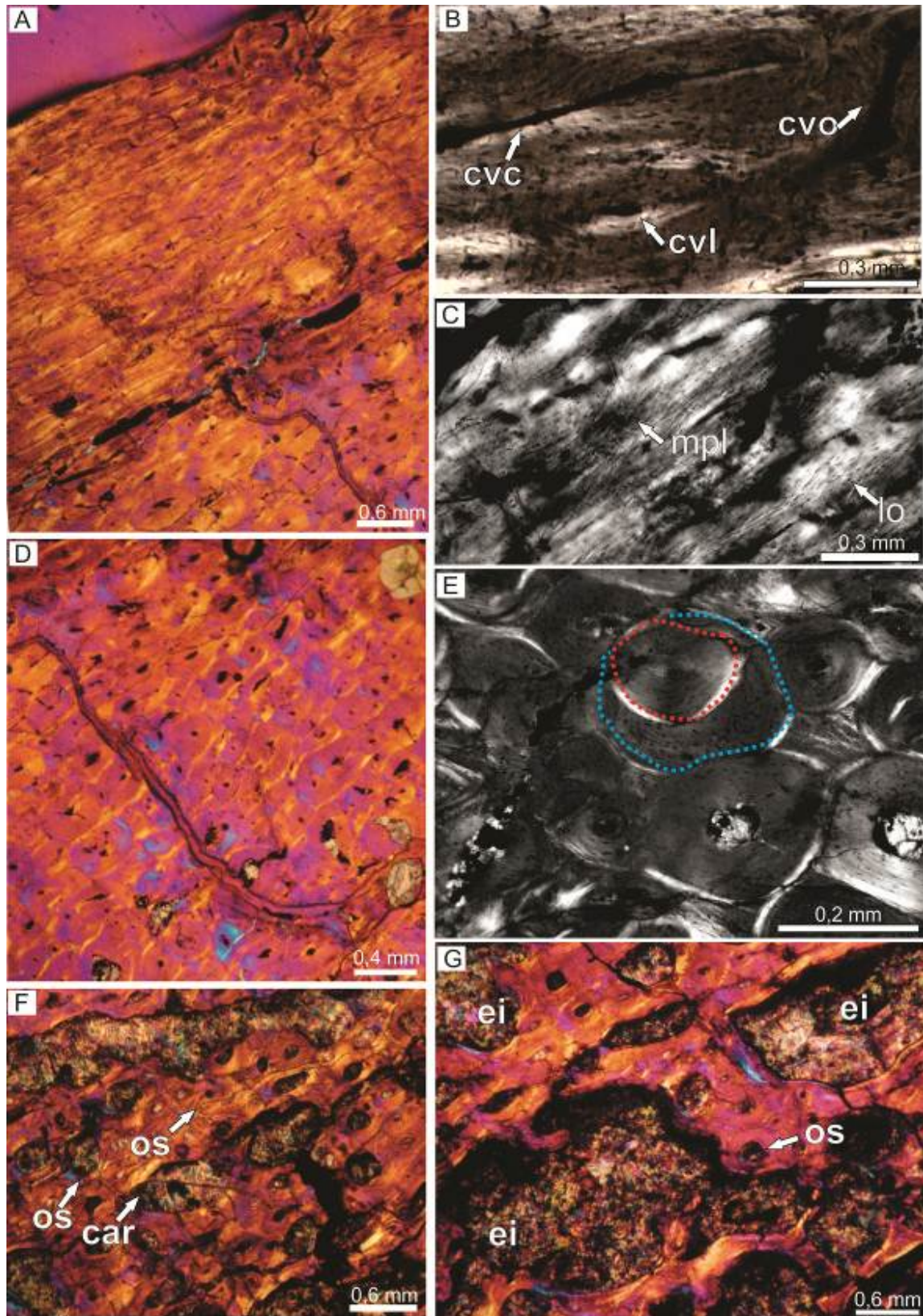


Figura 59. Histología ósea de tibia de *Pitekunsaurus macayai* MAU-Pv 446/1. A) corteza externa mostrando predominancia de tejido primario. B) corteza externa exhibiendo canales vasculares circunferenciales, oblicuos y longitudinales. C) corteza externa mostrando una matriz de tipo pseudolamelar. D) corteza media constituida por tejido haversiano. E) detalle de la corteza media en donde se aprecian osteonas secundarias de primera y segunda generación. F) corteza interna exhibiendo osteonas

secundarias con amplios espacios vasculares y cavidades de reabsorción. G) tejido esponjoso donde se identifican trabéculas que contienen restos de osteonas secundarias. Todas las imágenes con luz polarizada. Abreviaturas: ei: espacio intertrabecular, car: cavidad de reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvo: canal vascular oblicuo, lo: laguna de osteocito, mpl: matriz pseudolamelar, os: osteona secundaria.

4.1.1.14. *Elaltitan lilloi*

La sección delgada proviene de una muestra parcial obtenida del sector anterior de la diáfisis del húmero izquierdo. Este elemento corresponde al conjunto de materiales asignados al holotipo (Mannion y Otero, 2012).

Húmero PVL 4628

La sección se compone íntegramente por hueso compacto, en donde el tejido cortical exhibe una notable proporción de tejido secundario por sobre el primario. La corteza externa está constituida por tejido secundario y primario. El tejido primario es de tipo fibrolamelar plexiforme (Fig. 60A), el mismo se encuentra invadido por grupos aislados de osteonas secundarias. La matriz entretejida contiene lagunas de osteocitos que se observan densamente agrupadas y poseen forma estrellada, subcircular e irregular (Fig. 60B). Las lagunas no preservan sus canaliculi. Se identifican finas y largas fibras de Sharpey de orientación perpendicular al margen externo. También en la corteza externa es evidente un patrón estratificado. En muchos casos este patrón se origina por las lamelas más externas que revisten los espacios vasculares de las osteonas primarias, sin embargo, en determinados sectores se observan líneas bien marcadas que posiblemente correspondan a marcas de crecimiento. Se contabilizan al menos dos posibles LCD. La corteza media se encuentra mayormente remodelada (Fig. 60C) aunque aún es posible detectar, en áreas muy pequeñas, relictos de matriz entretejida (Fig. 60D). Las osteonas secundarias ostentan varias capas de tejido lamelar endosteal. Se identifican osteonas secundarias de primera y segunda generación en la corteza media. Las osteonas secundarias son abundantes en la corteza interna, donde conforman un tejido haversiano denso (Fig. 60E). Se distinguen al menos tres generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza interna. Los sistemas de Havers se presentan en distintos grados de desarrollo, observándose una tendencia hacia el

incremento de la cantidad de osteonas secundarias en las proximidades de la región perimedular. La región perimedular contiene osteonas secundarias con canales vasculares amplios y de aspecto subcircular u oval (Fig. 60F). Las osteonas secundarias son de tipo III en toda la corteza.

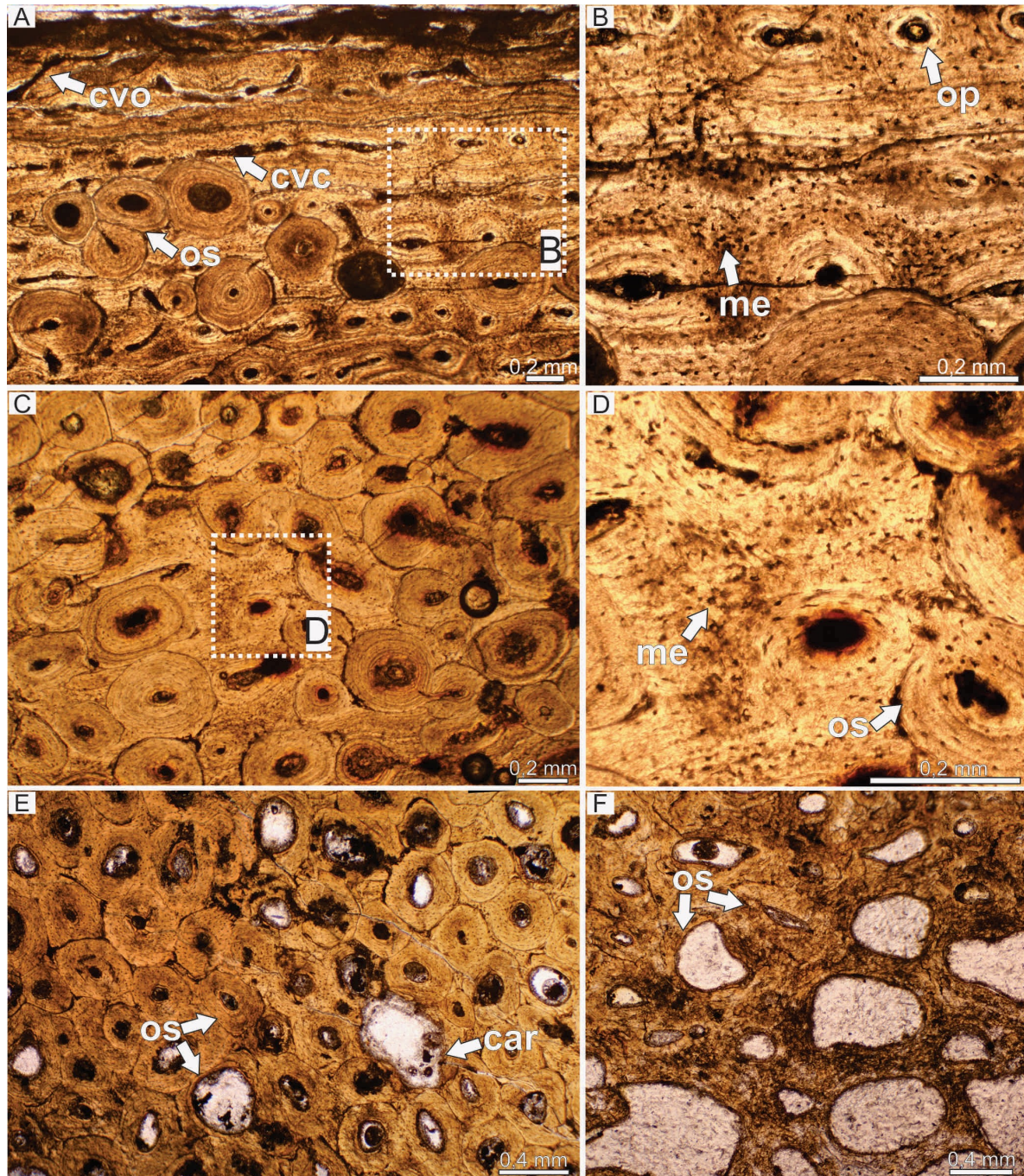


Figura 60. Histología ósea de húmero de *Elaltitan lilloi* PVL 4628. A) corteza externa compuesta por canales por tejido primario y secundario. B) detalle de la corteza externa en donde se aprecia la matriz de tipo entretrejida (recuadro marcado en A). C) corteza media altamente remodelada. D) detalle de la corteza media en donde se aprecia relictos de matriz entretrejida (recuadro marcado en C). E) corteza interna exhibiendo tejido haversiano denso. F) región perimedular constituida por osteonas secundarias de

amplios espacios vasculares. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidades de reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvo: canal vascular oblicuo, me: matriz entretejida, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

4.1.1.15. *Neuquensaurus australis*

La muestra consta de elementos axiales (costillas dorsales y arcos hemales) y apendiculares (fémur, húmero, tibia y fibula). Estos elementos, excepto el húmero, provienen de un mismo ejemplar (MCS-Pv 5) el cual corresponde al conjunto de ejemplares referidos para la especie (Salgado et al., 2005). Por su parte, el húmero (MLP-CS 1019) fue asignado a *N. australis* por Von Huene 1929.

Costilla dorsal MCS-Pv 5

Se cuenta con tres láminas delgadas (MCS-Pv 5/49-50-52) que proceden de cortes transversales obtenidos a diferentes niveles de una costilla dorsal.

La sección delgada MCS-Pv 5/49 proviene del sector proximal de la costilla. Macroscópicamente se observa una capa delgada de tejido compacto cortical que encierra dos grandes cavidades neumáticas (Fig. 61A). Dentro de las cavidades se identifican fragmentos de tejido trabecular y sedimento. El hueso cortical anterior está compuesto principalmente por tejido haversiano (Fig. 61B) y, en menor medida, de tejido primario de posición subperiosteal. El espesor de las capas de tejido lamelar asociado a las osteonas secundarias es variable, resultando en una importante variación en cuanto a la amplitud de los canales vasculares. Se observa en ciertos sectores una tendencia al incremento del lumen del espacio vascular hacia la corteza profunda. El tejido primario contiene lagunas de osteocitos de forma irregular, alargada o subcircular (Fig. 61C) y osteonas primarias principalmente longitudinales. Inmersas en el tejido primario se visualizan fibras de Sharpey cortas que se orientan de manera perpendicular al margen externo de la corteza. Además, en el tejido primario se identifica un patrón estratificado muy difuso y continuo, casi indiscernible, el cual se corresponde con marcas de crecimiento. Se contabilizan al menos tres LCD (Fig. 61D). Las cavidades internas exhiben un tejido birrefringente que se encuentra cubriendo la superficie interna. Este tejido es de tipo lamelar evidenciado por las lagunas de osteocitos fusiformes (Fig. 61E). Separando las dos cavidades internas se observa un tabique óseo,

el cual está formado por tejido lamelar (Fig. 61F) y contiene unas pocas osteonas secundarias. En el interior de las cavidades se visualizan delgados fragmentos de espículas óseas, las cuales están compuestas por tejido lamelar.

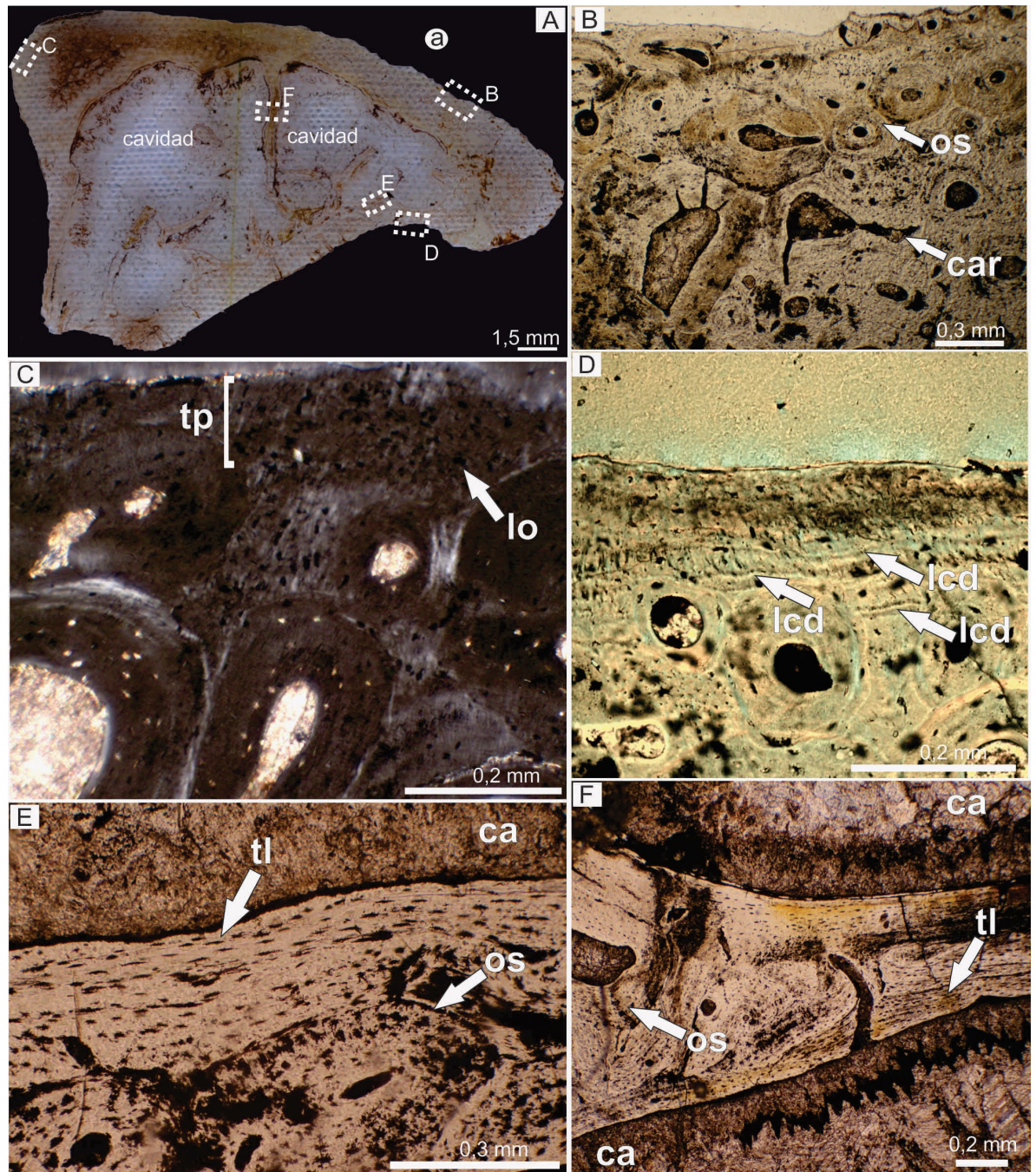


Figura 61. Histología ósea de costilla dorsal de *Neuquensaurus australis* MCS-Pv 5/49. A) sección transversal completa. B) corteza externa anterior mostrando tejido secundario (recuadro marcado en A). C) sector subperiosteal donde se aprecia una capa delgada de tejido primario invadido por fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). D) región subperiosteal exhibiendo tres LCD (recuadro marcado en A). E) corteza interna mostrando la matriz lamelar que cubre internamente la cavidad neumática (recuadro

marcado en A). F) tabique/espícula que separa las dos cavidades neumáticas. Las mismas están compuestas por tejido lamelar y restos de osteonas secundarias (recuadro marcado en A). Imagen C con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: a: anterior, ca: cavidad, car: cavidad de reabsorción, lo: laguna de osteocito, lcd: línea de crecimiento detenido, tl: tejido lamelar, os: osteona secundaria, tp: tejido primario.

La sección transversal MCS-Pv 5/50 proviene de un corte completo de la costilla realizado a la mitad de la misma (Fig. 62A). La microanatomía exhibe hueso compacto el cual se encuentra rodeando una región medular que contiene restos de trabéculas óseas. La mayor parte del tejido compacto se compone de tejido haversiano (Fig. 62B). En el sector subperiosteal se advierte matriz entretejida. La corteza externa posterior es la región donde mejor se aprecian las lagunas de osteocitos. Estas son abundantes, de morfología globosa e irregular y carecen de una disposición preferencial (Fig. 44C). La vascularización consiste de canales vasculares organizados en osteonas primarias de orientación mayormente longitudinal (Fig. 62D). No se distinguen marcas de crecimiento. En la corteza interna los espacios vasculares de los canales de Havers presentan morfologías elongadas y subcirculares. También se identifican amplias cavidades de reabsorción (Fig. 62E). En la cavidad medular las trabéculas poseen osteonas secundarias (Fig. 62F) y tejido lamelar formado en sucesivas generaciones.

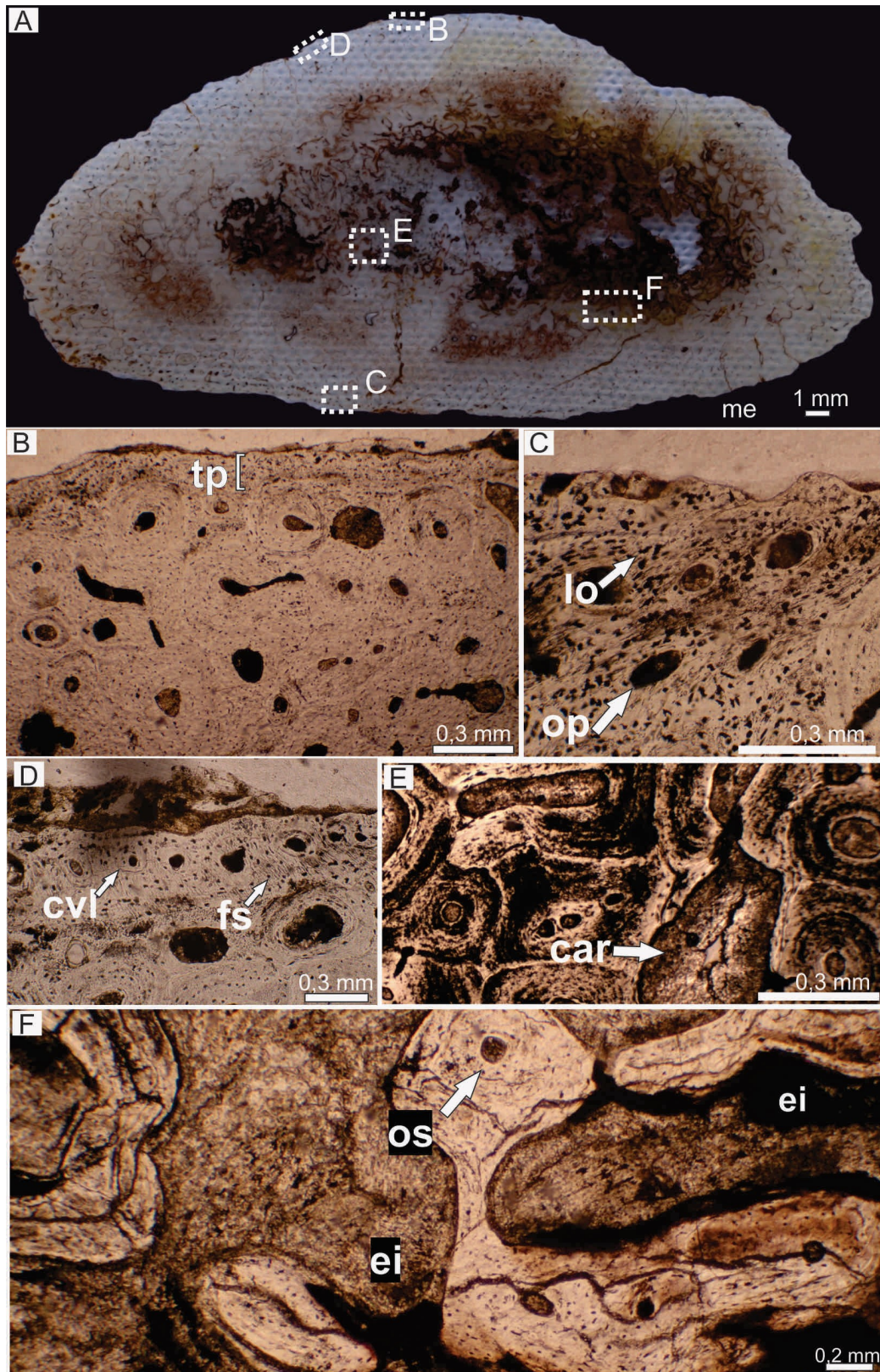


Figura62. Histología ósea de costilla dorsal de *Neuquensaurus australis* MCS-Pv 5/50. A) sección transversal completa. B) corteza externa mostrando abundante tejido haversiano y una capa delgada de tejido primario (recuadro marcado en A). C) corteza externa exhibiendo matriz entretejida muy rica en lagunas de osteocitos (recuadro marcado en A). D) sector subperiosteal donde se aprecian canales vasculares y fibras de Sharpey en la matriz entretejida (recuadro marcado en A). E) corteza interna exhibiendo

osteonas secundarias y una cavidad de reabsorción (recuadro marcado en A). F) región medular donde se observan trabéculas compuestas de tejido secundario (recuadro marcado en A). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvl: canal vascular longitudinal, ei: espacio intertrabecular, fs: fibras de Sharpey, lo: laguna de osteocito, me: medial, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, tp: tejido primario.

Las secciones transversales MCS-Pv 5/51 y MCS-Pv 5/52 corresponden a secciones completas obtenidas de la porción distal de la costilla. Se describe la sección MCS-Pv 5/52 por ser la que mejor expone el tejido óseo. La misma revela características semejantes, en cuanto a la composición y organización del tejido óseo, que las secciones antes descriptas (MCS-Pv 5/49 y MCS-Pv 5/50). La microanatomía revela una cavidad medular y una capa delgada de hueso compacto que la rodea.

El hueso compacto ocupa un área menor respecto a la importante área de tejido trabecular interno (Fig. 63A). Histológicamente se evidencia que el hueso compacto se compone de un tejido cortical primario. El mismo está mejor desarrollado en el extremo lateral de la corteza (Fig. 63B). Allí puede apreciarse matriz entretejida en la cual se visualizan lagunas de osteocitos de forma estrellada en su mayoría, y fibras de Sharpey orientadas de forma oblicua a la superficie externa (Fig. 63C). No se detectaron marcas de crecimiento. El tejido primario se encuentra altamente vascularizado por osteonas primarias principalmente longitudinales. El resto del hueso cortical exhibe un tejido haversiano predominante (Fig. 63D). La corteza interna está formada por cavidades de reabsorción y osteonas secundarias de amplios espacios vasculares (Fig. 63E). La transición desde el hueso compacto cortical y el esponjoso de la región medular es gradual. La cavidad medular contiene fragmentos de trabéculas óseas conformadas por tejido lamelar. Se observan lagunas de osteocitos ovaladas y aplanadas. El tejido lamelar también se encuentra revistiendo la superficie interna de los espacios intertrabeculares (Fig. 63F).

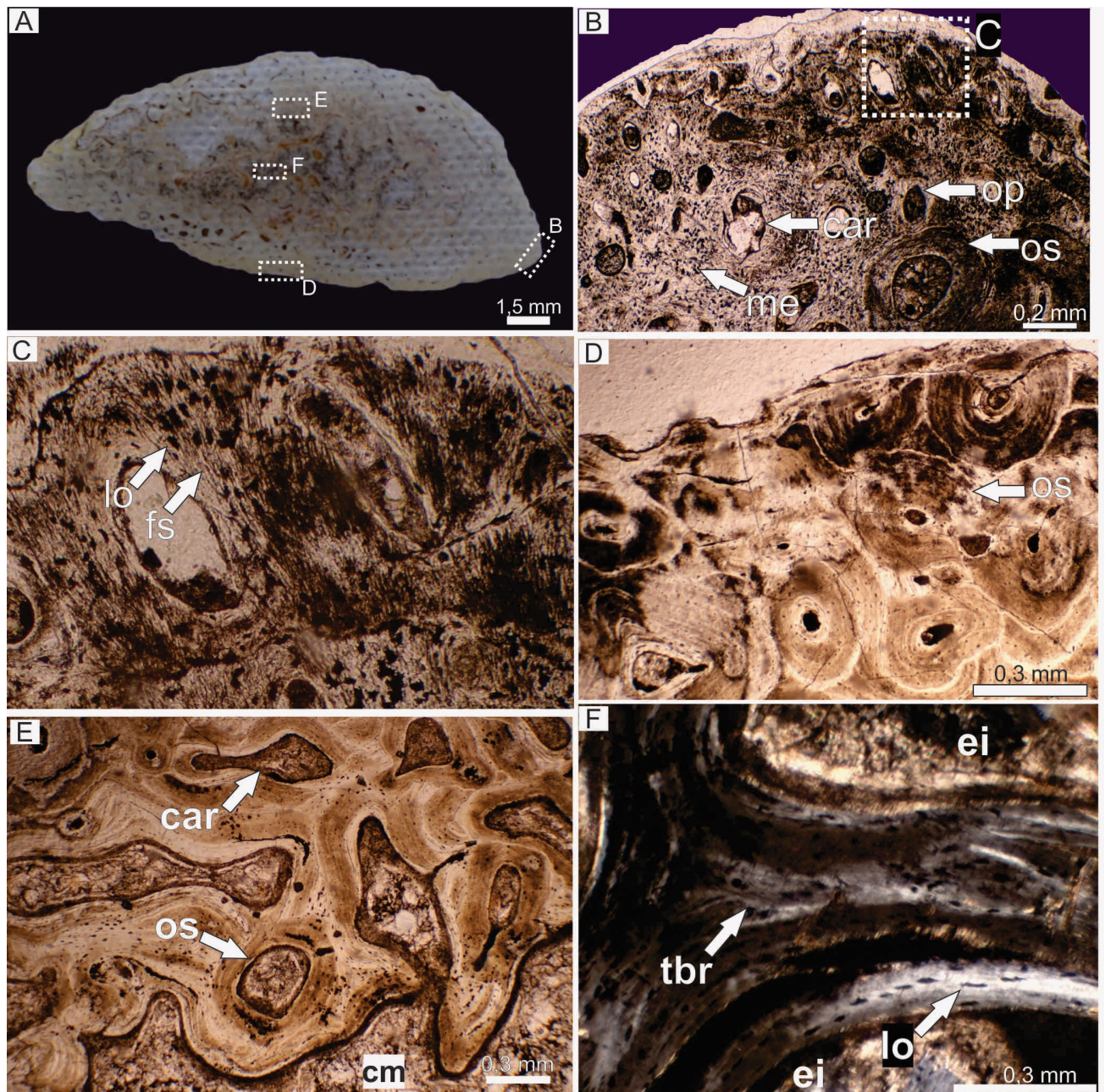


Figura 63. Histología ósea de costilla dorsal en su porción distal MCS-Pv 5/52. A) sección transversal completa. B) corteza externa mostrando tejido primario altamente vascularizada (recuadro marcado en A). C) corteza externa exhibiendo lagunas de osteocitos de la matriz entretejida y fibras de Sharpey (recuadro marcado en B). D) tejido haversiano (recuadro marcado en A). E) corteza interna en donde se aprecian osteonas secundarias y una cavidad de reabsorción (recuadro marcado en A). F) trabécula de la región medular (recuadro marcado en A). Imagen F con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: cm: cavidad medular, car: cavidad de reabsorción, ei: espacio intertrabecular, fs: fibras de Sharpey, lo: laguna de osteocito, me: matriz entretejida, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, tbr: trabécula, tp: tejido primario.

Arco hemal MCS- Pv 5/32 (53/54/55)

Las secciones delgadas provienen del sector próximo a la bifurcación del arco y del sector distal y proximal de una rama del arco hemal. Es importante mencionar que los arcos hemales en titanosaurios exhiben una forma general de “Y”. El elemento puede describirse como un vástago distal que se bifurca en dos ramas que conectan con la vértebra, por lo cual estas ramas corresponden a los extremos proximales del elemento.

Lalámina delgada MCS-Pv 5/32-53 corresponde a la porción proximal del arco hemal. La misma está compuesta por hueso compacto cortical que rodea una región central de hueso esponjoso (Fig. 64A). La corteza se compone mayormente de tejido secundario, observándose restos de tejido primario sólo en el sector subperiosteal (Fig. 46B). En dicha área se reconoce matriz entretejida, la cual contiene lagunas de osteocitos de forma estrellada e irregular (Fig. 64C) y unos pocos canales vasculares longitudinales. También en la zona periférica de la corteza se visualizan abundantes paquetes de fibras de Sharpey (Fig. 64C). Hacia la corteza interna, el tejido secundario presenta cavidades de reabsorción y osteonas secundarias con amplios espacios vasculares (Fig. 64D). En la corteza externa de la región medial (E), el tejido primario contiene una línea muy tenue (Fig. 64F) que se interpreta como una LCD. La transición del hueso compacto al esponjoso es gradual. La región medular se caracteriza por la presencia de un tejido esponjoso que en ciertos sectores presenta osteonas secundarias (Fig. 64G). Algunas de las trabéculas óseas están constituidas por delgadas capas de tejido lamelar.

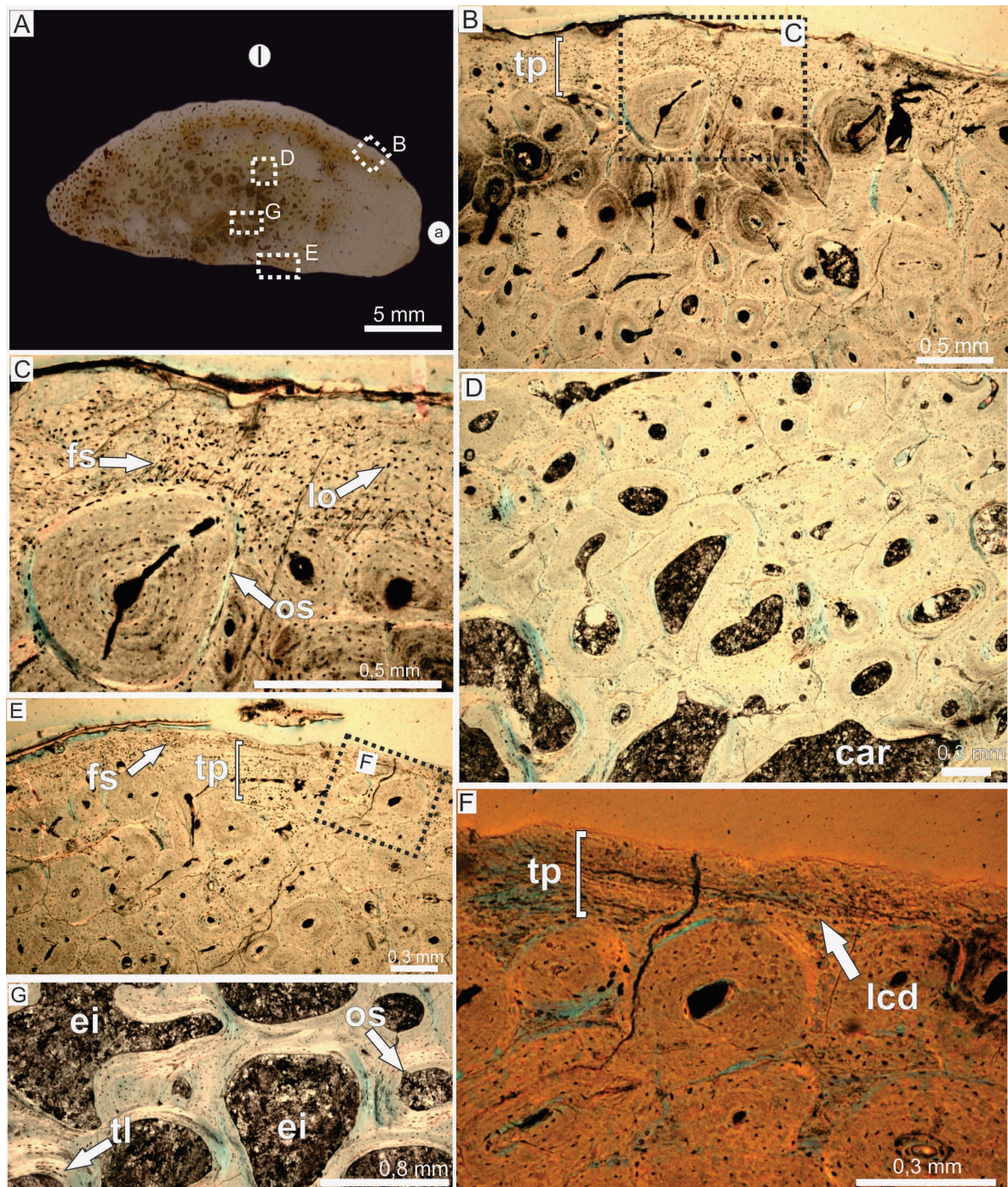


Figura 64. Histología ósea de arco hemal de *Neuquensaurus australis* MCS-Pv 5/32-53 en su porción proximal. A) sección transversal completa. B) corteza externa lateral constituida por un tejedo secundario predominante y una capa delgada de tejedo primario (recuadro marcado en A). C) detalle del tejedo primario donde se reconoce matriz entretejida y fibras de Sharpey (recuadro marcado en B). D) corteza interna en las proximidades de la región medular mostrando osteonas secundarias (recuadro marcado en A). E) corteza externa donde se visualiza tejedo primario y fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). F) tejedo primario mostrando una LCD (recuadro marcado en E). G) región medular mostrando trabéculas y espacios intertrabeculares. El área trabecular exhibe osteonas secundarias (recuadro marcado en A). Imágenes D, F-G con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: a: anterior, car: cavidad de reabsorción, ei: espacio intertrabecular, fs: fibras de Sharpey, l: lateral, lcd: línea de

crecimiento detenido, lo: laguna de osteocito, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar, tp: tejido primario.

A nivel microanatómico la sección delgada MCS-Pv 5/32-54 correspondiente a la región media del arco hemal, consiste de un tejido compacto que rodea a una gran cavidad interna abierta (Fig. 65A). La corteza externa lateral presenta abundante tejido haversiano (Fig. 65B). En el sector subperiosteal y entre las osteonas secundarias se observan restos de tejido primario, el cual posee fibras de Sharpey, cuya densidad imposibilita caracterizar otros parámetros histológicos (p. ej., forma de las lagunas de osteocitos). Las lagunas de osteocitos se orientan de manera perpendicular a la superficie externa. El tejido primario de la corteza anterior es de tipo fibrolamelar con unas pocas osteonas primarias longitudinales (Fig. 65C). Las lagunas de osteocitos no preservan sus canaliculi y son de forma subcircular. En toda la corteza, las osteonas secundarias se presentan en diferentes grados de maduración, observándose algunas de ellas con escaso revestimiento de tejido lamelar endosteal y otras con varias capas de dicho tejido (Fig. 65D). Como se mencionó antes, el tejido exhibe una cavidad central. La misma presenta en su superficie interna tejido lamelar (Fig. 65E). Este tejido lamelar exhibe un aspecto estratificado debido a la presencia de líneas de reabsorción, correspondientes a diferentes ciclos de deposición endosteal. Además, en ciertos sectores el tejido lamelar está invadido por numerosas fibras colágenas, de aspecto similar al de las fibras de Sharpey, las cuales se orientan de manera oblicua respecto al margen interno de la capa de tejido lamelar. Estas características se asemejan al denominado tejido pneumosteal descrito por Lambertz et al. (2018).

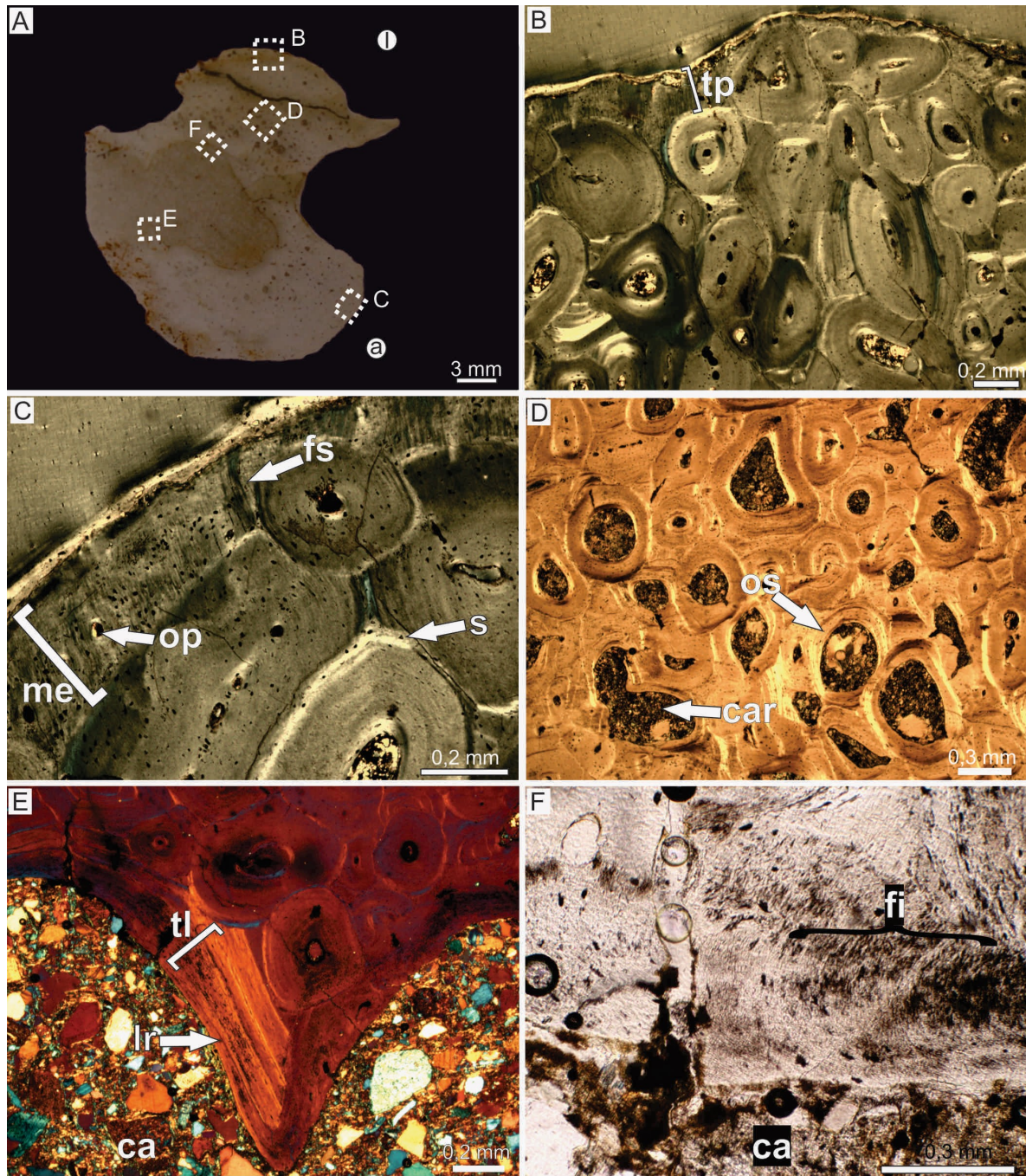


Figura 65. Histología ósea de la región media del arco hemal de *Neuquensaurus australis* MCS-Pv 5/32-54. A) sección transversal completa. B) corteza externa mostrando osteonas secundarias y una capa delgada de tejido primario en la región subperiosteal (recuadro marcado en A). C) región subperiosteal en donde se aprecia matriz entretejida en la cual se observa una osteona primaria y fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). D) corteza interna mostrando osteonas secundarias y una cavidad de reabsorción (recuadro marcado en A). E) tejido lamelar cubriendo la superficie interna de la cavidad (recuadro marcado en A). F) fibras colágenas del tejido pneumosteal (recuadro marcado en A). En dicho tejido se observan líneas de reabsorción depositadas durante diferentes ciclos de depositación. Imágenes B, C con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: a: anterior, ca: cavidad, car: cavidad de reabsorción, fi: fibras colágenas, fs: fibras de Sharpey, l: lateral, lo: laguna

de osteocito, lr: línea de reabsorción, me: matriz entretejida, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar, tp: tejido primario.

La sección MCS-Pv 5/32-55 corresponde al sector distal del arco hemal. La misma contiene tejido compacto cortical el cual se encuentra rodeando dos cavidades abiertas y de aspecto elongado (Fig. 66A). Estas últimas se encuentran separadas por un tabique óseo. Tanto la corteza externa (Fig. 66B) como la interna (Fig. 66C) se encuentran altamente remodeladas. En la región subperiosteal se advierte matriz de tipo entretejida invadida por fibras de Sharpey (Fig. 66B). El área del tabique que separa las dos cavidades está formada por osteonas secundarias (Fig. 66D), las cuales están inmersas en una matriz muy difícil de clasificar, aunque parece ser de tipo entretejida. Las cavidades internas presentan un revestimiento interno de tejido lamelar (Fig. 66E). En este último, se aprecian lagunas de osteocitos fusiformes y ovalados (Fig. 66F) que se orientan en forma paralela respecto al margen externo.

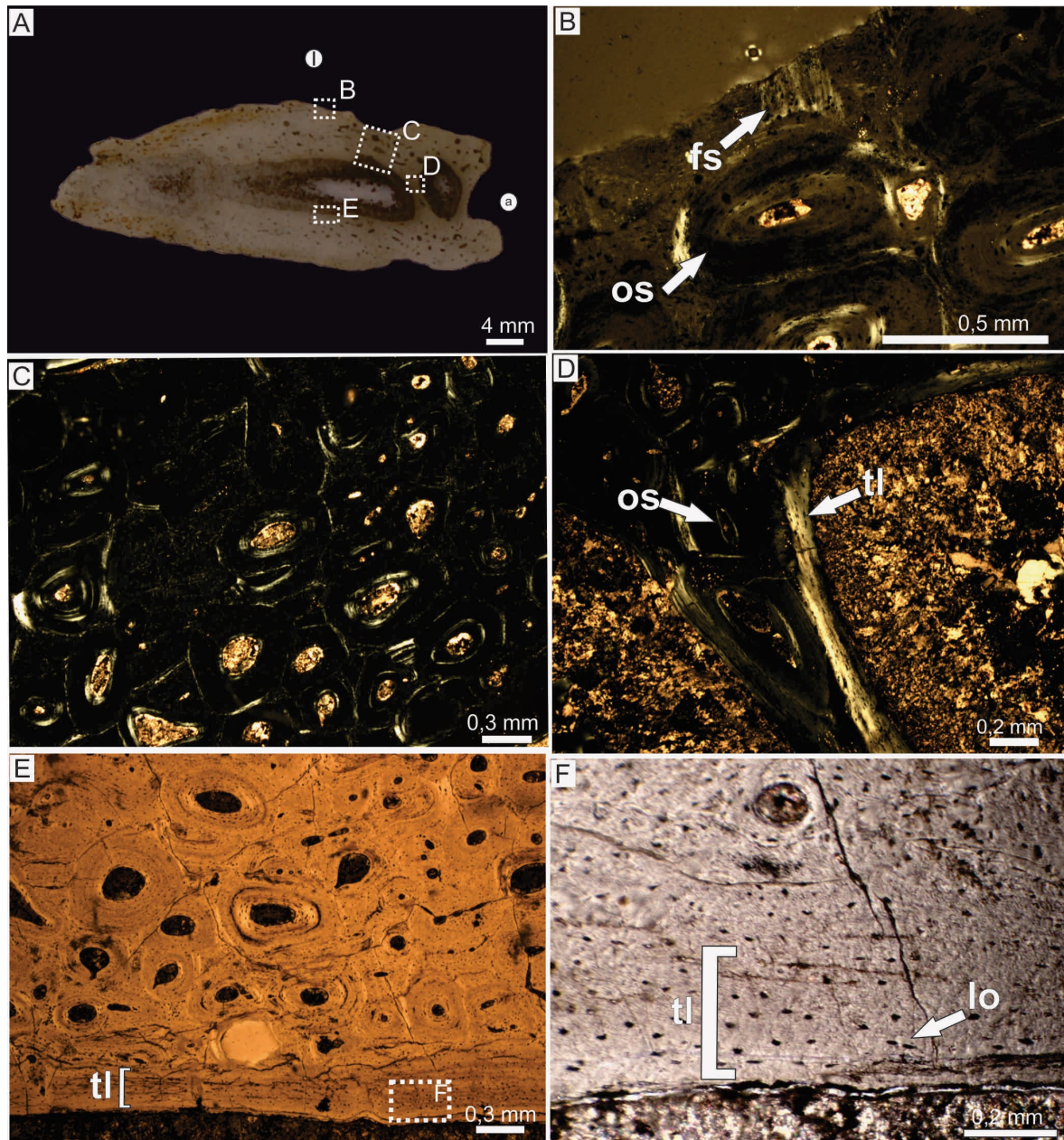


Figura 66. Histología ósea de la región distal del arco hemal de *Neuquensaurus australis* MCS-Pv 5/32-55. A) sección transversal completa. B) corteza externa mostrando fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). C) tejido cortical exhibiendo un tejido haversiano (recuadro marcado en A). D) tabique que separa las cavidades internas compuesto por un tejido secundario (recuadro marcado en A). E) corteza interna y cavidad interna en donde se aprecia un tejido lamelar (recuadro marcado en A). F) detalle del tejido lamelar lagunas de osteocitos (recuadro marcado en E). Imágenes B-D con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: a: anterior, fs: fibras de Sharpey, l: lateral, lo: laguna de osteocito, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar.

Fémur MCS-Pv 5/27-28

Se cuenta con una sección transversal parcialmente completa del fémur derecho y dos láminas delgadas que proceden de fragmentos correspondientes a la porción anterior y posterior del fémur izquierdo. Se describe a continuación la histología de los dos miembros posteriores en conjunto, resaltando las diferencias entre los mismos cuando sea necesario.

El tejido óseo incluye restos de tejido trabecular pobremente preservado y hueso cortical compacto. Tanto en el área anterior como posterior, la histología ósea exhibe características similares por lo que se opta por describir el tejido anterior, resaltando cuando corresponda las diferencias con la región posterior.

La corteza externa exhibe principalmente un tejido primario fibrolamelar con vascularización principalmente laminar (Fig. 67A), aunque también se observan largos canales radiales que con frecuencia se anastomosan y se vinculan con canales longitudinales y circunferenciales. Los espacios vaculares son, en general, amplios. En ambos miembros, el tejido fibrolamelar de la corteza externa posterior está más remodelado que el presente en la corteza anterior. También en la corteza externa anterior, son evidentes fibras de Sharpey y osteonas secundarias que exhiben amplios espacios vasculares de forma elíptica. Las osteonas secundarias son más abundantes en la corteza externa posterior, tanto en el fémur derecho como en el izquierdo. Por su parte, la corteza externa anterior de ambos miembros exhibe una cantidad variable de osteonas secundarias, siendo estas últimas más abundantes en la corteza externa del elemento derecho. La matriz ósea contiene grandes lagunas de osteocitos que en su mayoría ostentan formas irregulares (Fig. 67B). Los canaliculi no están bien preservados. También, en la corteza externa se observan “líneas claras” en el tejido primario que le confieren a dicha región un aspecto estratificado. Algunas de estas líneas corresponden a líneas de brillo (Fig. 67A), mientras que otras son consistentes con marcas de crecimiento (Fig. 67C). Se identifican cinco LCD y un anulus en la corteza externa del miembro izquierdo, mientras que se observan cuatro LCD en la corteza externa del miembro derecho.

El tejido óseo predominante tanto en la corteza media (Fig. 67D) como en la interna (Fig. 49F) es de tipo secundario. En la corteza media anterior se aprecian osteonas secundarias de primera y segunda generación de tipo III (Fig. 67E). Los espacios vasculares asociados a las osteonas poseen diversas morfologías, observándose formas circulares, elípticas y subrectangulares. Tanto en la corteza media como interna,

es frecuente observar conexiones entre sistemas de Havers formando canales de Volkman. Se observan relictos de tejido fibrolamelar en la corteza media. Si bien este es un componente minoritario, el mismo es más abundante en la corteza media anterior del miembro derecho. En dicho tejido los canales vasculares se orientan longitudinalmente.

En la corteza interna, el tejido secundario forma un tejido haversiano (Fig. 67F) con osteonas mayormente de tipo I. Algunas osteonas de la corteza interna se encuentran en un estadio temprano de maduración, denotado por los amplios espacios que exhiben los canales vasculares. Además, son frecuentes las cavidades de reabsorción de aspecto irregular. Se registran tres generaciones de osteonas solapadas en la corteza interna. La transición hacia la cavidad medular es bastante abrupta. La cavidad medular se encuentra pobremente preservada, sin embargo, es posible apreciar tejido trabecular con reconstrucción secundaria (Fig. 49G). Las trabéculas son delgadas y se encuentran muy fragmentadas por lo que se distinguen pocos espacios intertrabeculares.

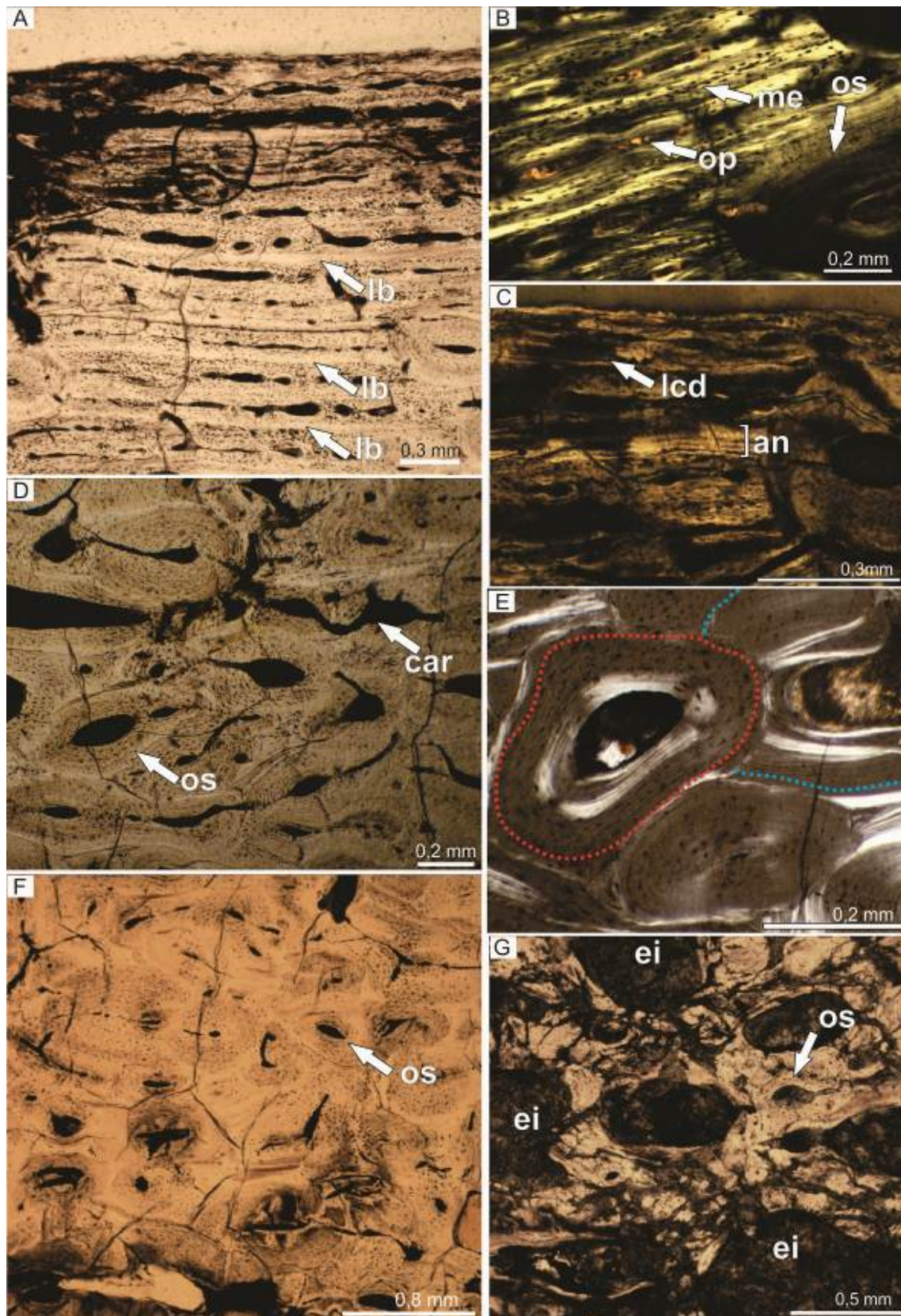


Figura 67. Histología ósea de fémur de *Neuquensaurus australis* MCS-Pv 5/27-28. A) corteza externa donde se aprecia tejido primario fibrolamelar laminar. Las flechas indican “líneas de brillo”. B) detalle de la corteza externa mostrando matriz entretejida y osteonas. C) región subperiosteal con marcas de crecimiento de tipo LCD y un annulus. D) corteza media intensamente remodelada. E) detalle de la corteza media

exhibiendodos generaciones de osteonas secundarias solapadas. F) corteza interna invadida por osteonas secundarias. G) región medular con trabéculas de origen secundario muy fragmentadas. Imágenes B,C con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: an: annuli,cv: canal de Volkman, ei: espacio intertrabecular, lb: línea de brillo, lcd: línea de crecimiento detenido, me: matriz entretejida, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

Tibia MCS-Pv 5/25

La sección delgada comprende la porción anterior de la tibia derecha y proviene de una muestra parcial. La microanatomía revela sólo tejido cortical compacto. Histológicamente se advierte que casi la totalidad de la muestra está dominada por tejido haversiano (Fig. 68A, C, D), con excepción de la región subperiosteal. Allí se identifica una capa de unos pocos milímetros de espesor constituida por tejido fibrolamelar (Fig.68B). La vascularización consta de canales vasculares radiales, oblicuos, longitudinales y circunferenciales. También en la parte más externa de la corteza, se advierten marcas de crecimiento y numerosos empaquetamientos de fibras de Sharpey, estos últimos dispuestos perpendicularmente al margen externo. Las marcas de crecimiento se perciben como líneas muy tenues y claras que se orientan en paralelo al margen externo de la muestra. Se contabilizan tres LCD. Los espacios vasculares de las osteonas secundarias de la corteza media, presentan formas elongadas además de las típicamente subcircular (Fig. 68C). Se registran dos generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza media (Fig. 68D). También en dicha región, se observan relictos de tejido primario fibrolamelar entre las osteonas secundarias, en el cual se reconocen fibras de Sharpey. La corteza interna está dominada por tejido haversiano denso con al menos dos generaciones de osteonas secundarias (Fig. 68E). Además, se identifican unas pocas cavidades de reabsorción de lumen amplio y contorno alargado o irregular (Fig. 68F). En toda la corteza las osteonas secundarias son de tipo III.

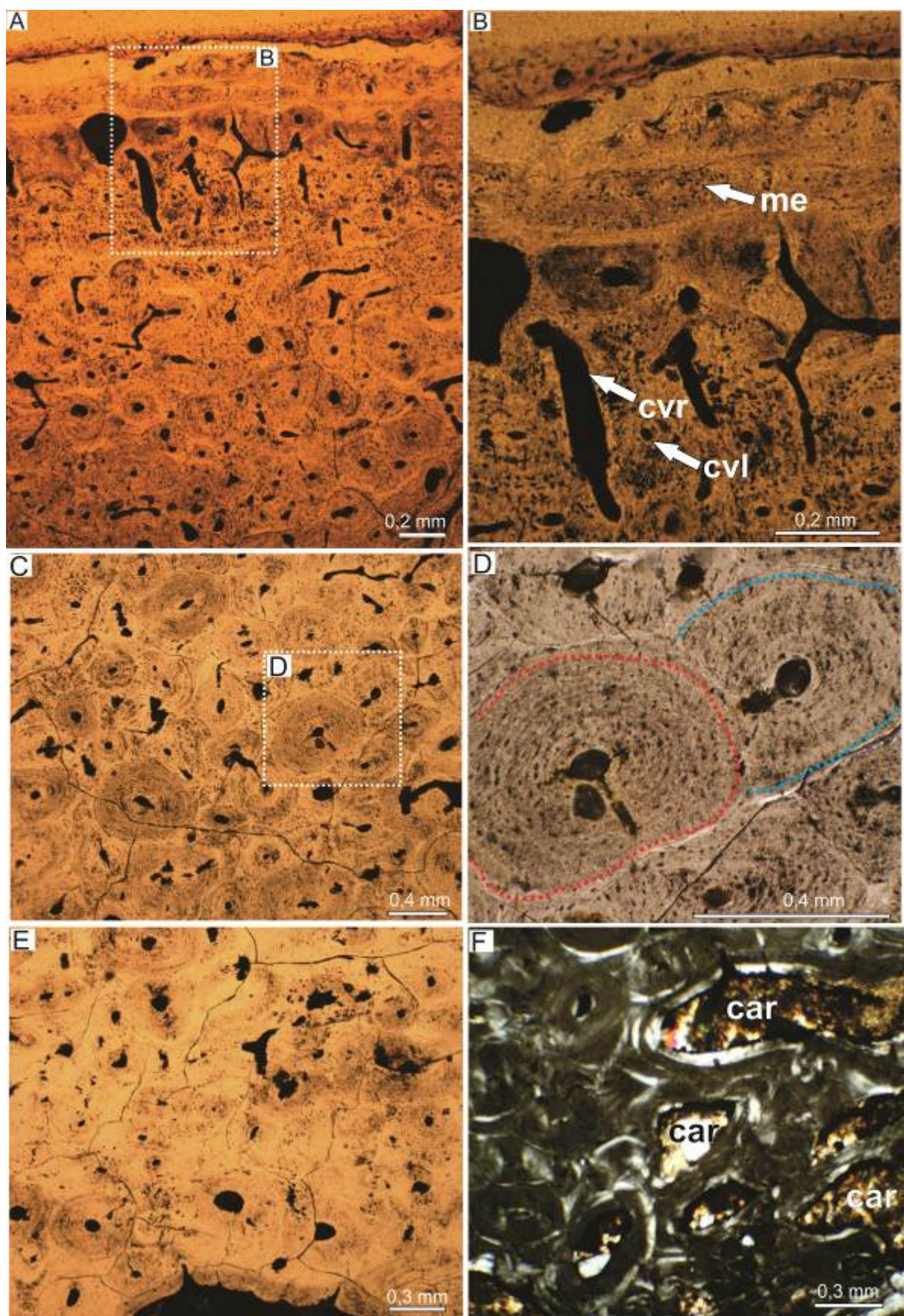


Figura68. Histología ósea de tibia de *Neuquensaurus australis* MCS-Pv 5/25. A) corteza externa invadida por osteonas secundarias. B) detalle de la región subperiosteal

mostrando canales vasculares inmersos en una matriz entretejida (recuadro marcado en A). C) corteza media con alto grado de reconstrucción secundaria. D) detalle de la corteza media exhibiendo dos osteonas secundarias superpuestas (recuadro marcado en C). E) corteza interna dominada por tejido haversiano denso. F) detalle de la corteza interna donde se aprecian cavidades de reabsorción entre las osteonas secundarias. Imagen F con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, me: matriz entretejida.

Fíbula MCS-Pv 5/26

El corte delgado proviene de una muestra parcial obtenida de la porción anterior de la fíbula derecha. Microanatómicamente se advierte hueso compacto sin presencia de hueso esponjoso. En líneas generales, la histología exhibe un tejido haversiano predominante y una capa delgada de tejido fibrolamelar, este último localizado en la región subperiosteal (Fig. 69A). El tejido primario se visualiza mejor en la porción central de la corteza externa. En la matriz entretejida prevalecen los canales longitudinales aunque también se visualizan canales oblicuos y circunferenciales (Fig. 69B). Las pequeñas lagunas de osteocitos se aprecian con morfología irregular, estrellada y elíptica (Fig. 69C). Algunas lagunas preservan canaliculicortos. El sector subperiosteal posee paquetes de fibras de Sharpey que se disponen levemente inclinados respecto al borde externo (Fig. 69D). También en la corteza externa se evidencian al menos dos LCD (Fig. 69E). Por su parte, el tejido haversiano exhibe osteonas secundarias de primera y segunda generación (Fig. 69F). La forma de los espacios vasculares asociados a los sistemas de Havers varía de alargada a circular. Algunas osteonas secundarias muestran amplios espacios vasculares con pocas capas de revestimiento endosteal interno. Las osteonas secundarias son de tipo III en toda la corteza.

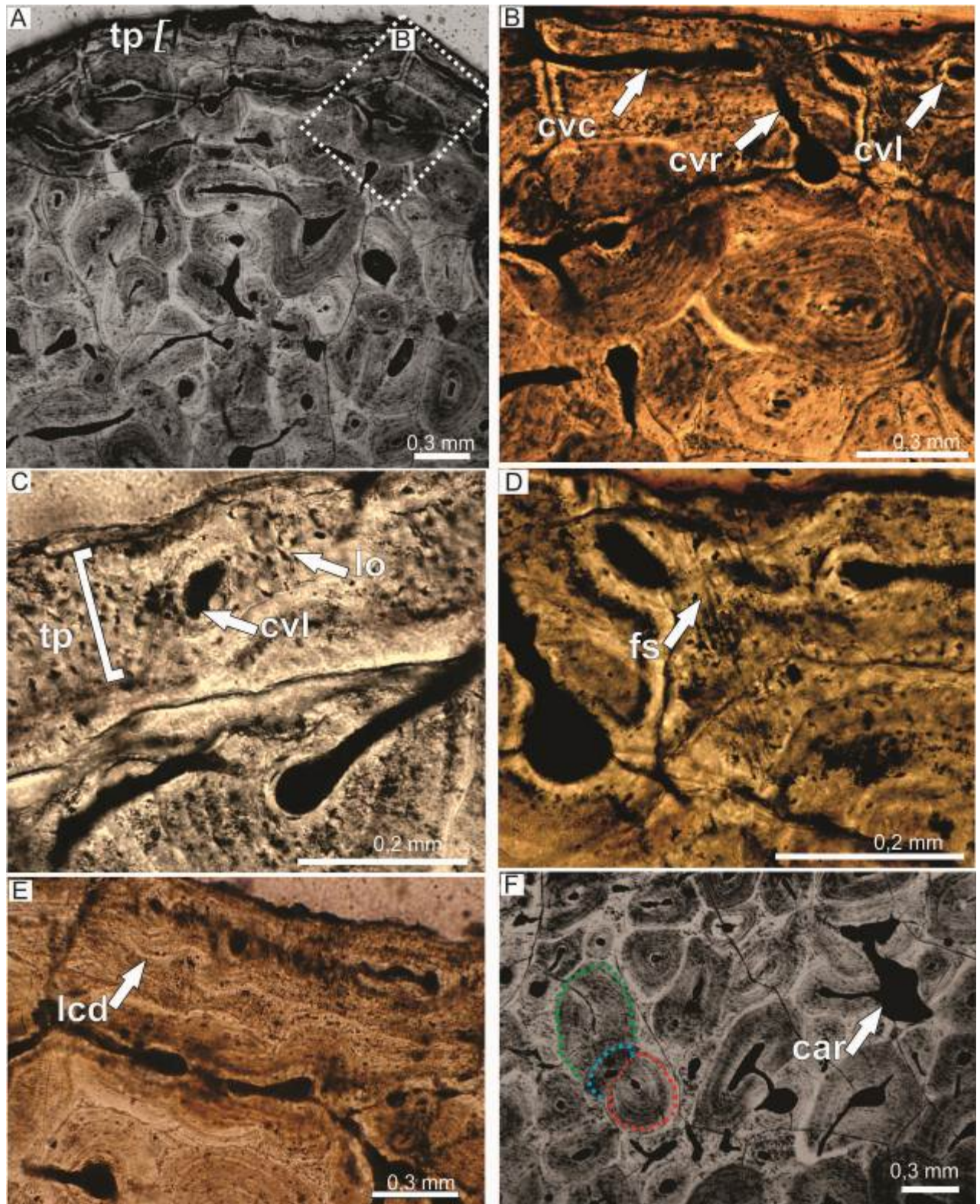


Figura69. Región anterior de la fibula de *Neuquensaurus australis* MCS 5/26. A) vista general de la corteza externa la cual se encuentra mayormente remodelada a excepción de la región subperiosteal. B) detalle del tejido primario en la región subperiosteal. Allí se detecta un tejido fibrolamelar plexiforme (detalle del recuadro mostrado en A). C) detalle de la corteza externa exhibiendo lagunas de osteocitos. D) detalle de la región subperiosteal donde se aprecian fibras de Sharpey. E) corteza externa exhibiendo una LCD. F) corteza media mostrando osteonas secundarias de primera, segunda y tercera generación. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. Imágenes A, F

con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, fs: fibras de Sharpey, lcd: línea de crecimiento detenido, lo: laguna de osteocito, tp: tejido primario.

Húmero MLP-CS 1019

La muestra consiste en un corte parcialmente completo que incluye parte de la región anterior y medial del húmero derecho. Debido a que ambas regiones muestran una histología similar, se describe a continuación el tejido óseo de la sección anterior señalando las diferencias con la región medial cuando sea necesario.

La microanatomía revela hueso compacto cortical y hueso esponjoso en la región medular. La corteza externa anterior exhibe un importante grado de remodelación secundaria, salvo en su porción más periférica donde se identifica tejido fibrolamelar con vascularización plexiforme (Fig. 70A). Entre los canales circunferenciales, longitudinales y oblicuos se distingue abundante matriz entretejida. Además, también en la región subperiosteal, se advierten numerosas fibras de Sharpey dispuestas de manera oblicua al margen externo. Se reconocen dos LCD de posición subperiosteal (Fig.70B). Las osteonas secundarias aparecen dispersas y se visualizan osteonas de primera y segunda generación en la corteza externa. La corteza media (Fig.70C) e interna (Fig.70E) contienen abundantes osteonas secundarias dispersas, siendo los espacios vasculares mucho más amplios hacia la región medular. Allí, el espesor del tejido lamelar que rodea a los canales vasculares de las osteonas secundarias es delgado. Las osteonas de Havers exhiben formas elípticas, subcirculares e irregulares. Entre las osteonas secundarias de la corteza media es posible identificar osteonas primarias longitudinales inmersas en una matriz entretejida. Se reconocen hasta tres generaciones de osteonas secundarias. La corteza interna se caracteriza por la abundante cantidad de osteonas secundarias, cuyos espacios vasculares se vuelven gradualmente más amplios hacia la región perimedular (Fig.70E). Se aprecian dos generaciones de osteonas secundarias solapadas. Pese a la profusa remodelación secundaria de la corteza interna, es posible reconocer en esa región restos intersticiales de tejido fibrolamelar (Fig.70F). El tejido cortical de la región medial muestra una histología similar a la que presenta la corteza anterior, siendo la única diferencia la presencia de al menos tres LCD.

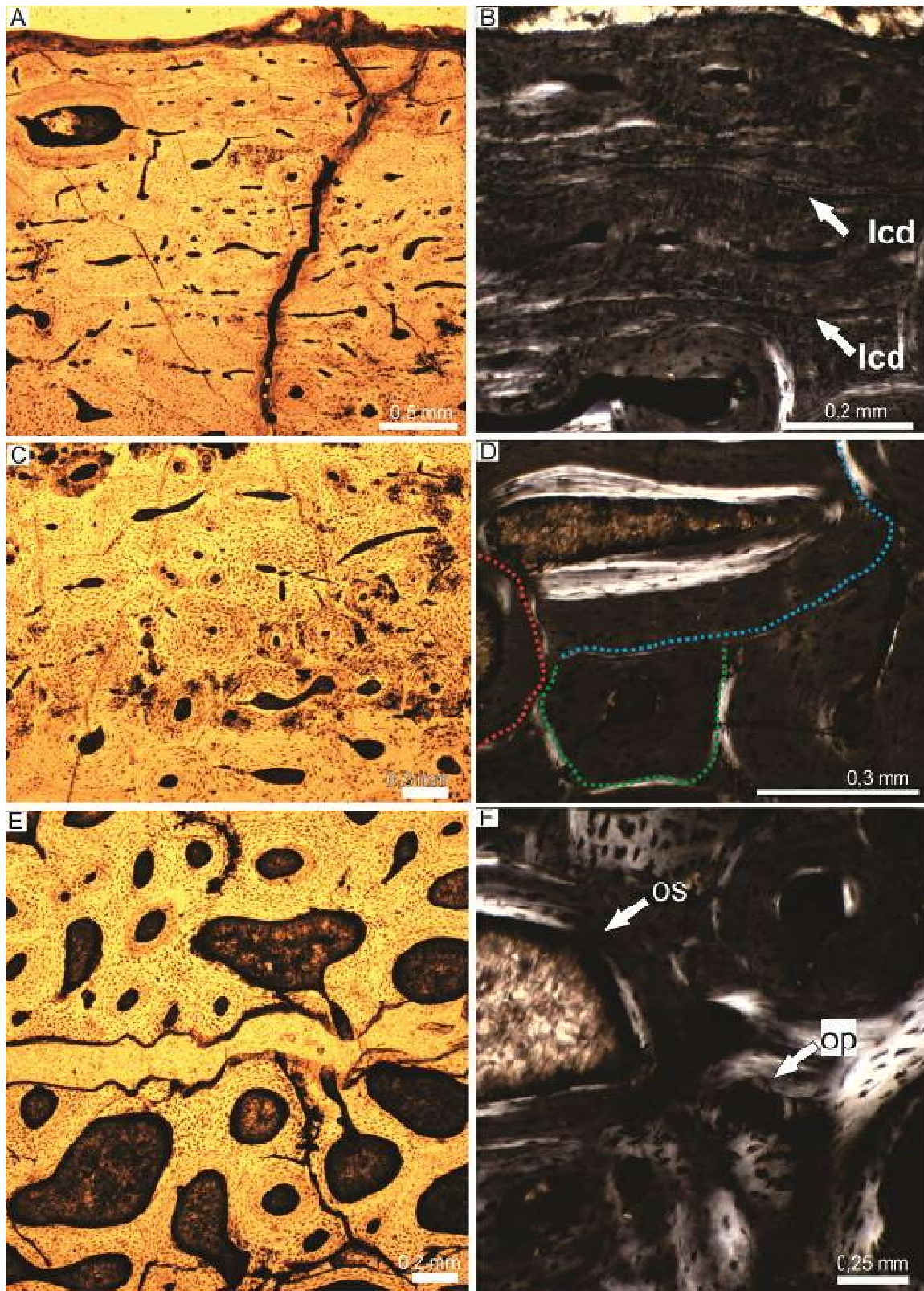


Figura. 70. Histología ósea de húmero de *Neuquensaurus australis* MLP-CS 1019. A) corteza externa mostrando tejido fibrolamelar con vascularización en arreglo plexiforme. B) detalle de la corteza externa donde se visualizan dos LCD. La matriz se encuentra invadida por fibras de Sharpey. C) corteza media exhibiendo tejido secundario. D) detalle de la corteza media donde se detectan tres generaciones de osteonas secundarias solapadas. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. E) corteza interna exhibiendo osteonas secundarias que aumentan la

amplitud del canal vascular hacia la cavidad medular. F) detalle de la corteza interna. En la misma se evidencian osteonas primarias longitudinales entre las osteonas secundarias. Imágenes A,C,E con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: lcd: línea de crecimiento detenido, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

4.1.1.16. “*Neuquensaurus robustus*”

Las muestras provienen de tres huesos apendiculares (húmero, fémur y tibia), los cuales forman parte del material referido a esta especie. Los elementos óseos antes mencionados posiblemente corresponden a un mismo individuo, el cual fue colectado en estrecha asociación con un ejemplar de *N. australis* (Salgado et al., 2005).

Húmero MCS-Pv 8

Las láminas delgadas provienen de dos fragmentos parciales obtenidos del área anterior y posterior del húmero izquierdo. Dado que ambas secciones presentan una histología similar, se procede a describir el tejido óseo presente en la sección delgada anterior.

A nivel microanatómico la sección presenta tejido compacto cortical y tejido esponjoso medular. La corteza externa está constituida mayormente por tejido haversiano denso (Fig.71A), con excepción de la porción más periférica donde se identifica una capa de tejido pseudolamelar vascular. Esta capa, la cual se corresponde con una CCE, posee un aspecto estratificado denotado por la presencia de cuatro líneas muy tenues (Fig.71B). Se visualizan sutiles manojos de fibras de Sharpey en la región subperiosteal. El tejido secundario de toda la corteza contiene osteonas de tipo I y III, de tamaño y forma variable. En la corteza media las osteonas secundarias conforman un tejido haversiano denso (Fig.71C). Tanto en la corteza externa como en la media, se identifican tres generaciones de osteonas secundarias solapadas (Fig.71D). En la corteza interna las osteonas secundarias presentan amplios espacios vasculares sobre todo en la región perimedular (Fig.71E). Allí también se identifican cavidades de reabsorción y dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas. La región medular, por su parte, presenta tejido trabecular remodelado y espacios intertrabeculares que se encuentran revestidos internamente por tejido lamelar.

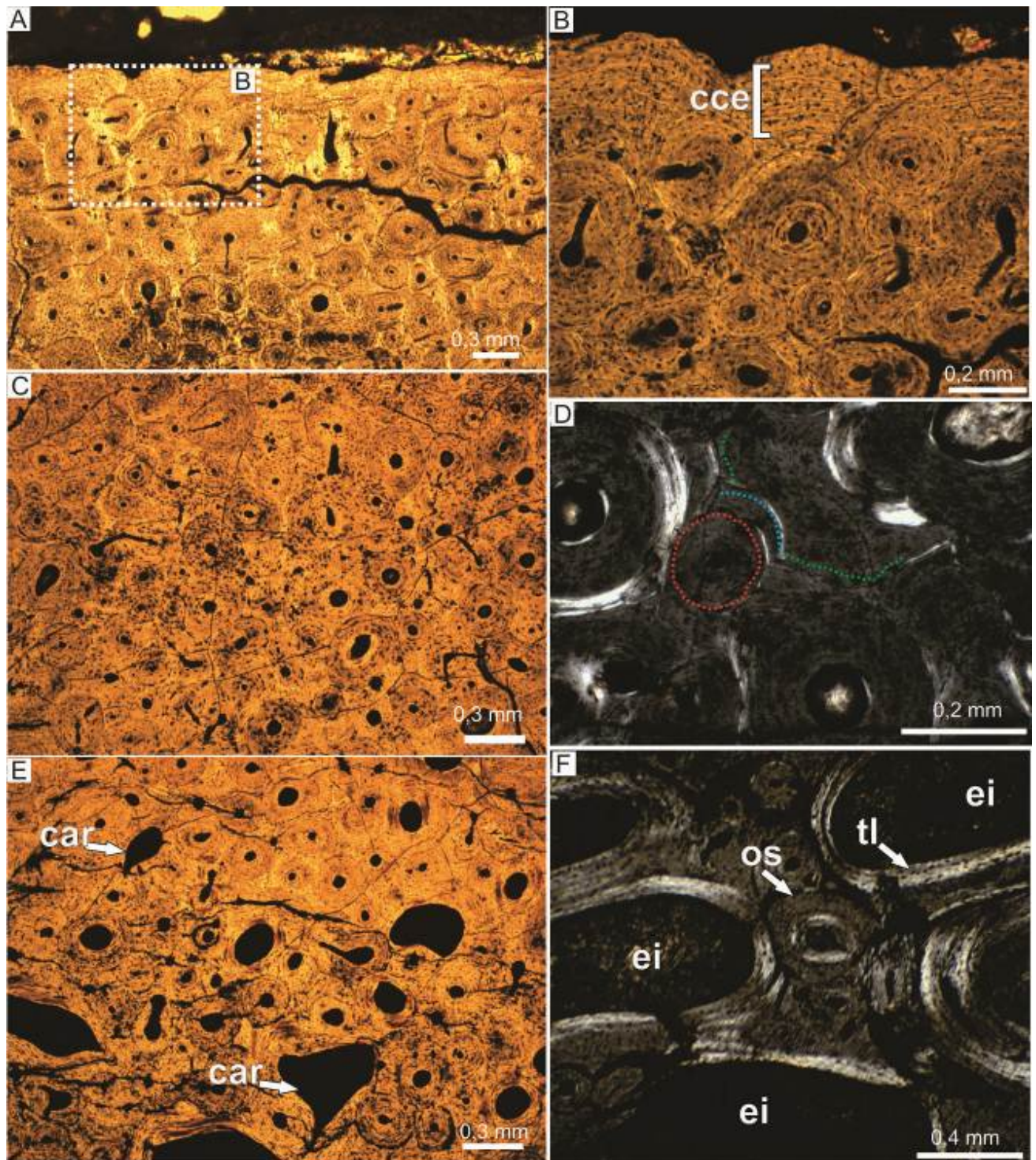


Figura 71. Histología ósea de húmero de "*Neuquensaurus robustus*" MCS-Pv 8. A) corteza externa mostrando tejido haversiano excepto en la región subperiosteal. B) detalle de la región subperiosteal donde se aprecia una CCE (recuadro marcado en A). C) tejido secundario que compone la corteza media. D) detalle de la corteza media donde se aprecian tres osteonas secundarias superpuestas. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. E) corteza interna exhibiendo cavidades de reabsorción y osteonas secundarias con amplios espacios vasculares. F) cavidad medular donde se distinguen trabéculas cubiertas por tejido lamelar y tejido trabecular de origen secundario. Imágenes D y F con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas:

car: cavidad de reabsorción, cce: capa circunferencial externa, ei: espacio intertrabecular, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar.

Fémur MCS-Pv9

Las secciones delgadas fueron obtenidas de dos muestras parciales correspondientes al área anterior y posterior del fémur derecho. Debido a la similitud histológica detectada en ambas regiones, se describe el tejido óseo de la sección anterior resaltando las diferencias con la sección posterior cuando corresponda.

La corteza externa está conformada principalmente por tejido haversiano (Fig.72A) en el cual se registran tres generaciones de osteonas superpuestas de tipo III. Muchas de las osteonas secundarias están conectadas por conductos de Havers. En la región subperiosteal se observa tejido primario avascular birrefringente, el cual se interpreta como una CCE (Fig.72B). La matriz ósea contiene lagunas de osteocitos de aspecto fusiforme o irregular y muestran cierta orientación preferencial. Estas características son compatibles con una matriz pseudolamelar. La corteza media se encuentra intensamente remodelada conformando un tejido haversiano (Fig.72C). El mismo exhibe al menos tres generaciones de osteonas secundarias (Fig.72D). La depositación centrípeta de tejido lamelar en las osteonas secundarias es variable, observándose osteonas con varias o pocas capas de tejido lamelar. La corteza interna también se encuentra intensamente remodelada y allí se observan osteonas con canales vasculares que incrementan su lumen hacia la región perimedular (Fig.72E). Se identifican osteonas secundarias de primera y segunda generación en la corteza interna. En esta región, también son frecuentes cavidades de reabsorción. La transición entre el hueso compacto y esponjoso es difusa. El hueso esponjoso está formado por trabéculas óseas, las cuales exhiben restos de osteonas secundarias incluidas en una matriz entretejida (Fig.72F). Los espacios intertrabeculares son amplios y alargados, y se orientan de forma paralela al borde externo del tejido.

En la corteza posterior el límite entre el tejido trabecular y el compacto está más claramente delimitado. Comparado con la corteza anterior, el tejido haversiano de la corteza posterior ocupa un mayor espesor y las osteonas secundarias son de tipo I y III. También se observa una capa muy delgada de tejido primario birrefringente en la zona subperiosteal (i.e. CCE).

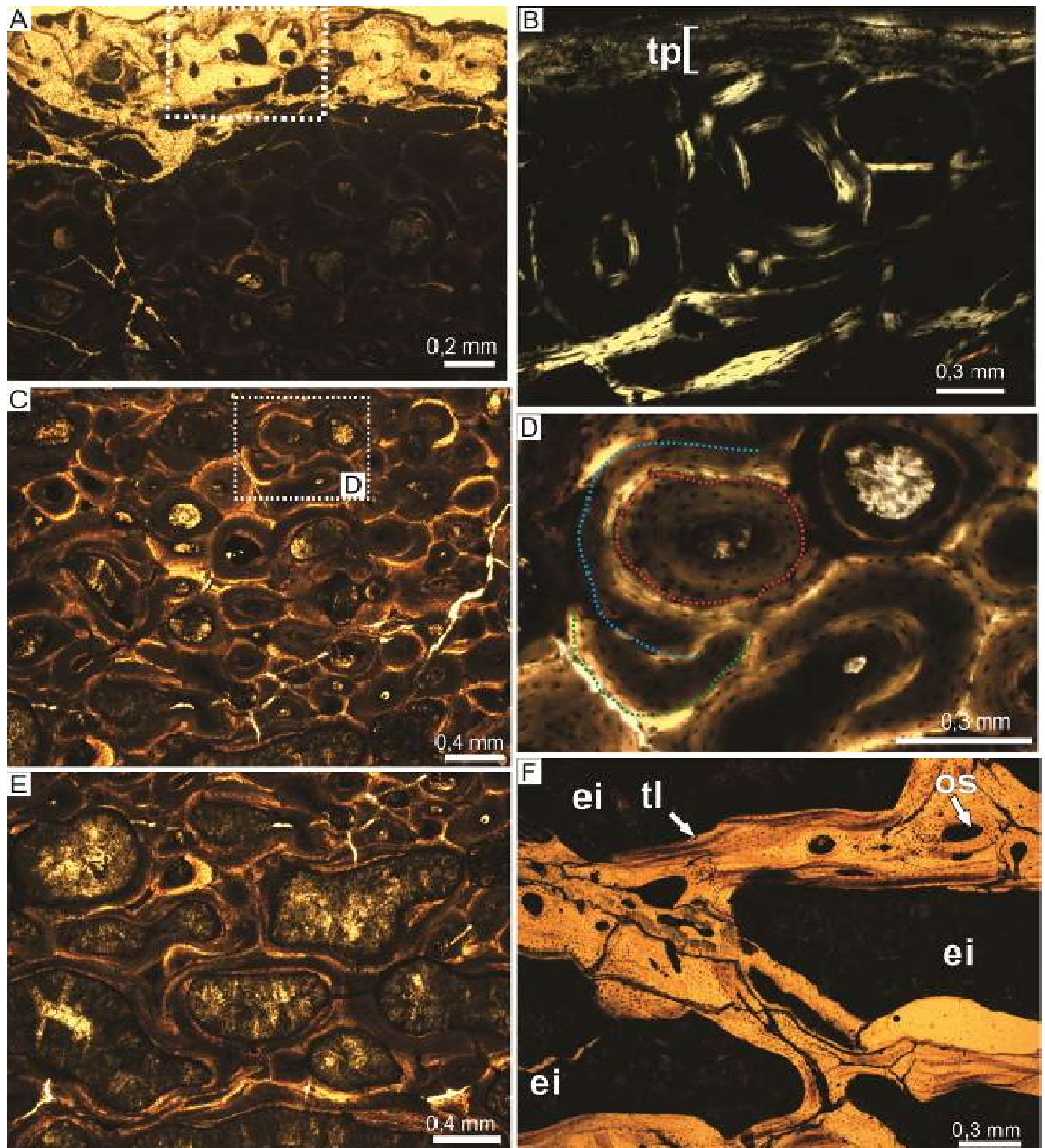


Figura 72. Histología ósea de fémur de “*Neuquensaurus robustus*” MCS-Pv 9. A) corteza externa altamente remodelada excepto en la región subperiosteal donde se observa tejido primario. B) detalle de la región subperiosteal mostrando la CCE (recuadro marcado A). C) corteza media exhibiendo osteonas secundarias. Las mismas adquieren forma oval o subcircular en sección transversal (recuadro marcado A). D) tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. E) región perimedular. F) tejido trabecular secundario. Imágenes A, F con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: ei: espacio intertrabecular, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar, tp: tejido primario.

Tibia MCS-Pv6

La lámina delgada incluye parte de la región anterior de la tibia derecha y proviene de una muestra parcial. La sección incluye una corteza de tejido compacto sin restos de hueso trabecular en la región medular. La mayor parte del hueso cortical está compuesto por tejido haversiano (Fig. 73A,C,E) el cual posee osteonas de tipo I y III. El tejido haversiano de la corteza externa exhibe osteonas secundarias de al menos dos generaciones diferentes, muchas de las cuales se vinculan mediante canales de Volkman (Fig. 73A). El tejido primario se restringe a la región subperiosteal (Fig. 73B) y se compone de una matriz pseudolamelar. La misma está invadida por fibras de Sharpey cortas. Se detecta además una línea oscura, interpretada como una LCD, visible solamente en ciertos sectores, que se dirige en paralelo a la superficie externa de la muestra. En la corteza media (Fig. 73C) se observan restos de matriz pseudolamelar entre las osteonas secundarias. La matriz contiene osteonas primarias longitudinales (Fig. 73D). La corteza media exhibe dos generaciones de osteonas secundarias (Fig. 73D). En la corteza interna se registran osteonas secundarias que muestran amplios espacios vasculares de aspecto irregular (Fig. 36E) y canales de Volkman que conectan sistemas de Havers cercanos. Se identifican tres generaciones de osteonas secundarias en la corteza interna (Fig. 73F).

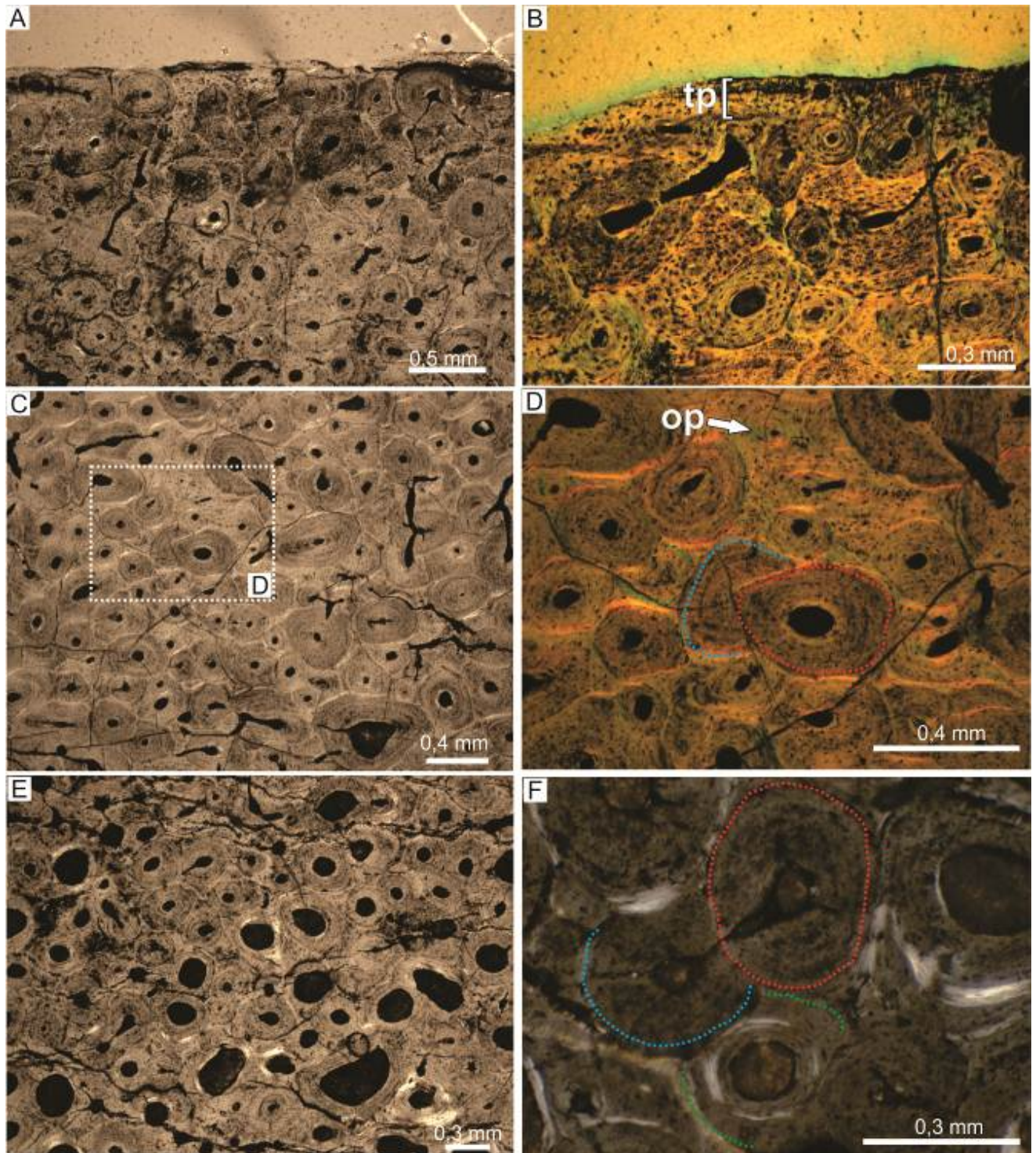


Figura 73. Histología ósea de tibia de “*Neuquensaurus robustus*” MCS-Pv 6. A) corteza externa altamente remodelada. B) región subperiosteal mostrando tejido primario. C) corteza media con un moderado grado de reconstrucción secundaria. D) detalle de corteza media mostrando tanto osteonas primarias como secundarias (recuadro marcado en D). E) corteza interna exhibiendo osteonas secundarias con amplios espacios vasculares. F) detalle de la corteza interna donde se aprecian tres generaciones de osteonas solapadas. La línea punteada indica el contorno de la línea cementante. Imagen F con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: op: osteona primaria, tp: tejido primario.

4.1.1.17. *Rocasaurus muniozi*

Las secciones delgadas provienen de dos elementos apendiculares (fémur e isquion) los cuales forman parte del holotipo y han sido interpretados como pertenecientes a un individuo juvenil (Salgado y Azpilicueta, 2000).

Fémur MPCA-Pv 46/6

La lámina delgada proviene de la parte posterior del fémur izquierdo. Microanatómicamente se observa hueso compacto y hueso esponjoso.

El hueso compacto está formado íntegramente por tejido fibrolamelar. La corteza externa está vascularizada por abundantes osteonas primarias en un arreglo principalmente longitudinal que grada a plexiforme hacia la corteza media (Fig. 74A). En esta misma dirección se observa un incremento en la densidad y el tamaño de los canales vasculares. En el sector subperiosteal, se aprecian osteonas primarias que se comunican con el exterior, otorgando al margen externo del tejido un aspecto ondulado. La matriz es de tipo entretejida y exhibe claramente las lagunas de osteocitos (Fig. 74B), las cuales poseen forma subcircular e irregular. A lo largo del margen externo de la corteza se visualizan, por sectores y de manera muy tenue, fibras de Sharpey de disposición oblicua al margen externo (Fig. 74C). La corteza media muestra un patrón vascular variable. En la corteza media más externa, las osteonas primarias ostentan amplios espacios vasculares que se organizan en un patrón vascular de tipo plexiforme (Fig. 74D), mientras que en ciertos sectores de la corteza media más profunda se observa un patrón vascular principalmente laminar donde las osteonas primarias exhiben espacios vasculares más estrechos. La corteza interna (Fig. 75A) contiene osteonas primarias mayormente en arreglo circunferencial y longitudinal, y ocasionales canales oblicuos. Los espacios vasculares de las osteonas primarias presentan varias capas de tejido lamelar (Fig. 75B). También en la corteza interna se visualizan osteonas secundarias dispersas, las cuales se encuentran en un estado temprano de maduración. La transición desde el hueso compacto al hueso esponjoso es gradual (Fig. 75C). El hueso esponjoso presenta amplios espacios vasculares que se encuentran cubiertos por una capa delgada de tejido lamelar birrefringente y espacios intertrabeculares elongados (Fig. 75D).

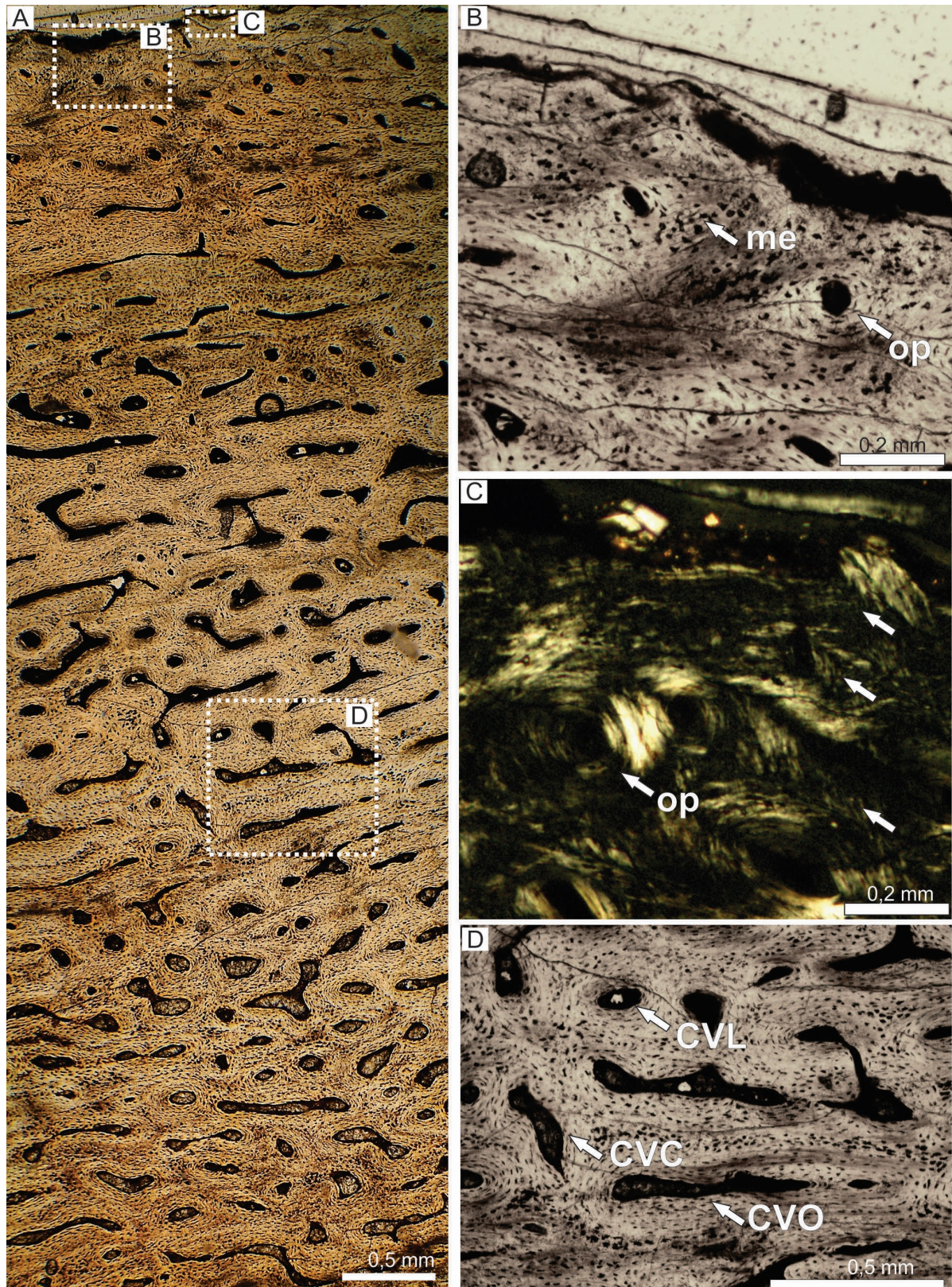


Figura 74. Histología ósea de fémur de *Rocasaurus muniozi* MPCA-Pv 46/6. A) corteza externa y media exhibiendo tejido fibrolamelar altamente vascularizado. B) región subperiosteal en donde se aprecia matriz ósea de tipo entretejida y osteonas primarias (recuadro marcado en A). C) región subperiosteal mostrando la matriz entretejida opacada por tenues y finos paquetes de fibras de Sharpey. Estas últimas indicadas con flechas (recuadro marcado en A). D) corteza media en donde se distinguen canales

vasculares longitudinales, circunferenciales y oblicuos (recuadro marcado en A). Imagen C con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, canal vascular oblicuo, me: matriz entretejida, op: osteona primaria.

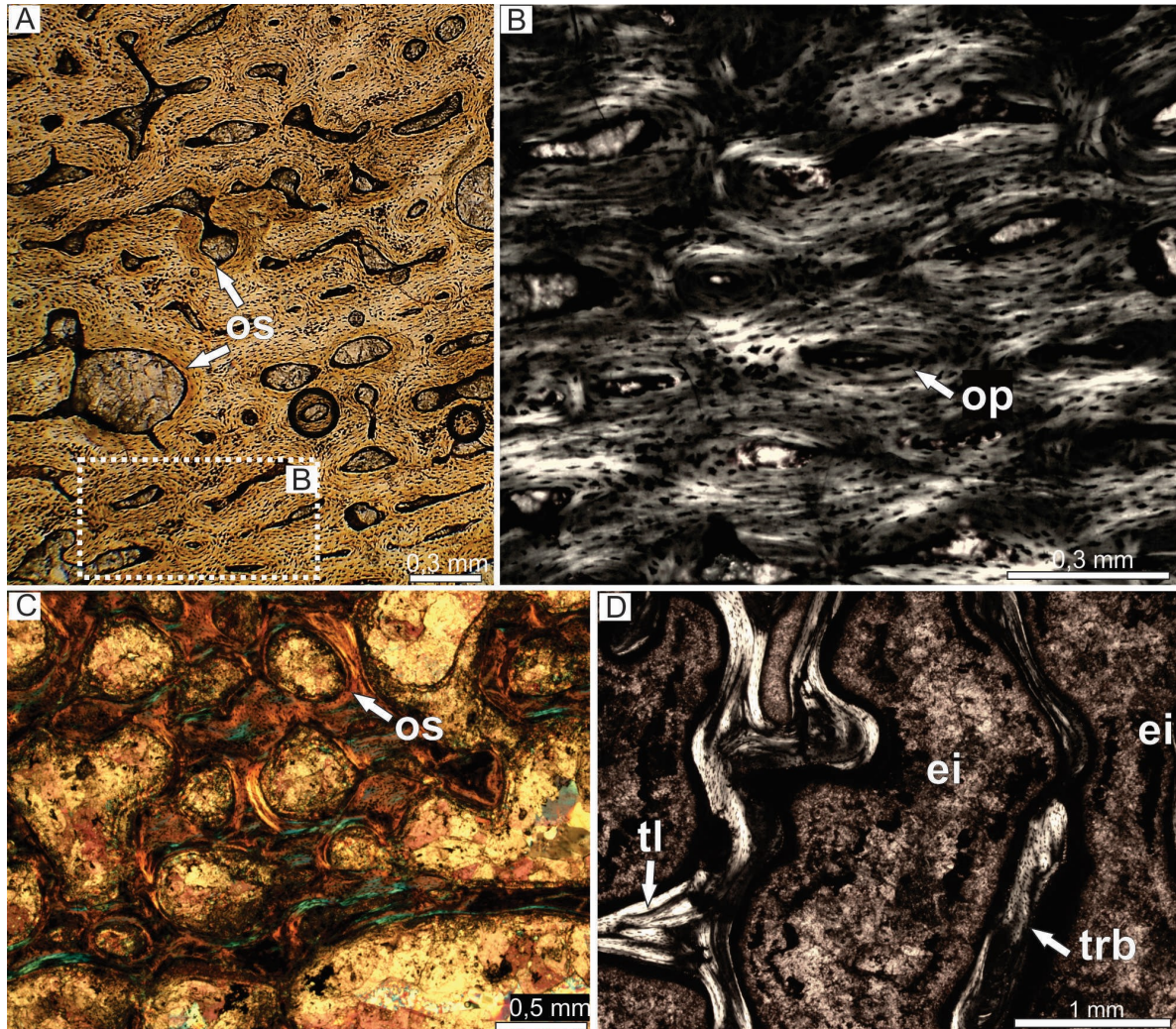


Figura 75. Histología ósea de fémur de *Rocasaurus muniozi*MPCA-Pv 46/6. A) corteza interna exhibiendo osteonas primarias con patrón vascular plexiforme. B) detalle de la corteza interna mostrando osteonas primarias (recuadro marcado en A). C) región perimedular en donde se aprecian osteonas secundarias de amplios espacios vasculares. D) tejido esponjoso mostrando delgadas trabéculas revestidas de tejido lamelar. Imagen A con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: ei: espacio intertrabecular, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar, trb: trabécula.

Isquion MPCA-Pv 46/14

La sección delgada proviene de una muestra parcial obtenida del extremo posterior del isquion derecho. El tejido exhibe un contorno elongado, con los bordes

laterales y mediales rectos y paralelos entre sí, y el extremo posterior redondeado (Fig. 76A). A simple vista se distingue hueso cortical compacto rodeando una región medular que contiene hueso esponjoso. El espesor de la corteza es variable, siendo la parte central la que presenta el menor espesor cortical, en tanto que dicho espesor se incrementa hacia el extremo posterior. En general, la histología revela un tejido primario restringido a la corteza externa y tejido secundario en la corteza media e interna. La corteza externa exhibe un tejido primario de tipo fibrolamelar (Fig. 76B). Las lagunas de osteocitos de la matriz poseen un aspecto subcircular e irregular. En muchas de ellas es posible distinguir canaliculi de corta extensión. La vascularización es abundante y consiste en osteonas primarias en arreglo principalmente longitudinal (Fig. 76C). A lo largo de todo el margen más periférico de la muestra se observan abundantes paquetes de fibras de Sharpey que se distribuyen de manera oblicua al margen exterior. No se reconocen marcas de crecimiento en la corteza externa. Se observa una diferencia entre las osteonas primarias de la corteza externa medial y lateral. Esa diferencia se debe a la cantidad de capas de tejido lamelar asociadas a las osteonas primarias. En la corteza externa lateral, se detectan osteonas primarias con una cantidad menor de capas de tejido endosteal (Fig. 76D) respecto a la corteza externa medial (Fig. 76C). La corteza media está constituida por tejido haversiano (Fig. 76E). El mismo contiene osteonas secundarias con espacios vasculares reducidos y varias capas de tejido lamelar, que van incrementado el tamaño de su lumen hacia la región perimedular. En algunos sectores de la corteza media se visualizan, además de osteonas secundarias, cavidades de reabsorción. La corteza interna se compone de osteonas secundarias principalmente inmaduras (Fig. 76F). Las osteonas secundarias dan paso de manera gradual a los amplios espacios intertrabeculares del hueso esponjoso (Fig. 76G). Este último está constituido por trabéculas, muchas de ellas fragmentadas, en las cuales se distingue tejido lamelar con lagunas de osteocitos fusiformes. Los espacios intertrabeculares exhiben formas elípticas e irregulares y muchos de ellos están fusionados formando cavidades amplias.

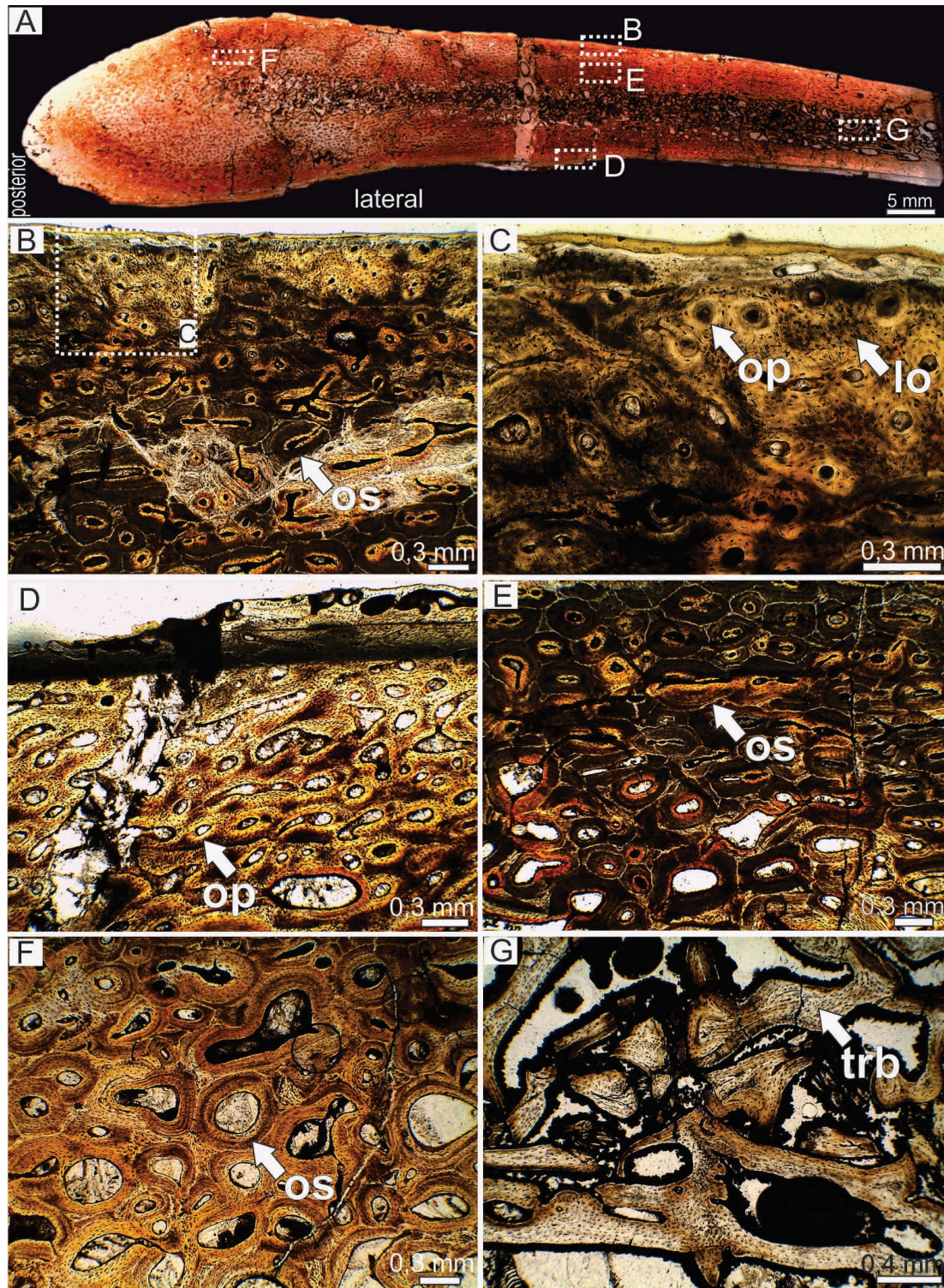


Figura 76. Histología de isquion de *Rocasaurus muniozi* MPCA-Pv 46/14. A) imagen completa de la sección analizada. B) corteza externa mostrando tejido secundario y tejido primario en el sector subperiosteal (recuadro marcado en A). C) detalle de región subperiosteal medial exhibiendo osteonas primarias que presentan espacios vasculares estrechos. D) región subperiosteal lateral mostrando osteonas primarias con espacios vasculares amplios (recuadro marcado en A). E) corteza media exhibiendo tejido haversiano (recuadro marcado en A). F) región cortical interna donde se aprecian osteonas secundarias en un estadio temprano de formación (recuadro marcado en A). G) trabéculas de la región medular constituidas por tejido lamelar (recuadro marcado en

A).Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: lo: laguna de osteocito, op: osteona primaria, os: osteona secundaria, trb: trabécula.

4.1.1.18.*Saltasaurus loricatus*

Las muestras fueron extraídas de diferentes huesos apendiculares (seis húmeros, una ulna, un fémur, una tibia una fibula y un metatarsiano), los cuales corresponden a doce individuos de diferentes estadios ontogenéticos. Estos elementos fueron asignados al material referido por Bonaparte y Powell (1980) y Powell (1986, 1992, 2003).

Húmero PVL 4017-62

Las secciones delgadas proceden de una muestra completa obtenida de la diáfisis del húmero izquierdo. Las secciones incluyen hueso compacto y esponjoso. En general, la corteza está dominada por tejido haversiano y una proporción menor de tejido primario localizado en la región externa. El tejido primario es de tipo pseudolamelar y se encuentra altamente vascularizado por osteonas primarias de orientación principalmente longitudinal, aunque también se aprecian osteonas primarias circunferenciales y radiales (Fig. 77A). La matriz ósea es birrefringente y exhibe lagunas de osteocitos fusiformes orientadas en una misma dirección (Fig. 77B). Las lagunas de osteocitos no han preservado sus canaliculi. A lo largo de toda la extensión del sector subperiosteal, se evidencian abundantes y gruesos paquetes de fibras de Sharpey, las cuales exhiben birrefringencia, y se orientan de forma perpendicular al borde externo. También en la corteza externa se visualizan osteonas secundarias que van incrementando en cantidad hacia la región medular. Las mismas se encuentran agrupadas y en muchos casos se las distingue superpuestas. Se contabilizan dos generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza externa. El tejido de la corteza media (Fig. 77C) e interna (Fig. 77E) es predominantemente de tipo haversiano. Las osteonas secundarias están formadas por varias capas de tejido lamelar endosteal. Entre las osteonas secundarias de la corteza media aún es posible identificar restos de matriz pseudolamelar intersticial. Se observan tres generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza media (Fig.77D). La corteza interna está muy alterada. Pese a esto, aún es posible distinguir osteonas secundarias las cuales ostentan tamaños y

formas variables (Fig. 77E). La cavidad medular está rellena por sedimento y por fragmentos de tejido trabecular (Fig. 77F). Las trabéculas están constituidas por capas de tejido lamelar y algunas de ellas presentan osteonas, posiblemente secundarias.

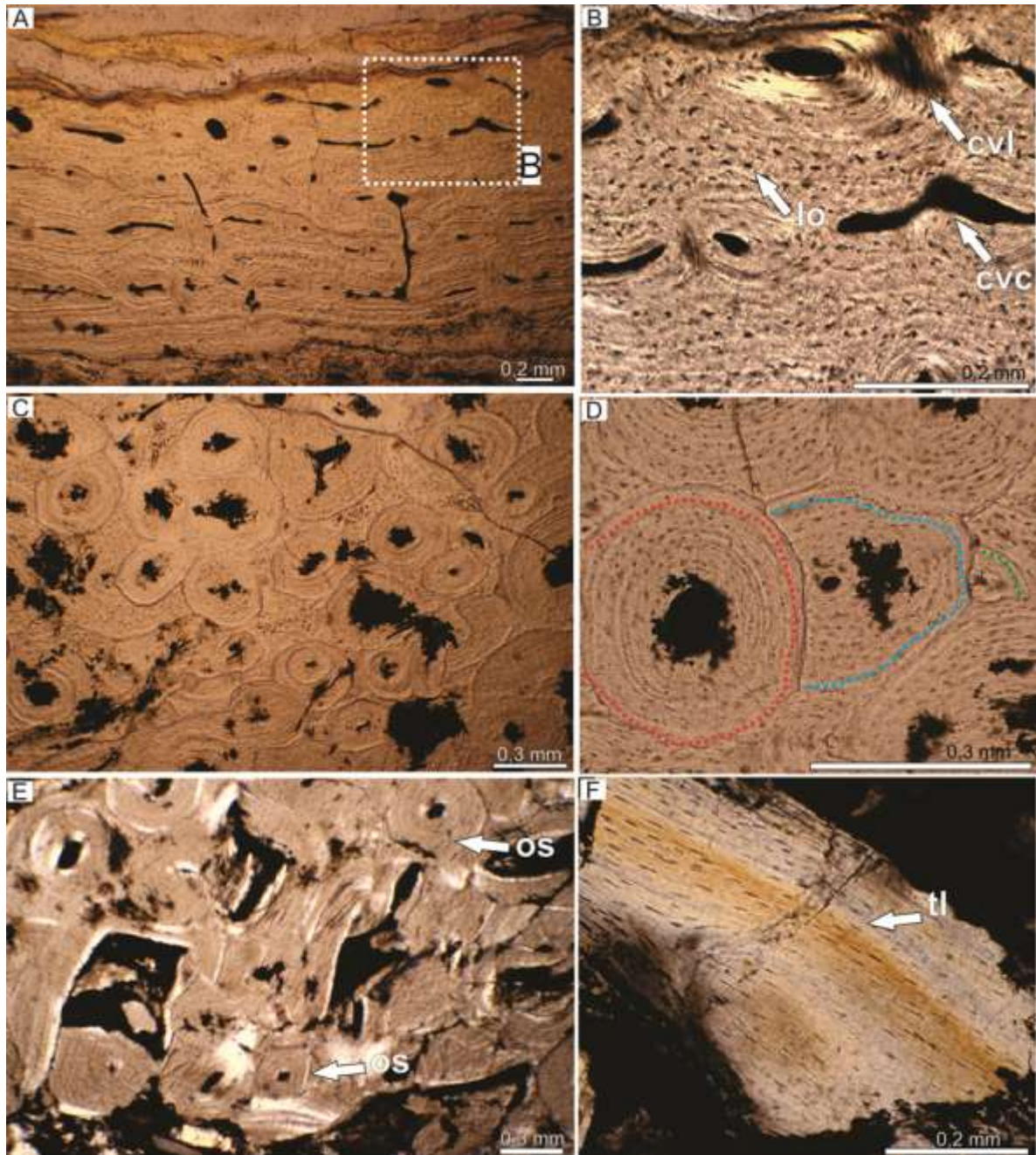


Figura 77. Histología ósea de húmero de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-62. A) corteza externa conformada mayormente por tejido primario. B) detalle de la corteza externa mostrando lagunas de osteocitos de forma ovalada y distribuidos de manera ordenada. C) corteza media compuesta por tejido secundario. D) detalle de la corteza media en donde se reconocen tres generaciones de osteonas secundarias solapadas. E) corteza interna. Si bien dicha región está mal preservada, se observan numerosas osteonas secundarias que exhiben amplios espacios vasculares. F) fragmento de trabécula de la región medular. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cvc:

canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, lo: laguna de osteocito, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar.

Húmero PVL 4017-63

Se cuenta con dos muestras parciales de la diáfisis anterior y posterior del húmero derecho, a partir de las cuales se confeccionaron dos secciones delgadas. A ojo desnudo se aprecia que tanto la sección anterior como la posterior sólo preservan hueso compacto. La microestructura ósea en ambas regiones es similar por lo que se describe el tejido cortical anterior, señalando las diferencias con la corteza posterior cuando corresponda.

La corteza externa se encuentra mal preservada y se ha perdido gran parte de la región subperiosteal, posiblemente durante el procesamiento de la lámina delgada. No obstante, se aprecia que la corteza externa está constituida principalmente por tejido fibrolamelar. La vascularización es principalmente longitudinal y circunferencial con ocasionales canales radiales (Fig. 78A). Las lagunas de osteocitos son pequeñas y exhiben forma estrellada. Si bien la mayoría de las lagunas no han preservado sus canaliculi, en algunos sectores se observan canaliculi cortos. El tejido primario de la corteza externa profunda está invadido por algunas osteonas secundarias, donde en algunas las cuales se las observa alineadas. No se detectan solapamientos de osteonas secundarias en la corteza externa. Ciertas regiones de la corteza externa ostentan un aspecto estratificado, el cual consiste en dos líneas oscuras orientadas en paralelo al borde externo, y que se interpretan como dos LCD (Fig. 78B). En un sector reducido se visualizan fibras de Sharpey muy finas y de orientación perpendicular a la corteza externa. La corteza media consta de un tejido haversiano denso (Fig. 78C). En dicha región, la mayoría de las osteonas secundarias exhiben pequeños espacios vasculares y gruesas capas de tejido lamelar endosteal, aunque ocasionalmente se identifican osteonas en un estado de desarrollo inmaduro. Se contabilizan tres generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza media (Fig. 78D). La histología de la corteza interna es similar a la que expone la corteza media, es decir que la misma está compuesta por tejido secundario, el cual posee osteonas secundarias de hasta tres generaciones diferentes. Las osteonas secundarias exhiben espacios vasculares mucho más amplios que los presentes en la corteza media, sobre todo hacia la región perimedular (Fig. 78E). También se detectan algunas cavidades de reabsorción en la corteza interna. La porción

más profunda de la corteza interna está mal preservada, no obstante, se distinguen pequeños fragmentos óseos que están compuestos por tejido lamelar, en el cual se observan lagunas de osteocitos fusiformes. Dichos fragmentos se aprecian mejor en la corteza interna posterior (Fig. 78F). Es difícil clasificar el tipo de osteona secundaria del tejido cortical debido al mal estado de preservación del tejido, pero toda la corteza parece contener osteonas secundarias de tipo I.

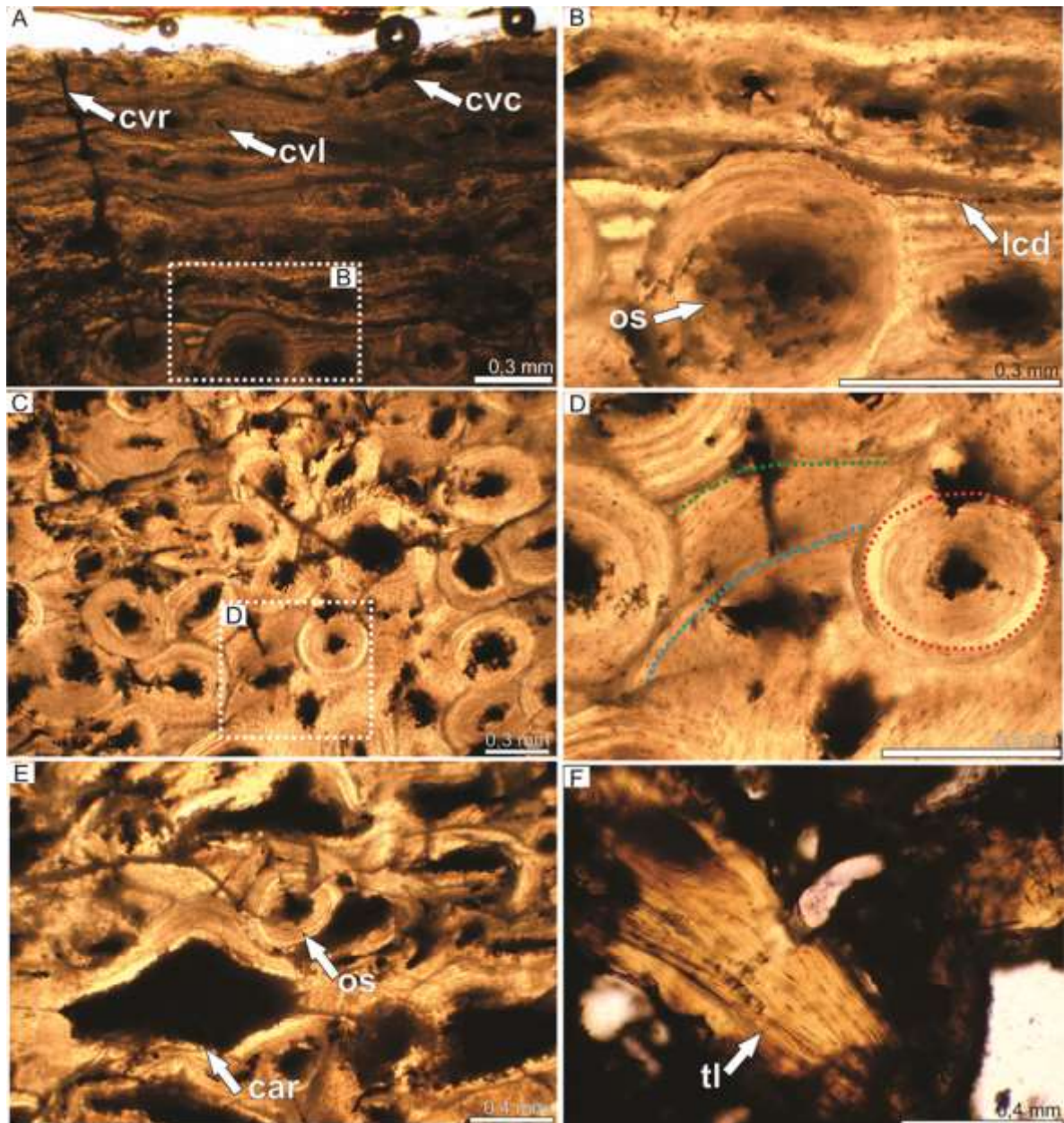


Figura 78. Histología ósea de húmero de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-63. A) corteza externa compuesta por tejido fibrolamelar altamente vascularizado. B) detalle de la corteza externa en donde se aprecia una LCD (recuadro marcado en A). C) corteza media compuesta por tejido haversiano. D) detalle de la corteza media en donde se distinguen tres osteonas secundarias solapadas (recuadro marcado en C). E) corteza interna. F) fragmento de trabécula en donde se observa que la misma está compuesta por tejido lamelar. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: car: cavidad de

reabsorción, cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, lcd: línea de crecimiento detenido, lo: laguna de osteocitos, me: matriz entretejida, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar.

Húmero PVL 4017-65

La sección delgada pertenece a la colección del MPCA y sólo se conoce que la misma procede de una muestra incompleta obtenida de la diáfisis del húmero. Microanatómicamente se detecta solamente hueso compacto. La histología consiste principalmente en hueso secundario. Se observa matriz ósea de origen primario en la corteza externa (Fig. 79A) y unas pocas osteonas secundarias. La matriz exhibe birrefringencia y contiene lagunas de osteocitos fusiformes orientados en una misma dirección, lo que denota que la matriz es de tipo pseudolamelar. El tejido primario está vascularizado por osteonas primarias orientadas mayormente de forma longitudinal (Fig. 79B), aunque también se aprecian canales vasculares circunferenciales y oblicuos. En el sector subperiosteal se aprecian densos paquetes de fibras de Sharpey de orientación oblicua respecto a la superficie externa. No se observan marcas de crecimiento en la corteza externa. La corteza media (Fig. 79C) e interna (Fig. 79E) están compuestas por tejido haversiano denso. En la corteza interna es frecuente observar amplias cavidades de reabsorción. El número de solapamientos de las osteonas secundarias es de dos, tanto en la corteza media (Fig. 79D) como en la interna (Fig. 79F).

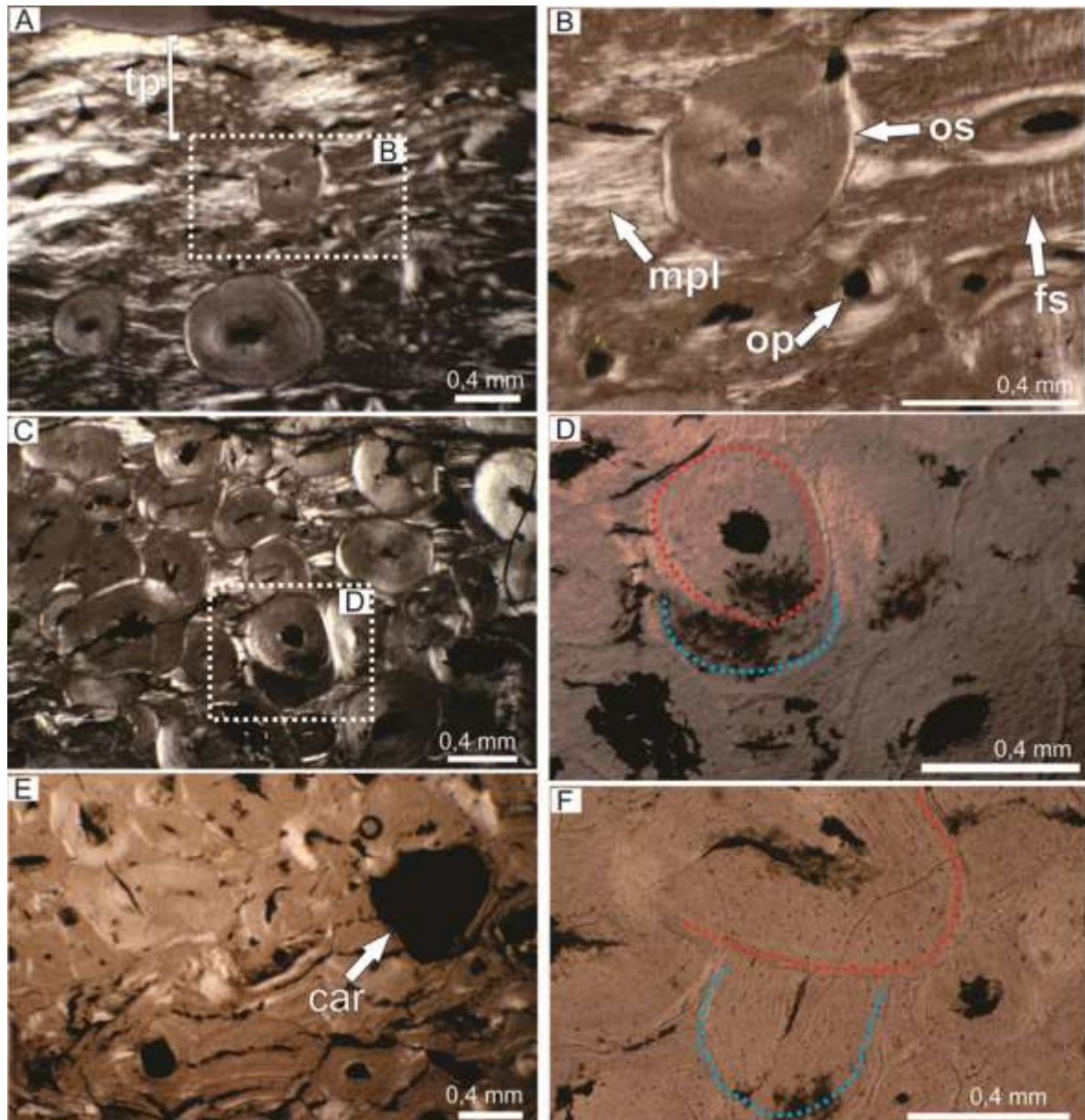


Figura 79. Histología ósea de húmero de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-65. A) corteza externa exhibiendo tejido primario de tipo pseudolamelar. B) detalle de la corteza externa en donde se aprecian osteonas primarias y secundarias, y matriz pseudolamelar (recuadro marcado en A). C) corteza media constituida por tejido secundario. D) detalle de la corteza media mostrando dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas (recuadro marcado en C). E) corteza interna exhibiendo tejido secundario y una cavidad de reabsorción. F) detalle de la corteza interna en donde se observa dos osteonas secundarias solapadas.

Húmero PVL 4017-69

Se analiza la histología de una sección transversal completa obtenida del humero izquierdo. La sección incluye hueso compacto cortical y hueso esponjoso medular. El hueso cortical está conformado por tejido primario y secundario. La corteza externa

exhibe tejido fibrolamelar y se encuentra altamente vascularizada por osteonas primarias longitudinales, radiales y circunferenciales (Fig. 80A). La matriz contiene lagunas de osteocitos de formas redondeadas o estrelladas, y unas pocas osteonas secundarias dispersas de tipo III. Entre la corteza media y externa se distingue un patrón estratificado el cual presenta diferentes tonalidades. Esto se debe a la presencia de dos tipos de estructuras histológicas que consisten en marcas de crecimientos (LCD y annulus) y líneas de brillo. En este sentido, un tipo de discontinuidad se manifiesta en la forma de una capa muy delgada compuesta de varias líneas muy tenues en donde se aprecian lagunas de osteocitos fusiformes y de distribución ordenada, que se interpretan como un annuli (Fig. 80B). También se detectan líneas solitarias bien marcadas y de color oscuro que se interpretan como LCD (Fig. 80C). Además, se identifican franjas de aspecto brillante bajo luz normal que carecen de lagunas de osteocitos, las mismas pueden vincularse a la presencia de líneas de brillo (Fig. 80A). En la región subperiosteal se observa un gran número de fibras de Sharpey de orientación oblicua al margen externo del tejido. En la corteza media el grado de remodelación secundaria es alto respecto a la corteza externa (Fig. 80D), no obstante, se distinguen áreas que preservan tejido primario intersticial (Fig. 80E). Las osteonas secundarias se aprecian dispersas o agrupadas y se identifican dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas. La corteza interna se compone de tejido haversiano denso (Fig. 80F). En dicha región se observan osteonas secundarias de primera y segunda generación (Fig. 80G). También se visualizan cavidades de reabsorción. La preservación de la cavidad medular no es óptima dado que el tejido trabecular se encuentra fragmentado, no obstante, la microestructura de las trabéculas es clara. Las trabéculas están conformadas por tejido lamelar endosteal. El área intersticial de las trabéculas contiene algunas osteonas secundarias.

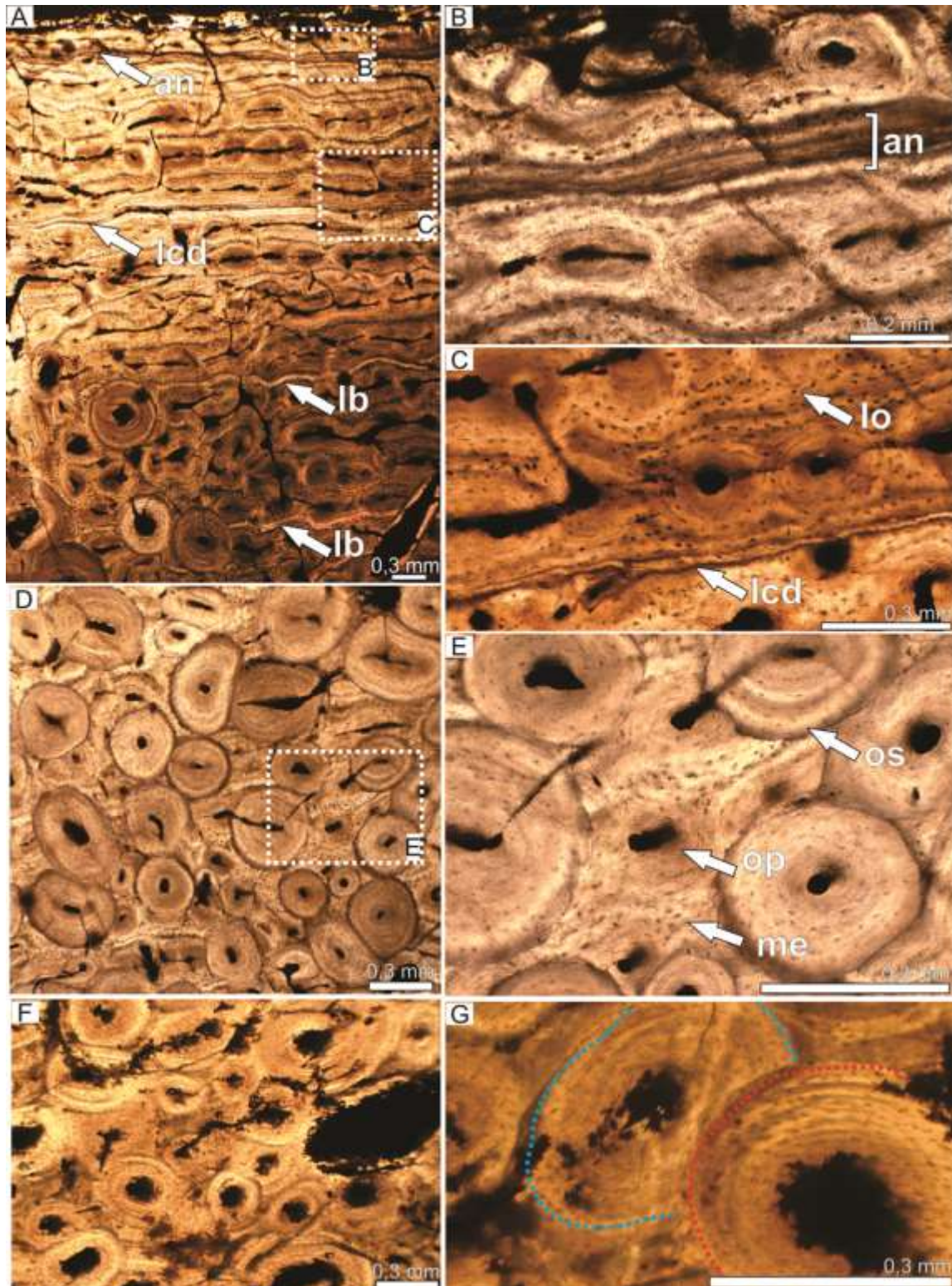


Figura 80. Histología ósea de húmero de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-69. A) corteza externa mostrando marcas de crecimiento (LCD y annuli) y líneas de brillo. B) detalle de la corteza externa exhibiendo un annuli (recuadro marcado en A). C) detalle de la corteza externa mostrando una LCD (recuadro marcado en A). D) corteza media exhibiendo tejido secundario predominante. E) detalle de la corteza media en donde se aprecian osteonas primarias y secundarias (recuadro marcado en D). F) corteza interna compuesta por tejido haversiano denso. G) osteonas secundarias de primera y segunda generación. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: an: annuli, lb: línea de

brillo, lcd: línea de crecimiento detenido, lo: laguna de osteocitos, me: matriz entretejida, op: osteona primaria, os: osteona secundaria.

Húmero PVL 4017-70

Las secciones delgadas provienen de la diáfisis anterior y posterior del húmero. El tejido cortical posterior es el que presenta el mejor estado de preservación, por lo tanto, se describe la histología de la diáfisis posterior señalando las diferencias con la región anterior cuando corresponda.

A ojo desnudo se observa que la sección incluye hueso compacto y una delgada capa de hueso esponjoso. El hueso compacto cortical está constituido principalmente por una matriz de tipo entretejida en la cual están inmersas abundantes osteonas primarias principalmente de orientación longitudinal. La corteza externa se encuentra altamente vascularizada por osteonas primarias que exhiben espacios vasculares estrechos (Fig. 81A). En la corteza externa anterior además de canales primarios longitudinales, también son importantes los canales vasculares circunferenciales. Tanto la corteza externa anterior como posterior, presentan ocasionales canales vasculares oblicuos. En el margen subperiosteal se visualizan delgadas fibras de Sharpey orientadas de forma levemente oblicua respecto al borde externo. La matriz entretejida contiene lagunas de osteocitos mayormente de forma ovalada que carecen de una orientación particular (Fig. 81B). En la corteza media las osteonas primarias exhiben espacios vasculares mucho más amplios (Fig. 81C) y los canales circunferenciales se hacen más abundantes (Fig. 81D). También en la corteza media se distinguen unas pocas osteonas secundarias aisladas. Aunque la corteza interna posterior se encuentra pobremente preservada, puede observarse que su histología es similar a la presente en la corteza media. Las osteonas primarias de la corteza interna se orientan mayormente de forma longitudinal y circunferencial (Fig. 81E). Entre los canales primarios se detectan unas pocas cavidades de reabsorción y osteonas secundarias inmaduras con escaso desarrollo de tejido lamelar endosteal. La cavidad medular se encuentra invadida por sedimento, sin embargo, entre éste se aprecian pequeños fragmentos de trabéculas (Fig. 81F). Éstas están conformadas por tejido lamelar, en donde se aprecian ocasionales osteonas secundarias.

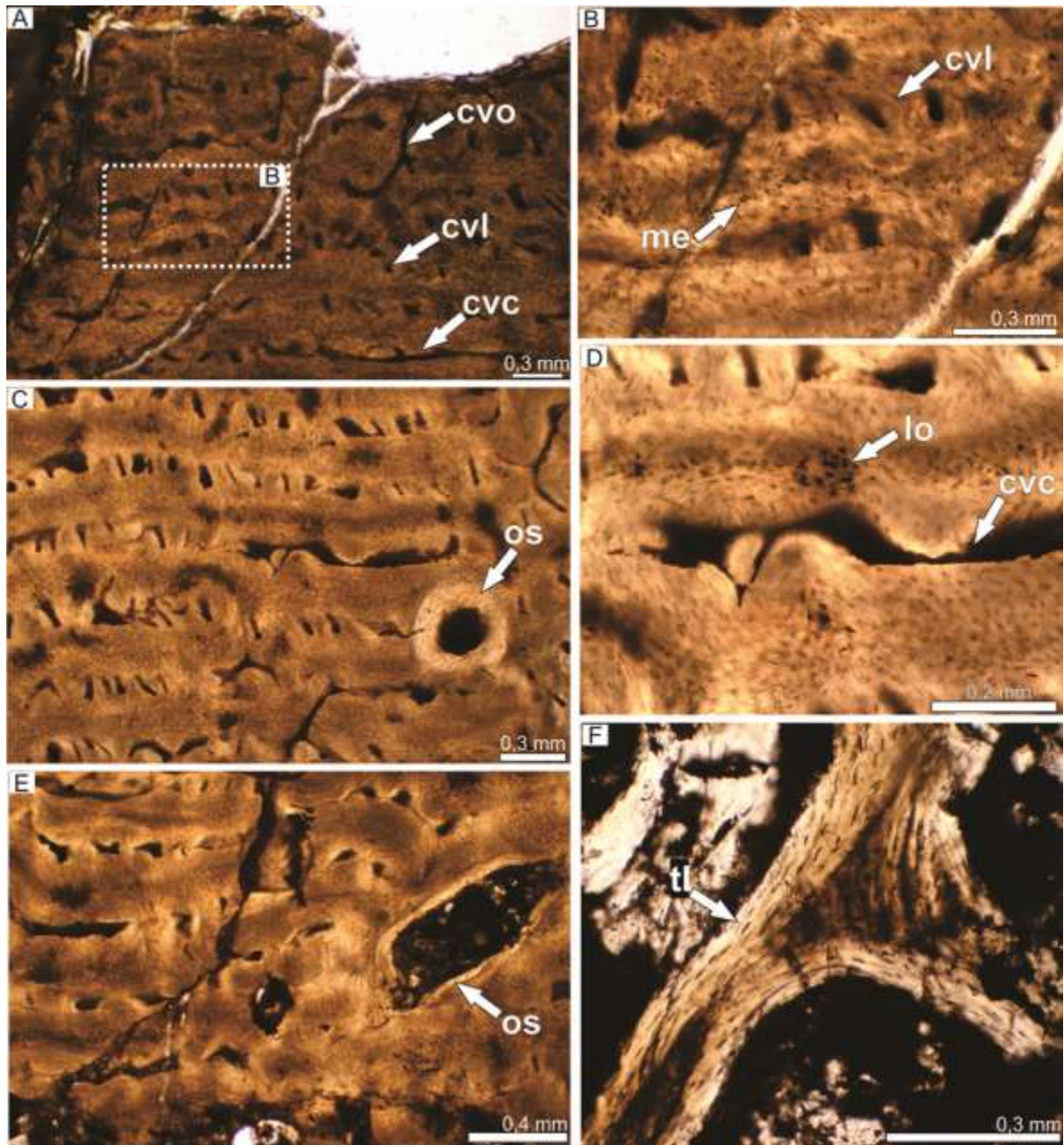


Figura 81. Histología ósea de húmero de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-70. A) corteza externa exhibiendo tejido primario fibrolamelar. B) detalle de la corteza externa en donde se identifican osteonas primarias longitudinales y matriz entretejida (recuadro marcado en A). C) corteza media altamente vascularizada. D) detalle de la corteza media en donde se aprecian lagunas de osteocitos de forma globosa y un canal vascular circunferencial. E) corteza interna compuesta principalmente por tejido primario. F) detalle de la cavidad medular en donde se aprecia una trabécula compuesta por tejido lamelar. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvo: canal vascular oblicuo, lo: laguna de osteocitos, me: matriz entretejida, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar.

Húmero PVL 4017-71

Las láminas delgadas proceden de una muestra incompleta que incluye la porción anterior, posterior y medial de la diáfisis del húmero derecho. A nivel microanatómico se detecta hueso compacto en la región cortical y fragmentos de hueso esponjoso en la región medular. En líneas generales, la corteza está constituida por tejido altamente vascularizado y por una matriz de tipo pseudolamelar. En la corteza externa el tejido primario exhibe canales vasculares de orientación principalmente longitudinal y circunferencial, y en menor cantidad se distinguen canales vasculares oblicuos (Fig. 82A). Todos los canales primarios están cubiertos por una capa gruesa de tejido lamelar endosteal. En determinados sectores de la corteza, en particular donde predominan las osteonas primarias circunferenciales, el tejido lamelar asociado a los canales presenta una fuerte birrefringencia. La matriz pseudolamelar también exhibe birrefringencia (Fig. 82B) y contiene lagunas de osteocitos fusiformes. Las lagunas no han preservado sus canaliculi. No se observan osteonas secundarias en la corteza externa. En el sector subperiosteal se identifican fibras de Sharpey de escasa extensión que se orientan de manera perpendicular al borde externo (Fig. 82B). La histología de la corteza media es similar a la presente en la corteza externa, diferenciándose en que la primera exhibe unas pocas osteonas secundarias aisladas (Fig. 82C). Las osteonas secundarias de la corteza media no muestran solapamientos. Además, en la corteza media se distinguen canales vasculares radiales (Fig. 82D). En la corteza interna las osteonas secundarias son más abundantes pero no conforman un tejido haversiano, sino que se las observa formando grupos dispersos (Fig. 82E). El número de solapamientos de osteonas secundarias de la corteza interna es de dos (Fig. 82F). Tanto en la corteza media como en la interna las osteonas secundarias son de tipo III. No se observan marcas de crecimiento en el tejido cortical. La cavidad medular contiene sedimento y fragmentos de trabéculas. Estas últimas están formadas de tejido lamelar.

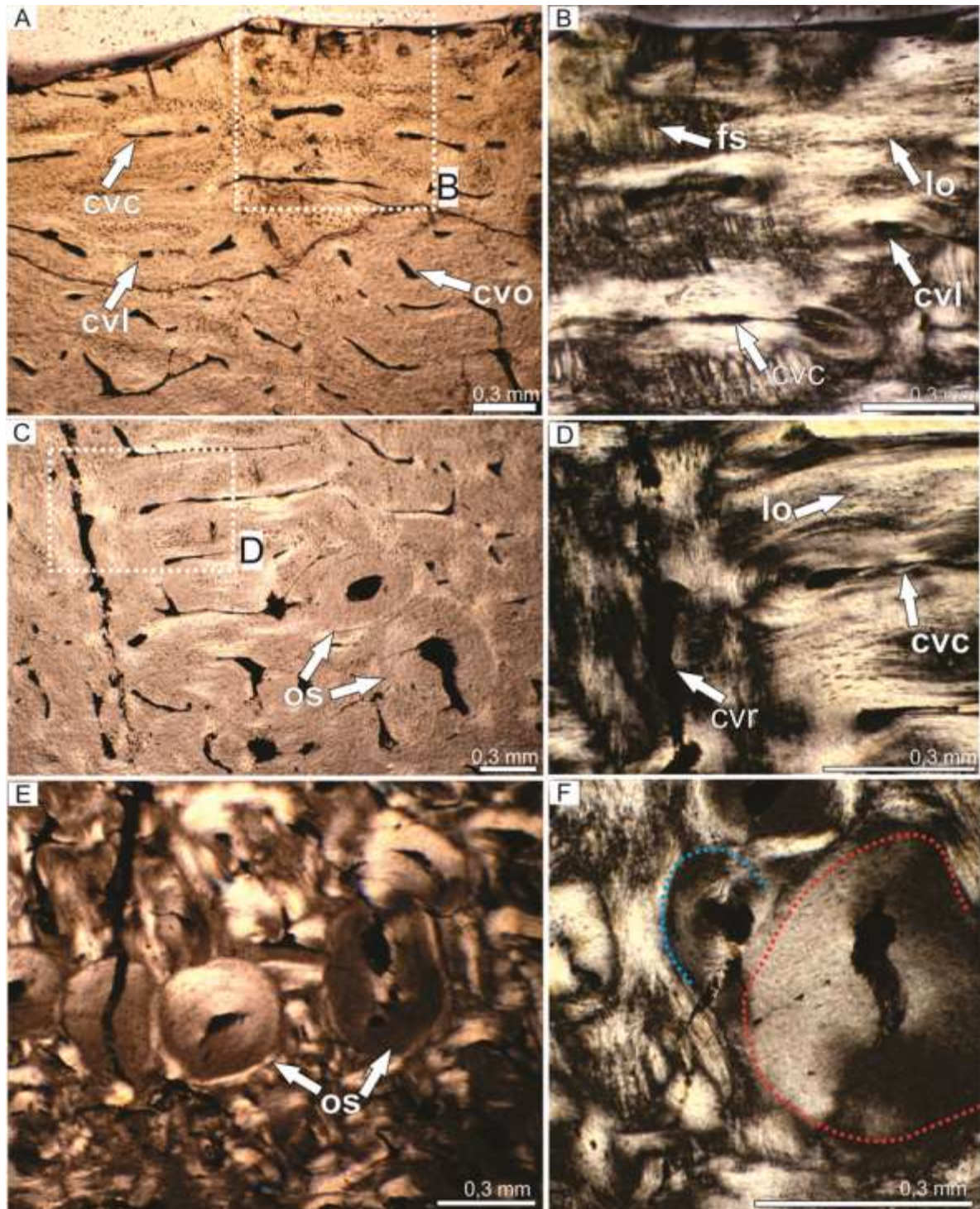


Figura 82. Histología ósea de húmero de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-71. A) corteza externa compuesta por tejido primario. B) detalle de la corteza externa en donde se aprecia matriz de tipo pseudolamelar y paquetes de fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). C) corteza media compuesta principalmente por tejido primario y por unas pocas osteonas secundarias. D) detalle de la corteza media exhibiendo canales vasculares y lagunas de osteocitos de la matriz pseudolamelar (recuadro marcado en C). E) corteza interna conformada por tejido primario y por unas pocas osteonas secundarias. F) detalle de la corteza interna mostrando dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas. Imágenes A,C con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvo:

canal vascular oblicuo, cvr: canal vascular radial, fs: fibras de Sharpey, lo: laguna de osteocito, os: osteona secundaria.

Radio PVL 4017-151

La sección delgada proviene de una muestra incompleta obtenida de la diáfisis del radio derecho. La sección transversal incluye solamente tejido cortical de la región posterior. La mayor parte de la corteza consiste en tejido secundario. La corteza externa está invadida por osteonas secundarias, las cuales exhiben espacios vasculares estrechos, aunque también se visualiza en el sector subperiosteal tejido primario (Fig. 83A). El mismo se observa birrefringente y contiene lagunas de osteocitos fusiformes orientadas en una misma dirección por lo que se deduce que la matriz es de tipo pseudolamelar. La matriz pseudolamelar contiene osteonas primarias de orientación mayormente longitudinal y circunferencial (Fig. 83B). Además, en el sector subperiosteal se visualizan delgadas fibras de Sharpey de orientación perpendicular a la superficie externa. La corteza media e interna están compuestas por tejido secundario (Fig. 83C,D). El espacio vascular de las osteonas secundarias aumenta su diámetro desde la corteza media hacia la interna. En esta última región, además, se distinguen algunas cavidades de reabsorción. Se registran osteonas de primera y segunda generación en la corteza media, mientras que en la corteza interna se visualizan hasta tres generaciones de osteonas secundarias solapadas. En toda la corteza las osteonas secundarias son de tipo I. No se identifican marcas de crecimiento en el tejido cortical.

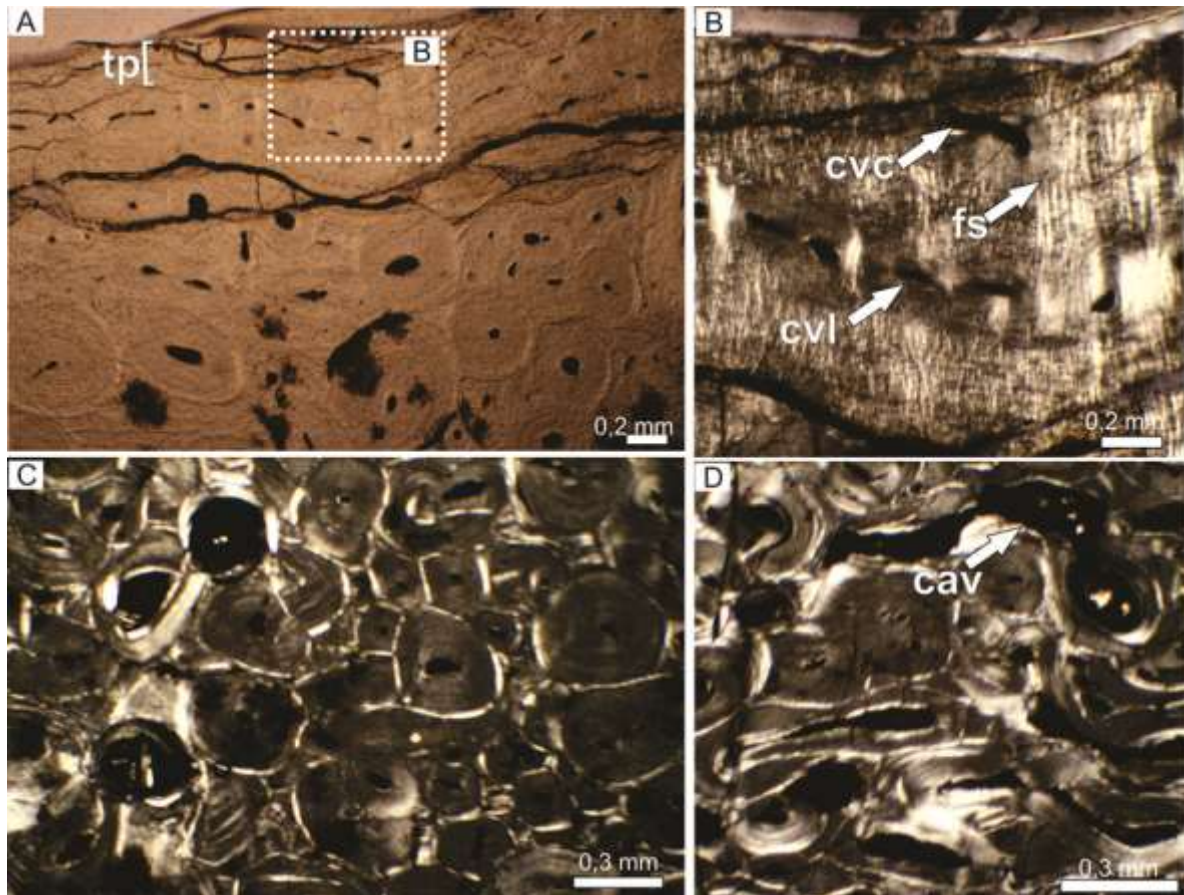


Figura 83. Histología ósea de radio de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-151. A) corteza externa compuesta por una capa delgada de matriz primaria e invadida por osteonas secundarias. B) detalle de la corteza externa donde se aprecian canales vasculares y fibras de Sharpey. C) corteza media mostrando numerosas osteonas secundarias. D) corteza interna exhibiendo osteonas secundarias y una cavidad de reabsorción. Imagen A con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: cav: canal de Vockmann; cvc: canal vascular circunferencial; cvl: canal vascular longitudinal; tp: tejido primario.

Ulna PVL 4017-75

La sección transversal procede de una muestra incompleta obtenida de la diáfisis de la ulna derecha. La sección delgada comprende solamente tejido cortical anterior. La corteza externa consiste en una matriz pseudolamelar que se encuentra vascularizada por osteonas primarias, principalmente longitudinales, y por osteonas secundarias dispersas (Fig. 84A). A lo largo del sector subperiosteal se aprecian empaquetamientos de fibras de Sharpey orientadas de forma oblicua respecto a la superficie externa (Fig. 84B). También en dicha región se observa una capa de aspecto estratificado y muy fina, en la que se aprecia una densidad menor de lagunas de osteocitos y que posiblemente se

corresponda con un annulus. Las osteonas secundarias se hacen más abundantes hacia la corteza media donde conforman un tejido haversiano (Fig. 84C), no obstante, determinados sectores de la corteza media aún preservan restos de matriz primaria. La corteza media exhibe tres generaciones de osteonas secundarias superpuestas. La corteza interna está muy alterada, posiblemente por diagénesis. Pese a esto, es posible observar osteonas secundarias cuyos espacios vasculares son amplios, y algunas cavidades de reabsorción dispersas (Fig. 84D). En toda la corteza las osteonas secundarias son de tipo I y III.

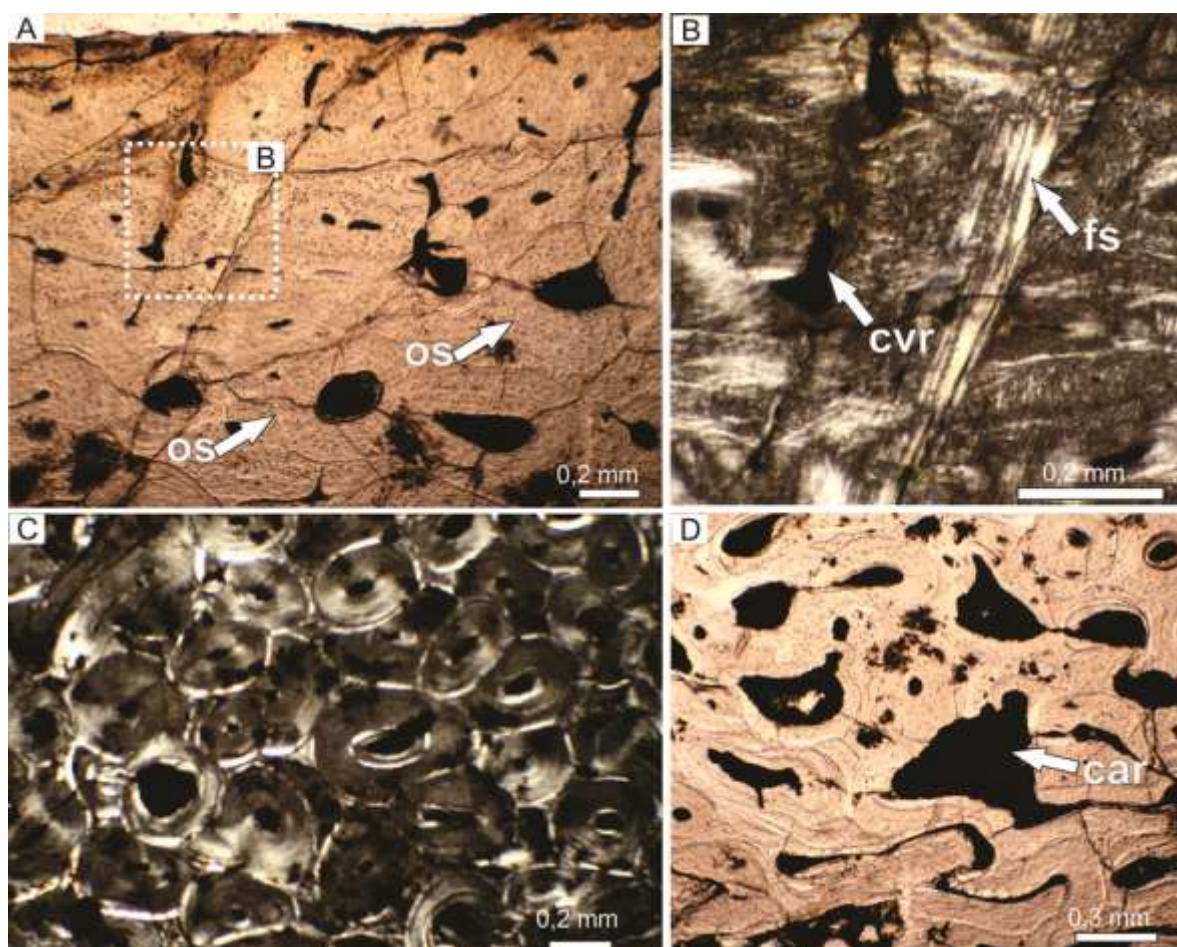


Figura 84. Histología ósea de ulna de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-75. A) corteza externa mostrando canales vasculares radiales, circunferenciales y longitudinales. B) detalle de la corteza externa donde se aprecian fibras de Sharpey (recuadro mostrado en A). C) corteza media constituida por tejido haversiano. D) corteza interna exhibiendo osteonas secundarias y una cavidad de reabsorción. Imágenes A,D con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: car: cavidad de reabsorción, cvr: canal vascular radial, fs: fibras de Sharpey, os: osteona secundaria.

Fémur PVL 4017-82

Las secciones delgadas provienen de una muestra completa obtenida del fémur izquierdo. Se describe la corteza anterior señalando las diferencias con el resto de las regiones cuando sea pertinente.

A bajas magnificaciones se observa que la lámina delgada incluye hueso compacto cortical y hueso esponjoso en la región medular, el cual se encuentra pobremente preservado. La corteza externa está constituida mayormente por tejido secundario y por una cantidad menor de tejido primario restringido al sector más periférico (Fig. 85A). En el sector subperiosteal, las osteonas secundarias se aprecian formando grupos aislados o de manera individual. Dichas osteonas son de tipo I, exhiben diferentes tamaños y muestran una morfología variable, observándose formas redondas y elípticas. En general los espacios vasculares de las osteonas secundarias son reducidos y están cubiertos por varias lamelas de tejido lamelar. A lo largo de todo el sector subperiosteal se visualizan gruesos paquetes de fibras de Sharpey birrefringentes y orientadas de manera oblicua respecto al margen externo (Fig. 85B). El tejido primario de la corteza externa contiene marcas de crecimiento que se corresponden con dos annuli. Estos se observan poco claros, no obstante, se aprecian de manera muy tenue varias capas de un tejido de aspecto lamelar (Fig. 85C). La matriz ósea presente en la corteza externa es de tipo pseudolamelar, la misma exhibe lagunas de osteocitos fusiformes que siguen la orientación de las fibras intrínsecas, en este caso en paralelo al margen externo (Fig. 85B). La vascularización del tejido primario es moderada y consiste en canales vasculares orientados principalmente de manera longitudinal y circunferencial, con ocasionales canales radiales. La corteza externa lateral y medial muestra una histología similar a la presente en la corteza anterior. La corteza externa posterior por su parte, posee una menor cantidad de osteonas secundarias y es la región donde el tejido primario alcanza el mayor espesor. La corteza media contiene abundantes osteonas secundarias de tipo I que se encuentran conformando un tejido haversiano (Fig. 85D). Se identifican osteonas secundarias de hasta cuarta generación en la corteza media (Fig. 85E). También en dicha región se observa, entre las osteonas secundarias, pequeñas áreas que preservan matriz pseudolamelar. La corteza interna anterior está compuesta en su totalidad por tejido haversiano denso (Fig. 85F). El interior de la cavidad medular contiene pequeños fragmentos de tejido trabecular donde se aprecia que las trabéculas están compuestas por tejido lamelar (Fig. 85G).

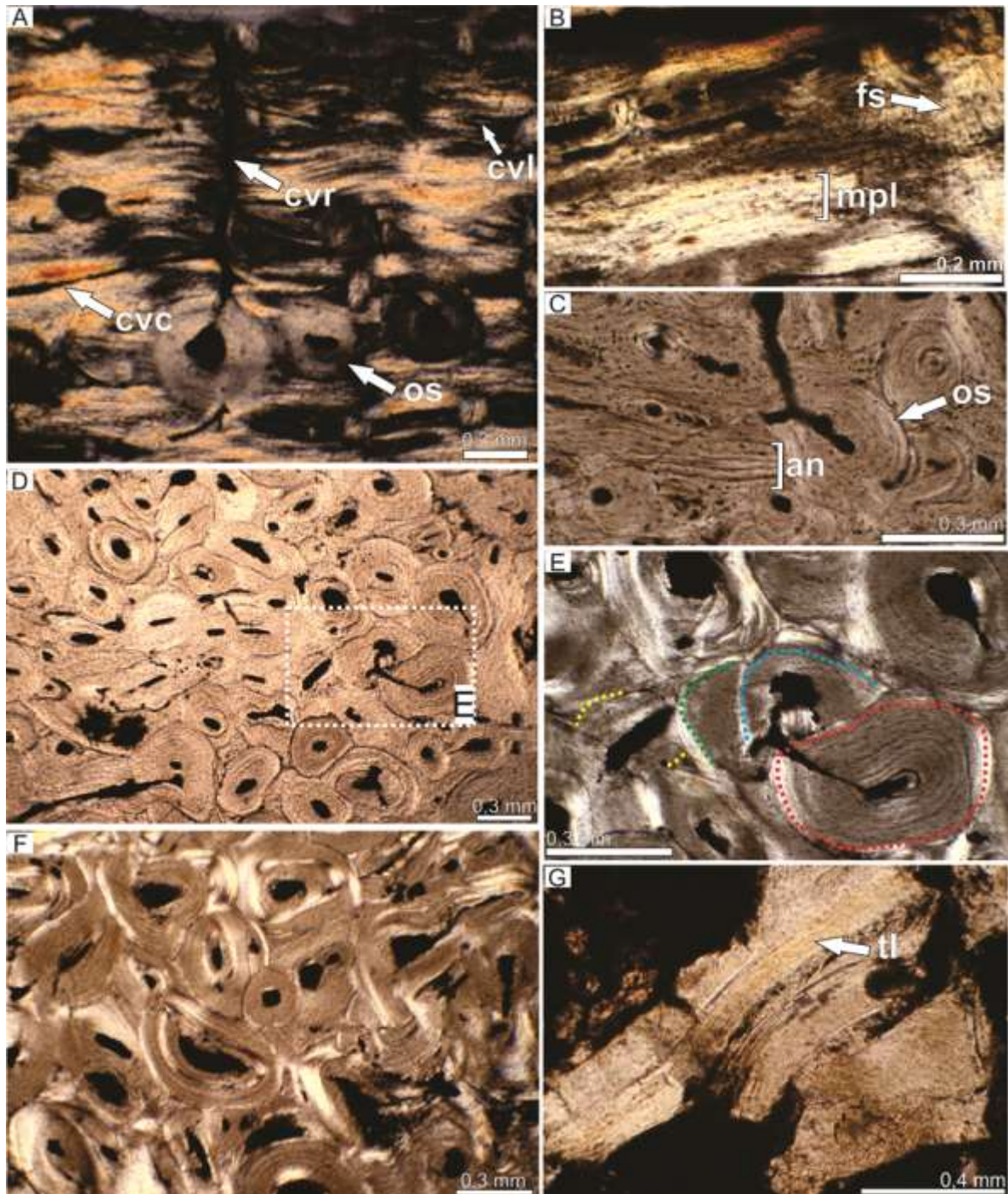


Figura 85. Histología ósea de fémur de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-82. A) corteza externa mostrando canales vasculares primarios y secundarios. B) detalle de la corteza externa donde se aprecia matriz de tipo pseudolamelar y fibras de Sharpey. C) detalle de la corteza externa en donde se identifica un posible annulus. D) corteza media compuesta por tejido secundario. E) detalle de la corteza media en donde se detectaron osteonas secundarias de hasta cuarta generación (recuadro marcado en D). F) corteza interna compuesta por tejido haversiano denso. G) fragmento de trabécula constituida por tejido lamelar. Imágenes C,D,G con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: an: annulus, cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, fs: fibras de Sharpey, mpl: matriz pseudolamelar, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar.

Tibia PVL 4017-220

Se cuenta con dos secciones delgadas provenientes de una muestra parcial, obtenida de la porción anterior y posterior de la diáfisis de la tibia izquierda. La microanatomía consiste de hueso compacto y restos mal preservados de tejido trabecular. En líneas generales, el tejido cortical es principalmente secundario. La corteza externa más periférica exhibe una capa delgada de matriz primaria, posiblemente de tipo entretejida, donde se observan lagunas de osteocitos de forma globosa (Fig. 86A). El sector subperiosteal presenta un aspecto estratificado por la presencia de líneas birrefringentes y paralelas entre sí que se interpretan como marcas de crecimiento del tipo annuli (Fig. 86B). Las osteonas secundarias poseen diferentes tamaños y sus espacios vasculares son de forma subcirculares o elípticos. Se detectan osteonas secundarias de primera y segunda generación en la corteza externa. La matriz entretejida está invadida por numerosas fibras de Sharpey de orientación perpendicular a borde externo, y por osteonas primarias de orientación mayormente longitudinal. La corteza media (Fig. 86C) e interna (Fig. 86E) están conformadas por tejido haversiano denso, el cual contiene osteonas secundarias de tipo I que van aumentando el tamaño de sus espacios vasculares en dirección a la región perimedular. Tanto en la corteza media como en la interna se identifican tres generaciones de osteonas secundarias solapadas (Fig. 86D). El interior de la cavidad medular está relleno por sedimento y por fragmentos de trabéculas óseas (Fig. 86F). Estas últimas exhiben lagunas de osteocitos fusiformes correspondientes al tejido lamelar que las compone.

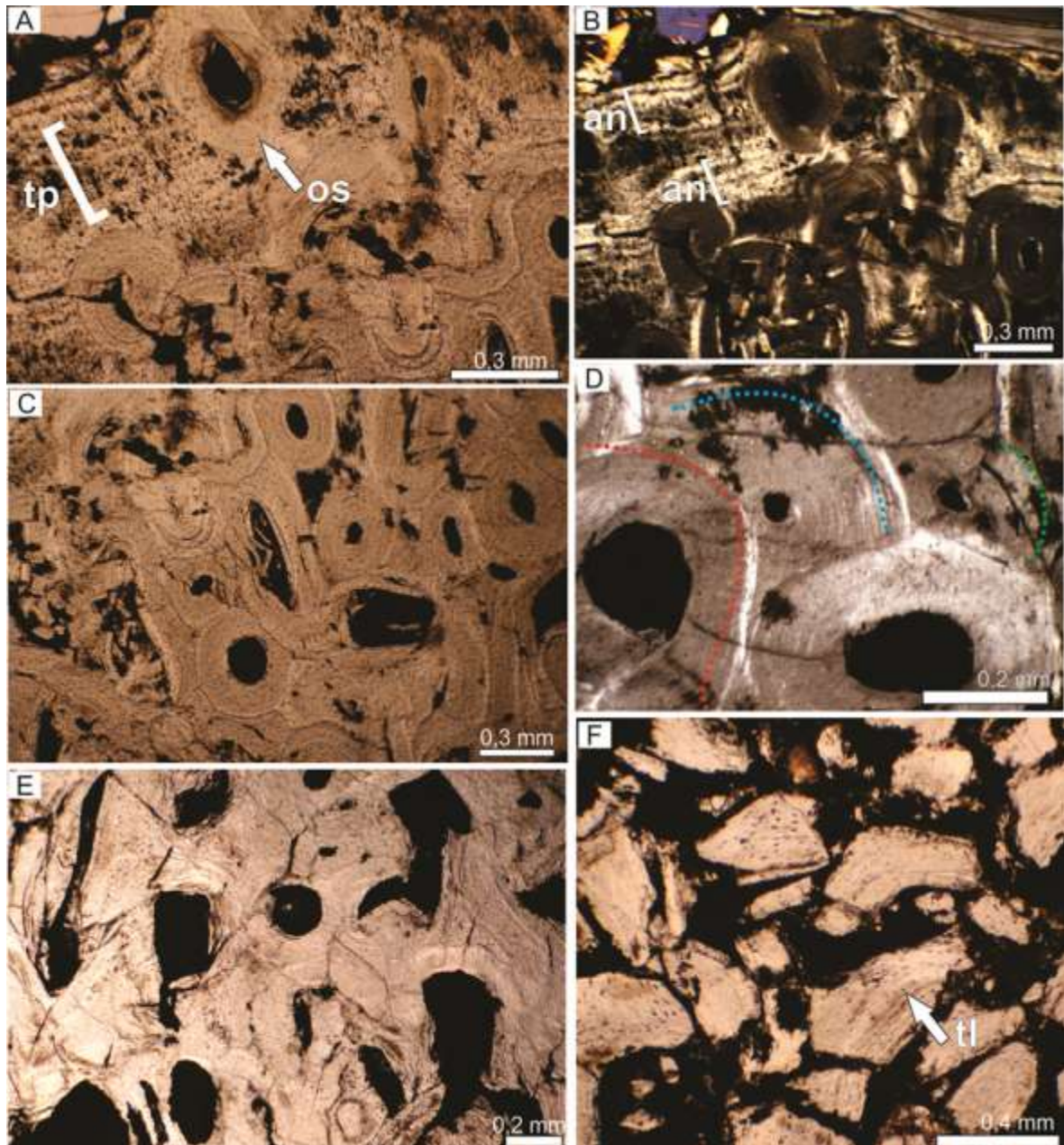


Figura 86. Histología ósea de tibia de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-220. A) corteza externa donde se aprecia una capa delgada de tejido primario invadida por osteonas secundarias. B) corteza externa bajo luz polarizada donde se distingue un aspecto estratificado en el tejido primario correspondiente a dos annuli. C) corteza media conformada por tejido secundario. D) detalle de la corteza media en donde se identifican tres generaciones de osteonas secundarias solapadas. E) corteza interna exhibiendo osteonas secundarias de diferentes tamaños. F) cavidad medular rellena con fragmentos de trabéculas. Imágenes B,D con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: an: annulus, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar, tp: tejido primario.

Fíbula PVL 4017-91

La sección delgada proviene de una muestra completa obtenida de la porción distal de la diáfisis de la fíbula. La microanatomía revela hueso compacto en la región cortical y hueso esponjoso en la región medular. La mayor parte del tejido cortical es de origen secundario. El tejido primario está restringido al sector más periférico de la corteza externa (Fig. 87A). El mismo exhibe birrefringencia y contiene lagunas de osteocitos fusiformes orientadas en una misma dirección, por lo que se deduce que se trata de una matriz pseudolamelar (Fig. 87B). Además, la matriz contiene osteonas primarias de orientación mayormente longitudinal, aunque también se detectan unos pocos canales vasculares circunferenciales y oblicuos. La corteza media (Fig. 87C) e interna (Fig. 87E) están constituidas por tejido haversiano denso. La principal diferencia entre ambas regiones es el tamaño de los espacios vasculares de las osteonas secundarias, siendo notoriamente mayor en la corteza interna debido al escaso revestimiento endosteal de las osteonas secundarias (Fig. 87F). Además, en la corteza interna se visualizan grandes cavidades de reabsorción que gradualmente dan lugar al hueso esponjoso en dirección a la cavidad medular. El hueso esponjoso presenta un mal estado de preservación, no obstante, se distinguen fragmentos de trabéculas compuestas por tejido lamelar.

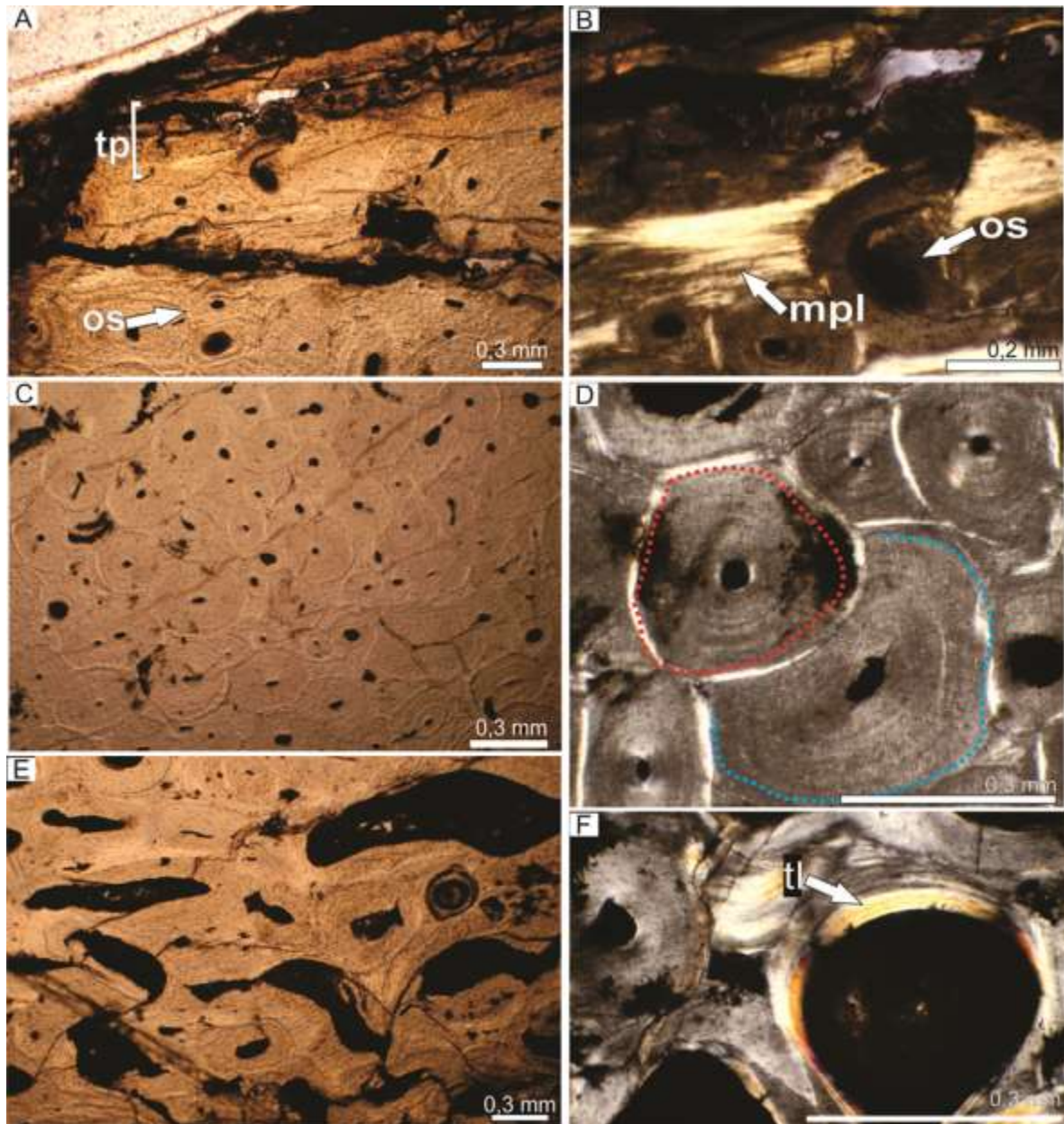


Figura 87. Histología ósea de fibula de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-91. A) corteza externa exhibiendo tejido primario e invadida por osteonas secundarias. B) detalle de la corteza externa en donde se aprecian osteonas secundarias y matriz pseudolamelar. C) corteza media constituida por tejido secundario. D) detalle de la corteza media mostrando dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas. E) corteza interna exhibiendo osteonas secundarias con amplios espacios vasculares. F) detalle de una osteona secundaria con escaso desarrollo de revestimiento endosteal. Imágenes A,C,E con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: mpl: matriz pseudolamelar, os: osteona secundaria, tl: tejido lamelar, tp: tejido primario.

Se cuenta con una sección delgada completa obtenida de la diáfisis de un metatarsiano. La microanatomía revela hueso compacto cortical y hueso esponjoso en la región medular. El tejido cortical predominante es de origen secundario. El tejido primario está restringido a una capa de espesor reducido en la corteza externa (Fig. 88A). El tejido primario es de tipo fibrolamelar con vascularización principalmente longitudinal, con ocasionales canales vasculares radiales y circunferenciales (Fig. 88B). Las lagunas de osteocitos, típicamente de forma globosa, se observan con claridad y muchas de ellas exhiben cortos canaliculi. Las osteonas secundarias de la corteza externa se encuentran solapadas. En este sentido, se registran osteonas secundarias de primera y segunda generación. En un área reducida del sector subperiosteal se observa cierta estratificación, que se aprecian de manera muy tenue, y que consiste en dos o tres líneas paralelas entre sí. Las mismas se interpretan como parte de un annulus. Se detectan fibras de Sharpey muy finas a lo largo de la región subperiosteal, cuya orientación es perpendicular al margen externo. La corteza media está constituida en su totalidad por hueso haversiano denso (Fig. 88C). Se distinguen tres generaciones de osteonas secundarias solapadas en la corteza media (Fig. 88D). La corteza interna también presenta tejido haversiano denso, cuyas osteonas se observan en diferentes grados de desarrollo, observándose osteonas con amplios y estrechos espacios vasculares (Fig. 88E). El número de solapamientos de las osteonas secundarias es de tres en la corteza interna. En toda la corteza las osteonas secundarias son de tipo I. La región medular posee trabéculas (Fig. 88F) relativamente gruesas y muy fragmentadas. Las mismas están conformadas por tejido lamelar en el cual son evidentes líneas de reabsorción. Además, en algunas trabéculas se aprecian restos de una matriz primaria de tipo entretejida que contiene osteonas primarias orientadas, en su mayoría, de manera longitudinal.

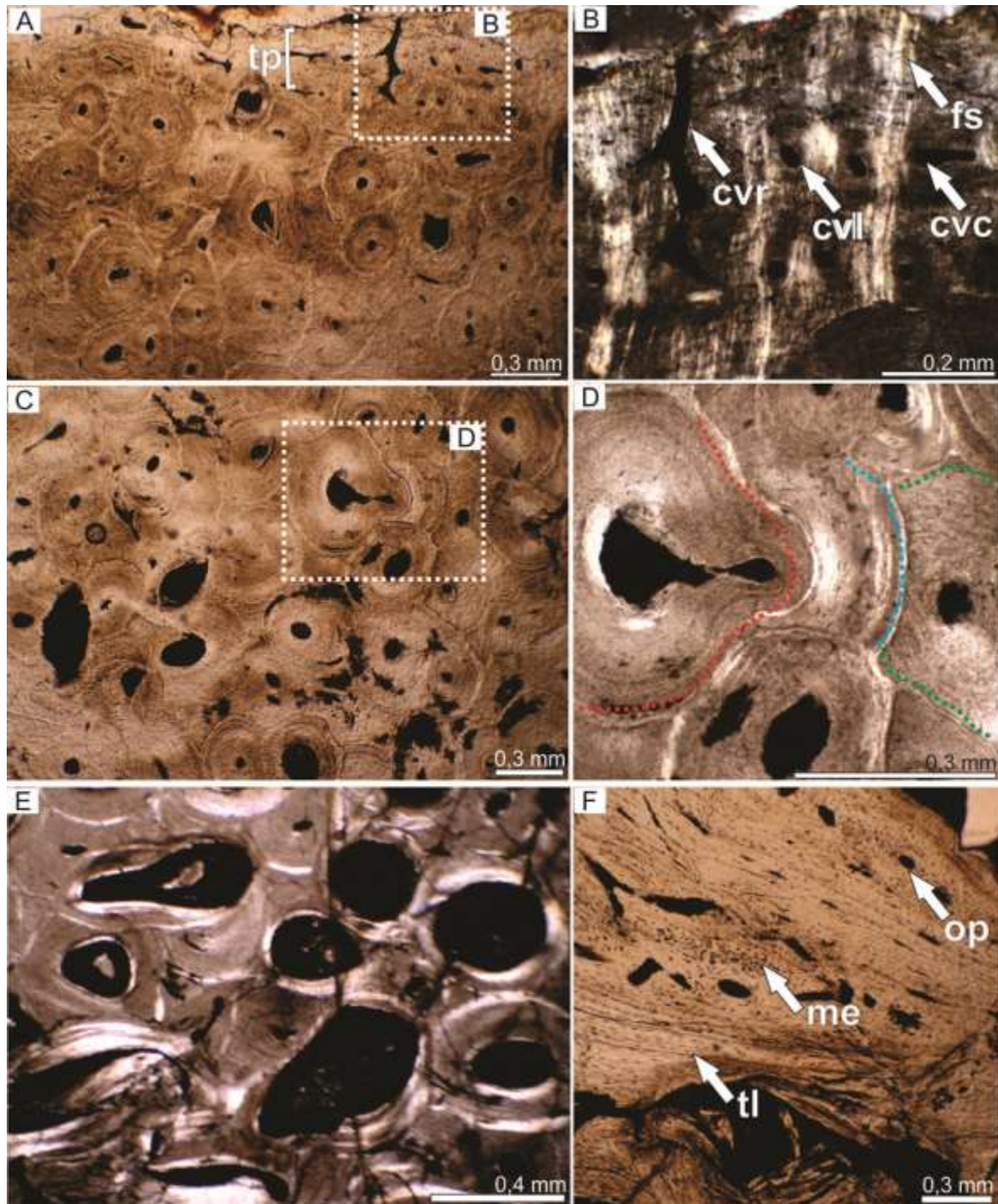


Figura 88. Histología ósea de metatarsiano de *Saltasaurus loricatus* PVL 4017-127. A) corteza externa compuesta por tejido primario e invadida por osteonas secundarias. B) detalle de la corteza externa en donde se identifican empaquetamientos de fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). C) corteza media constituida por tejido haversiano. D) detalle de la corteza media donde se aprecian tres osteonas secundarias superpuestas (recuadro marcado en C). E) corteza interna mostrando osteonas secundarias con amplios espacios vasculares. F) fragmento de trabécula de la cavidad medular. Imágenes A,C,F con luz normal, el resto con luz polarizada. Abreviaturas: cvc: canal vascular circunferencial, cvl: canal vascular longitudinal, cvr: canal vascular radial, fs: fibras de Sharpey, me: matriz entretejida, op: osteona primaria, tp: tejido primario.

4.1.2. Histología de láminas neurales

4.1.2.1. Lámina postespinal (POSL)

N.australis MCS Pv 5/2

La lámina delgada está constituida por hueso compacto (Fig.89A) y por una cavidad neumática. La mayor parte del hueso compacto es de tipo haversiano denso (Fig. 89B). Las osteonas secundarias exhiben contornos circulares y elípticos, y se las observa incluso en la porción cortical más periférica. Se distingue una capa delgada de tejido lamelar en la porción más externa de la corteza (Fig. 89C) y revistiendo la cavidad neumática interna (Fig. 89D-E). El tejido lamelar consiste en varias lamelas que se disponen de manera paralela entre sí y en ellas se visualizan lagunas de osteocitos de forma elíptica. En determinados sectores de la región subperiosteal se identifican paquetes de fibras de Sharpey de inserción oblicua respecto a la superficie externa (Fig. 89F).

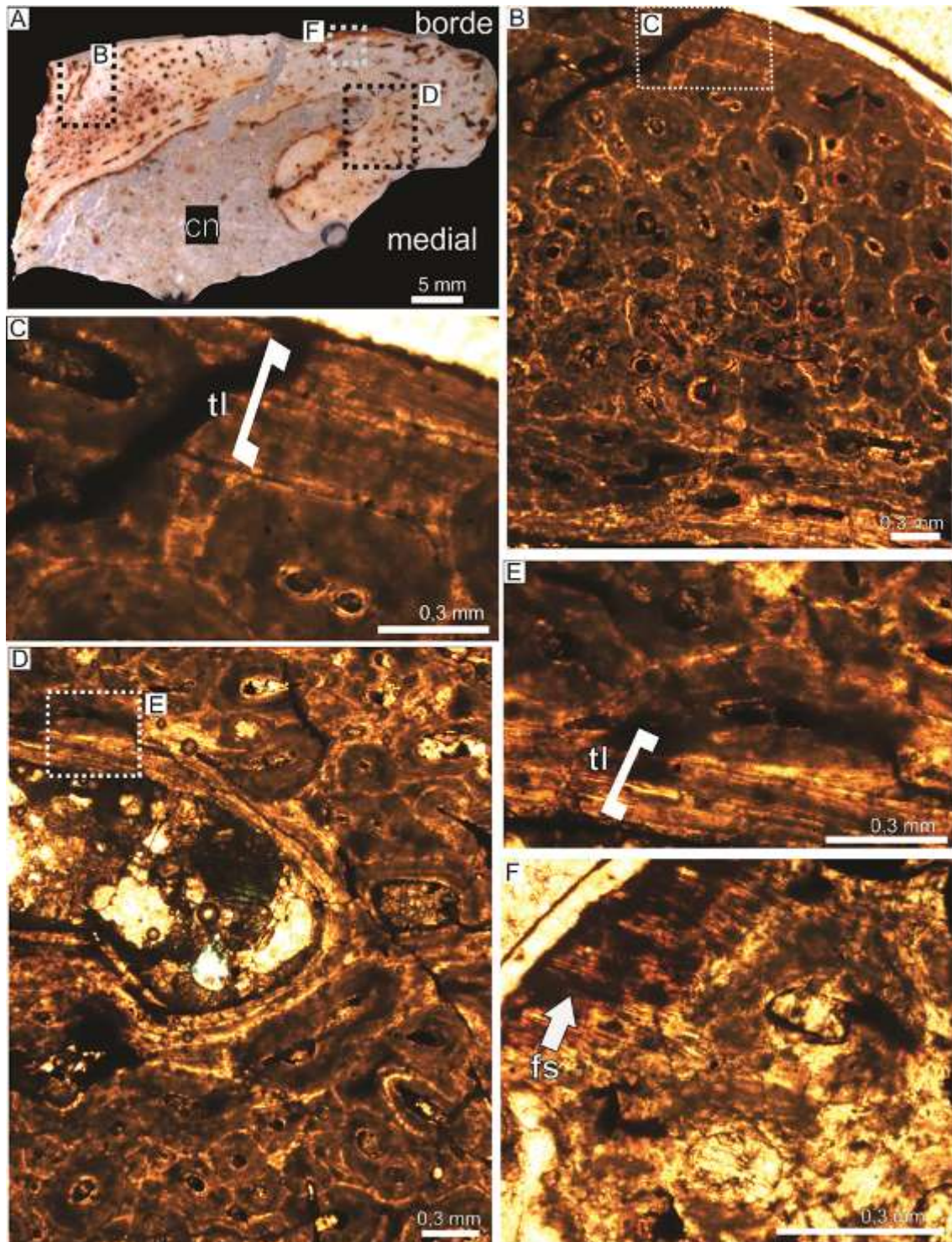


Figura 89. Lámina neural postespinal de *Neuquensaurus australis* MCS Pv 5/2. A) sección transversal de lámina neural. B) hueso compuesto mayormente por tejido haversiano denso (recuadro marcado en A). C) tejido lamelar en la región subperiosteal. D) corteza interna exhibiendo tejido secundario y la cavidad neumática (recuadro marcado en A). E) detalle del tejido lamelar asociado a la cavidad neumática (recuadro marcado en D). F) margen subperiosteal en donde se identifican fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; fs: fibras de Sharpey; tl: tejido lamelar.

4.1.2.2.Lámina paradiapofisial (PPDL)

N. australis MCS Pv 5/21-3

La sección delgada consta de hueso compacto que se encuentra encerrando tres cavidades neumáticas rellenas con sedimento (Fig. 90A). El hueso compacto está constituido principalmente por tejido secundario pero las osteonas no forman un tejido haversiano denso, dado que aún es posible detectar entre las mismas tejido primario. Las osteonas secundarias exhiben amplios espacios vasculares de forma oval y circular (Fig. 90B). La matriz ósea en la cual están inmersas las osteonas secundarias se observa bien organizada, birrefringente y la misma contiene lagunas de osteocitos de forma alargada que se disponen en hileras con su eje más largo en paralelo a la superficie exterior, lo que denota que se trata de una matriz lamelar (Fig. 90C). También las cavidades neumáticas poseen un revestimiento interno de tejido lamelar (Fig. 90D-E), en el cual es frecuente observar líneas de reabsorción (Fig. 90E). En el sector subperiosteal se distinguen densos empaquetamientos de fibras de Sharpey que penetran incluso hasta las cercanías de las cavidades neumáticas.

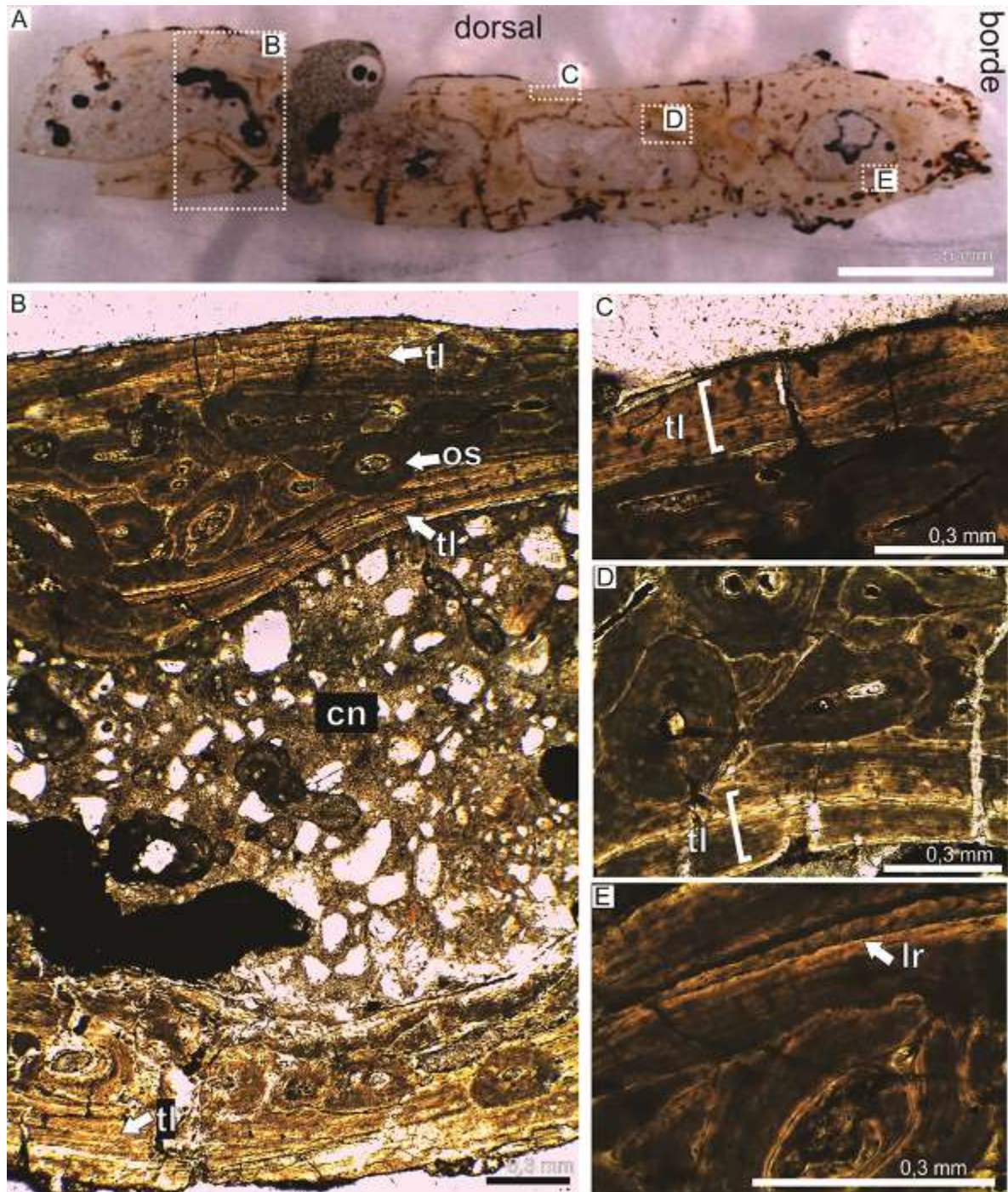


Figura 90. Lámina paradiapofisial de *N. australis* MCS Pv 5/21-3. A) sección transversal de lámina neural. B) hueso cortical compuesto por tejido secundario, el cual está delimitado en su porción externa e interna por tejido lamelar (recuadro marcado en A). C) región subperiosteal constituida por tejido lamelar (recuadro marcado en A). D) tejido lamelar asociado a la cavidad neumática (recuadro marcado en A). E) detalle del tejido lamelar que reviste la cavidad neumática exhibiendo una línea de reabsorción (recuadro marcado en A). Imagen D con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; lr: línea de reabsorción; os: osteona secundaria; tl: tejido lamelar.

4.1.2.3. Lámina prezigoparapofisial (PRPL)

N. australis MCS Pv 5/20-3

La sección transversal se compone totalmente de hueso compacto. Además se observa un espacio central relleno con sedimento que corresponde a una gran cavidad neumática y otras dos cavidades más pequeñas (Fig. 91A). Todos estos espacios se interpretan como cavidades neumáticas incompletas. Histológicamente el hueso compacto se encuentra mayormente remodelado, registrándose dos generaciones de osteonas secundarias superpuestas. En la porción más externa del tejido se distingue una capa de poco espesor de matriz de tipo entretejida, la cual contiene lagunas de osteocitos de forma irregular dispuestas aleatoriamente. Inmersas en la matriz se visualizan canales vasculares simples, osteonas primarias y una línea de crecimiento detenido (Fig. 91B). Además, en el sector subperiosteal, se distinguen numerosas fibras de Sharpey de corta extensión, que se insertan de manera perpendicular a la superficie externa. Entre las osteonas secundarias de la corteza media se aprecian relictos matriz entretejida (Fig. 91C). Revistiendo internamente las cavidades neumáticas se observa matriz lamelar, en la cual se distinguen claramente las lagunas de osteocitos fusiformes (Fig. 91D). En dicha matriz se registraron tres líneas de reabsorción y canales vasculares simples.

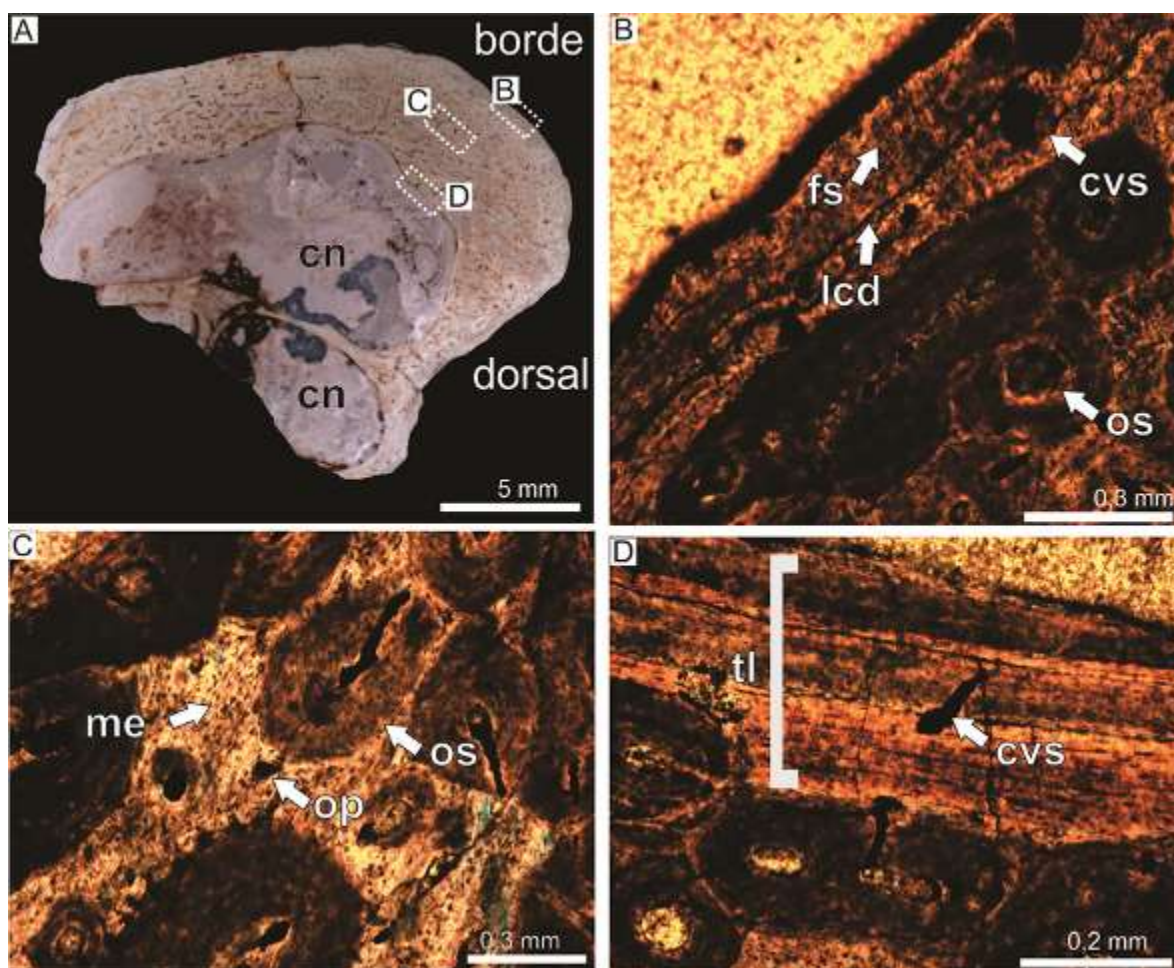


Figura 91. Lámina neuralprezigoparapofisial de *N. australis* MCS Pv 5/20-3. A) sección transversal de lámina neural. B) margen subperiosteal mostrando canales vasculares y fibras de Sharpey (recuadro marcado en A). C) corteza media exhibiendo matriz de tipo entretejida y osteonas (recuadro marcado en A). D) matriz lamelar asociada a las cavidades neumáticas (recuadro marcado en A). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; cvs: canal vascular simple; fs: fibras de Sharpey; lcd: línea de crecimiento detenido; me: matriz entretejida; op: osteona primaria; os: osteona secundaria; tl: tejido lamelar.

4.1.2.4. Lámina prezigodiapofisial (PRDL)

Patagotitan mayorum MEF 3400/14 y *Rocasaurus muniozi* MPCA Pv46/4

Las secciones transversales preservan solamente hueso compacto, el cual está constituido principalmente por tejido secundario. En la parte central de ambos tejidos se observa hueso lamelar asociado a las cavidades neumáticas, pero estas últimas no están completas sino que más bien se preservan partes de las mismas (Fig. 92A-B). El tejido lamelar se encuentra pobremente preservado, no obstante, se identifican claramente las

lagunas de osteocitos fusiformes que se orientan siguiendo la distribución de las fibras (Fig. 92C-D). En el borde de la sección delgada de *P. mayorum* MEF 3400/14 se observan fibras de Sharpey de inserción oblicua respecto al margen externo, en tanto que en la sección de *R. muniozi* MPCA Pv46/4 no se detectan fibras extrínsecas. En ambos cortes se aprecia tejido primario de tipo fibrolamelar, pero el espesor y el arreglo de los canales vasculares es diferente en cada taxón. El grosor de la capa de tejido fibrolamelar de la sección de *R. muniozi* MPCA Pv46/4 es mucho mayor que la presente en *P. mayorum* MEF 3400/14, además, el arreglo vascular es principalmente longitudinal en este último (Fig. 92E), mientras que *R. muniozi* MPCA Pv46/4 exhibe exclusivamente canales circunferenciales (Fig. 92F). Es importante mencionar que el tejido óseo de *R. muniozi* MPCA Pv46/4 exhibe algunas particularidades. Desde la corteza profunda hacia el sector subperiosteal se aprecian tres tipos de tejidos óseos diferentes. En este sentido se observa, una capa de espesor moderado compuesta por tejido secundario, por encima de ésta se distingue una capa delgada de tejido lamelar primario y a continuación se aprecia una capa gruesa de tejido fibrolamelar (Fig. 92F). La capa de tejido lamelar contiene tres o cuatro líneas que se dirigen en dirección paralela entre sí y no muestran un espaciado homogéneo entre ellas por lo que se interpretan como LCD y no como lamelas asociadas al tejido lamelar. Por otro lado, es importante destacar que la transición del tejido secundario con matriz lamelar hacia el tejido primario fibrolamelar, es abrupta y continua por lo que no se detecta una línea de reabsorción entre el tejido secundario y primario.

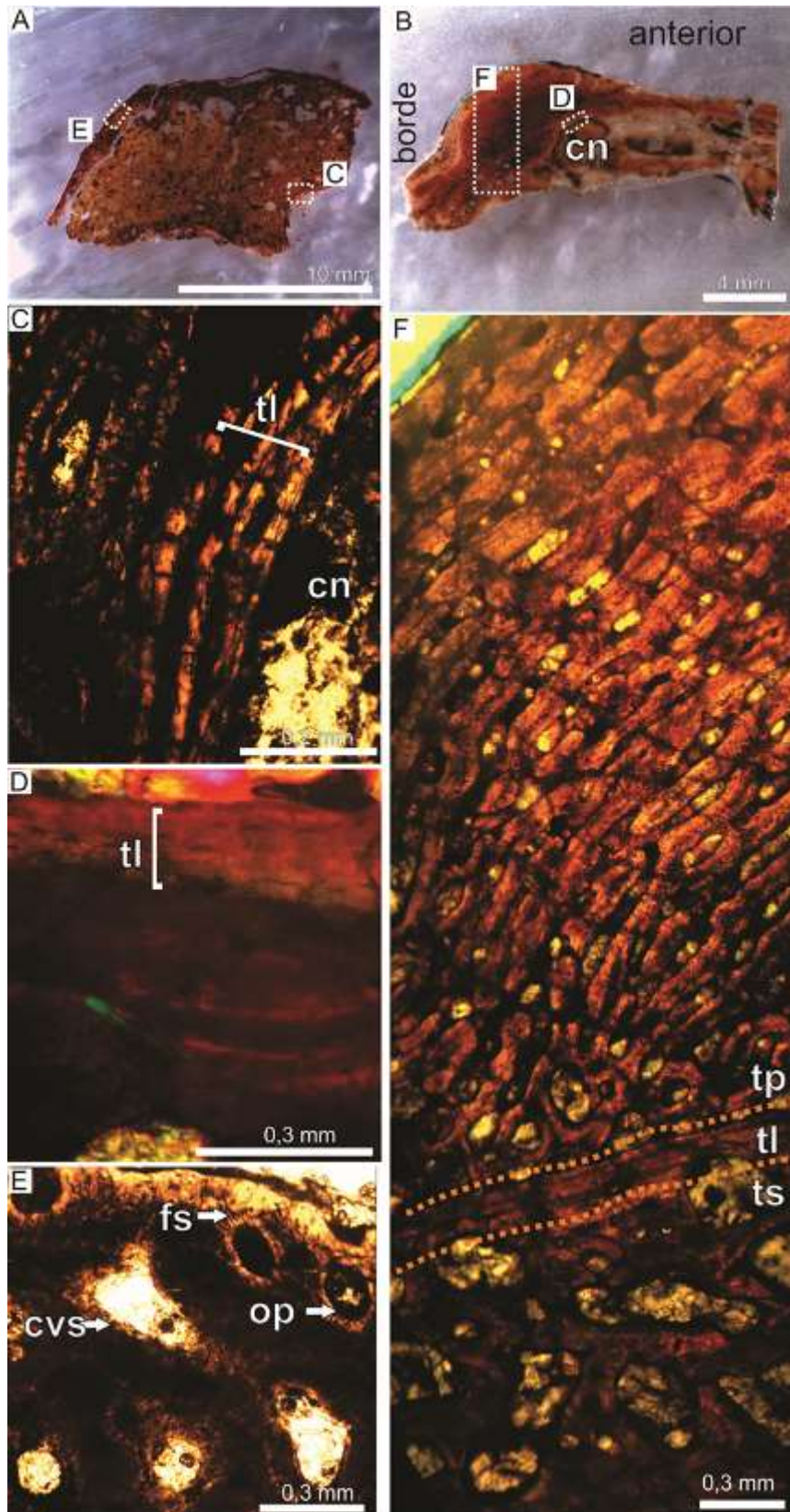


Figura 92. Lámina prezigodiapofisial de *P. mayorum* MEF 3400/14 y *R. muniozi* MPCA Pv46/4. A) sección transversal de lámina neural de *P. mayorum* MEF 3400/14. B) sección transversal de lámina neural de *R. muniozi* MPCA Pv46/4. C) detalle del tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *P. mayorum* MEF 3400/14 (recuadro marcado en A). D) detalle del tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *R. muniozi* (recuadro marcado en B). E) detalle de la región subperiosteal de la corteza de

P. mayorum MEF 3400/14 exhibiendo una capa delgada de tejido fibrolamelar (recuadro marcado en A). F) tejido cortical de la muestra de *R. muniozi* MPCA Pv46/4 en donde se aprecian tres tipos de tejidos, tejido secundario, tejido lamelar y tejido primario fibrolamelar (recuadro marcado en B). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; cvs: canal vascular simple; fs: fibras de Sharpey; op: osteona primaria; tl: tejido lamelar; tp: tejido primario; ts: tejido secundario.

4.1.2.5. Lámina centroparapofisial (ACPL)

N. australis MCS Pv 5/12; MCS Pv 5/20-2

Las muestras provienen del mismo individuo (MCS Pv 5) pero de diferentes vértebras dorsales. Las mismas están conformadas principalmente por hueso cortical compacto en cuyo interior se detectan cavidades neumáticas (Fig. 93A-B). En ambas secciones se observa que el tejido predominante es de tipo secundario. Las osteonas secundarias se encuentran en diferentes estados de maduración, observándose espacios vasculares amplios y estrechos (Fig. 93C-D). Además, dichas osteonas se visualizan en diferentes planos de corte, como es el caso de la sección de *N. australis* MCS Pv 5/12, donde se distinguen canales de Havers de contorno circular y oval. Se observan numerosas fibras de Sharpey de inserción oblicua respecto al margen externo, en la porción más externa de la corteza de *N. australis* MCS Pv 5/12 (Fig. 94A), mientras que dichas fibras no están presentes en el tejido cortical de *N. australis* MCS Pv 5/20-2. En la corteza externa de ambos cortes se aprecia la matriz ósea, la cual es de tipo pseudolamelar (Fig. 94B,C). Las cavidades neumáticas se encuentran revestidas internamente por tejido lamelar, el cual se evidencia por la típica forma aplanada de las lagunas de osteocitos (Fig. 94 D-E). El tejido lamelar posee líneas de reabsorción que se distinguen por la convergencia e interrupción en su continuidad. Un rasgo llamativo se observa en la corteza media de la sección delgada de *N. australis* MCS Pv 5/20-2, el cual consiste en la presencia de tejido lamelar entre las osteonas secundarias (Fig.94F). El mencionado tejido lamelar, probablemente se corresponda con una antigua cavidad neumática que posteriormente ha sido remodelada.

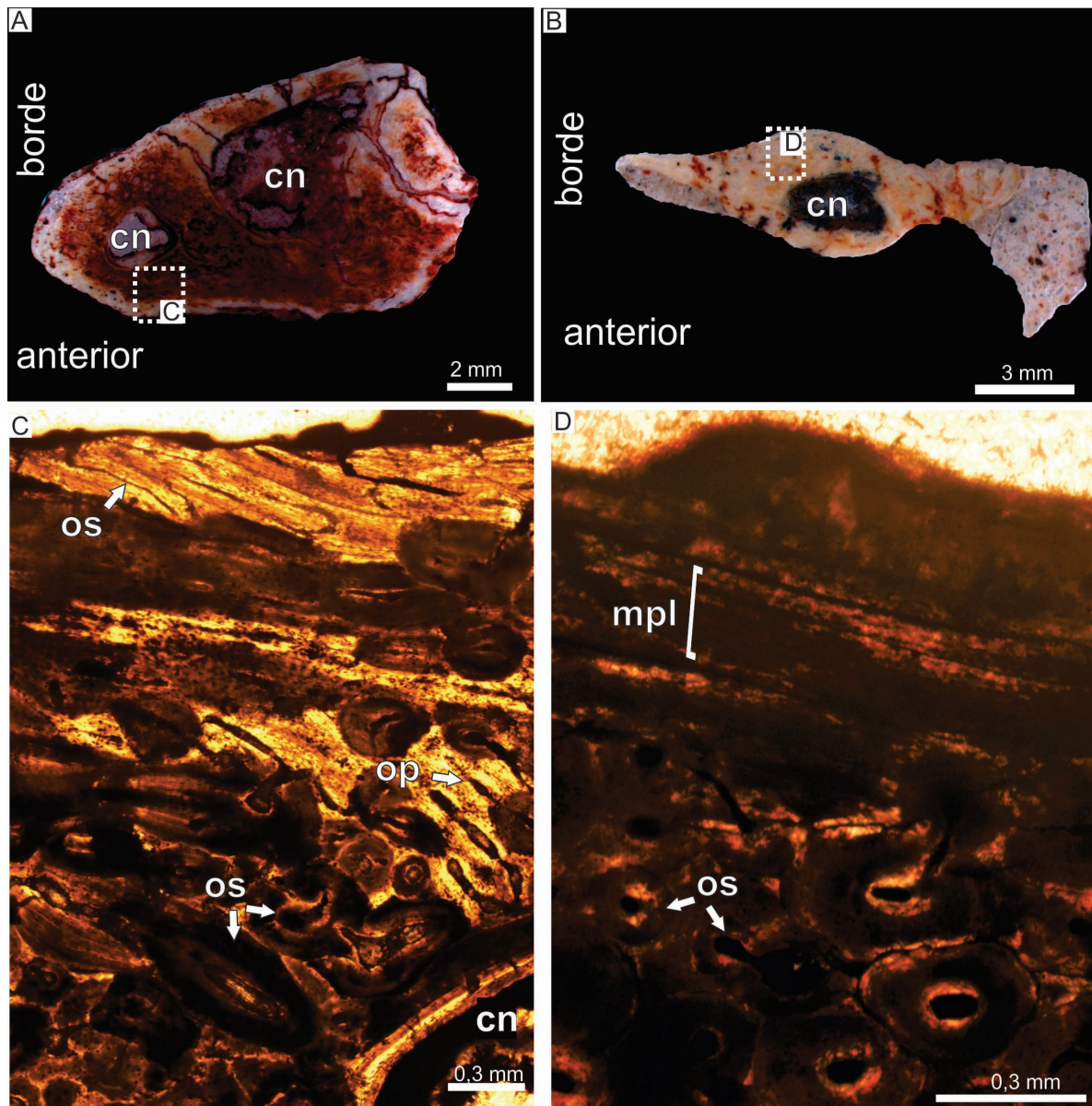


Figura 93. Lámina centroparapofisial de *N. australis* MCS Pv 5/12; MCS Pv 5/20-2. A) sección transversal de lámina neural de *N. australis* MCS Pv 5/12. B) sección transversal de lámina neural de *N. australis* MCS Pv 5/20-2. C) tejido cortical de *N. australis* MCS Pv 5/12 invadido por osteonas secundarias (recuadro marcado en A). D) tejido cortical de *N. australis* MCS Pv 5/20-2 exhibiendo tejido lamelar en la región subperiosteal y osteonas secundarias (recuadro marcado en B). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; mpl: pseudolamelar; op: osteona primaria; os: osteona secundaria.

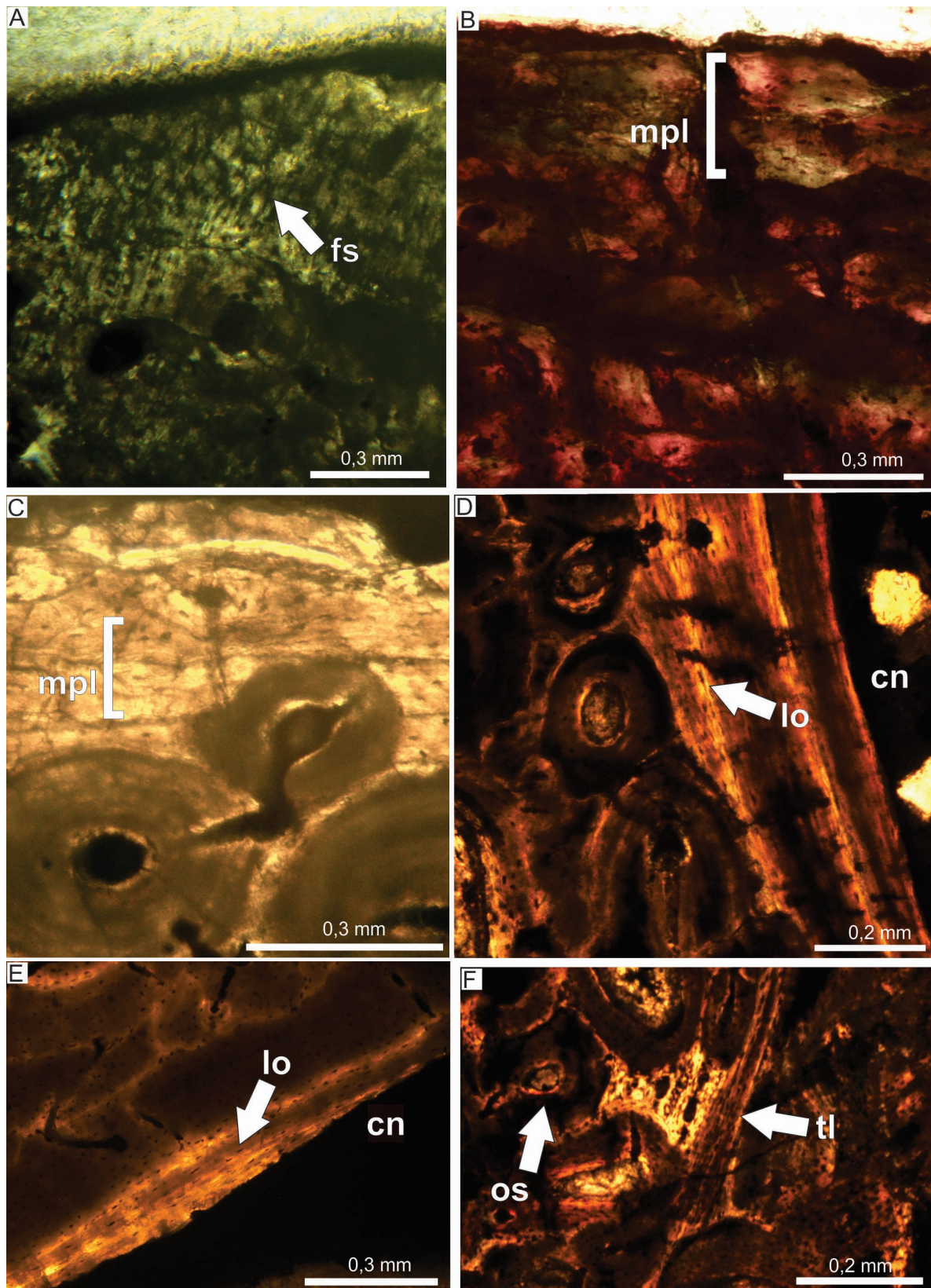


Figura 94. Lámina centroparapofisial de *N. australis* MCS Pv 5/12; MCS Pv 5/20-2. A) detalle de la región subperiosteal de *N. australis* MCS Pv 5/12 exhibiendo fibras de Sharpey. B) detalle de la región subperiosteal de *N. australis* MCS Pv 5/20-2, en donde se aprecia la matriz de tipo pseudolamelar. C) detalle de región subperiosteal de *N. australis* MCS Pv 5/20-2, en donde se identifica una matriz de tipo pseudolamelar. D)

tejido lamelar que reviste internamente la cavidad neumática de *N. australis* MCS Pv 5/12. E) tejido lamelar que reviste internamente la cavidad neumática de *N. australis* MCS Pv 5/20-2. F) corteza media de *N. australis* MCS Pv 5/20-2, exhibiendo una pequeña área que contiene tejido lamelar entre las osteonas secundarias. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; fs: fibras de Sharpey; mpl: matriz pseudolamelar; lo: laguna de osteocito; os: osteona secundaria.

4.1.2.6. Lámina centropostzigoparapofisial (CPOL)

P. mayorum MEF Pv 3399/9 y *N. australis* MPCA Pv 5/21

Las secciones transversales están conformadas por hueso compacto (Fig. 95A,E). La histología de ambas secciones consiste en tejido secundario y tejido lamelar. La corteza de ambas muestras está formada predominantemente por tejido secundario. Las osteonas secundarias exhiben estrechos espacios vasculares y en ciertos sectores se las visualiza solapadas. En la región periférica de la corteza se observa matriz ósea de tipo lamelar en el caso de *P. mayorum* MEF Pv 3399/9 (Fig. 95B) y de tipo entretejida en *N. australis* MPCA Pv 5/21 (Fig. 95F). En este último caso, se aprecia que la matriz contiene osteonas primarias longitudinales que se detectan incluso en la parte más profunda de la corteza. En ambos tejidos se observa en la región subperiosteal, líneas que se distribuyen de manera paralela entre sí siendo la distancia entre ellas no homogénea, lo que sugiere que se trata de LCD. Se contabilizan al menos dos LCD en *P. mayorum* MEF Pv 3399/9 y una en *N. australis* MPCA Pv 5/21. En el tejido óseo de *N. australis* MPCA Pv 5/21 se aprecia una cavidad neumática. Por su parte, en la sección de *Patagotitan* MEF Pv 3399/9 se observa una cavidad neumática completa y dos incompletas. En ambas secciones, la superficie interna de dichas cavidades neumáticas presenta un tejido bien organizado de tipo lamelar (Fig. 95C,G), en el cual se identifican líneas de reabsorción y unas pocas osteonas secundarias. Las lagunas de osteocitos se observan claramente en el tejido lamelar asociado a las cavidades (Fig. 95D,H), en donde las mismas aparecen en hileras, excepto en ciertos sectores del tejido lamelar de *P. mayorum*. MEF Pv 3399/9. En este tejido, las lagunas de osteocitos se distribuyen formando hileras divergentes (Fig. 95D). Esta disposición particular de las lagunas puede corresponder al tejido lamelar asociado a las osteonas secundarias que fueron cortadas en un plano oblicuo respecto al eje de la osteona.

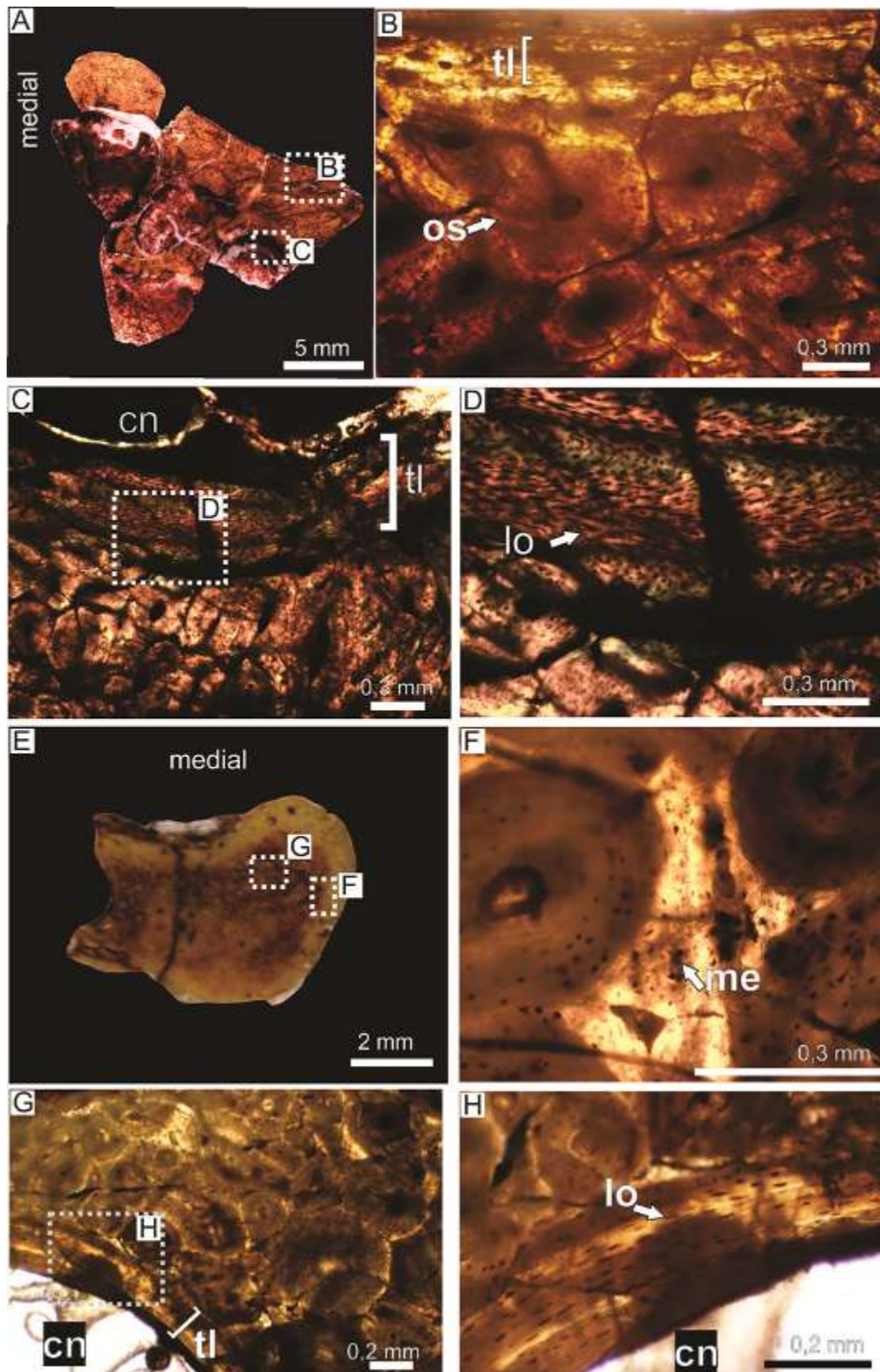


Fig. 95. Lámina centropostzigoparapofisialde *P. mayorum* MEF Pv 3399/9 y *N. australis* MPCA Pv 5/21. A) sección transversal de lámina neural de *P. mayorum* MEF Pv 3399/9. B) corteza externa de *P. mayorum* MEF Pv 3399/9, exhibiendo tejido lamelar subperiosteal y tejido secundario (recuadro marcado en A). C) tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *P. mayorum* MEF Pv 3399/9 (recuadro marcado en

A). D) detalle del tejido lamelar (recuadro marcado en C), en donde se aprecian lagunas de osteocitos fusiformes. E) sección transversal de lámina neural de *N. australis* MPCA Pv 5/21. F) corteza externa de *N. australis* MPCA Pv 5/21, en donde se aprecia una pequeña área con matriz entretejida entre las osteonas secundarias (recuadro marcado en E). G) tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *N. australis* MPCA Pv 5/21 (recuadro marcado en E). H) detalle del tejido lamelar (recuadro marcado en G), en donde se aprecian claramente las lagunas de osteocitos fusiformes. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; lo: laguna de osteocito; me: matriz entretejida, os: osteona secundaria; tl: tejido lamelar.

4.1.2.7. Lámina centrodiapofisial (PCDL)

Patagotitan mayorum MEF Pv 3399/9, *N. australis* MCS Pv 5/22 y MCS 5.

Las láminas delgadas están compuestas en su totalidad por hueso compacto (Fig. 96A, D,G). El hueso compacto se encuentra rodeando cavidades neumáticas. En todas las secciones el grado de remodelación secundaria es elevado. El tejido primario se restringe a la región subperiosteal (Fig. 96B,E,H). En dicha región, la matriz ósea es de tipo lamelar en *N. australis* (Fig. 96B) y entretejida en *P. mayorum* (Fig. 96H). Además, en todas las muestras se observa en la región cortical externa un aspecto estratificado debido a la presencia de marcas de crecimiento del tipo LCD (Fig. 96E,H). Sólo en la región subperiosteal del tejido cortical de *N. australis* MCS 5 se aprecian fibras extrínsecas, las cuales se orientan de manera oblicua respecto a margen externo. En ambos taxones, las cavidades neumáticas se encuentran revestidas internamente por tejido lamelar (Fig. 96C,F,I). Una particularidad se observa en la sección delgada de *N. australis* MCS 5, en donde el tejido lamelar presenta delgadas fibras paralelas entre sí y muy próximas las unas con otras. Estas características sugieren la presencia de tejido pneumosteal. Las mismas, son difíciles de fotografiar y se aprecian como un bandeo oscuro (Fig. 96C).

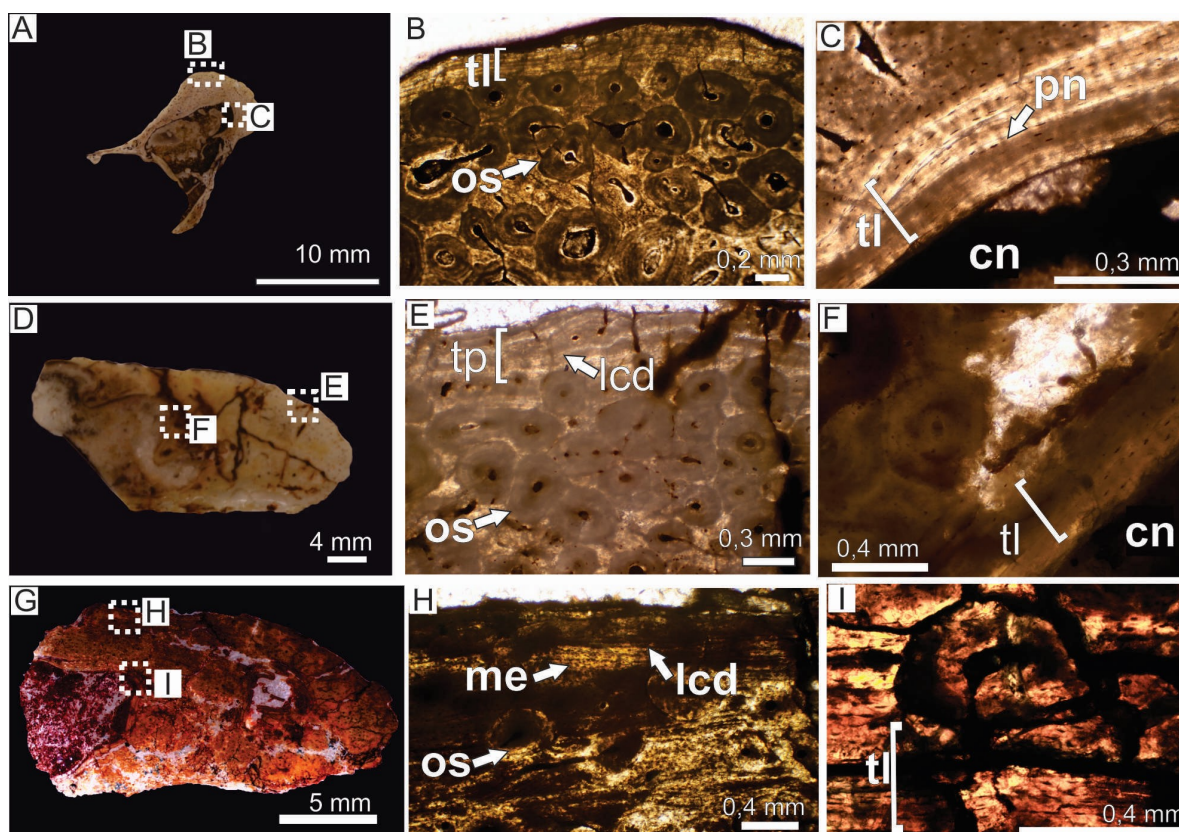


Figura 96. Lámina centrodiapofisial de *P. mayorum* MEF Pv 3399/9 y *N. australis* (MCS Pv 5/22 y MCS 5). A) sección transversal de lámina neural de *N. australis* MCS 5. B) corteza externa de *N. australis* MCS 5, exhibiendo tejido lamelar subperiosteal y tejido secundario (recuadro marcado en A). C) tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *N. australis* MCS 5, en donde se detecta un bandeo oscuro correspondiente a la presencia de tejido pneumosteal (recuadro marcado en A). D) sección transversal de lámina neural de *N. australis* MCS Pv 5/22. E) corteza externa de *N. australis* MCS Pv 5/22, exhibiendo tejido secundario predominante y una capa delgada de tejido primario (recuadro marcado en D). F) corteza profunda de *N. australis* MCS Pv 5/22, en donde se aprecia un detalle del tejido de tipo lamelar que cubre internamente la cavidad neumática (recuadro marcado en D). G) sección transversal de lámina neural de *P. mayorum* MEF Pv 3399/9. H) corteza externa de *P. mayorum* MEF Pv 3399/9, donde se identifica matriz entretejida en la cual se disponen LCD (recuadro marcado en G). I) detalle del tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *P. mayorum* MEF Pv 3399/9, en donde se distingue tejido lamelar (recuadro marcado en I). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; me: matriz entretejida, lcd: línea de crecimiento detenido; os: osteona secundaria; tl: tejido lamelar; tp: tejido primario.

4.1.2.8. Lámina espinoprezigapofisial (SPRL)

P. mayorum MPEF Pv 3400/7 y *N. australis* MCS Pv 5/10

La preservación y grosor de las secciones delgadas no es óptimo, no obstante se aprecia que las mismas constan de hueso compacto (Fig. 97A,E). El tejido correspondiente a *P. mayorum* MPEF Pv 3400/7 no preserva cavidades neumáticas, mientras que la sección delgada de *N. australis* MCS Pv 5/10 incluye dos cavidades neumáticas incompletas. En ambos tejidos el hueso cortical exhibe reconstrucción secundaria (Fig. 98B,F), sin embargo, el grado de remodelación es mayor en *N. australis* MCS Pv 5/10, en donde las osteonas secundarias alcanzan la porción más externa del tejido. En general, en ambos tejidos las osteonas secundarias están compuestas por numerosas capas de tejido lamelar endosteal (Fig. 98D,G). En las dos secciones se detecta en el sector subperiosteal, una delgada capa de tejido primario birrefringente de tipo lamelar (Fig. 98C,G). En la corteza externa de *P. mayorum* MPEF Pv 3400/7 se aprecian al menos dos líneas de crecimiento detenido (Fig. 98C), mientras que no se detectan marcas de crecimiento en *N. australis* MCS Pv 5/10. Las cavidades neumáticas presentes en *N. australis* MCS Pv 5/10 poseen una capa delgada de tejido lamelar cubriendo la superficie interna (Fig. 98H).

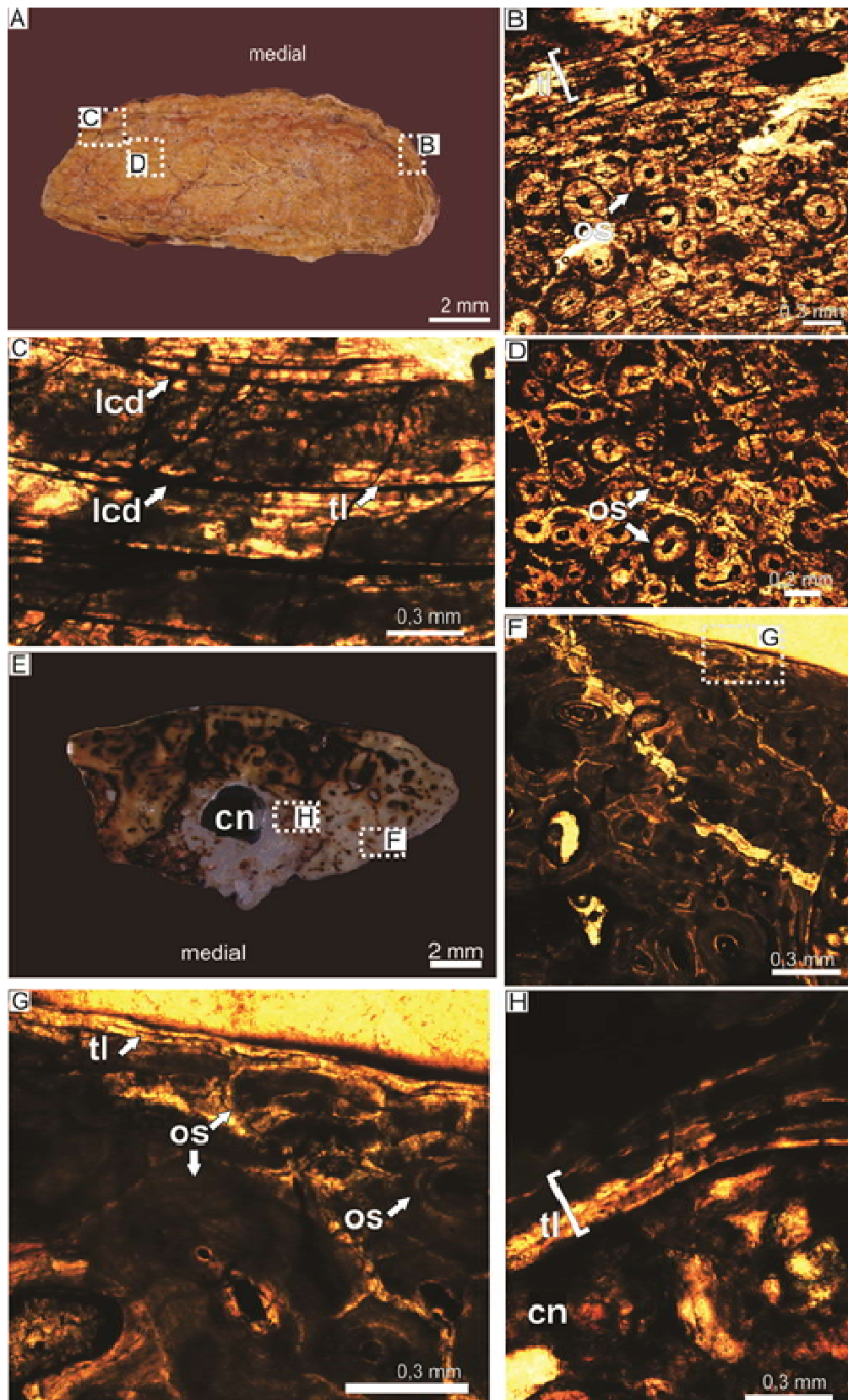


Figura 98. Lámina espinoprezigapofisial de *P. mayorum* MEF Pv 3400/7 y *N. australis* MCS Pv 5/10. A) sección transversal de lámina neural de *P. mayorum* MEF Pv 3400/7. B) corteza externa de *P. mayorum* MEF Pv 3400/7, exhibiendo tejido secundario y tejido lamelar en el sector subperiosteal (recuadro marcado en A). C) detalle del sector

subperiosteal de *P. mayorum* MEF Pv 3400/7, en donde se aprecian LCD inmersas en el tejido lamelar (recuadro marcado en A). D) tejido haversiano denso en la corteza media de *P. mayorum* MEF Pv 3400/7 (recuadro marcado en A). E) sección transversal de lámina neural de *Neuquensaurus* MCS Pv 5/10. F) corteza externa de *N. australis* MCS Pv 5/10 en donde se aprecia tejido secundario predominante (recuadro marcado en E). G) detalle del sector subperiosteal (recuadro marcado en F), exhibiendo una capa delgada de tejido lamelar. H) detalle del tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *N. australis* MCS Pv 5/10 (recuadro marcado en E). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; lcd: línea de crecimiento detenido; os: osteona secundaria; tl: tejido lamelar.

4.1.2.9. Lamina prespinal (PRSL)

N. australis MCS Pv 5/21-2 y MCS Pv 5/12, *P. mayorum* MEF Pv 3388/8.

Las muestras correspondientes a *N. australis* MCS Pv 5/12 y *P. mayorum* MEF Pv 3388/8 incluyen solamente hueso compacto (Fig. 99A,G), mientras que la sección delgada de *N. australis* MCS Pv 5/21-2 preserva además de hueso compacto, una cavidad neumática interna (Fig. 99D). En todas las secciones el tejido predominante es de origen secundario. El hueso compacto de *N. australis* MCS Pv 5/12 y *P. mayorum* MEF Pv 3388/8 se compone de osteonas secundarias que exhiben espacios vasculares de forma alargada, lo que denota que las mismas fueron cortadas en un plano oblicuo (Fig. 99B, H). Por su parte, la sección delgada MCS Pv 5/21-2 de *N. australis* exhibe osteonas secundarias que poseen forma subcircular (Fig. 99E). En las dos secciones de *N. australis* se observa tejido lamelar pero en sectores diferentes. El mismo se encuentra en los espacios intersticiales que se encuentra entre las osteonas secundarias en *N. australis* MCS Pv 5/12 (Fig. 99B), en tanto que el tejido lamelar se encuentra revistiendo la cavidad neumática en *N. australis* MCS Pv 5/21-2 (Fig. 99F). En este último, se visualiza en el tejido lamelar y de manera muy sutil, delgadas fibras paralelas entre sí y de orientación perpendicular a la dirección de las lamelas que componen el tejido lamelar. Las mencionadas fibras se interpretan como tejido pneumosteal (Fig. 99F). En la sección delgada de *P. mayorum* MEF Pv 3388/8 no se observa tejido lamelar, sino que más bien entre las osteonas secundarias se advierten gruesos paquetes de fibras colágenas monorrefringentes, que se orientan en paralelo entre sí y que carecen de lagunas de osteocitos (Fig. 99I).

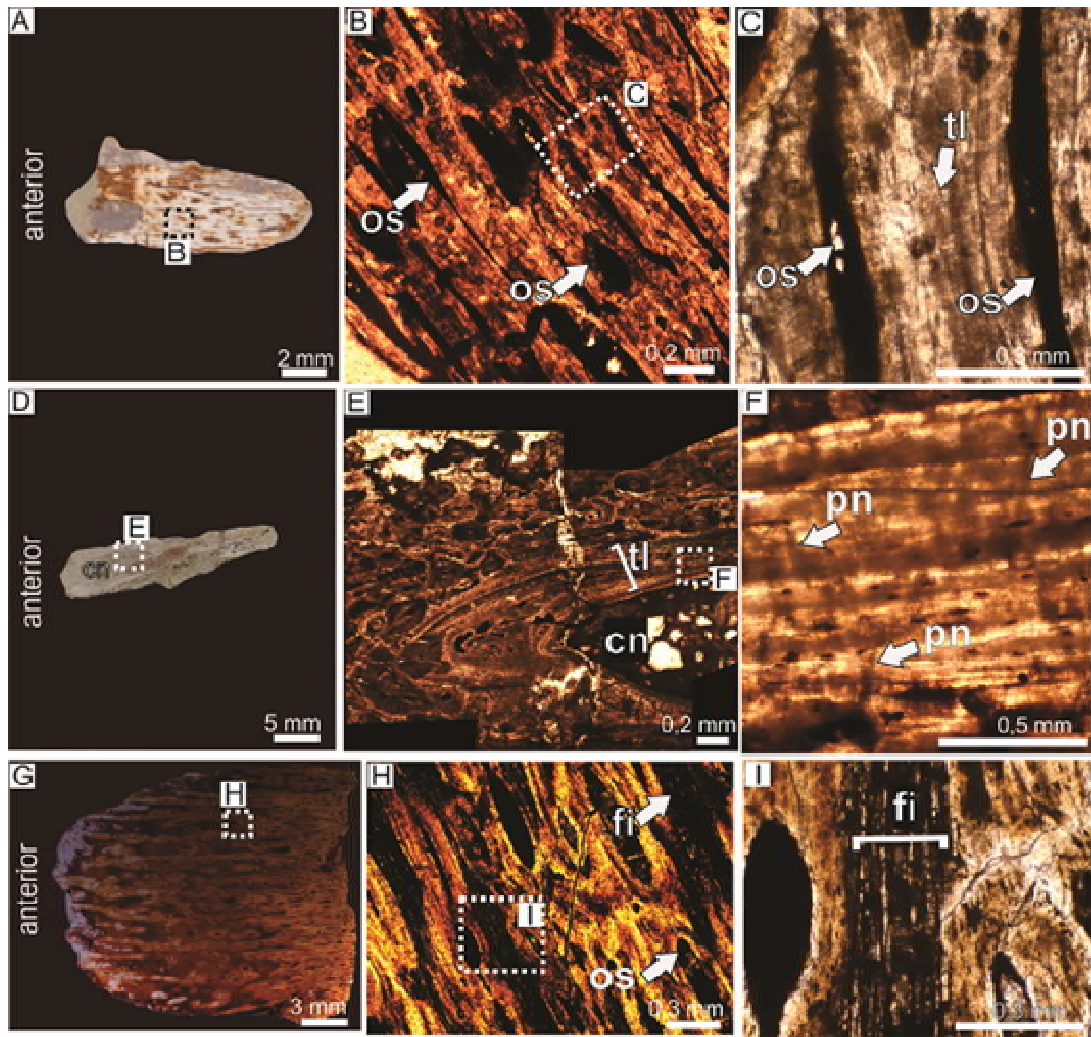


Figura 99. Lamina prespinal de *N. australis* MCS Pv 5/21-2; MCS Pv 5/12 y *Patagotitanmayorum* MEF Pv 3388/8. A) sección transversal de lámina neural de *N. australis* MCS Pv 5/12. B) corteza media de *N. australis* MCS Pv 5/12, exhibiendo tejido secundario (recuadro marcado en A). C) detalle del tejido lamelar intersticial de *N. australis* MCS Pv 5/12 (recuadro marcado en B). D) sección transversal de lámina neural de *N. australis* MCS Pv 5/21-2. E) corteza interna de *N. australis* MCS Pv 5/21-2, en donde se observa tejido secundario y tejido lamelar (recuadro marcado en D). F) detalle del tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *N. australis* MCS Pv 5/21-2, en donde se advierte tejido pneumosteal (recuadro marcado en E). G) sección transversal de lámina neural de *P. mayorum* MEF Pv 3388/8. H) corteza media de *P. mayorum* MEF Pv 3388/8, donde se aprecia tejido secundario (recuadro marcado en G). I) detalle del tejido fibroso intersticial presente en *P. mayorum* MEF Pv 3388/8 (recuadro marcado en G). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; fi: fibras colágenas, os: osteona secundaria; pn: tejido pneumosteal; tl: tejido lamelar.

4.1.2.10.Lamina espinodiapofisial (SPDL)

N. australis MCS Pv 5/20-1, *R. muniozi* MCS 46/3 y *P. mayorum* MEF Pv 3400/14.

Los tejidos de cada ejemplar se describen por separado debido a las diferentes características histológicas detectadas en los mismos.

La sección delgada correspondiente a *N. australis* 5/20-1, contiene tres espacios internos separados por hueso compacto de delgado espesor (Fig. 100A). Estos espacios se interpretan como cavidades neumáticas, las cuales se las observa rellenas por sedimento. Histológicamente, el hueso compacto presenta un moderado grado de reconstrucción secundaria, lo que permite reconocer parte del tejido primario (Fig. 100B). Si bien el estado de preservación del tejido no es óptimo, se advierte que el tejido primario es de tipo fibrolamelar debido a la presencia de lagunas de osteocitos de forma mayormente subcircular que carecen una orientación preferencial. Las osteonas primarias poseen una orientación principalmente circunferencial y longitudinal, aunque en las cercanías del sector subperiosteal también se advierten canales vasculares radiales ramificados. El tejido inmediatamente en contacto con las cavidades neumáticas es de tipo lamelar (Fig. 100C). En éste, se aprecian claramente las lagunas de osteocitos fusiformes que se distribuyen siguiendo la orientación de las fibras colágenas. Además, inmersas en el tejido lamelar se aprecian delgadas bandas oscuras que intercalan con bandas más claras y que poseen orientación oblicua respecto a la dirección de las fibras colágenas del tejido lamelar. Estas bandas le otorgan al tejido lamelar un aspecto estriado que es difícil de capturar con la cámara fotográfica. Posiblemente, dicho patrón se corresponda con la presencia de tejido pneumosteal.

La sección delgada perteneciente a *R. muniozi* MCS Pv 46/3, preserva una gruesa capa de hueso compacto y una cavidad neumática fracturada que contiene sedimento y tejido compacto colapsado (Fig. 100D). El hueso compacto consiste en tejido fibrolamelar laminar (Fig. 100E). Las lagunas de osteocitos están densamente agrupadas y exhiben claramente su distribución azarosa y forma irregular. En toda la corteza las osteonas circunferenciales exhiben amplios espacios vasculares. La cavidad neumática está revestida internamente por una capa muy delgada de tejido lamelar (Fig. 100F).

La sección delgada correspondiente a *P. mayorum* MEF Pv 3400/14 preserva hueso compacto y una cavidad neumática, la cual no está completa dado que sólo se

identifica una pequeña porción de la misma (Fig. 100G). El hueso compacto está formado mayormente por tejido haversiano (Fig. 100H). Las osteonas secundarias presentan diferentes tamaños y formas, y muchas de ellas se encuentran solapadas. Por su parte, se observa tejido primario lamelar en la corteza externa, el cual exhibe marcada birrefringencia. El tejido que reviste internamente la cavidad neumática también es de tipo lamelar, pero se diferencia del presente en la corteza externa por la presencia de finas fibras (semejantes a fibras de Sharpey) que se disponen de manera perpendicular a la dirección del tejido lamelar. Dichas fibras se interpretan como tejido de tipo pneumosteal (Fig. 100I).

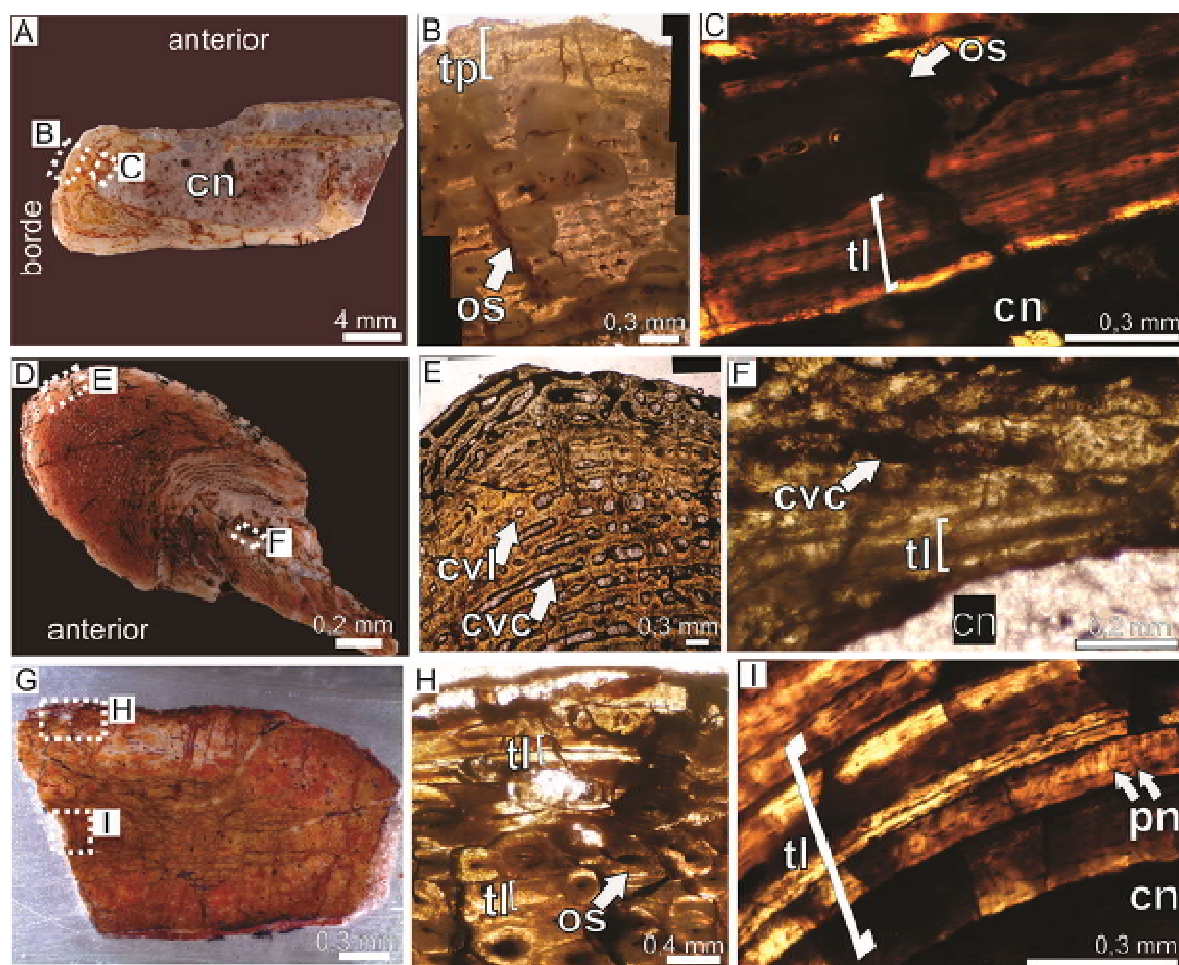


Figura 100. Lámina espinodiapofisial de *N. australis* MCS Pv 5/20-1, *R. muniozi* MCS 46/3 y *P. mayorum* MEF Pv 3400/14. A) sección transversal de lámina neural de *N. australis* MCS Pv 5/20-1. B) tejido cortical externo de *N. australis* MCS Pv 5/20-1., exhibiendo tejido primario invadido por osteonas secundarias (recuadro marcado en A). C) detalle del tejido lamelar asociado a la cavidad neumática *N. australis* MCS Pv 5/20-1 (recuadro marcado en A). D) sección transversal de lámina neural de *R. muniozi* 46/4. E) tejido cortical externo de *R. muniozi* MCS Pv 46/4, en donde se observa un tejido primario de tipo fibrolamelar laminar (recuadro marcado en D). F) detalle del tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *R. muniozi* MCS Pv 46/4 (recuadro

marcado en D). G) sección transversal de lámina neural de *P. mayorum* MEF Pv 3400/14. H) tejido cortical externo de *P. mayorum* MEF Pv 3400/14, donde se aprecia tejido primario lamelar invadido por osteonas secundarias (recuadro marcado en G). I) detalle del tejido lamelar asociado a la cavidad neumática de *P. mayorum* MEF Pv 3400/14, en donde se aprecian fibras del tejido pneumosteal (recuadro marcado en G). Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: cn: cavidad neumática; cvc: canal vascular circunferencial; cvl: canal vascular longitudinal; os: osteona secundaria; tl: tejido lamelar; tp: tejido primario.

4.2. Paleopatologías

4.2.1. *Chubutisaurus insignis*

Tibia CHMO-565

La tibia izquierda posee un gran sobrecrecimiento óseo de forma oval (11,3 x 20 cm) cuyo eje mayor es paralelo al eje próximodistal del hueso. El margen proximal del hueso anómalo se encuentra localizado a 25,3 cm de la superficie articular (Fig. 101A). El margen del sobrecrecimiento óseo se observa bien definido, con bordes ligeramente festoneado en vista lateral. El sector ocupado por la anomalía cubre todo el ancho de la superficie posterior de la diáfisis y una pequeña porción de la superficie lateral y medial del hueso. En vista anterior se aprecia que el sobrecrecimiento anómalo se eleva aproximadamente 3,5 cm del resto de la superficie ósea. La parte central de la superficie del hueso anómalo es lisa (Fig. 101B) y de textura similar a la observada en el resto del elemento, mientras que a los lados se observan pequeños sectores donde la superficie es irregular (Fig. 101C) debido a la presencia de pequeñas áreas del hueso cortical erosionadas, en donde además se observan diminutas perforaciones. La zona de transición entre el sobrecrecimiento y el hueso normal es clara y estrecha, observándose que la anomalía va disminuyendo en grosor desde el punto de máxima altura hasta la zona de hueso totalmente normal (Fig.101D). No se distinguen deformaciones ni lesiones osteolíticas sobre hueso normal adyacente.

Es importante mencionar que la histología del sobrecrecimiento óseo presente en la tibia ha sido descrita en la sección de Microestructura ósea (página 90). En la figura 26 se observa un cambio tisular asociado al sector donde se encuentra el hueso anómalo, el cual consiste en la presencia de tejido primario entretejido altamente vascularizado en

la corteza externa de la tibia, que contrasta con el tejido presente en el resto del hueso cortical donde se observa tejido secundario.

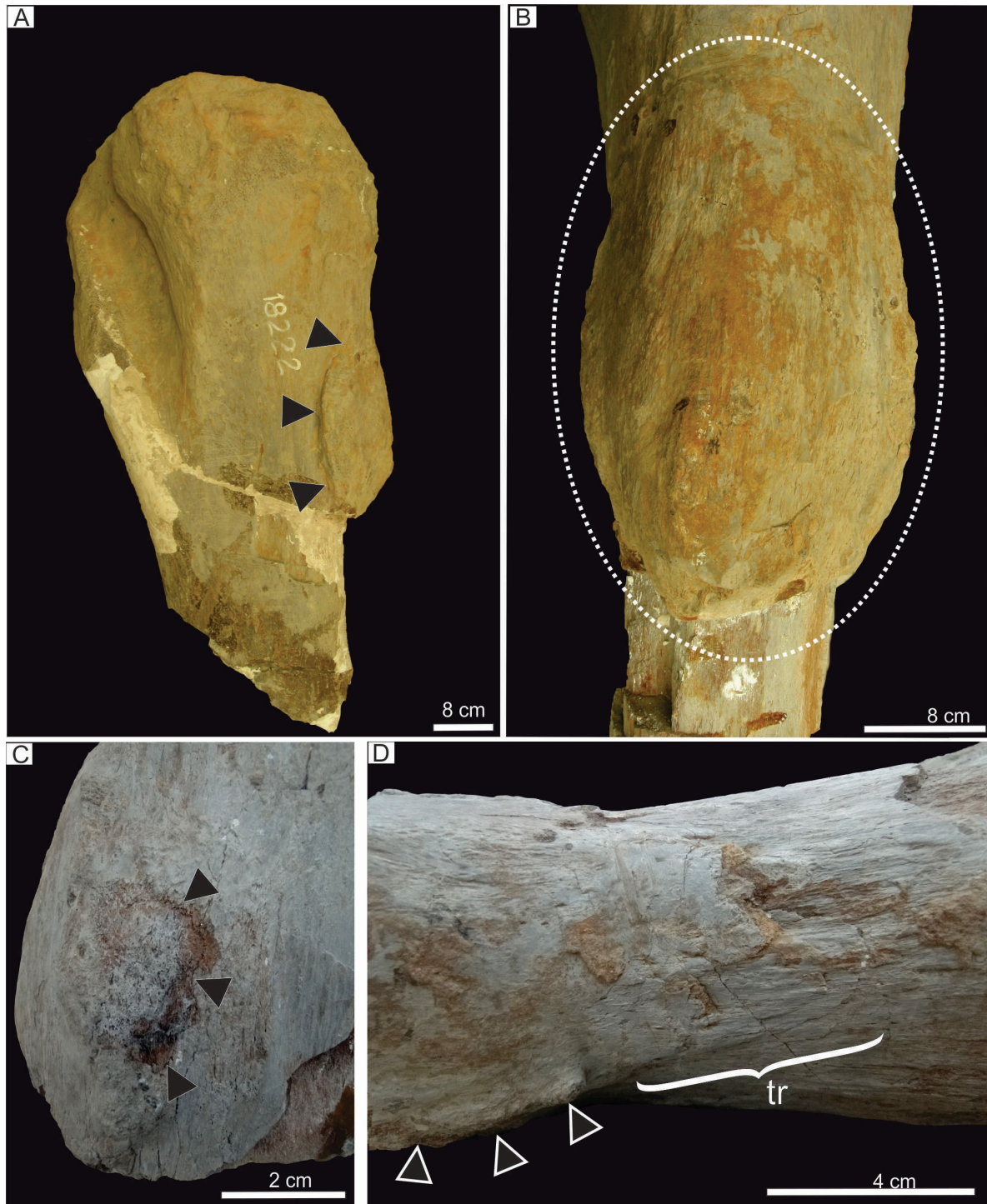


Figura 101. Anomalia ósea en tibia de *Chubutisaurus insignis* CHMO-565. A) vista lateral de la tibia exhibiendo una anomalia ósea de aspecto oval (puntas de flechas negras). B) detalle del sobrecrecimiento óseo mostrando la textura mayormente

lisa. C) sector lateral de la anomalía mostrando un pequeño sector de textura irregular. D) zona de transición entre el hueso anormal y normal. Abreviatura: tr: transición.

Costillas dorsales MACN 18222/42 y MACN 77781

La costilla dorsal MACN 18222/42 posee una anomalía que consiste en un sobrecrecimiento óseo amorfo, ubicado aproximadamente a la mitad de su longitud y se visualiza alrededor de toda la circunferencia de la costilla. El hueso neoformado presenta una extensión próximodistal de aproximadamente 10 cm (Fig.102A). El sobrecrecimiento produce el ensanchamiento de la superficie afectada por el mismo. El margen del hueso neoformado está mal definido, es decir que la lesión no está circunscripta. La superficie del hueso anómalo es principalmente irregular debido a la presencia de oquedades y elevaciones (Fig. 102B). Además, sobre dicha superficie y en ciertos sectores, aún es posible observar una textura similar a la del hueso normal, es decir que se observan estriaciones que se orientan en paralelo al eje longitudinal de la costilla. En vista lateral se distingue una pequeña área de hueso anómalo que ha perdido ligeramente su alineación respecto al eje próximo distal del elemento (Fig. 102C). No se detectan sobre el hueso anómalo lesiones erosivas tales como cloacas o porosidad, ni tampoco la formación de secuestros e involucro.

El extremo de la costilla dorsal MACN 77781 presenta un sobrecrecimiento óseo visible mayormente en vista lateral (Fig. 102D). No obstante, la anomalía abarca todo el contorno del elemento otorgándole un aspecto hinchado. El margen del hueso anómalo es festoneado (Fig. 102E). No se distinguen claramente los límites del hueso anómalo (margen mal definido). El relieve es en ciertos sectores estriado (al igual que el hueso normal) y en otros exhibe textura irregular. En aquellos sectores donde el relieve es irregular, se observa superposición de capas de hueso neoformado (Fig. 102F). No se distinguen lesiones erosivas tales como cloacas o porosidad sobre el hueso anómalo.

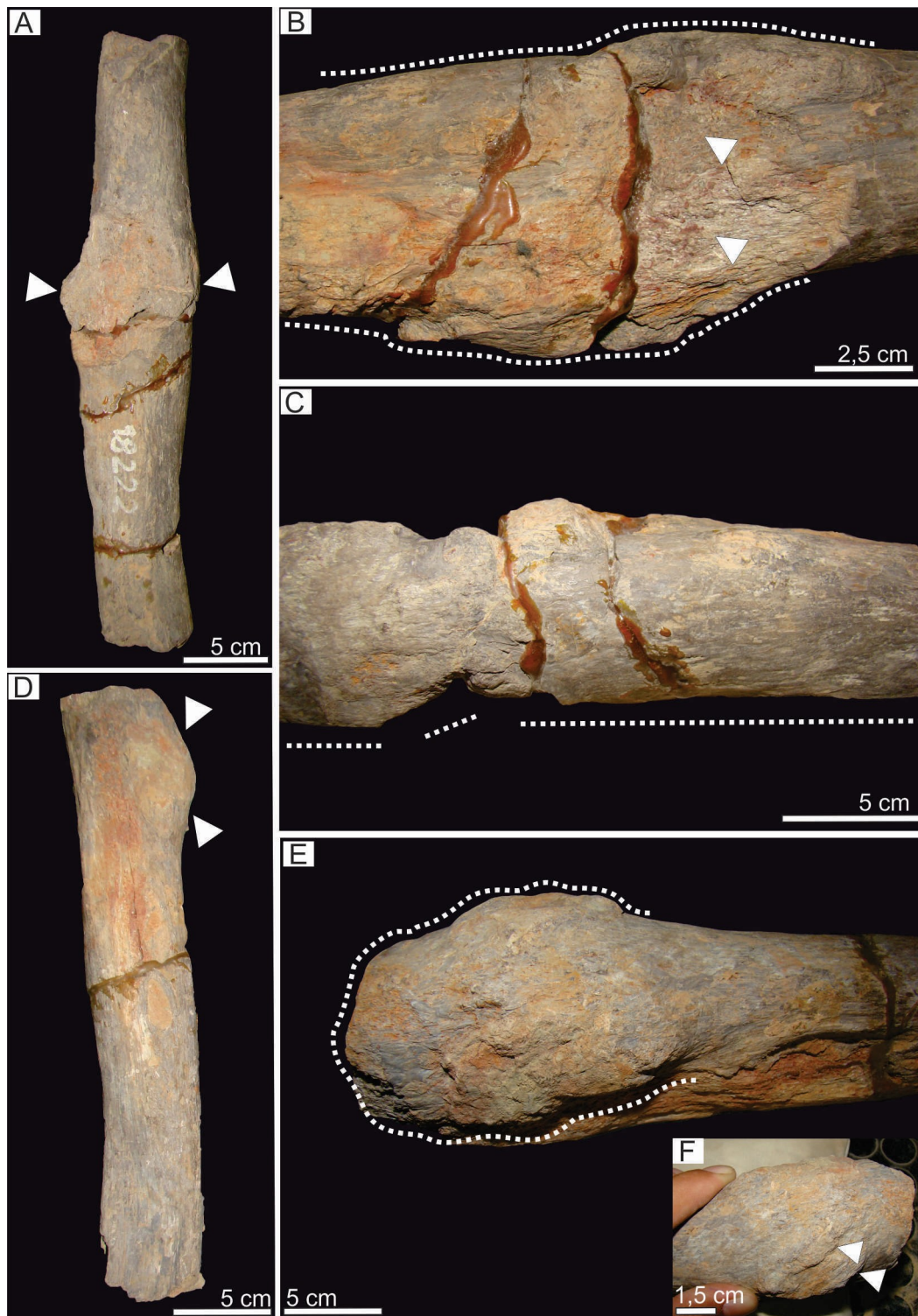


Figura 102. Anomalías óseas en costillas de *C. insignis* MACN 18222/42 y MACN 77781. A) costilla MACN 18222/42, donde se aprecia un ensanchamiento anómalo aproximadamente a mitad de la diáfisis (punta de flechas blancas). B) costilla cervical MACN 18222/42 exhibiendo un relieve irregular (punta de flechas blancas) en el sector de hueso anormal (indicado por líneas de puntos), mientras que la textura es estriada o lisa alrededor de la misma. C) costilla cervical MACN 18222/42, en donde se aprecia una ligera desviación de la continuidad del eje del hueso (línea punteada). D) costilla cervical MACN 77781 exhibiendo en las cercanías del extremo articular una elevación inusual del hueso cortical. E) detalle de hueso anómalo (indicado por la línea de puntos) F) detalle de hueso anómalo (indicado por la línea de puntos)

en el cual se distingue un relieve irregular. F) superficie del sobrecrecimiento óseo mostrando dos capas de hueso amalgamada (puntas de flechas).

4.2.2. *Neuquensaurus australis*

Vértebra caudal media MLP 52-vi-3-165

La vértebra presenta una excrecencia ósea anómala que se aprecia mayormente en vista posterior y se ubica en la parte ventral del cuerpo vertebral (Fig. 103A). El hueso anómalo parece emerger desde la superficie ósea normal como una capa de hueso masiva. A partir de la superficie ósea normal, el hueso neoformado alcanza una elevación máxima de 2,5 cm. La superficie posterior del hueso anómalo parece estar fracturada (Fig. 103B), no obstante se evidencia que la misma es irregular y que no posee lesiones erosivas tales como hoyos o porosidades.

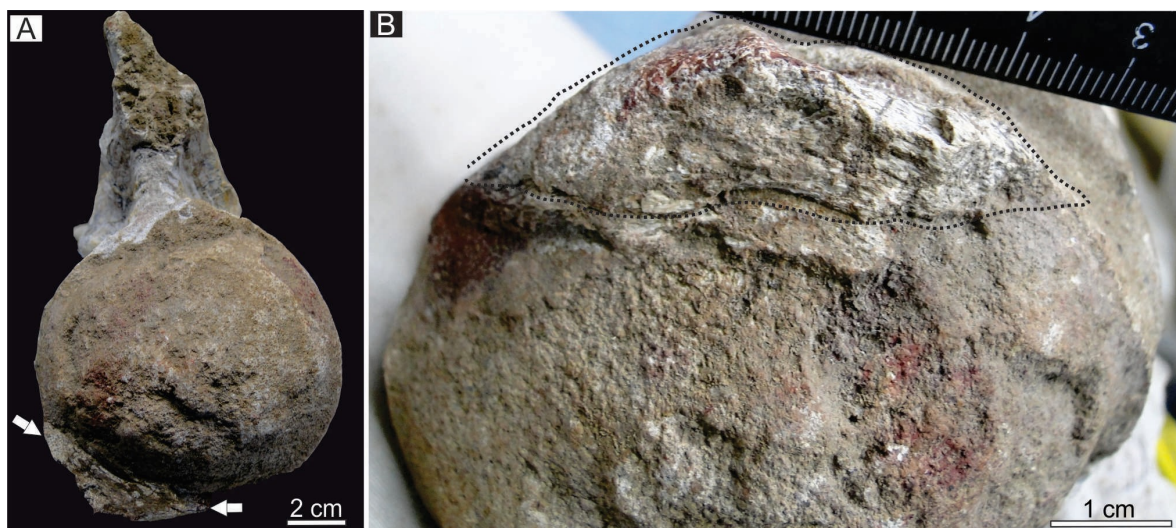


Figura 103. Anomalía ósea en vértebra de *Neuquensaurus australis* MLP 52-vi-3-165. A) vértebra caudal en donde se distingue una excrecencia ósea inusual (flechas) de posición ventral y anterior al cuerpo vertebral. B) detalle del hueso anómalo (línea de puntos) exhibiendo una textura porosa pero bastante homogénea que posiblemente se corresponda con hueso trabecular.

4.2.3. *Neuquensaurussp.*

Vértebra caudal posterior MPCA-Pv 12277

El centro vertebral exhibe una importante neoformación ósea, de aspecto irregular en el extremo posterior del cuerpo vertebral (Fig. 104A). La misma se extiende desde la superficie periarticular izquierda hasta el borde posterior de la superficie articular (Fig. 104B). La superficie del hueso anómalo es irregular y presenta sectores donde se visualizan pequeños hoyos y surcos, mientras que en otros sectores la superficie se observa lisa (Fig. 104C). El margen de la anomalía está mal definido y su contorno es irregular. En vista ventral, se observa que el cuerpo vertebral se encuentra deformado en su cara lateral izquierda, lo que resulta en una curvatura más pronunciada de la misma, respecto a la cara lateral derecha (Fig. 104B). El sobrecrecimiento óseo tiene una longitud de 3,2 cm y se eleva aproximadamente 2 cm sobre la superficie lateral izquierda en dirección próximo distal. La TC en corte transversal revela que el hueso anómalo exhibe una imagen radiopaca (color blanco, la densidad del tejido no deja pasar a los rayos X) en la cual se distinguen pequeños poros radiolúcidos de tamaño claramente mucho más grandes a los presentes en el hueso normal (Fig. 104D). Además dichos poros radiolúcidos se los observa desde el sector subperiosteal hasta la parte más profunda del hueso cortical. En corte longitudinal, la TC nuevamente revela que el hueso anómalo rodea una zona central radiolúcida (color negro, transparente a los rayos X) (Fig. 104E), y que la transición entre el hueso normal y el anómalo es estrecha debido a que los puntos radiolúcidos no invaden el resto del sector subperiosteal, sino que más bien están localizados.

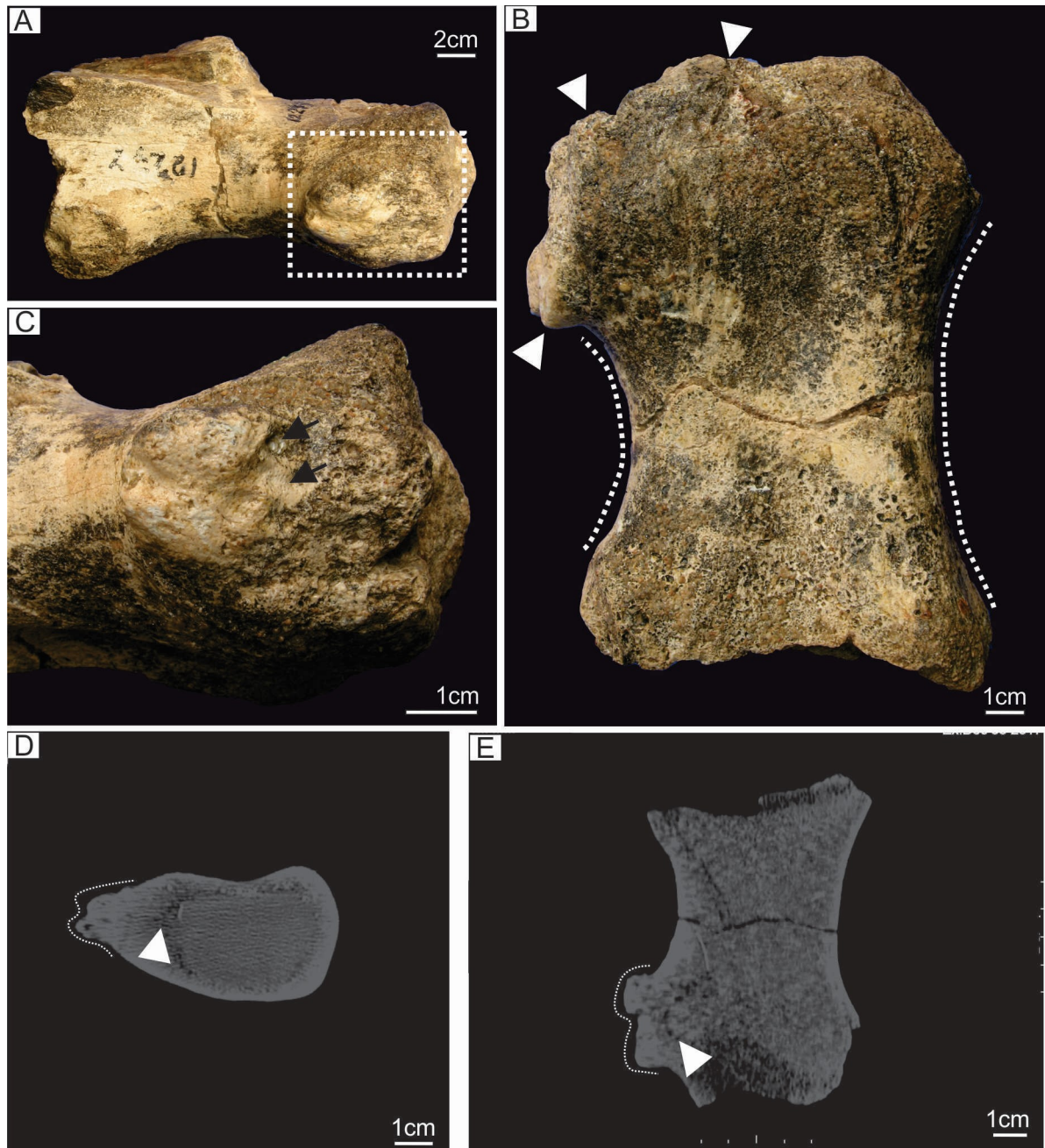


Figura 104. Anomalia ósea en vértebra caudal posterior de *Neuquensaurus* MPCA-12277. A) vista lateral izquierda exhibiendo hueso neoformado en el extremo posterior del cuerpo vertebral. B) vista ventral de la vértebra en donde se aprecia la concavidad más pronunciada en el lado de la anomalía (recuadro marcado en A). C) superficie del hueso anómalo exhibiendo un sector donde se observa textura lisa e irregular (flechas negras). D) TC en sección transversal en donde se aprecian lesiones osteolíticas (pérdida de material óseo) en la corteza profunda (flecha). E) TC en sección longitudinal mostrando una zona de transición estrecha entre el hueso anómalo y el hueso cortical normal.

4.2.4. *Rocasaurus muniozi*

Vértebra caudal media MPCA-Pv 57

La vértebra posee un sobrecrecimiento óseo inusual ubicado en el lado izquierdo y posterior del cuerpo vertebral (Fig. 105A). La distancia entre el sobrecrecimiento óseo y el cóndilo del cuerpo vertebral es de 3,5 cm. El hueso anómalo presenta forma de gancho, tiene una longitud anteroposterior de 4,5 cm y una longitud dorsoventral de 4 cm. La imagen tomográfica en sección longitudinal revela un color blanco (imagen radiopaca) para el sobrecrecimiento óseo anormal, indicando que el hueso anormal consiste en una masa ósea homogénea de hueso compacto que se diferencia del patrón óseo de tipo camelado que caracteriza las vértebras de los saltosaurinos. No se visualizan lesiones óseas osteolíticas en el hueso anómalo. En vista posterior la superficie anómala tiene una textura ligeramente irregular y sobre la misma se visualizan diminutos poros (Fig. 105C-D). La imagen tomográfica en sección transversal (Fig. 105E), revela que el tejido anómalo no invade la parte central del cuerpo vertebral sino que más bien el sobrecrecimiento afecta sólo el hueso cortical. La textura ósea de la anomalía en vista lateral no difiere de la que se ve en el cuerpo vertebral normal, en este sentido, la superficie se aprecia lisa y algo pulida (Fig. 104F).

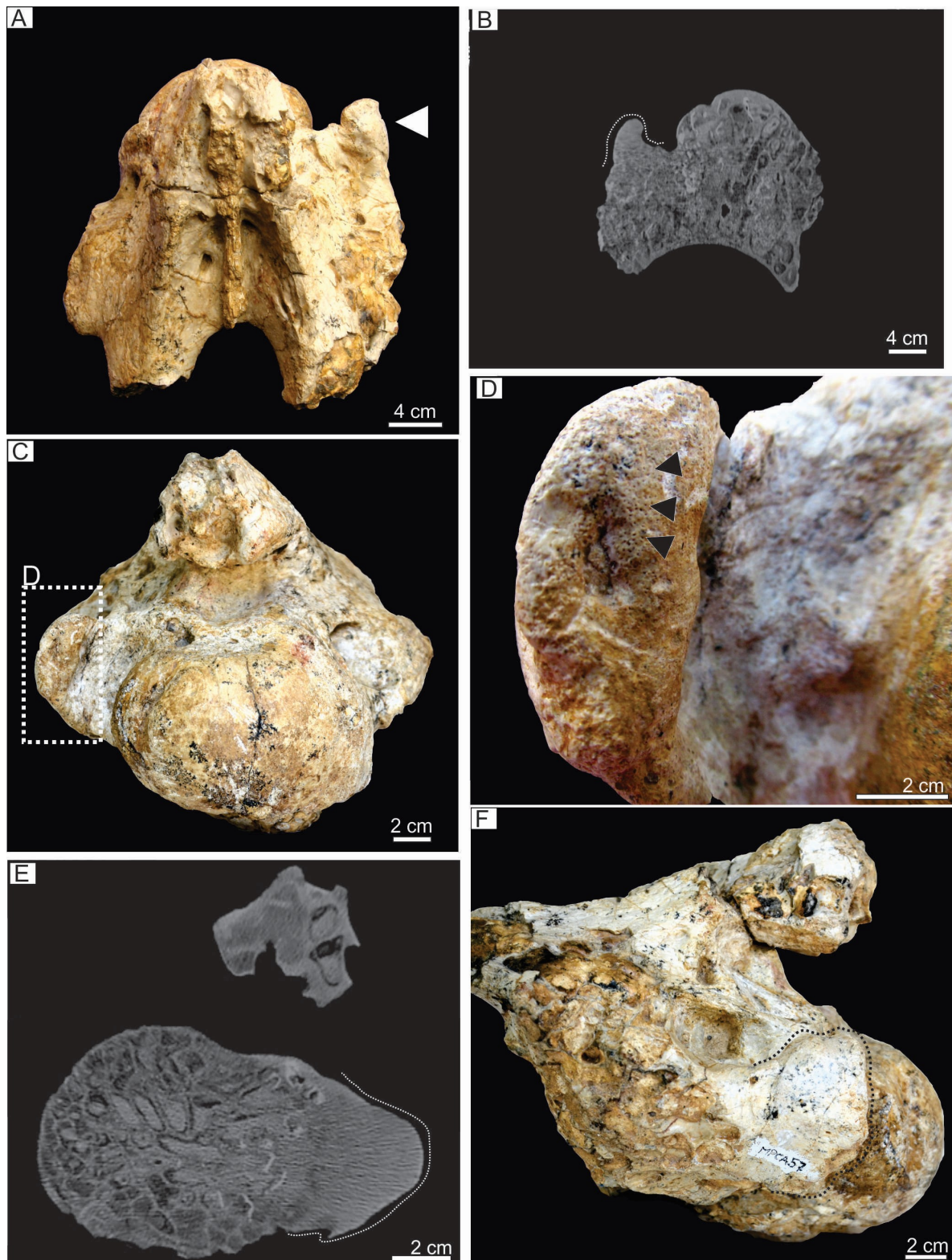


Figura 105. Anomalia ósea detectada de vertebra caudal de *R. muniozi* MPCA-Pv 57. A) vista dorsal de vertebra exhibiendo un sobrecrecimiento óseo inusual (punta de flecha). B) TC de la vértebra en donde se aprecia una imagen radiopaca. C) vista posterior del hueso anómalo. D) detalle del hueso anómalo (recuadro marcado en C), en donde se aprecian diminutos poros (punta de flechas). E) TC en sección transversal en donde muestra que el hueso anómalo se restringe al hueso cortical. F) sobrecrecimiento óseo en vista lateral (línea punteada) mostrando una textura de tipo lisa.

4.2.5. *Saltasaurus loricatus*

Vértebra caudal media PVL 4740

El proceso transverso derecho de la vértebra caudal exhibe un aspecto inusual respecto a su contraparte izquierda que se observa principalmente en vista posterior y ventral (Fig. 106A,B). La anomalía consiste en la presencia de un pequeño sobrecrecimiento óseo con márgenes bien delimitados. El mismo posee 6 cm de largo anteroposterior y se eleva aproximadamente 2 cm por sobre la superficie ósea normal. La morfología del sobrecrecimiento óseo es subcircular en vista posterior (Fig. 106C) y alargada en vista lateral (Fig. 106D). La superficie del sobrehueso inusual no se diferencia de la presente en el resto del cuerpo vertebral y consiste de oquedades poco profundas muy típicas de las vértebras de *S. loricatus* (Fig. 106D).

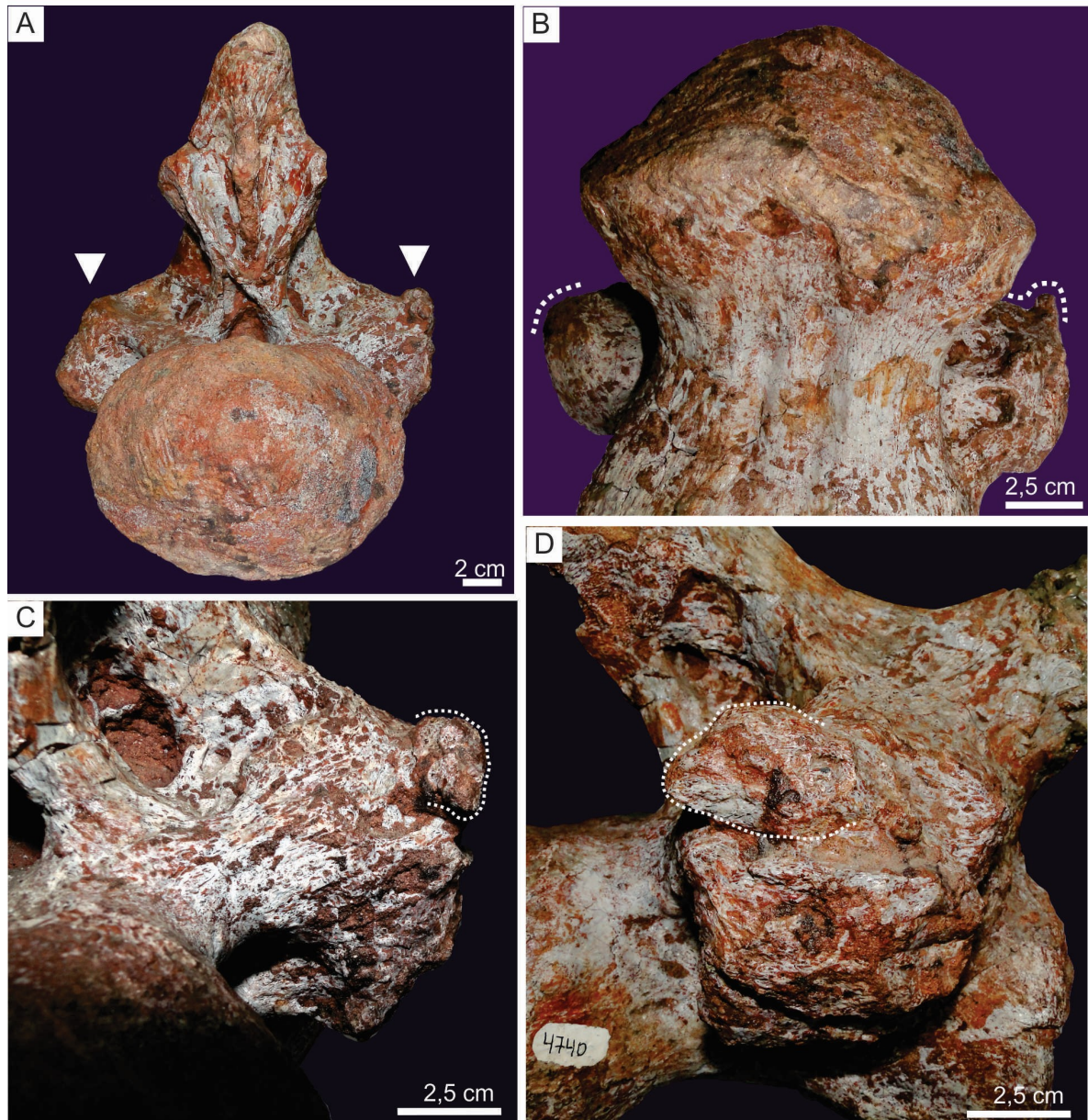


Figura 106. Anomalia ósea en proceso transverso de vértebra caudal media de *Saltasaurus loricatus* PVL 4740. A) vista general de la vértebra en donde se indican los procesos transversos (flechas) y se observa la forma inusual del proceso transverso derecho. B) vista ventral de la vértebra en donde se observa el margen de la excrecencia ósea detectada en el proceso transverso. Note el margen ahusado del sobrecrecimiento óseo anormal en el proceso transverso derecho. C) vista anterior de la vértebra donde se distingue la forma subcircular de la anomalía. D) vista lateral de la vértebra, en donde se aprecia que la textura del hueso anómalo es similar a la presente en el resto de la superficie vertebral.

4.3. Análisis dental

Las muestras incluyen nueve dientes indeterminados, estudiados en primer lugar a nivel macroscópico y posteriormente seccionados para su observación bajo microscopio, adicionalmente, se estudiaron veintisiete cortes delgados de dientes indeterminados de la colección del Museo Provincial Carlos Ameghino.

4.3.1. Características generales de dientes de Titanosauria y Titanosauriformes basales

Macroscópicamente los dientes de titanosaurios exhiben dos tipos de morfologías. Por un lado, los ejemplares MPCA/1-2-4-6 tienen aspecto grácil y poseen los márgenes paralelos (Fig. 107A, B,C,D). La mayoría no han preservado la porción apical de la corona, excepto el ejemplar MPCA/4, cuyo ápice termina en punta aguda. Sólo el ejemplar MPCA/1 exhibe una faceta de desgaste en forma de “V”. Por otro lado, la morfología en las coronas dentales MPCA/3-5-7 (Fig. 107E,F,G) tienen un aspecto grácil, pero se diferencian de los antes descriptos por poseer los márgenes mesial y distal levemente inclinados (Fig. 107E2, F2, G2). Las coronas dentales correspondientes a los ejemplares MPCA/3, MPCA/5 y MPCA/7 preservan el extremo apical, y en éste puede detectarse una faceta de desgaste bien desarrollada con forma de gota.

Por su parte, el material dental correspondiente a Titanosauriformes basales (MPEF 3212 y MPEF 3062) presenta un aspecto robusto (Fig. 108). En vista lateral poseen márgenes paralelos hasta aproximadamente la mitad de su longitud total o unos pocos milímetros más allá de ésta, estando el tercio apical claramente inclinado hacia la superficie lingual (Fig. 108A, D). En vista labial (Fig. 108B, E) los dientes exhiben una superficie convexa y en vista lingual (Fig. 108C, F) la superficie es cóncava. En la tabla 3 se muestra las medidas de las circunferencias de la corona y el largo total de los dientes antes descriptos.

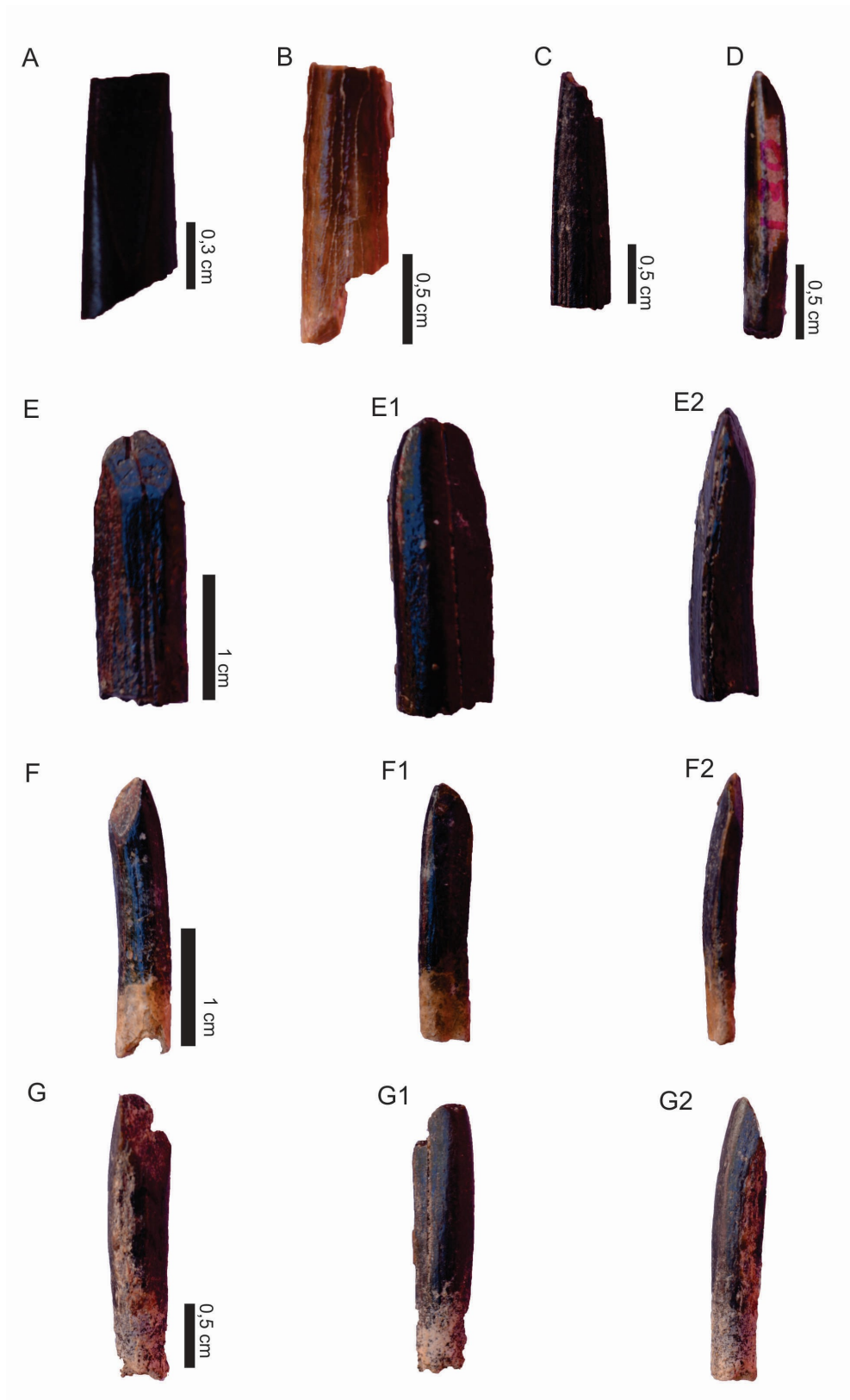


Figura 107. Dientes de Titanosauria indeterminados. A) vista distal de ejemplar MPCA 1. B) vista lateral de ejemplar MPCA 2. C) vista lateral de ejemplar MPCA 4. D) vista lateral del ejemplar MPCA 6. E) vista lingual de ejemplar MPCA 3. E1) vista labial de ejemplar MPCA 3. E2) vista lateral de ejemplar MPCA 3. F) vista lingual de ejemplar MPCA 5. F1) vista labial de ejemplar MPCA 5. F2) vista lateral

delejemplarMPCA 5. G)vista lingual delejemplar MPCA 7. G1) vista labial delejemplarMPCA 7. G2)vista lateral delejemplar MPCA 7.

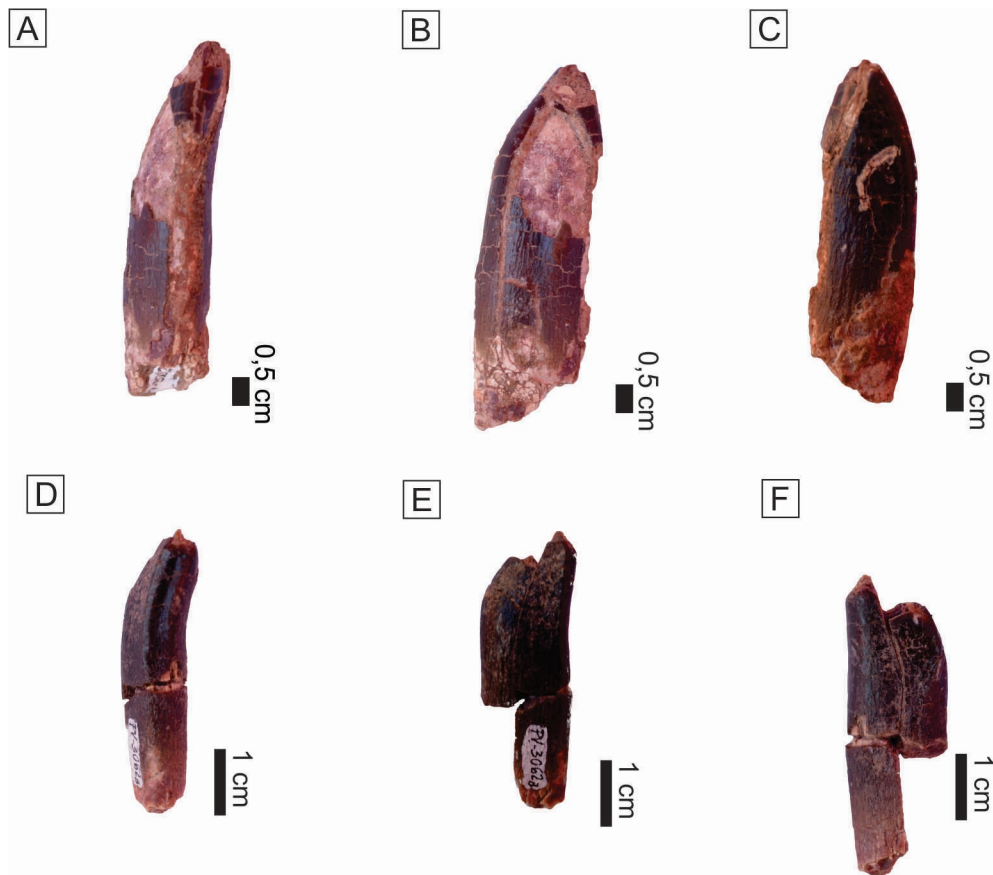


Figura108. Dientes de Titanosauriformes basales indeterminados. A) vista lateral delejemplarMPEF 3212 B) vista labial delejemplar MPEF 3212. C) vista lingual delejemplar MPEF 3212. D) vista lateral delejemplarMPEF 3062. E) vista labial delejamplarMPEF 3062. F) vista lingual delejemplarMPEF 3062.

Tabla 3. Medidas obtenidas de la circunferencia a mitad de la corona, longitud y diámetro mesiodistal y labiolingual de dientes de Titanosauria y Titanosauriformes basales indeterminados. Todas las medidas en cm.

Especímen	Identificación	Longitud	Circunferencia	Diámetro mesiodistal	Diámetro labiolingual
Titanosauria indet.	MPCA 1	1,1	1,3	0,3	0,4
Titanosauria indet.	MPCA 2	1,4	1,5	0,5	0,2
Titanosauria indet.	MPCA 3	1,7	1,6	0,3	0,4
Titanosauria indet.	MPCA 4	1,7	0,9	0,3	0,3

Titansauria indet.	MPCA 5	2,1	1,8	0,4	0,3
Titansauria indet.	MPCA 6	2,2	1,7	0,5	0,4
Titansauria indet.	MPCA 7	2,7	0,7	0,6	0,5
Titansauriformes indet.	MPEF 3212	6,1	4,8	1,7	1,3
Titansauriformes indet.	MPEF 3062	4,4	3,6	2	0,9

4.3.2. Microestructura dental

A continuación se describen las secciones delgadas del material correspondiente a *Titansauria* (bajo la sigla MPCA-Ph debido a que no se cuenta con los números originales de identificación) y *Titansauriformes* basales indeterminados.

Dentina

En todos los dientes, la capa de dentina se observa monorrefringente bajo luz polarizada. Dentro del mismo diente, el espesor de la capa de dentina no es homogéneo, detectándose un espesor mínimo de 0,46 mm (en MPCA-Ph 37) y un máximo de 5,5 mm (en MPCA-Ph 2) (ver Anexo 1). Bajo luz normal, se advierte en la dentina finos filamentos paralelos entre sí, con ocasionales ramificaciones. Los mismos corresponden a túbulos de dentina (Fig. 109A). La densidad de los túbulos de dentina no es homogénea, siendo en general alta en las cercanías de la cavidad pulpar y baja en la zona de unión dentina-esmalte. Además, la dentina exhibe una apariencia estriada a lo largo de todo su espesor. Esta estriación está dada por líneas claras y oscuras alternantes, las mismas se disponen perpendiculares a los túbulos de dentina y se presentan a intervalos regulares y en número variable. Debido a la apariencia y disposición, dichas líneas se interpretan como líneas incrementales de la dentina, más precisamente como líneas de von Ebner (Fig. 109B). Las líneas de Von Ebner más visibles en las cercanías de la cavidad pulpar y hacia la región en contacto con el esmalte son más difusas. En algunos dientes la visualización de dichas líneas incrementales no es posible debido al alto grado de alteración tafonómica. El número máximo de líneas de von Ebner es de 72 (MPCA-Ph 4) y el mínimo de 12 MPCA Ph 24 (ver Anexo, tabla 1). El espaciado promedio mínimo entre líneas de Von Ebner es de 24,30 μm (desvío estándar: 10,77 μm), mientras que el espaciado promedio máximo es de 44,43 μm (desvío estándar: 18,98 μm) (ver Anexo tabla 2). En la muestra de cortes

delgados tanto de Titanosauria como de Titanosauriformes basales, es posible observar patrones morfológicos semejantes a estructuras secundarias de la dentina. En la periferia del ejemplar MPCA Ph 7 se detectan líneas más anchas que las líneas de von Ebner, que se disponen a intervalos irregulares en la dentina y que se interpretan como líneas incrementales de Owen (Fig. 409C). Por otra parte, en el diente MPCAPh 22 se distinguen pequeñas manchas oscuras de forma irregular o subcircular en la dentina que posiblemente se corresponden con estructuras similares a espacios de Czermack (Fig.109D).

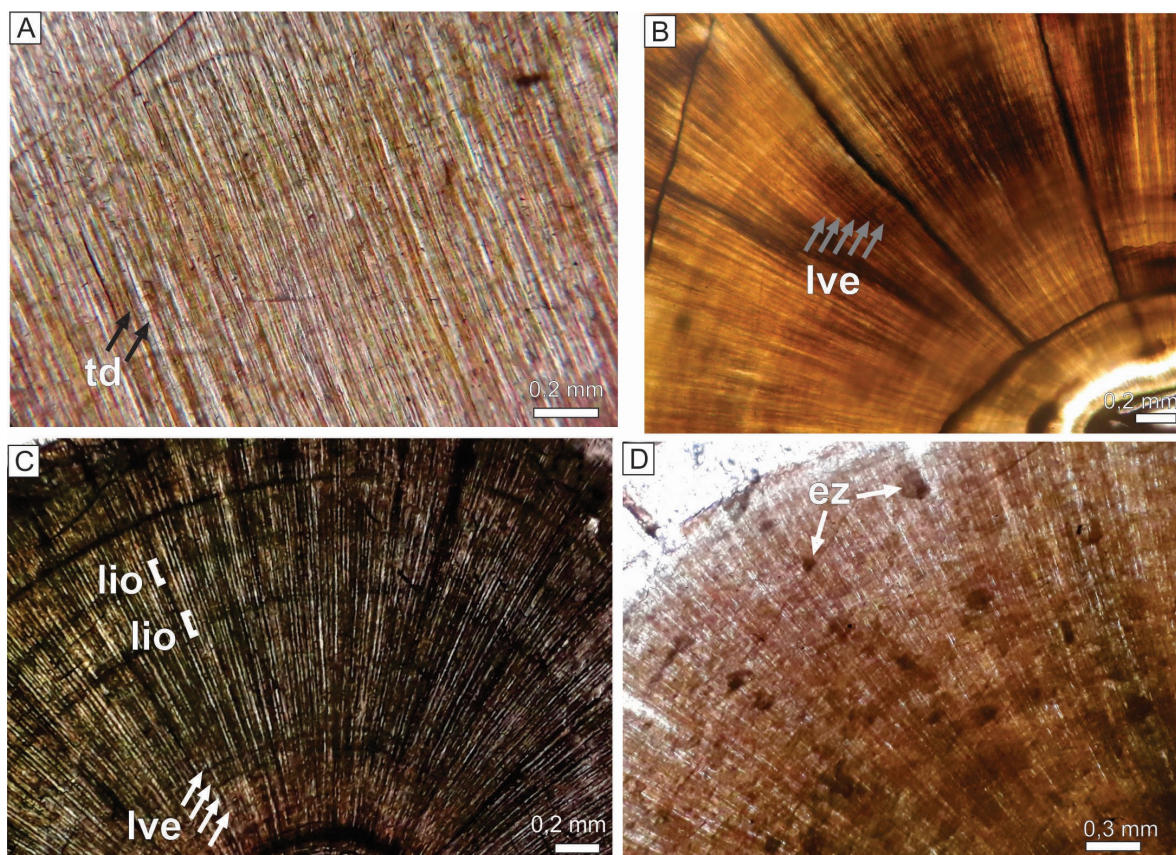


Figura 109. Microestructura de la dentina en dientes de Titanosauria indeterminados. A) túbulos de dentina en el ejemplar MPCA Ph 24. B) líneas de von Ebner en el ejemplar MPCA Ph 5, las cuales se disponen de manera perpendicular a los túbulos de dentina. C) líneas de Owen en la dentina del ejemplar MPCA Ph 22. D) espacios de Czermack en la dentina del ejemplar MPCA Ph 8. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: ez: espacios de Czermack; lio: líneas de Owen; lve: líneas de Von Ebner; td: túbulos de dentina.

Esmalte

El límite entre la dentina y el esmalte está marcado por una línea bien definida que corresponde a la unión amelodentinaria (Fig. 110A). La capa de esmalte se observa birrefringente y su espesor es variable dentro de cada diente. En general, el espesor de la capa de esmalte en la muestra se encuentra en el rango de 0,1-0,95 mm. El borde marginal externo del esmalte se identificó de dos tipos, ondulado y liso. En algunas muestras es posible identificar unidades estructurales secundarias del esmalte (Fig. 110B). En la mayoría de los ejemplares, el esmalte exhibe microfisuras que se extienden desde la superficie externa del esmalte hasta la dentina e incluso la penetran, las cuales se interpretan como estructuras semejantes a laminillas (Fig. 110C). En algunos dientes se identifican estructuras con forma de arbusto que emergen desde el límite dentina-esmalte y que se asemejan a los penachos adamantinos presentes en dientes de mamíferos (Fig. 110D). También en el límite dentina-esmalte se observan túbulos de aproximadamente 15 micras que provienen de la dentina, y que se interpretan como husos adamantinos (Fig. 110E). En ciertos sectores de la capa de esmalte se visualizan líneas concéntricas paralelas al límite amelodentinario que se interpretan como estrías de Retzius (Fig. 110F). Se contabiliza un mínimo de 2 estrías de Retzius y un máximo de 39 (ver Anexo, tabla 1). En algunas de las muestras dichas estrías se ven acentuadas en su grosor y de color muy oscuro.

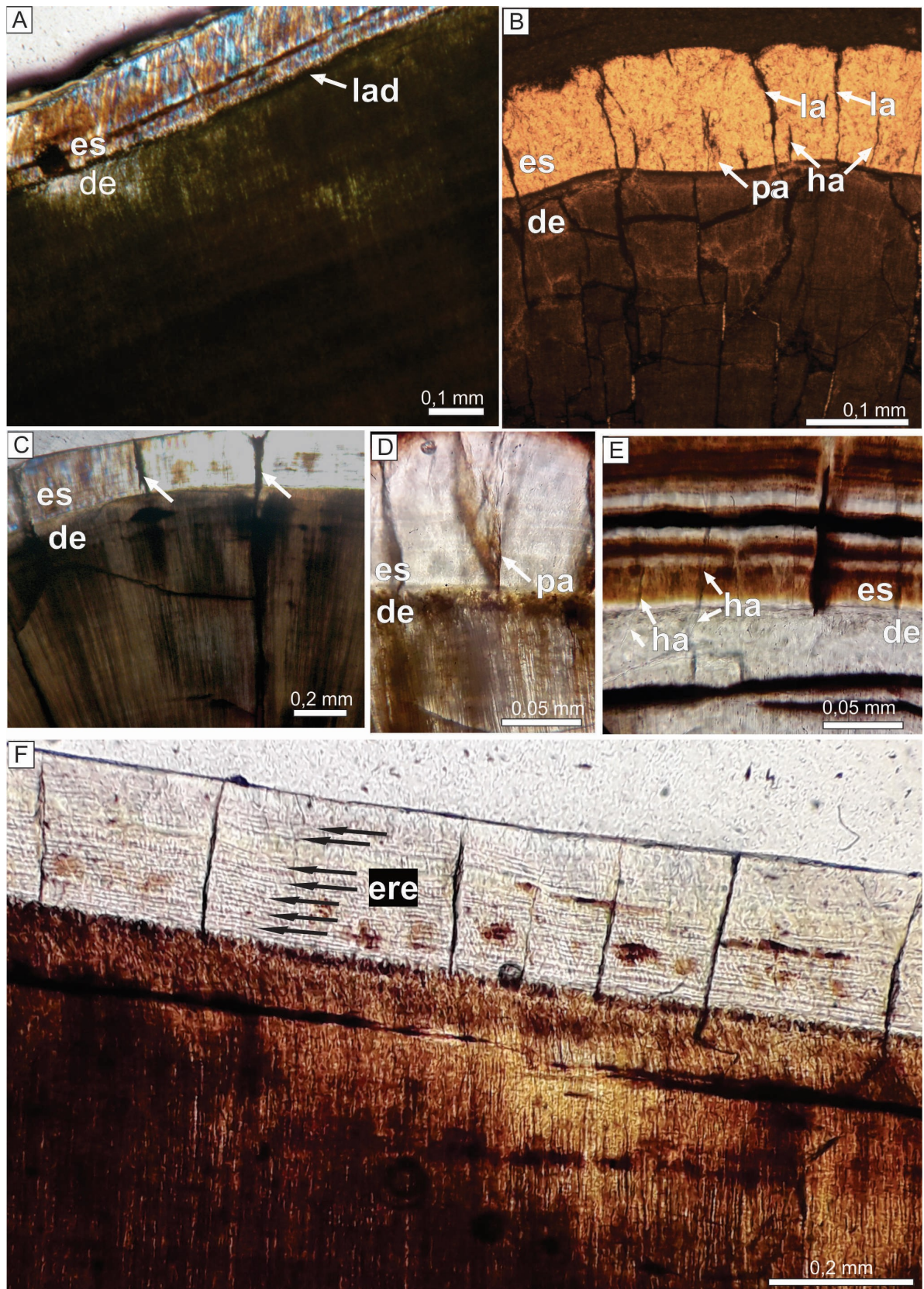


Figura 110. Esmalte en dientes de Titanosauria y Titanosauriformes basales indeterminados. A) capa de dentina y de esmalte en diente de Titanosauria indet MCS Ph 3. B) estructuras secundarias del esmalte en diente de Titanosauria indet MPCA Ph 7. C) microfisuras o laminillas (flechas) en diente de Titanosauria indet

MPCA Ph 3.D) penachos adamantio en diente de Titanosauriforme basal MPEF 3212. E) husos adamantinos en diente de Titanosauriforme basal indet MPEF 3212. F) estrías de Retzius en diente de Titanosauria indet MPCA Ph 15. Imágenes A,C con luz polarizada, el resto con luz normal. Abreviaturas: de: dentina; ere: estrías de Retzius; es: esmalte; ha: huso adamantino; la: laminilla; lad: límite amelodentinario; pa: penachos adamantinos.

La observación del esmalte bajo MEB sólo fue posible en cinco (MCS Ph 3-5; MPEF 3212 y MPEF 3062) de los ocho dientes preparados. La muestra MCS Ph 5 se encuentra pobremente preservada y sólo se observan los túbulos de dentina de la porción media de la capa de esmalte (Fig. 111A). En el diente MPCA Ph 4 se distinguen líneas incrementales, las mismas discurren de manera difusa en la porción más externa del esmalte (Fig. 111B). En el diente MPCA Ph 3 se aprecia el límite entre la capa de dentina y el esmalte como una línea ondulada y bien nítida (Fig. 111C). En este elemento también se identifica el nivel tipo de esmalte (repetición de módulos), el cual consiste en unidades columnares dispuestas de forma paralela (Fig. 111C). No se observan formas poligonales en el esmalte inmediatamente por encima del límite esmalte-dentina, lo que sugiere ausencia de una capa de unidad basal, no obstante, es necesaria una sección oblicua para confirmar su presencia o ausencia. También en el diente MPCA Ph 3, se aprecia el nivel módulo (repetición de un determinado arreglo de cristal) y el nivel cristal (orientación de los cristales individuales respecto al límite esmalte-dentina). A nivel módulo se distinguen unidades paralelas, mientras que a nivel cristal los cristalitas se disponen de forma mayormente perpendicular al límite amelodentinario (Fig.111D).

En los dientes de Titanosauriformes basales indeterminados MPEF 3212 (Fig. 111E) y MPEF 3062 (Fig. 111G) se identifican columnas esbeltas de esmalte en la parte más externa de la capa de esmalte. Dichas columnas, a nivel módulo se diferencian por la forma de los cristales los cuales tienen forma de rombo en el diente MPEF 3212 (Fig. 111F) y forma de varillas delgadas en MPEF 3062 (Fig 111H).

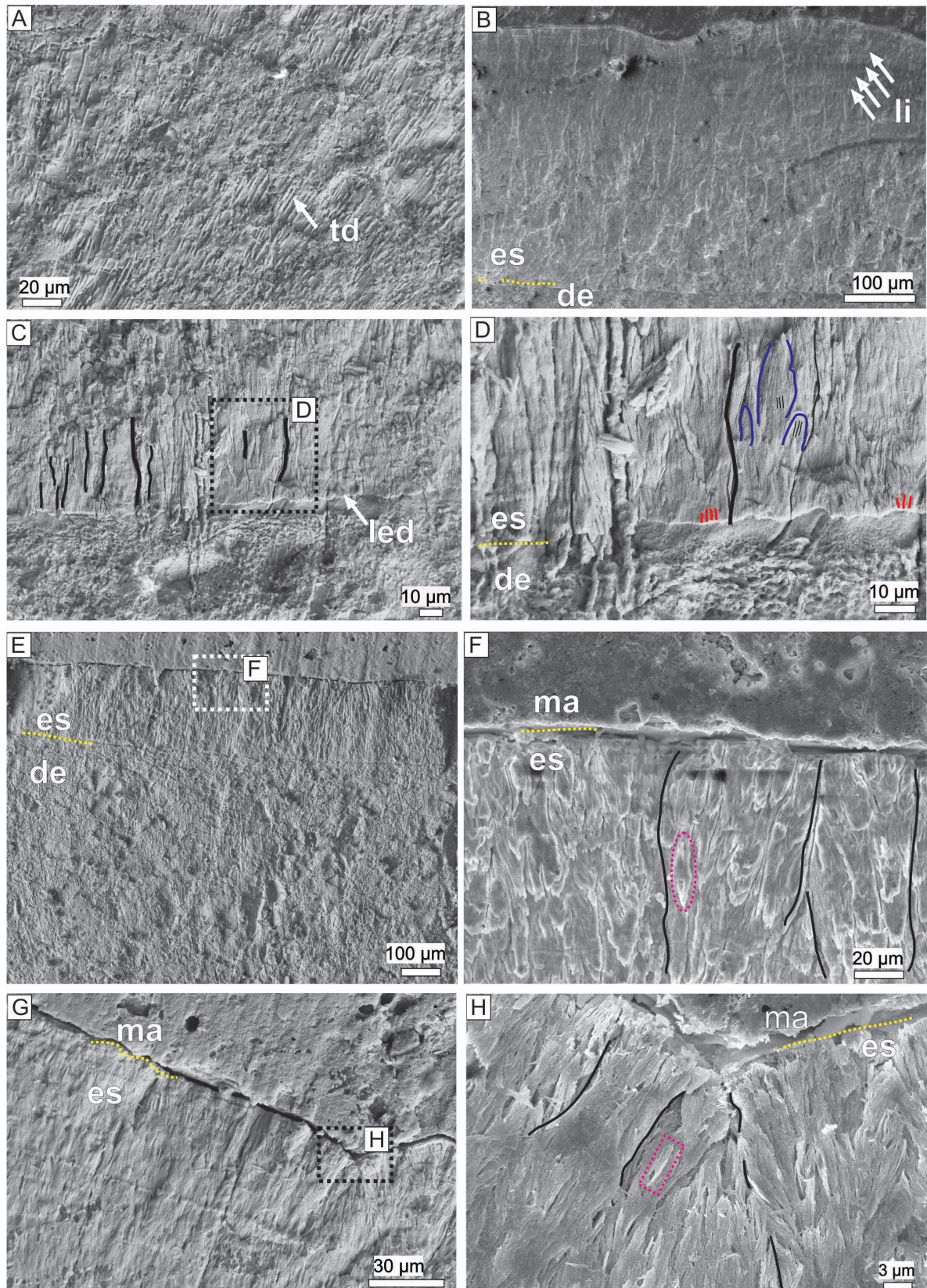


Figura 111. Imágenes de la dentina y el esmalte bajo MEB en dientes de Titanosauria y Titanosauriformes indeterminados. A) dentina en diente de Titanosauria MPCA Ph 5, en donde se aprecian túbulos de dentina. B) líneas incrementales (flechas blancas) del esmalte en diente de Titanosauria MPCA Ph 4. C) tipo de esmalte columnar en diente de Titanosauria MPCA Ph 3. D) diente de Titanosauria MPCA Ph 3, en donde se

distingue el nivel modulo que consiste de unidades paralelas (indicado con línea azul) y el nivel cristal que consta de cristallitos dispuesto perpendicularmente al límite amelodentinario (indicado con líneas rojas). E) diente de Titanosauriformes basal MPEF 3212, en donde se observan unidades columnares del esmalte. F) detalle del diente de Titanosauriformes basal MPEF 3212, en donde se visualiza el nivel módulo. El mismo consiste de cristales con forma de abanico. G) diente de Titanosauriformes basal MPEF 3062, en donde se observan unidades columnares del esmalte. H) detalle del diente de Titanosauriformes basal MPEF 3062, en donde se visualiza el nivel módulo. El mismo consiste de cristales con forma de varillas. Abreviaturas: de: dentina; es: esmalte; led: límite esmalte-dentina; li: líneas incrementales; ma: masilla; td: túbulos de dentina.

Cemento

En tres muestras seccionadas a la altura de la raíz del diente (MPCA Ph 13), se identifica una capa delgada de cemento de entre 50 y 100 μm de espesor. En dicha capa se reconocen dos tipos de cemento, acelular y celular (Fig. 112). La capa de cemento acelular es muy delgada en todas las muestras. En el cemento celular se distinguen lagunas dejadas por los cementocitos las cuales aparecen dispersas, poseen forma ovoide o irregular y carecen de una orientación particular.

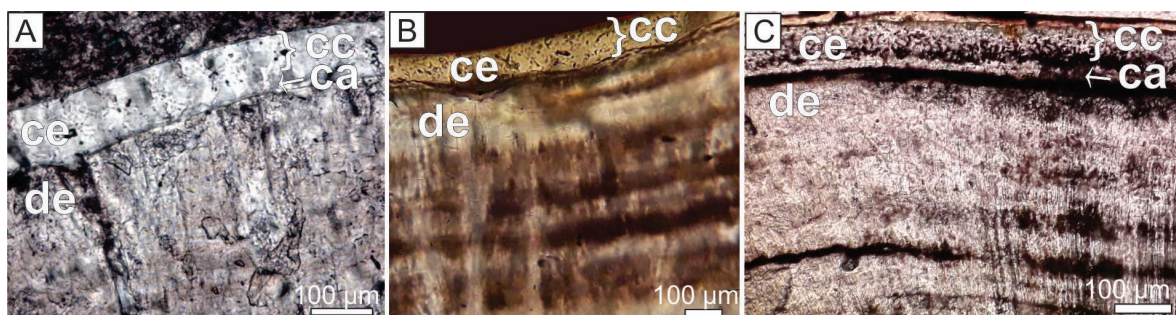


Figura 112. Cemento en dientes de Titanosauria indeterminados MPCA Ph 13. A, B y C) capa de cemento en donde se distingue cemento celular y acelular. Todas las imágenes con luz normal. Abreviaturas: ca: cemento acelular; cc: cemento celular; ce: cemento; de: dentina.

4.3.3. Tiempo de formación dental y tasa de reemplazo

En dentario MPCA Pv-061 se detectan tres alvéolos que contienen dientes funcionales y de reemplazo (Tabla 4). Por lo tanto, se utilizan dichos alvéolos para el cálculo del tiempo de formación dental (T) y tasa promedio de reemplazo dental (Trd) (ver los cálculos realizados a continuación de la tabla 4).

El tiempo de formación dental en el alvéolo 6° u 8° toma valores entre 63 y 116 días para el diente funcional y entre 34 y 62 días para el diente de reemplazo. El alvéolo

8° o 10° presentó una tasa de formación dental entre 23 y 59 días para el diente funcional, y entre 12 y 32 días para el diente de reemplazo. Para el caso del alvéolo 10° o 12° los espesores de la dentina obtenidos tanto en el diente funcional como en el de reemplazo fueron muy similares por lo que no se puede estimar la tasa de formación dental ni la tasa de reemplazo.

Tabla 4. Espesor de la dentina medida sobre dientes funcionales y de reemplazo presentes en MPCA Pv-061.

Espécimen	Alvéolo	Espesor de dentina (mm)		Tasa de reemplazo dental (días)
		Diente funcional (E df)	Diente de reemplazo (E dr)	
MPCA Pv-061	6°u 8°	2,82	1,52	29 - 54
	8°o10°	1,45	0,56	20-36
	10°o12°	1,35	1,31	1-2*

*valores no aplicables para la estimación de tasa de reemplazo dental

Cálculo de tiempo de formación dental (T) y tasa promedio de reemplazo dental (Trd):

El tiempo de formación de la dentina en el diente funcional (T_{df}), se calcula mediante la división entre el valor del espesor de la dentina en el diente funcional (E_{df}) y una constante K. Esta última consiste en un promedio de los valores que toma el espesor de la dentina en la muestra de dientes aislados (ver anexo).

- Alvéolo 6°-8°

Tiempo de formación de la dentina en diente funcional (T_{df}) usando el valor de K máximo y mínimo:

$$T_{df} = E_{df} / K_{ma} (24) = 2,82 \text{ mm} / 24 \text{ } \mu\text{m} = 2820 \text{ } \mu\text{m} / 24 \text{ } \mu\text{m} = 116$$

$$T_{df} = E_{df} / K_{mi}(44) = 2,82 \text{ mm} / 44 \text{ } \mu\text{m} = 2820 \text{ } \mu\text{m} / 44 \text{ } \mu\text{m} = 63$$

Tiempo de formación de la dentina en diente de reemplazo (T_{dr}) usando el valor de K máximo y mínimo:

$$T_{dr} = E_{dr} / K (24) = 1,52 \text{ mm} / 24 \mu\text{m} = 1520 \mu\text{m} / 24 \mu\text{m} = 62$$

$$T_{dr} = E_{dr} / K (44) = 1,52 \text{ mm} / 44 \mu\text{m} = 1520 \mu\text{m} / 44 \mu\text{m} = 34$$

Obtención de la tasa promedio de reemplazo dental:

$$\text{Promedio mínimo (24): } T_{rd} = T_{df} - T_{dr} = 116 - 62 = 54$$

$$\text{Promedio máximo (44): } T_{rd} = T_{df} - T_{dr} = 63 - 34 = 29$$

- Alvéolo 8°-10°

Tiempo de formación de la dentina en diente funcional (T_{df}) usando el valor de K máximo y mínimo:

$$T_{df} = E_{df} / K = 1,45 \text{ mm} / 24 \mu\text{m} = 1450 \mu\text{m} / 24,30 \mu\text{m} = 59$$

$$T_{df} = E_{df} / K = 1,45 \text{ mm} / 44 \mu\text{m} = 1450 \mu\text{m} / 44,43 \mu\text{m} = 32$$

Tiempo de formación de la dentina en diente de reemplazo (T_{dr}) usando el valor de K máximo y mínimo:

$$T_{dr} = E_{dr} / K = 0,56 \text{ mm} / 24 \mu\text{m} = 560 \mu\text{m} / 24,30 \mu\text{m} = 23$$

$$T_{dr} = E_{dr} / K = 0,56 \text{ mm} / 44 \mu\text{m} = 560 \mu\text{m} / 44,43 \mu\text{m} = 12$$

Obtención de la tasa promedio de reemplazo dental:

$$\text{Promedio mínimo (24): } T_{rd} = T_{df} - T_{dr} = 36$$

$$\text{Promedio máximo (44): } T_{rd} = T_{df} - T_{dr} = 20$$

- Alvéolo 10°-12°

Tiempo de formación de la dentina en diente funcional (T_{df}) usando el valor de K máximo y mínimo:

$$T_{df} = E_{df} / K = 1,35 \text{ mm} / 24 \mu\text{m} = 1350 \mu\text{m} / 24,30 \mu\text{m} = 55$$

$$T_{df} = E_{df} / K = 1,35 \text{ mm} / 44 \mu\text{m} = 1350 \mu\text{m} / 44,43 \mu\text{m} = 30$$

Tiempo de formación de la dentina en diente de reemplazo (T_{dr}) usando el valor de K máximo y mínimo:

$$T_{dr} = E_{dr} / K = 1,31 \text{ mm} / 24 \mu\text{m} = 1310 \mu\text{m} / 24,30 \mu\text{m} = 53$$

$$T_{dr} = E_{dr} / K = 1,31 \text{ mm} / 44 \mu\text{m} = 1310 \mu\text{m} / 44,43 \mu\text{m} = 29$$

Obtención de la tasa promedio de reemplazo dental:

$$\text{Promedio mínimo (24): } T_{rd} = T_{df} - T_{dr} = 2$$

$$\text{Promedio máximo (44): } T_{rd} = T_{df} - T_{dr} = 1$$

CAPÍTULO 5: DISCUSIÓN

Los saurópodos pertenecientes al clado de los Titanosauriformes se encuentran entre los grupos de dinosaurios más estudiados a nivel histológico. No obstante, el conocimiento que se tiene sobre la histología de los Titanosauriformes hallados en Argentina es, hasta la fecha, escaso. Con el objetivo de profundizar e incrementar el conocimiento que se tiene sobre distintos aspectos concernientes a la paleobiología de los Titanosauriformes, en esta tesis se analizaron por primera vez múltiples elementos esqueléticos a nivel histológico correspondientes a, al menos, diecisiete especies pertenecientes a este clado. A partir de la información histológica recabada, se obtuvo un registro de la histovaribilidad que exhibe el grupo Titanosauriformes, a partir de lo cual es posible discutir diferentes aspectos tanto dentro de la paleobiología como de la sistemática del grupo. En el Anexo 3 se brinda una tabla comparativa de las principales características histológicas obtenidas en la sección Resultados para el desarrollo e interpretación de los objetivos e hipótesis planteadas. La presente discusión se dividirá en ocho tópicos considerando los objetivos planteados.

5.1. Caracterización histológica y microanatómica del esqueleto poscraneal

La microanatomía típica de los huesos apendiculares descriptos para saurópodos, da cuenta de la existencia de una gruesa corteza de hueso compacto que rodea una región medular de hueso trabecular (p. ej. Curry Rogers y Erickson, 2005; Cerda et al. 2017). La mayoría de los estudios paleohistológicos coinciden en que los huesos estilopodiales de Neosauropoda se componen comúnmente de tejido primario de tipo fibrolamelar laminar (p. ej. Sander et al., 2004; Klein y Sander, 2008). Con el crecimiento del organismo se depositaban marcas de crecimiento y el tejido primario se remodelaba completamente por osteonas secundarias, por lo que otro tejido frecuente de la corteza es el tejido haversiano (Curry y Erickson, 2005). Además, también se ha mencionado la presencia de un segundo tipo de tejido óseo primario, reportado particularmente para titanosauriformes derivados, el cual Klein et al. (2012a) han denominado tejido laminar modificado (TLM). La única diferencia entre el tejido fibrolamelar y el TLM está señalada en la matriz ósea, la cual, en lugar de ser entretejida es de tipo pseudolamelar o lamelar en el TLM (Klein et al., 2012a). Otro carácter histológico que se ha mencionado para un clado diverso de Titanosauriformes,

los Titanosauria, es que el remodelado secundario es particularmente intenso en este grupo (Company, 2011).

Considerando los datos recabados en este trabajo de tesis doctoral, la histología de los huesos apendiculares de los Titanosauriformes puede caracterizarse, en términos generales, de la siguiente manera. El hueso primario es mayormente de tipo fibrolamelar. La organización vascular del tejido cortical es variable, siendo los patrones laminar y plexiforme los más comunes. Es frecuente la presencia de marcas de crecimiento, aunque su número es en general bajo. Una estructura relativamente poco frecuente en las muestras analizadas corresponde a la CCE. De hecho, ésta se observó sólo en tres individuos. En la mayoría de los elementos esqueléticos, el grado de reconstrucción secundaria es alto y se extiende por lo general desde la corteza interna a la externa. Las fibras de Sharpey son estructuras comunes del sector subperiosteal. La mayoría de las muestras no han preservado hueso trabecular y en las muestras en las que está presente suele estar remodelado. Estos resultados sugieren que los rasgos histológicos generales de los Titanosauriformes no exhiben diferencias importantes con respecto al del resto de los Neosauropoda no Titanosauriformes, como por ejemplo *Tehuelchesaurus benitezii*. La histología del ejemplar tipo de *T. benitezii* MPEF Pv 1125, un macronario no-titanosauriforme, fue analizada con fines comparativos. Los resultados revelan que el hueso cortical está compuesto por tejido fibrolamelar plexiforme, el grado de remodelación secundaria es moderado y no exhibe marcas de crecimiento. Todas estas características son similares a las observadas en individuos subadultos en la muestra de Titanosauriformes.

Si bien, en líneas generales, los Titanosauriformes presentan una caracterización histológica común, también se identifican particularidades en la organización vascular de cuatro individuos pertenecientes a diferentes taxones: *Rocasaurus muniozi*, *Bonattitan reigi* y *Narambuenatitan palomoi*. En el fémur de *R. muniozi* MPCA-Pv 46/4, se detecta una alternancia de patrones vasculares en el tejido fibrolamelar cortical. En la corteza externa se observan osteonas longitudinales que gradan a un patrón plexiforme hacia la corteza media, mientras que en la corteza media se observa un patrón vascular plexiforme que grada a laminar hacia la corteza interna. Estos cambios en el patrón vascular se interpretan como modulaciones. Las modulaciones han sido descriptas en otros saurópodos (p. ej., *A. sanjuanensis*) y su presencia sugiere que, si bien la tasa de osteogénesis era continua, la misma estaba afectada por leves decrecimientos en la tasa de depositación del tejido fibrolamelar (Curry, 1999; Sander et al., 2004; Woodward y

Lehman, 2009). Chinsamy Turan (2005) ha atribuido la presencia de modulaciones a periodos de estrés alimenticio.

Por otra parte, se detecta un patrón vascular exclusivo de la corteza de los fémures y el húmero de *B. reigi* (MACN-Pv RN 821/1061 y MACN-Pv RN 821 respectivamente). En estos ejemplares, el tejido primario fibrolamelar contiene una abundante cantidad de canales vasculares orientados de forma radial. Este patrón vascular no se ha observado en otras muestras de Titanosauriformes. El tejido fibrolamelar radial es un tejido que posee una elevada tasa de crecimiento relativa en comparación con el patrón laminar o plexiforme (Erickson y Tumanova, 2000; Curry Roger y Erickson, 2005). El reporte de tejido fibrolamelar radial es muy poco frecuente en saurópodos (p. ej. *B. salgadoi*, *Isanosaurus* sp.y *Spinophorosaurus nigerensis*) estando, en general, vinculado con patologías óseas (González et al., 2017; Jentgen-Ceschino et al., 2020). Sin embargo, en el caso de *B. reigi* se considera poco probable un origen patológico debido a que los dos individuos asignados a la especie poseen, en términos generales, las mismas características histológicas. Por lo tanto, la presencia de un tejido fibrolamelar radial en la ontogenia temprana de *B. reigi* parece ser una característica exclusiva de este taxón.

En el húmero correspondiente a *N. palomoi* MAU 425/12, además de la organización vascular laminar, también se observa abundantes canales radiales. A diferencia de lo que ocurre en la corteza de *B. reigi*, el tejido radial se localiza sólo en la parte más periférica de la corteza externa. Si bien a nivel macroscópico el húmero no muestra cambios morfológicos que puedan relacionarse con patologías, es importante mencionar que la gran mayoría de las enfermedades que afectan a los huesos no suelen dejar marcas visibles (Buikstra y Ubelaker, 1994). En este caso, se interpreta que la presencia de un tejido fibrolamelar radial en un individuo subadulto posiblemente corresponda a la presencia de una patología. Un escenario alternativo es que se haya depositado un tejido fibrolamelar radial a continuación del predominante tejido fibrolamelar laminar en la corteza externa. No obstante, es poco probable dicha situación dado que, en general, la densidad vascular tiende a disminuir y no a aumentar con el crecimiento (Klein y Sander, 2008).

5.2. Variación histológica durante la ontogenia

En varios estudios se ha utilizado la variación de ciertos parámetros histológicos (Tabla 5) para caracterizar diferentes estadios ontogenéticos en muestreos de especies de dinosaurios (p. ej. Curry Rogers, 1999; Horner, 2000; Klein y Sander, 2008; Curry Rogers y Kulik, 2018). En el caso particular de los Neosauropoda, Klein y Sander (2008) propusieron los denominados Estadios Histológicos Ontogenéticos (EHO). Estos autores analizaron la histología (principalmente de huesos apendiculares) de doce taxones de sauropódos diplodocoideos y macronarios basales, e identificaron trece EHO. Dichos estadios se definen en base a la combinación de siete tipos de tejidos óseos (nombrados de la A a la G). Cada tipo de tejido se caracteriza en función de la variación de ciertos parámetros histológicos específicos (p. ej. la organización de los canales vasculares, el grado de vascularización, la presencia y el grado de desarrollo de osteonas primarias, la presencia de marcas de crecimiento y el grado de desarrollo óseo de osteonas secundarias).

Tabla 5. Parámetros histológicos más utilizados para inferir estadios ontogenéticos según su grado de variación en huesos apendiculares (p. ej. Curry Rogers, 1999; Horner, 2000; Klein y Sander, 2008).

Parámetros histológicos	Estadio ontogenético	
	Temprano	Avanzado
Grado de ordenamiento de las fibras de la matriz primaria	Bajo (p.ej. matriz entretejida)	Alto (p. ej. matriz lamelar o pseudolamelar)
Remodelación secundaria	Baja	Alta
Margen subperiosteal	Irregular (canales abiertos)	Liso
Amplitud de los canales vasculares	Alta	Reducida
Organización espacial de los canales	Baja	Alta

vasculares		
Grado de vascularización	Alto	Reducido
Cartílago calcificado de las epífisis	Abundante	Escaso
LCD y/o annuli	Escasas o ausentes	Numerosas
CCE	Ausente	Presente

Utilizando como marco comparativo el trabajo de Klein y Sander (2008), en la presente tesis se reconocen cuatro patrones histológicos diferentes que responden a cuatro etapas del crecimiento en la muestra de Titanosauriformes. De los distintos parámetros histológicos considerados generalmente para establecer estadios ontogenéticos en dinosaurios (Tabla 5), los patrones histológicos se establecen en base a la variación en cuatro de ellos: 1- organización espacial de las fibras de la matriz ósea, 2- organización y grado de desarrollo de las osteonas primarias, 3- presencia de marcas de crecimiento, 4- grado de reconstrucción secundaria. Es importante aclarar que, al tratarse de cambios histológicos que ocurren de forma gradual durante la ontogenia, las cuatro categorías son necesariamente parte de un continuo, por lo que existen leves variaciones histológicas dentro de cada una de ellas.

- Patrón histológico I

Este patrón se registra en los ejemplares correspondientes a *R. muniozi* MPCA-Pv 46/6y *B. reigi* MACN-Pv RN 821/1061. En éstos, la mayor parte de la corteza se compone de tejido primario de tipo fibrolamelar, el cual se encuentra altamente vascularizado por osteonas primarias en un estado de desarrollo temprano. El tejido cortical puede o no contener marcas de crecimiento, y en el caso de estar presentes, las mismas aparecen en bajo número y son del tipo LCD. La organización vascular es principalmente plexiforme. El tejido cortical exhibe el menor grado de remodelado secundario (ER = 1).

Si bien *R. muniozi* MPCA-Pv 46/6y *B. reigi* MACN-Pv RN 821/1061 poseen similitudes que permiten su agrupación en el patrón histológico I, su histología no es completamente equivalente. En el húmero de *B. reigi* MACN-Pv RN 821 se observa una

marca de crecimiento de tipo LCD, indicando que hubo un detenimiento temporal pero completo de la osteogénesis, el cual fue seguido de un crecimiento más bien continuo. La ausencia de marcas de crecimiento en el fémur de *R. muniozi* MPCA-Pv 46/6 sugiere que el crecimiento era continuo al menos durante las etapas tempranas de desarrollo en dicho taxón.

Las características presentes en el patrón histológico I, son mayormente comparables con el tejido óseo de tipo C definido por Klein y Sander (2008), el cual predomina en el EHO 6. Este tejido se ha reportado en individuos juveniles de Sauropoda (p. ej. *A. atacis*, Klein et al., 2012a; González et al., 2019) e indica una elevada tasa relativa de osteogénesis (p. ej. Sander, 2000; Klein y Sander, 2008).

- Patrón histológico II

Este patrón es reportado en los ejemplares correspondientes a *A. delgadoi* MUC Pv 132; *N. palomoi* MAU Pv 425/12; *B. salgadoi* MPCA 460; *S. loricatus* PVL 4017-71 y *R. caudamirus* MAU-Pv-RS 49. En éstos, la corteza se encuentra altamente vascularizada por osteonas primarias cuyos espacios vasculares pueden ser estrechos o amplios. La organización vascular es principalmente laminar. La corteza externa está compuesta, predominantemente, por tejido primario cuya matriz ósea puede ser entretejida o pseudolamelar. La corteza media contiene escasas osteonas secundarias dispersas y la corteza interna posee una cantidad moderada de osteonas secundarias, las cuales pueden estar solapadas. En la mayoría de los taxones, las marcas de crecimiento están ausentes, con excepción del fémur MAU-Pv-RS 49 de *R. caudamirus*. El grado de reconstrucción secundaria del tejido cortical es moderado ($2 < ER < 3$).

Los ejemplares asignados al patrón histológico II exhiben diferencias relacionadas principalmente a la vascularización. En el tejido cortical de *A. delgadoi* MUC Pv 132 y de *R. muniozi* MRS-Pv 49 se observa una disminución del lumen de los espacios vasculares desde la corteza media hacia la externa, lo que resulta en una disminución de la densidad vascular. El fémur MRS-Pv 49 de *R. caudamirus*, por su parte, posee osteonas primarias circunferenciales en un estado de maduración tardío, evidenciado por el estrecho espacio que exhiben los canales vasculares; además, en este taxón se evidenciaron cuatro LCD. Las características antes mencionadas, indican una disminución de la tasa relativa de osteogénesis relacionada con el estadio ontogenético avanzado de los individuos (p. ej. Amprino, 1947; Chinsamy, 1993; Curry, 1999). En los húmeros de *N. palomoi* MAU Pv 425/12, *B. salgadoi* 460/3 y *S. loricatus* PVL

4017-71, el tamaño del lumen de los espacios vasculares es amplio y se mantiene bastante homogéneo en la corteza media y externa, sugiriendo que aún presentan signos de crecimiento más activo respecto a los ejemplares de *A. delgadoi* y *R. caudamirus*.

Las características presentes en el patrón histológico II son similares a las reportadas para el EHO correspondiente a un individuo adulto temprano (o subadulto) propuesto por Klein y Sanders (2008). De acuerdo con los mencionados autores, el estadio adulto temprano se caracteriza por la presencia del tejido óseo de tipo E, el cual es el más abundante en el EHO 9. El tejido óseo de tipo E se interpreta como un tejido presente en individuos sexualmente maduros cuya tasa relativa de crecimiento ha disminuido pero que aún mantiene un crecimiento continuo y lento (Klein et al., 2009).

- Patrón histológico III

Este patrón es reportado en los ejemplares correspondientes a *E. lilloi* PVL 4628; *P. macayai* MAU-Pv 446/1; *P. powelli* MPCA Pv 1500; *N. australis* MCS Pv 5/25/26 y MLP CS 1019; *S. loricatus* PVL 4017-63/69/75; *R. caudamirus* MRS PV 47/92 y *Muyelensaurus pecheni* MRS PV 352/429. En todos éstos, la corteza externa está compuesta mayormente por tejido primario y contiene osteonas secundarias dispersas. La matriz ósea puede ser entretejida o pseudolamelar. Las osteonas primarias por lo general exhiben espacios vasculares estrechos. Las marcas de crecimiento de tipo LCD o annuli están presentes y se localizan habitualmente en la corteza externa. La corteza media e interna exhiben principalmente tejido secundario. El grado de reconstrucción secundaria de la corteza es alto ($4 < ER < 7$), y se extiende desde la corteza externa hasta la interna.

El patrón histológico III presenta algunas características que son similares y otras diferentes al tejido de tipo F propuesto por Klein y Sander (2008). De acuerdo con dichos autores, el tejido de tipo F está presente en individuos adultos (EHO = 11) que han disminuido notablemente su crecimiento. Esto último se evidencia por la presencia tanto de marcas de crecimiento de tipo LCD y como de una CCE, por registrar una reducción importante de la densidad vascular y por mostrar un incremento significativo del remodelado secundario respecto al tejido de tipo E. En la muestra de Titanosauriformes, la presencia de marcas de crecimiento y la disminución del lumen de los espacios vasculares son comparables a las características mencionadas para el tejido F. No obstante, también se distinguen importantes diferencias entre el patrón histológico III y el tejido de tipo F. En primer lugar, ninguno de los ejemplares correspondientes a

Titanosauriformes caracterizados con el patrón histológico III en esta tesis presenta una CCE, lo que sugiere que el crecimiento somático de los individuos no había finalizado al momento de la muerte. Además, al comparar el tejido cortical de tipo F reportado por Klein y Sander (2008) (Figura 3E, página 254) con el patrón histológico tipo III, es posible notar que el remodelado secundario es mayor en los ejemplares de Titanosauriformes que exhiben el patrón histológico de tipo III.

- Patrón histológico IV

Este patrón es reportado en los ejemplares correspondientes a *Chubutisaurus insignis* MPEF-Pv 1129; "*Neuquensaurus robustus*" MCS-Pv8/9/6; *Aeolosaurus* sp. MPCA Pv 27176; *Petrobrasaurus puestohernandezi* MAU-Pv 449/9 y *Epachthosaurus sciuttoi* UNPSJB Pv 920. En todos éstos, el tejido primario está casi totalmente remodelado. La principal diferencia con el patrón histológico III es que el tejido primario, si está presente, se restringe a una capa delgada que se localiza en el sector subperiosteal. La matriz ósea puede ser entretejida o pseudolamelar, y en la misma se disponen osteonas primarias que poseen espacios vasculares estrechos. Las marcas de crecimiento que se aprecian están en general vinculadas a la presencia de una CCE. El grado de reconstrucción secundaria es el más elevado (ER = 7 u 8).

En la muestra de Titanosauriformes analizada, sólo *P. puestohernandezi* MAU-Pv 449/9 presenta el tejido cortical totalmente remodelado, con lo cual se puede asignar a dicho individuo a un estadio ontogenético de adulto tardío (senil). Tres ejemplares exhibieron una CCE, *C. insignis* MPEF Pv 1129, "*N. robustus*" MCS PV 6/8/9 y *E. sciuttoi* UNPSJB Pv 920, sugiriendo que dichos ejemplares habrían alcanzado la madurez somática. Por su parte, *Aeolosaurus* sp. MPCA Pv 27176 presenta una corteza casi totalmente remodelada, dado que aún exhibe tejido primario entretejido en el sector subperiosteal. En este caso, posiblemente el ejemplar pereció poco antes de alcanzar la madurez somática. Alternativamente, dado que la CCE corresponde a una capa muy delgada de tejido subperiosteal, es muy posible que la misma se haya formado efectivamente en el individuo, siendo destruida postmortem.

Las características mencionadas para el patrón histológico IV, no se ajustan estrictamente a ninguno de los EHO propuestos por Klein y Sander (2008). En este sentido, el patrón histológico IV se asemeja al tejido de tipo F (EHO = 12), pero con mayor grado de remodelación secundaria, o al tejido de tipo G (EHO = 13) propuestos

por Klein y Sander (2008). Como se mencionó en el patrón histológico III, el tejido de tipo F se caracteriza por indicar un plateau en el crecimiento del individuo, por su parte el tejido de tipo G se caracteriza por exhibir una corteza completamente remodelada por lo que se infiere que es típica de individuos seniles.

Considerando los resultados obtenidos, se puede decir que los primeros dos patrones histológicos detectados en la muestra de Titanosauriformes se ajustan a los EHO propuestos por Klein y Sander (2008); no obstante, no se encontró tal correspondencia en los patrones histológicos III y IV. Esto se debe al mayor grado de remodelación secundaria que exhiben los ejemplares asignados a los patrones histológicos III y IV en la muestra de Titanosauriformes. Utilizando la propuesta de Klein y Sander (2008), los patrones histológicos III y IV representarían individuos adultos tardíos o seniles que estaban próximos o habrían alcanzado su máximo crecimiento, cuando en realidad en la muestra de Titanosauriformes la mayoría de los ejemplares, si bien serían adultos, gran parte de ellos aún se encontraban en pleno crecimiento dada la ausencia de una CCE. Por lo tanto, estos resultados refuerzan la hipótesis de que los EHO propuestos por Klein y Sander no serían buenos indicadores de estadios histológicos ontogenéticos para Titanosauriformes, al menos en etapas tardías del desarrollo ontogenético (p. ej. Klein et al., 2009, 2012; Company, 2011; Curry Rogers y Kulik, 2018). Finalmente, el patrón histológico III detectado en la presente tesis, el cual representa una etapa donde se produce un aumento significativo de la tasa relativa de remodelación secundaria pero sin deposición de CCE, es diferente a lo previamente documentado por Klein y Sander (2008) para diplodocoideos y macronarios basales, lo cual estaría sugiriendo un posible carácter exclusivo para Titanosauriformes.

5.3. Rasgos histológicos de la historia de vida y comparación con parámetros morfológicos de madurez

El grado de fusión entre los distintos componentes del esqueleto (p. ej., huesos craneales, centros y arcos vertebrales) ha sido uno de los criterios morfológicos más utilizados para estimar el estadio ontogenético en tetrápodos fósiles (Brochu, 1996). A partir de la observación del cierre de las suturas óseas se ha podido distinguir, como mucho, tres estadios ontogenéticos (inmaduro, parcialmente maduro y maduro). En el

caso particular de los dinosaurios no avianos, la ausencia de fusión entre suturas neurocentrales ha sido considerada como un rasgo propio de estadios ontogenéticos tempranos (p. ej. Tidwell y Carpenter, 2003; Schwarz et al., 2007). Sin embargo, estudios realizados en distintas especies de arcosaurios indican que el patrón de cierre de las suturas neurocentrales es diferente en las distintas regiones del eje axial (p. ej., Brochu, 1996; Irmis, 2007). En Neosauropoda, los pocos estudios que analizaron el patrón de cierre de las suturas neurocentrales indican que dicho evento es variable. Se ha mencionado un patrón de cierre ordenado que comienza en la región posterior y continúa hacia la anterior (p.ej. *Apatosaurus*), y un patrón de cierre desordenado (p.ej. *Camarasaurus*) donde el cierre comienza en las vértebras caudales (de posterior a anterior), continúa en las vértebras cervicales (en dirección anteroposterior) y finalmente se cierran las vértebras dorsales (Gallina, 2011). De esta forma, el grado de fusión de las suturas neurocentrales (de completamente abiertas a fuertemente fusionadas) se incrementa a lo largo de la ontogenia, pero no ocurre de forma simultánea en toda la columna vertebral. Por otra parte, Carballido y Sander (2014) realizaron un estudio anatómico en el macronario basal *Europasaurus holgeri* donde, entre otras cosas, mencionan que el cierre de las suturas neurocentrales ocurriría entre los EHO 8 y 9 en dicho taxón.

En la presente tesis se pretende establecer la correspondencia temporal entre la maduración sexual y somática (inferidas a partir de la histología) y el cierre de las suturas neurocentrales de las vértebras durante la ontogenia de Titanosauriformes. Cabe recordar que el momento en que un individuo ha alcanzado la madurez sexual puede inferirse histológicamente mediante la identificación de una disminución en la tasa de osteogénesis. En saurópodos, dicha disminución del crecimiento óseo se identifica por el decrecimiento en el espaciado de líneas de crecimiento sucesivas, o por la detección de un claro cambio en la organización fibrilar y vascular del tejido (i.e. tejido pobremente organizado a altamente organizado) (p.ej. Cerda et al., 2017). Por su parte, Klein y Sander (2008), teniendo en cuenta los parámetros antes mencionados, infieren que los saurópodos habrían alcanzado la madurez sexual entre los estadios EHO 8 u 9. Por otro lado, la madurez somática es el momento en que un individuo detiene su crecimiento y alcanza el tamaño adulto (Hone et al., 2016). Histológicamente, la madurez somática se infiere por la presencia de una CCE (Chinsamy Turan, 2005). Esta última consiste en un tejido óseo mayormente carente de canales vasculares, con fibras

colágenas altamente ordenadas y, por lo general, con una gran cantidad de marcas de crecimiento fuertemente agrupadas.

El abordaje del objetivo planteado se realiza considerando los estadios ontogenéticos propuestos anteriormente y escogiendo aquellos ejemplares que preservan material vertebral asociado. En este sentido, los ejemplares seleccionados corresponden a los siguientes taxones: *R. muniozi* MPCA Pv 46; *P. macayai* MAU-Pv-446/1; *N. australis* MCS Pv 5; *P. powelli* MPCA Pv- 1500; *A. delgadoi* MUC PV 132; *E. lilloi* PVL 462; *N. palomoi* MAU Pv 425/12; *B. salgadoi* MPCA 460; *C. insignis* MPEF-Pv 1129 y *E. sciuttoii* UNPSJB Pv 920.

Para el ejemplar correspondiente a *R. muniozi* MPCA Pv 46, las características del tejido cortical indican que se trataba de un individuo que no habría alcanzado la madurez somática al momento de su muerte, siendo además sexualmente inmaduro (patrón histológico I). Las vértebras dorsales y cervicales no exhiben suturas neurocentrales fusionadas (observación personal), lo cual es congruente con el análisis histológico. Por su parte, las suturas neurocentrales de vértebras caudales, las cuales corresponden a la región media y posterior de la cola, se encuentran completamente fusionadas. Esto sugiere que la maduración sexual en *R. muniozi* ocurría con posterioridad al completo cierre de las suturas neurocentrales de las vértebras caudales medias y posteriores. Debe aclararse, no obstante, que el ejemplar correspondiente a *R. muniozi* no ha preservado las vértebras caudales más anteriores, las cuales comúnmente son las últimas en fusionarse de la secuencia caudal (p.ej., Gallina 2011).

Los ejemplares que exhiben indicadores histológicos de haber alcanzado la madurez sexual (patrón histológico II) pero no la madurez somática incluyen a: *P. macayai* MAU-Pv-446/1; *N. australis* MCS Pv 5; *P. powelli* MPCA Pv- 1500; *A. delgadoi* MUC PV 132; *E. lilloi* PVL 462; *N. palomoi* MAU Pv 425/12 y *B. salgadoi* MPCA 460. Respecto al indicador anatómico de madurez, es decir el cierre de las suturas neurocentrales, este parámetro es variable entre los ejemplares antes mencionados. En el ejemplar correspondiente a *N. palomoi* MAU Pv 425/12, las vértebras cervicales poseen suturas fusionadas y las vértebras caudales anteriores y medias exhiben suturas parcialmente fusionadas (Filippi et al., 2011). Por lo tanto, en *N. palomoi* se interpreta que la madurez sexual ocurrió previamente al completo cierre de las suturas neurocentrales de las vértebras caudales. Para el ejemplar correspondiente a *B. salgadoi* MPCA 460, Gallina (2011) menciona que el grado de fusión varía entre nulo (i.e. suturas abiertas), parcial o completo (i.e. arcos y centros completamente

fusionados) dentro de cada región del esqueleto preservada (i.e. cervical, dorsal y caudal). De esta forma, si bien existe una dirección (de posterior a anterior) de cierre de las suturas en la columna vertebral, ésta ocurre de forma independiente en cada una de las regiones de la misma. De esta manera, la maduración sexual en *B. salgadoi* era un evento que ocurría previo a la fusión de las suturas neurocentrales de todas las vértebras presacras e incluso de las caudales. Por su parte, los ejemplares correspondientes a *P. macayai*; *N. australis*; *P. powelli*; *A. delgadoi* y *E. lilloi* tienen en común el completo cierre de las suturas neurocentrales tanto de las vértebras presacras como de las caudales. De esta manera, se infiere que en los taxones *P. macayai*; *N. australis*; *P. powelli*; *A. delgadoi* y *E. lilloi* la maduración sexual y el completo cierre de las suturas neurocentrales de las vértebras caudales ocurrió previo a que los individuos alcanzaran la madurez somática. Los ejemplares *C. insignis* MPEF-Pv 1129 y *E. sciuttoi* UNPSJB Pv 920 corresponden a individuos que se encontraban en etapas tardías del crecimiento (patrón histológico IV). Las características histológicas indican que estos individuos habrían alcanzado la maduración somática (presencia de CCE). Tal como se espera en función de los resultados obtenidos para los demás taxones, en este caso las suturas neurocentrales se encuentran completamente fusionadas (Martínez et al., 2004; Carballido et al., 2011).

En resumen, la evaluación de la correspondencia temporal entre las características histológicas de maduración sexual y la fusión de suturas en las distintas vértebras permiten destacar algunos resultados relevantes. Los resultados sugieren que el cierre de las suturas es un evento que empieza en los individuos asignados al patrón histológico I y parece culminar en el patrón histológico III. Por un lado, al igual de lo que sucede en arcosaurios actuales (Ikejiri, 2012), la maduración sexual en los Titanosauriformes analizados ocurre previamente a la completa fusión de las suturas neurocentrales de toda la columna vertebral (i.e. maduración esquelética). Por otra parte, existe variación respecto al momento en el cual ocurre la maduración sexual y se produce la fusión de las suturas neurocentrales en las distintas regiones de la columna, esto se evidencia, por ejemplo, en *R. muniozien* el que se encontró que las vértebras caudales medias se fusionan completamente antes de la maduración sexual, dicho evento (en la misma región de la columna vertebral) ocurre posteriormente a la maduración sexual en *N. palomoi*. Finalmente, la completa fusión de las suturas neurocentrales de toda la columna ocurre previamente a la maduración somática.

5.4. Análisis de marcas de crecimiento en elementos axiales y apendiculares

Tradicionalmente, los estudios histológicos en saurópodos se han centrado en analizar la diáfisis de los huesos largos (particularmente fémur y húmero), relegando otros tipos de elementos, tales como los huesos del esqueleto axial. En este sentido, la microestructura de las costillas dorsales han sido poco explorada debido a que los primeros estudios indicaban que estaban fuertemente afectadas por la reconstrucción secundaria (Enlow y Brown, 1958), lo cual impedía obtener información paleobiológica que sólo se preserva en los tejidos primarios (p. ej., número de marcas de crecimiento). Más recientemente, sin embargo, Waskow y Sander (2014) analizaron las costillas dorsales de un ejemplar correspondiente al saurópodo *Camarasaurus* sp. y destacaron su valor como herramienta para inferir edades relativas sobre la base del conteo de marcas de crecimiento. De hecho, y contrario a estudios previos, los autores mencionan que las costillas preservan mejor las marcas de crecimiento que los huesos apendiculares, debido tanto a la menor tasa relativa de remodelado que exhiben las mismas como a la naturaleza de la formación de las marcas de crecimiento en huesos apendiculares, la cual, tal como se ha mencionado anteriormente, ocurre en etapas tardías de la ontogenia (Sander, 2000).

En la presente tesis, además de las costillas dorsales, se analizaron costillas cervicales, y arcos hemales pertenecientes a individuos de cuatro taxones (*C. insignis* MPEF-Pv 1129, *P. puestohernandezi* MAU-Pv 449, *B. salgadoi* MPCA 460 y *N. australis* MCS-Pv 5), con el objetivo de evaluar si las mismas preservan mejor las marcas de crecimiento que los huesos apendiculares. Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla 6.

Tabla 6. Registro de marcas de crecimiento en elementos axiales y apendiculares en los taxones *C. insignis*, *P. puestohernandezi*, *B. salgadoi* y *N. australis*. MdC: marcas de crecimiento.

Ejemplar	Elemento	Identificación	MdC
<i>C. insignis</i> MPEF Pv 1129	Costilla cervical distal	MPEF-Pv 1129	—
	Fémur	MPEF-Pv1129/K1K2	—
<i>P. puestohernandezi</i> MAU-Pv 449	Costilla dorsal proximal	MAU-Pv 449/226	—
	Costilla dorsal media	MAU-Pv 449/227	1 LCD
	Tibia	MAU-Pv 449/9	—

<i>B. salgadoi</i> MPCA 460	Arco hemal proximal	MPCA 460-8	—
	Costilla cervical distal	MPCA 460-9	—
	Costilla dorsal proximal	MPCA 460-13	—
	Costilla dorsal media	MPCA 460-12	—
	Húmero	MPCA 460-3	—
	Ulna	MPCA 460-5	—
	Metacarpalino	MPCA 460-6	1 annuli
<i>N. australis</i> MCS-Pv 5	Arco hemal proximal	MCS-Pv 5/32-53	—
	Arco hemal medio	MCS-Pv 5/32-54	—
	Arco hemal distal	MCS-Pv 5/32-55	—
	Costilla dorsal proximal	MCS-Pv 5/49	3 LCD
	Costilla dorsal media	MCS-Pv 5/50	—
	Costilla dorsal distal	MCS-Pv 5/52.	—
	Fémur	MCS-Pv 5/27-28	5 LCD
	Tibia	MCS-Pv 5/25	3 LCD
	Fíbula	MCS-Pv 5/26	2 LC
	Húmero	MLP-CS 1019	2 LCD

En *C. insignis* no se registran marcas de crecimiento en ninguno de los elementos analizados. La ausencia de marcas de crecimiento en el fémur se explica por el alto grado de remodelación secundaria que exhibe el tejido cortical, lo cual es esperable en un individuo adulto que ha alcanzado la madurez somática, tal como lo evidencia la presencia de una CCE en la corteza externa. En cuanto a la costilla cervical, posiblemente ésta no preserva marcas de crecimiento dado que el elemento corresponde a la porción distal, siendo esta la parte más joven del elemento y el sector con mayor tasa relativa de remodelado (Waskow y Sander, 2014).

En *P. puestohernandezii* se detecta una marca de crecimiento en el tejido cortical del sector medio de una costilla dorsal. Es interesante notar que no se registra marcas de crecimiento en la costilla dorsal proximal, siendo dicho sector el mencionado por Waskow y Sander (2014) como el más adecuado para registrar marcas de crecimiento. Es importante mencionar que el estado de preservación del tejido no es óptimo y que el mismo presenta gran parte de la corteza remodelada. Además, el sector proximal de la costilla dorsal exhibe tres grandes cavidades neumáticas que pudieron afectar en la preservación de las marcas de crecimiento. Esto se debe a que en las proximidades de

dichas cavidades el crecimiento del hueso y desarrollo de las cavidades neumáticas producen reabsorción del tejido óseo y por consiguiente una eventual reabsorción de las marcas de crecimiento en el caso de que se hayan depositado. Por lo tanto, en el caso de que se hubieran depositado marcas de crecimiento en la costilla dorsal proximal, éstas pudieron haberse reabsorbido. Por su parte, la tibia no exhibe marcas de crecimiento y esto posiblemente se debe a que el tejido cortical de este elemento se compone totalmente de un tejido haversiano denso, con lo cual no es posible inferir si se depositaron o no marcas de crecimiento en la corteza.

En *B. salgadoi* se identifica una marca de crecimiento en el metacarpiano. Por su parte, el arco hemal, la costilla cervical, las costillas dorsales, el húmero y la ulna no registran marcas de crecimiento. En el caso de la costilla cervical cabe señalar que la sección delgada corresponde a un corte parcial, por lo que no se cuenta con un registro tisular completo del elemento. No obstante, la costilla cervical, el arco hemal y la costilla dorsal distal, presentan un intenso remodelado secundario que se extiende desde la porción más profunda de la corteza hasta el sector subperiosteal, por lo que no es posible inferir si el tejido contenía o no marcas de crecimiento. En las costillas dorsales obtenidas del sector proximal y medio, pese a que la corteza de ambas exhibe regiones con buen desarrollo de tejido primario, no se distinguen marcas de crecimiento. Lo mismo ocurre con el húmero y la ulna.

En *N. australis* MCS Pv 5 se registran marcas de crecimiento en todos los elementos apendiculares y en un elemento axial (costilla dorsal proximal). El resto de los elementos axiales exhibe una corteza altamente remodelada (el remodelado se extiende desde la corteza interna hasta la mitad de la corteza externa) por lo que se desconoce si alguna vez se depositaron o no marcas de crecimiento.

La mejor preservación de marcas de crecimiento en las porciones proximales de las costillas dorsales, tal como lo propusieron en su momento Waskow y Sander (2014), no encuentra sustento en los datos aquí obtenidos. La destrucción total o parcial de las marcas de crecimiento formadas en la porción proximal de las costillas ocurre debido a procesos de reabsorción relacionados, tanto con la remodelación secundaria típica de cualquier elemento óseo como con el desarrollo de cavidades neumáticas. Con respecto a lo primero, se ha mencionado que las costillas presentan un bajo grado de reconstrucción secundaria debido a que las mismas estarían menos afectadas por el estrés mecánico por ser elementos que no soportan el peso del animal, mientras que lo contrario sucede con los huesos largos (Waskow y Sander, 2014). Si bien en esta tesis el

número de muestras estudiadas correspondientes al esqueleto axial es exiguo, los resultados obtenidos sugieren que el grado de remodelación secundaria en éstos es similar (p. ej. *C. insignis*) o quizás más intenso (p. ej. *N. australis*) que el presente en los huesos apendiculares, lo que se ve reflejado en la baja proporción de tejido primario preservado en los mismos. En cuanto a las cavidades neumáticas, su presencia en la región proximal de las costillas dorsales genera una importante reabsorción de tejido óseo, incluyendo el tejido primario y todas las marcas de crecimiento que en él pudieran haberse formado. Dado que la presencia de cavidades neumáticas en la porción proximal de las costillas neumáticas es un carácter diagnóstico de Titanosauriformes (Wilson, 2002), se considera que, a diferencia de lo que ocurre en macronarios basales como *Camarasaurus*, dicha región carece de potencial para la preservación de marcas de crecimiento en Titanosauriformes. En síntesis, se considera que, a diferencia de lo que ocurre en otros grupos de Neosauropoda, los elementos del esqueleto apendicular en Titanosauriformes preservarían un mayor registro de marcas de crecimiento que los del esqueleto axial.

5.5. Evaluación de diferencias taxonómicas a nivel histológico

En esta sección se discute, en primer lugar, la propuesta realizada por diversos autores sobre la histología de taxones con tallas corporales reducidas y en segundo lugar se brinda una discusión sobre el particular grado de remodelación secundaria presente en Titanosauria.

- Histología de Saltosaurinae

Uno de los objetivos de la presente tesis es evaluar la presencia de tejido laminar modificado (TLM) dentro de Saltosaurinae, un grupo derivado de titanosaurios que se caracteriza por el tamaño relativamente modesto (~9 m longitud) que alcanzaron con respecto al resto de los Titanosauria. Se ha reportado que los huesos largos de otros titanosaurios derivados no-Saltosaurinae y de talla reducida (p. ej. *Ampelosaurus atacis* y *Magyarosaurus dacus*) exhiben TLM (Klein et al., 2012a). Dicho tejido ha sido relacionado con una tasa de crecimiento inferior a la estimada en otros neosaurópodos. Es importante mencionar que el TLM es un tejido que se deposita a lo largo de toda la ontogenia del organismo que lo posee (Klein et al., 2012a). Si bien la definición del TLM incluye la presencia de matriz pseudolamelar, la misma no es exclusiva de este

tejido. De hecho, durante el crecimiento del organismo el ordenamiento de las fibras que componen la matriz del hueso aumenta, por lo que es común encontrar en la corteza de individuos ontogenéticamente maduros, un cambio desde una matriz desorganizada (entretejida) a una organizada (pseudolamelar o lamelar) (Klein y Sander, 2008).

El análisis histológico de Saltasaurinae revela que la matriz pseudolamelar está presente en la corteza externa de “*N. robustus*” MCS-Pv 6/8/9, mientras que la corteza externa de *N. australis* MCS-Pv 5 y *R. muniozi* MPCA-Pv 46/4 presentan la típica matriz entretejida reportada para otros Neosauropoda. Por su parte, la mayoría de los ejemplares de *S. loricatus* registra una matriz de tipo entretejida y sólo unos pocos (PVL 4017/63/69/70) exhiben tejido pseudolamelar. Cabe mencionar que, con excepción de *R. muniozi* MPCA-Pv 46/4, el tejido cortical primario se encuentra intensamente remodelado en todos los ejemplares.

En función de los resultados, se descarta la presencia de TLM en *R. muniozi* dado que éste exhibe tejido fibrolamelar desde la corteza interna/media hasta la externa. También se descarta la presencia de TLM en *N. australis* dado que, si bien la corteza externa está remodelada, aún es posible observar una buena proporción del tejido primario original, el cual es de tipo fibrolamelar. Ahora bien, en el caso de los ejemplares de *S. loricatus* (PVL 4017/63/69/70) y “*N. robustus*” en los que se observa matriz pseudolamelar, es necesario plantear dos alternativas. La primera es que la matriz pseudolamelar se relacione efectivamente a la presencia de TLM, y que el mismo se haya reabsorbido por el proceso de remodelación secundaria, o bien que la matriz pseudolamelar esté vinculada a la histología típica de un estadio ontogenético avanzado. De acuerdo a los datos obtenidos, esta última opción sería la más parsimoniosa. La histología de los ejemplares de *S. loricatus* (PVL 4017/63/69/70) y la de “*N. robustus*”, exhibe características comunes de un estadio ontogenético avanzado tal como un alto grado de remodelación secundaria y presencia de CCE en “*N. robustus*”, por lo que la presencia de matriz pseudolamelar en dichos individuos podría relacionarse al ordenamiento tisular típico de un estadio ontogenético tardío.

Por lo tanto, de acuerdo a los resultados obtenidos, la ausencia del TLM en los ejemplares de Saltasaurinae no sustenta la hipótesis de que formas con tallas corporales reducidas exhiben en la corteza de sus huesos apendiculares tejidos con baja tasa relativa de osteogénesis tal como el TLM.

5.6. Remodelación secundaria en huesos apendiculares de Titanosauria

Varios estudios han reportado una cantidad inusual de tejido secundario (haversiano) en diferentes especies de titanosauriformes, más específicamente en titanosaurios (Woodward y Lehman, 2009; Company, 2011; Stein et al., 2010; Klein et al., 2012a). Company (2011) ha propuesto que el intenso remodelado en Titanosauria podría ser un rasgo común del grupo, algo que no obstante ha sido cuestionado por otros autores (p. ej. Klein et al. 2012). Uno de los objetivos propuestos de esta tesis es evaluar la proporción de tejido secundario en Titanosauria y contrastar con la propuesta de Company (2011). Para ello, se comparó el tejido cortical de los taxones pertenecientes al patrón histológico número II (subadultos) entre sí y con estudios realizados en otros Neosauropoda. Los ejemplares categorizados como subadultos son los siguientes: *A. delgadoi* MUC Pv 132; *N. palomoi* MAU Pv 425/12; *B. salgadoi* MPCA 460; *S. loricatus* PVL 4017-71 y *R. caudamirus* MRS-Pv 49. En todos éstos, la remodelación secundaria afecta principalmente dos tercios de la corteza. El ER calculado a partir de la metodología de Mitchell et al. (2017), registra los siguientes valores para la muestra de Titanosauriformes. En los taxones *A. delgadoi*, *B. salgadoi*, *S. loricatus* y *R. caudamirus* se obtuvo un ER = 2, mientras que *N. palomoi* registró un ER = 3. De acuerdo con Mitchell et al. (2017), los valores del ER pueden ayudar a distinguir dentro de un determinado grupo (con características similares de tejido primario), el individuo que se encuentra más avanzado en la ontogenia. Considerando la propuesta de Mitchell et al. (2017), se puede interpretar que *N. palomoi* estaría más avanzado en la ontogenia por presentar un valor de ER = 3, en tanto que en el resto de los taxones no es posible distinguir cuál es mayor o menor dado que todos registraron el mismo valor de ER. Cabe señalar que, considerando otros parámetros de maduración como los discutidos en la sección previa (i.e. grado de fusión de las suturas neurocentrales), el ejemplar de *N. palomoi* representa un estadio más temprano que *A. delgadoi*, lo cual indica que la tasa de remodelación secundaria en el primero ha sido efectivamente superior a la del segundo.

Por otro lado, se observan diferencias en el grado de remodelación secundaria entre el tejido cortical de los individuos interpretados como subadultos en la muestra de titanosaurios con el estadio equivalente (i.e. EHO 9/10), en la muestra de Neosauropoda basales estudiada por Klein y Sander (2008). Por ejemplo, Klein y Sander (2008) mencionan que en el EHO = 10 de *Apatosaurus* sp. SMA 0014, la corteza interna

exhibe escasas osteonas secundarias dispersas, en cambio en la muestra de Titanosauriformes la corteza interna presenta un grado moderado de remodelación, con osteonas secundarias solapadas. La histología de la corteza media y externa son similares en ambas muestras. Por otra parte, no se distinguen grandes diferencias respecto al grado de remodelación secundaria entre los ejemplares subadultos estudiados en esta tesis con las descripciones histológicas realizadas en otros titanosaurios (p. ej., *Phuwiangosaurus sirindhornae* K4162 Klein et al., 2009; *Alamosaurus sanjuanensis* TMM 43090-2 Woodward y Lehman, 2009; *A. atacis* C3-638 Klein et al., 2012a y *Rapetosaurus krausei* DMNH EPV 127342 Curry Rogers y Kulik, 2018). De hecho, el tejido cortical de los titanosaurios aquí estudiados y los previamente publicados, se asemejan en presentar osteonas secundarias principalmente en la corteza interna y media, las cuales rara vez alcanzan la periferia del hueso cortical.

Un dato de particular importancia se desprende de los resultados obtenidos para el ejemplar correspondiente al Camarasauromorpha no Titanosauriformes *Tehuelchesaurus benitezii* (MPEF-PV 1125). El tejido cortical del ejemplar correspondiente a *T. benitezii* MPEF PV 1125 presenta un bajo grado de reconstrucción secundaria (ER = 2) y el hueso primario estaba conformado principalmente por tejido fibrolamelar altamente vascularizado, sin marcas de crecimiento ni CCE. Considerando los EHO propuestos por Klein y Sander (2008) y los propuestos en esta tesis, el individuo correspondería a un EHO 8-9 o al estadio II respectivamente. Estas características son similares a las presentes en el tejido primario de *B. salgadoi* MPCA 460. No obstante, en este último ejemplar el grado de reconstrucción secundaria parece ser levemente más bajo, dado que las osteonas secundarias se distribuyen desde la corteza interna hasta la media en *B. salgadoi*, en tanto que en *T. benitezii* evidencia unas pocas osteonas secundarias dispersas en la corteza externa. Pese a esta leve diferencia, el hecho de que *T. benitezii* MPEF PV 1125 exhibe una completa fusión de las suturas neurocentrales de sus vertebrales dorsales indica fuertemente que este individuo se encontraba en un estadio ontogenético mucho más avanzado que *B. salgadoi* MPCA 460, el cual preserva suturas completamente abiertas o parcialmente cerradas. De esta forma, la información procedente *T. benitezii* MPEF PV 1125 también estaría soportando la hipótesis de una mayor tasa de remodelación secundaria en titanosaurios.

En síntesis, los titanosaurios interpretados como subadultos parecen exhibir una tasa relativa de reconstrucción secundaria similar a la de otros titanosaurios previamente publicados y relativamente mayor a la reportada para Neosauropoda no Titanosauria.

Respecto a la hipótesis propuesta por Company (2011), quien menciona que el intenso remodelado secundario en Titanosauria podría ser un rasgo común del grupo, los resultados obtenidos soportan dicha hipótesis. Ahora bien, no están claras cuáles fueron las causas del aumento de la tasa relativa de remodelación secundaria en Titanosauriformes. Company (2011) menciona que dicho carácter podría estar relacionado al aumento del tamaño corporal hacia el linaje de los Titanosauria, proveyendo de una arquitectura más robusta a los huesos apendiculares y ofreciendo una ventaja biomecánica. Esta hipótesis, aunque razonable, carece de evidencia que la sustente. Por su parte, Klein et al. (2012) postulan que el intenso remodelado secundario observado en el Titanosauria *A. atacis*, podría deberse a la mayor liberación de ciertas hormonas en el momento en el que los individuos alcanzan la madurez sexual, basado en el hecho de que el metabolismo óseo en mamíferos actuales está influenciado por hormonas. Respecto a esta última hipótesis, en la muestra de titanosaurios, la mayoría de los ejemplares evidencia un claro incremento de la remodelación secundaria luego de la maduración sexual, en comparación con un individuo juvenil (p. ej., *R. muniozi*), sugiriendo una posible relación entre dichos eventos.

5.7. Microestructura de láminas neurales

La anatomía vertebral en los dinosaurios saurópodos es importante como fuente de caracteres de valor sistemático, por lo cual ha recibido históricamente gran atención por parte de los especialistas (Currie Rogers y Wilson, 2005). En particular, las vértebras poseen unos rebordes óseos que conectan diferentes puntos del arco neural entre sí y con el centro vertebral (Salgado et al., 2006). Los elaborados rebordes que se ubican en los arcos neurales reciben el nombre de “láminas neurales”. Éstas se caracterizan por poseer gran variabilidad y complejidad morfológica, por lo que su examinación es de gran utilidad en estudios sistemáticos y filogenéticos (Wilson, 2012). Pese a esto, son escasos los trabajos que han profundizado sobre su función. Al respecto, se ha mencionado que las láminas formaban parte del sistema neumático y que éstas servían como septos que dividían divertículos neumáticos (Janensch, 1929). También se ha propuesto que algunas de ellas tendrían una posible función estructural secundaria vinculada al sostén de músculos/ligamentos y la parte blanda del sistema neumático (Britt, 1997; Wilson, 1999). Ahora bien, poco se ha indagado sobre la

histología de las láminas neurales como herramienta independiente para evaluar su relación con los tejidos blandos circundantes y su posible significado funcional. Por lo tanto, en esta sección se examina por primera vez la histología de las láminas neurales para testear la siguiente hipótesis: las láminas neurales impares como las pre- y postespinales están relacionadas a la inserción de ligamentos, mientras que las láminas neurales pares se relacionan a divertículos neumáticos. Previo a la discusión de dicha hipótesis se brindan los principales rasgos microestructurales que caracterizan a las láminas neurales.

5.7.1. Caracterización histológica de las láminas neurales

En términos generales, el hueso cortical consiste mayormente de tejido haversiano, aunque el mismo no oblitera por completo la corteza, dejando restos de tejido primario en la porción más externa de la misma. El tipo de tejido primario presente en la corteza es variable, registrándose tejido pseudolamelar, lamelar y entretejido siendo los dos últimos los más comunes. En cuatro láminas neurales (PRDL, CPOL, PCDL y SPRL) se identifican unas pocas marcas de crecimiento de tipo LCD, las cuales se localizaron en la porción más externa de la corteza. La vascularización del tejido es en general baja y las osteonas primarias se orientan principalmente de forma longitudinal. La gran mayoría de las muestras exhiben paquetes de fibras de Sharpey en el sector subperiosteal. En cuanto a su microanatomía, las láminas neurales presentan hueso compacto rodeando cavidades neumáticas, cuyos espacios internos están cubiertos por tejido lamelar con signos de varios ciclos de remodelación.

Considerando estos resultados puede decirse que el alto grado de remodelación secundaria que caracteriza a los elementos apendiculares parece ser importante también en los elementos axiales. En este sentido, si bien se detectaron marcas de crecimiento, las láminas no serían buenos elementos para la estimación de edades relativas. En cuanto a las características del tejido primario, la presencia de matriz ósea de tipo entretejida y lamelar en las diferentes láminas neurales e incluso dentro de una misma lámina (por ej., lámina PRDL de *R. muniozi* MPCA Pv 46/4), indican cambios locales en las tasas de depositación ósea, posiblemente relacionadas a mantener la forma de la lámina neural durante el crecimiento. A diferencia de las costillas dorsales, donde se ha reportado la presencia de cavidades neumáticas en Titanosauriformes (p. ej., *M. dacus*,

A. atacis, *A. sanjuanensis* Woodward y Lehman, 2009), la presencia de cavidades en el interior de las láminas neurales es un carácter reportado por primera vez.

5.7.2. Estructuras fibrilares y reconstrucción de tejidos blandos

Se reconocen distintos tipos de estructuras fibrilares extrínsecas en el tejido cortical de la mayoría de las láminas neurales, con excepción de las láminas SPRL y CPOL. En éstas, el análisis de su constitución fibrilar no fue posible debido al grosor del corte delgado y al pobre estado de preservación de las láminas SPRL, y el alto grado remodelación secundaria en las láminasCPOL.

Las láminas impares POSL y PRSL presentan fibras de Sharpey (POSL), tejido pneumosteal (PRSL) y fibras posiblemente correspondientes a un tejido conjuntivo denso (PRSL). En la lámina POSL de *N. australis* MCS 5/2 se identifican densos manojos de fibras de Sharpey en la porción más externa de la corteza, lo que sugiere que el borde posterior servía de sitio de inserción de un tejido conectivo fibroso, posiblemente tendón o ligamento (Francillon Vieillot et al., 1990; Hieronymus, 2006; Petermann y Sander, 2013). Al respecto, Wilson (1999) ha mencionado que sobre la lámina neural POSL posiblemente se anclaba el ligamento interespinoso. La lámina impar PRSL analizada en vértebras de *N. australis* MCS Pv 5/21-2 y de *Patagotitan mayorum* MEF Pv 3388/8 no presentaron fibras de Sharpey. El tejido primario de la lámina impar PRSL de *N. australis* MCS Pv 5/21-2, exhibe tejido pneumosteal localizado en el hueso lamelar asociado a la cavidad neumática, pero no sobre su superficie externa. También se detecta tejido pneumosteal en las cavidades neumáticas de las láminas neurales pares SPDL y PCDL, correspondiente a *N. australis* MCS Pv 5 y *P. mayorum* MEF Pv 3400/14, respectivamente. El tejido pneumosteal es el correlato histológico del sistema respiratorio y ha sido reportado previamente en otros Sauropoda (*Europasaurus holgeri* Lambert et al., 2018; *Uberabatitan riberoi* Aureliano et al., 2019) y en un Theropoda (Aranciaga Rolando et al., 2020). Es importante señalar que en todos los casos en donde se identifica tejido pneumosteal, sólo se lo observa asociado a las cavidades neumáticas. Por su parte, el tejido primario de la lámina impar PRSL correspondiente a *P. mayorum* MEF Pv 3388/8, exhibe una matriz constituida por gruesas fibras colágenas mineralizadas. Este tipo de tejido tiene un aspecto similar al que deriva de la osificación de un elemento tendinoso (Fawcett, 1998); no obstante, no se

identificaron lagunas de fibroblastos (debido al grosor de la muestra) que permitan sustentar con un menor grado de especulación esta hipótesis.

Las láminas neurales pares exhiben, en su mayoría, fibras de Sharpey pero éstas se presentan con diferentes grados de empaquetamientos y extensión. Las láminas neurales pares PPDL y ACPL de *N. australis* exhiben densos empaquetamientos de fibras de Sharpey, de larga extensión que se disponen de manera perpendicular a la superficie externa. Por otro lado, las láminas neurales pares PRPL y PCDL de *N. australis* MCS-Pv 5 y PRDL de *P. mayorum* MEF 3400/14 presentan fibras de Sharpey de corta extensión y agrupadas de forma laxa localizadas en el sector subperiosteal. Como se mencionó antes, la presencia de fibras de Sharpey en la corteza externa permite inferir la presencia de un sitio de inserción de un tejido conectivo fibroso (Hieronymus, 2006). También se ha mencionado que la presencia de canales vasculares de orientación radial y de un margen subperiosteal festoneado, en las proximidades del sector donde se localizan las fibras extrínsecas podrían utilizarse como indicadores indirectos de sitios de inserción muscular (Petermann y Sander, 2013). Respecto a estos últimos indicadores, en ningunas de las láminas neurales que presentaron fibras de Sharpey se distinguió un borde particularmente festoneado en el margen externo, ni tampoco una cantidad importante de canales vasculares radiales en el tejido cortical. No obstante, es importante mencionar que el tejido primario fue un componente minoritario de la corteza de las láminas neurales, por lo cual la evaluación de los indicadores indirectos se realizó en pequeñas áreas del hueso cortical. Respecto a las diferencias en cuanto al tipo de agrupamiento (denso o laxo) y extensión (largas o cortas) de las fibras de Sharpey, existen estudios que vinculan estos patrones con la inserción de tejidos blandos específicos. Por ejemplo, Konietzko-Meier y Sander (2013) en un estudio realizado sobre huesos largos de temnospóndilos reportaron dos tipos morfológicos de fibras de extrínsecas, las fibras de Sharpey de tipo 1 y de tipo 2. De acuerdo con los autores, las primeras se vinculan a sitios de inserción de tendones y se caracterizan por presentarse como manojos gruesos de fibras extrínsecas de larga extensión. Las fibras de Sharpey de tipo 2, consisten en manojos delgados de fibras de Sharpey de corta extensión y aspecto homogéneo, y han sido interpretadas como restos de fibras colágenas que conectaban el periostio al hueso. En este sentido, las fibras extrínsecas detectadas en las láminas neurales pares PPDL y ACPL podrían corresponder a fibras de Sharpey de tipo 1 y, posiblemente, indicar un sitio de inserción de un tejido tendinoso. Por su parte, las fibras extrínsecas detectadas en las láminas neurales PRPL y

PRDL son similares a las fibras de Sharpey de tipo 2, lo cual sugiere que dichas fibras provienen de la capa fibrosa del periostio.

En síntesis, del análisis histológico se interpreta que las láminas neurales impares podrían tener alguna función de sostén de los paquetes musculares dado que se observaron numerosas fibras de Sharpey en las láminas POSL y PRSL, no obstante también se registró un ejemplar cuya lámina neural PRSL exhibe tejido pneumosteal. En cuanto a las láminas neurales pares, la mayoría de ellas no exhibió tejido pneumosteal que permita inferir la presencia de un sistema neumático en las proximidades de las mismas. La histología de la gran mayoría de las láminas neurales pares analizadas (con excepción de las láminas SPDL y PCDL), sugiere que éstas habrían funcionado como sostén de los paquetes musculares axiales. Por lo tanto, la hipótesis planteada en esta disertación no se ve corroborada por la evidencia paleohistológica.

5.8. Paleopatologías óseas en Titanosauria

Los vertebrados presentan un sistema esquelético complejo, el cual es susceptible a contraer enfermedades y traumas durante su ciclo de vida (Thrall, 2013). Muchas de estas afecciones pueden involucrar a varios elementos óseos del sistema esquelético o bien estar focalizadas a ciertas regiones de un hueso en particular. El estudio de las alteraciones esqueléticas de origen patológico se encuentra circunscripto a una amplia área de la medicina y veterinaria denominada “Patología Ósea”. Las enfermedades óseas están ampliamente documentadas en humanos, en animales de cría y domésticos (Huchzermeyer, 2003; Bell y Coria, 2013). Se ha mencionado que las patologías óseas presentan características y un patrón macroscópico común en los distintos taxones, independientemente de si el organismo es un reptil o un mamífero (Rothschild y Panza, 2005; Rothschild y Martin, 2006; Rothschild y Ruhli, 2007). En este sentido, existe en la bibliografía un gran número de trabajos que hacen referencia a anomalías óseas de origen patológico en dinosaurios no avianos, entre las que pueden citarse casos de fusión de vértebras, tumores, oteomielitis y fracturas producidas por traumas (p.ej., Tanke y Currie, 2000; McWhinney et al., 2001b; Wolff y Varricchio, 2005; Farke y O'Connor, 2007; Bell y Coria, 2013). No obstante, para el caso de los dinosaurios Titanosauriformes, los estudios paleopatológicos son escasos (p. ej.

Martinelli et al., 2014; González et al., 2017; García et al., 2017). El reconocimiento de paleopatologías es una buena herramienta para poder inferir eventos ocurridos a lo largo de la historia de vida de un determinado organismo. El objetivo propuesto para esta sección de la tesis consistió en identificar, describir, comparar e inferir paleopatologías óseas en Titanosauriformes. Adicionalmente se evaluará su frecuencia relativa en los diferentes especímenes.

5.8.1. Patologías óseas en *Chubutisaurus insignis*

Se reconocen anomalías óseas en dos costillas dorsales y una tibia, asignadas al ejemplar holotipo de *C. insignis* MACN 18222/ CHMO-565. Si bien dichos elementos presentan sobrecrecimientos óseos sobre el hueso cortical, también exhiben rasgos particulares por lo que se discute a continuación las posibles causas de las anomalías en cada elemento por separado.

Costillas dorsales MACN 18222/42 y MACN 77781.

El sobrecrecimiento óseo presente en la costilla MACN 18222/42 podría corresponder a la formación de un callo de fractura. Las fracturas se reconocen porque muestran una línea de fractura en los estudios radiológicos, y por la formación de un callo óseo que une los extremos del hueso fracturado (Rothschild, 2009). En la Figura 102 (página 248) se observa un cambio en la continuidad del hueso la cual se interpreta como una posible línea de fractura. Sin embargo, debido a la extensión del probable callo óseo es posible que internamente se encuentren otras líneas de fracturas internas, las cuales podrían detectarse con un estudio radiográfico. En el proceso de curación de fracturas hay tres etapas principales. Entre los acontecimientos que ocurren en la primera etapa, se destaca la presencia de un tejido de granulación (tejido conectivo) cuya función es rodear y contener la zona fracturada. La segunda etapa comprende la formación de un callo blando constituido por un tejido conectivo denso y fibrocartílago. Estos tejidos actuarán como molde para la formación de hueso. Finalmente, la tercera etapa consiste en la sustitución del fibrocartílago por hueso entretejido, produciendo un callo duro, que posteriormente será remodelado hasta lograr el aspecto original del hueso antes de la fractura (Anné, 2014). En este sentido, el callo óseo de la costilla posiblemente se encontraba en etapa de remodelación al momento de la muerte del animal dado que se observan sectores donde el mismo exhibe textura irregular que se interpreta como hueso entretejido y sectores donde se visualiza una textura estriada

(más ordenada y similar a la observada en el hueso normal). En la mayoría de los casos, el callo óseo que rodea el perímetro del hueso es una lesión localizada y por lo general, tiene una textura diferente en comparación con los segmentos normales (Foth, 2015). Estas características están presentes en la costilla patológica, no obstante, se deberían realizar estudios de tomografía computada para confirmar si existe una línea de fractura.

Con respecto al sobrecrecimiento óseo presente en la costilla MACN 77781, considerando la localización de la anomalía y su margen mal definido, la misma puede relacionarse a varias etiologías tales como tumor, fractura o infección. Los tumores localizados en las costillas frecuentemente exhiben márgenes bien definidos (Waldron, 2009), dado que en el ejemplar se observa lo contrario, es poco probable que la anomalía presente en la costilla corresponda a un tumor. Un proceso infeccioso en la costilla puede descartarse dado que no se distinguen poros que se puedan interpretar como canales de drenaje de material infeccioso (*fibrices*) (Rothschild y Martin, 2006; Bell y Coria, 2013; Cubo et al., 2015). En cuanto a las fracturas, éstas en vertebrados fósiles han sido distinguidas por una evidente pérdida de la continuidad del elemento óseo (Hanna, 2002). No obstante, esta característica no ha sido identificada en la costilla. Dado que no fue posible reconocer características específicas de ninguna de las tres posibles causas postuladas, se interpreta que el sobrecrecimiento óseo presente en MACN 77781 como una afección idiopática (i.e., de origen desconocido).

5.8.2. Tibia CHMO-565

La tibia CHMO-565 exhibe un sobrecrecimiento óseo de posición juxtacortical. Esta anomalía posee un aspecto similar a un callo óseo que se produce como resultado de una fractura o a un tumor óseo (p. ej., osteoma osteoide y osteoblastoma). Como se mencionó en la sección anterior, durante el proceso de reparación de una fractura, ya sean producidas por traumas o por alguna enfermedad, se produce un callo óseo. Éste suele tener un aspecto amorfo durante las primeras etapas de su formación debido a que se compone principalmente de tejido primario entretejido, mientras que adquiere una forma más homogénea en la etapa final del proceso de reparación, donde el hueso primario es reemplazado por hueso secundario lamelar (Ortner, 2003). Aunque un callo óseo puede aparecer en cualquier punto del esqueleto, se ha mencionado que su hallazgo es más común en huesos largos, especialmente en la tibia, debido a la menor protección muscular de dicho elemento comparado por ejemplo con el fémur (Roberts, 2019). La

patología observada en la tibia comparte ciertas características de un callo óseo en proceso de reparación (Tabla 7). Sin embargo, usualmente los callos de fractura están acompañados de una pérdida de la continuidad del hueso y una reacción periosteal que abarque toda la circunferencia del elemento afectado. Estas características no fueron detectadas en la tibia. Otra posibilidad es que la anomalía identificada en la tibia sea producto de una reacción tumoral. En este sentido el diagnóstico diferencial incluye a dos tumores benignos, el osteoma osteoide y el osteoblastoma paraosteal. El osteoma osteoide es una neoplasia que se reconoce por la formación de un sobrecrecimiento óseo de pequeño tamaño y que suele localizarse en la corteza de los huesos largos (Greenspan, 1993). Además, el osteoma osteoide exhibe un centro tisular fibroso sin osificar denominado nido, de naturaleza osteolítica (Ortner y Putschar, 1981). La patología de la tibia comparte características con este tipo de tumor (Tabla 7), sobre todo en su morfología oval y su textura lisa. Por su parte, el osteoblastoma paraosteal presenta características semejantes a las presentes en el osteoma osteoide (Tabla 7), siendo la principal diferencia el mayor tamaño del tumor y del nido osteolítico (McLeod, 1976). Otra característica frecuente del osteoblastoma es la presencia de un borde perilesional mal definido (Perez Teixeira, 2017). Esta característica no fue detectada en la tibia, dado que se identificó un claro margen esclerótico ligeramente festoneado. Es importante recordar, que la histología de la anomalía presente en la tibia ha sido analizada en la sección la página 244. Entre los resultados más relevantes se destaca la presencia de una matriz entretejida, en la cual se disponen numerosos canales vasculares y cavidades de reabsorción, estas características contrastan con el resto del tejido cortical normal en, el cual se compone de un tejido haversiano denso. Se ha mencionado que las células de los tumores presentan características diferentes a la del tejido original y el tejido suele estar muy vascularizado (Greenspan, 1993), características observadas en la costilla.

Tabla 7. Características detectadas en el sobrecrecimiento óseo observado en la tibia de *Chubutisaurus insignis* CHMO-56 y diferentes patologías con características similares (información obtenida de: Greenspan, 1993; Báez, 2007; Miller, 2008; Hedrick, 2016; Rasgsdale, 2018; Roberts, 2019).

	Patología	en	Callo óseo	Osteoma osteoide	Osteoblastoma

	CHMO-565			
Forma	Oval	Amorfa	Oval o Redonda	Oval o redonda
Textura	Mayormente lisa	Porosa, lisa	Lisa	Irregular
Transición	Estrecha	Variable	Estrecha	Estrecha
Margen	Bien definido	Variable	Bien definido	Poco definido
Hueso	Tibia	Cualquier hueso	Mayormente en fémur y tibia	Huesos largos y vértebras

De lo expuesto se deduce que, el sobrecrecimiento óseo detectado en la superficie posterior de la tibia posee características compatibles con un tumor óseo. Si bien no es posible inferir el tipo de tumor específico que posiblemente produjo la lesión en la tibia, se puede interpretar que éste debió tener características benignas. Esto se evidencia por la localización el eje longitudinal del hueso, la presencia de una zona de transición estrecha y margen bien delimitado. Aunque el reporte de tumores óseos en arcosaurios actuales es escaso, lo contrario sucede en dinosaurios no avianos donde se han reportado varios registros. Rothschild et al. (1999) reconocieron un caso de cáncer óseo metastático en una especie de dinosaurio indeterminado, y más tarde Rothschild et al. (2003) observaron un hemangioma en una vértebra de un dinosaurio ornitisquio. Arbour y Currie (2011) detectaron un condrosarcoma o fibrosarcoma en otro dinosaurio ornitisquio. En cuanto a Sauropoda, existen varios reportes de neoplasias en dicho grupo. Tschoop et al. (2014) reconoció un osteoblastoma en una falange pedal de un camarasáurido. Souza Barbosa et al. (2016) reconocieron un osteoma y en un hemangioma en una vértebra caudal de un titanosaurio indeterminado. Gonzalez et al. (2017) reconocieron una neoplasia osteoblástica en el fémur del titanosaurio *B. salgadoi*.

5.8.3. Paleopatologías óseas en vértebras caudales de Saltasaurinae

Se identificaron anomalías óseas en vertebras caudales correspondiente a cinco ejemplares diferentes de Saltasaurinae. Los ejemplares analizados corresponden a dos vértebras caudales medias de *N. australis* MLP 52-vi-3-165 y *R. muniozi* MPCA-Pv 57, y dos vértebras caudales correspondientes a *S. loricatus* PVL 4740 y *Neuquensaurus* sp. MPCA-Pv12277.

En las vértebras caudales medias de *N. australis* MLP 52-vi-3-165 y *R. muniozi* PCA-Pv 57 se detectaron características anómalas muy similares, por lo que a continuación se brinda una posible interpretación para ambos ejemplares. En ambas vértebras, la anomalía se localiza en el margen del cuerpo vertebral y consiste en la presencia de excrescencias óseas neoformadas, bien delimitadas, que se elevan por encima del hueso cortical y se encuentran asociadas a las superficies articulares de las vértebras. Dichas características son compatibles con las presente en los osteofitos. Los osteofitos pueden originarse por diferentes enfermedades pero la causa más frecuente en mamíferos son las artritis y la espondilosis osificante (Rothschild y Martin, 2006). La osteoartritis se expresa mayormente en individuos adultos y se ha mencionado que se produce cuando el núcleo pulposo del disco intervertebral, con el paso del tiempo, se va desgastando haciendo que el espacio entre vértebras se estreche (Pérez et al., 2010). La espondilosis osificante, también implica una reducción del espacio entre las vértebras provocando que las articulaciones rocen unas con otras lo que resulta en una cadena de cambios degenerativos como la hipertrofia articular, formación de osteofitos, engrosamiento de ligamentos, entre otras (Pérez et al., 2010). Si bien, los arcosaurios actuales carecen de disco intervertebral, se ha mencionado que las articulaciones sinoviales de sus vértebras poseen componentes fluidos y tejidos semejantes a los presente en el núcleo pulposo y anillo fibroso de los tetrápodos mamalianos, y que las enfermedades relacionadas a los discos intervertebrales tienen su análogo en las articulaciones sinoviales (Witzmann et al., 2014). En la literatura, se han reportado casos de osteofitos en saurópodos. Tschopp et al. (2016) describe osteofitos en falanges manuales de *Camarasaurus* sp, atribuyéndolos a una osteoartritis. Martinelli et al. (2014) identifica osteofitos en una vértebra caudal del titanosaurio *Uberabatitan riberoi*, atribuyendo su presencia a una espondilosis osificante. Por lo expuesto, los osteofitos identificados en las vértebras de *N. australis* MLP 52-vi-3-165 y *R. muniozi* PCA-Pv 57, posiblemente se vinculen con afecciones óseas de tipo degenerativa como por ejemplo enfermedades semejantes a espondiloartropatías o artritis.

En cuanto a las vértebras caudales de *S. loricatus* PVL 4740 y *Neuquensaurus* sp. MPCA-Pv12277, éstas presentaron anomalías óseas muy diferentes. La vértebra caudal media de *S. loricatus* PVL 4740 exhibió un pequeño sobrecrecimiento óseo sobre el proceso transversal derecho. Este sobrecrecimiento es claramente anormal en comparación con su contraparte izquierda. Los sobrecrecimientos óseos bien restringidos, que se observan en la superficie externa de los huesos reciben también el nombre de exostosis (Resnick, 2002). En arcosaurios actuales la presencia de exostosis se ha relacionado con diversas afecciones tales como fracturas, infecciones y neoplasias (Samour, 2000; Huchzermeyer, 2003; Saif, 2008). No obstante, la anomalía carece de las características patognómicas de las mencionadas afecciones por lo que su asignación a algunas de las categorías no es posible sólo con la descripción a nivel macroscópico. A futuro, quizás un estudio de tomografía computada permita acotar el diagnóstico. Por lo pronto, se interpreta la exostosis hallada en la vértebra *S. loricatus* PVL 4740 como una lesión idiopática (causas desconocidas) o como una anomalía del desarrollo (Hanna, 2002). Respecto a la anomalía hallada en la vértebra de *Neuquensaurus* sp. MPCA-Pv12277, ésta presenta características compatibles con procesos patológicos de tipo tumoral o infeccioso. La morfología asimétrica de la anomalía, el relieve superficial complejo que incluye hoyos y surcos, y la combinación de lisis y neoformación ósea vista en la TC, suele relacionarse a afecciones agresivas (Thrall, 2003). A su vez, las lesiones agresivas pueden asociarse a enfermedades benignas (p. ej., osteomielitis) o a patologías tumorales malignas. En vertebrados actuales, las lesiones vertebrales que presentan las características antes mencionadas y que se ubican en la superficie articular o en sus proximidades, comúnmente se relacionan a infecciones. Por lo tanto, la anomalía ósea detectada en la vértebra MPCA-Pv12277 probablemente se relaciona con una lesión ósea agresiva de origen infeccioso. También hay que considerar la posibilidad de que la anomalía sea resultado de una deformación del desarrollo. No obstante, esta última interpretación es poco probable debido a que por lo general, las anomalías del desarrollo no suelen afectar la microanatomía ósea interna del elemento, característica que fue observada a través de las imágenes de TC.

5.8.4. Consideraciones finales

Las paleopatologías óseas detectadas en la muestra de Titanosauriformes se encuentran con mayor frecuencia en los elementos axiales y posiblemente su etiología

se puede relacionar con enfermedades degenerativas del tipo espondiloartropatías e infecciones. Lo mismo parece darse en otros dinosaurios no avianos (p. ej. Rothschild y Berman, 1991, Butler et al., 2013, Xing et al., 2015, Witzmann et al., 2016; García et al., 2017; González et al., 2017, Ramírez-Velasco et al., 2017, Hechenleitner et al., 2018). Estos resultados sustentan la hipótesis de que la cola de los saurópodos era una porción del cuerpo particularmente susceptible a afecciones patológicas (p. ej., Farke y O'Connor 2007; Souza Barbosa et al., 2018). Respecto al ejemplar de *C. insignis* MACN 18222/CHMO-565, la anomalía detectada en la costilla posiblemente se relacione con una fractura, en tanto que la anomalía hallada en la tibia se interpreta como un tumor óseo. Con excepción de unos pocos trabajos (p. ej., Hana, 2002; González et al., 2017) el hallazgo de varias osteopaleopatologías en un único individuo es llamativa en el registro fósil.

Finalmente, para esta Tesis se propuso testear la hipótesis de que individuos de avanzada edad exhibirán un mayor número de patologías que aquellos más jóvenes. Esta hipótesis queda aceptada debido a que la histología de *C. insignis*, permitió interpretar al ejemplar como un individuo adulto tardío, y sumado a que no se hallaron patologías en individuos juveniles. En el caso de los elementos axiales, éstos se corresponden con elementos aislados por lo que no fue posible asignarlos a un estadio ontogenético.

5.9. Microestructura dental

Los titanosauriformes fueron los mega-herbívoros dominantes de los ecosistemas terrestres durante gran parte del Mesozoico. Parte de su éxito se debe al modo de procesamiento de la vegetación (D'Emic et al., 2013). A diferencia de los mamíferos, no masticaban su comida y la degradación del alimento se garantizaba manteniendo una digestión prolongada con una ingesta de alimentos relativamente alta (Sander y Clauss, 2008). Los dientes eran continuamente sustituidos por dientes de reemplazo y poseían una implantación del tipo tecodonte (García y Zurriaguz, 2016). En la implantación de tipo tecodonte, la raíz del diente, alojada dentro de un alveolo, se une al hueso mediante un ligamento periodontal, el cual se encuentra anclado tanto al cemento de la raíz del diente como al hueso alveolar (Gaengler, 2000). Al igual que el resto de los vertebrados, los dientes están conformados de una corona y una raíz. Una de las primeras clasificaciones, y muy básica, de los dientes de los saurópodos se basaron

en la morfología de la corona: “corona ancha” y “corona estrecha” (D’Emeric et al., 2013). Estudios filogenéticos sugieren que los dientes de corona ancha son primitivos y que los dientes de corona estrecha se adquirieron de forma independiente varias veces en la historia evolutiva de los saurópodos (Chure et al., 2010). Para el Cretácico Tardío sólo se registra el tipo de diente de corona estrecha (Wilson y Sereno, 1998). Por otra parte, la adquisición de dientes de corona estrecha, particularmente en titanosaurios derivados y diplodocoideos derivados, se ha mencionado que estuvo acompañada de un aumento en la tasa de reemplazo dental (D’Emeric et al., 2013).

Un aspecto interesante y poco abordado en relación a la dentición de los saurópodos radica en la indagación de la tasa de reemplazo dental mediante el conteo de líneas de crecimiento de la dentina (i.e. líneas de von Ebner). Las líneas de crecimiento se forman en un ciclo regular de deposición de matriz y mineralización de forma alternada, proporcionando así un registro continuo y con frecuencia permanente de la odontogénesis (Erickson, 1996; Muñiz et al., 2014). En los últimos años ha habido un especial interés por el conocimiento de la tasa y tiempo de reemplazo dental en dinosaurios saurópodos (p.ej., Erickson, 1996; Sereno et al., 2007; D’Emeric, 2013). No obstante, la mayoría de los trabajos han evaluado estos rasgos paleobiológicos a nivel macroscópico utilizando cráneos con dientes preservados (p. ej., Coria y Chiappe, 2001; García y Cerda 2010a; Schwarz et al., 2015), y son pocos los estudios que examinaron los dientes a nivel microscópico (p. ej., García y Cerda, 2010ab; García y Zurriaguz, 2016).

Las descripciones en detalle de la microestructura dental de Titanosauriformes (particularmente Titanosauria) abordadas en la presente tesis, permiten extraer algunas características generales. En todos los dientes analizados, la capa de dentina es la de mayor grosor comparado con el esmalte y el cemento. La microestructura de la dentina está conformada principalmente por túbulos dentinarios, los cuales recorren la dentina desde la cavidad pulpar hasta la unión amelodentinaria, y por líneas incrementales dispuestas perpendicularmente a los túbulos. Estas características permiten clasificar a la dentina como ortodentina, la cual está presente en la mayoría de los amniotas (Chen et al., 2018). También se identificaron estructuras semejantes a espacios de Czermack, los cuales se corresponden con regiones intertubulares que no han mineralizado completamente (Ferrari y Campos Muñoz, 2004). Entre las líneas incrementales, se hallaron posibles líneas de Owen y líneas de von Ebner. Las líneas de Owen se las interpreta como una disminución de la mineralización de la dentina debida a

alteraciones de larga duración (varios días, meses) debido a, por ejemplo, periodos de mal nutrición o enfermedades. En cuanto a las líneas de von Ebner, se sabe que en cocodrilos actuales se forman diariamente y que las mismas siguen el ritmo circadiano (Erickson, 1996).

Se ha demostrado que mediante el conteo de las líneas incrementales de von Ebner es posible evaluar la tasa de formación y de reemplazo de los dientes en vertebrados tanto vivientes y extintos (Erickson, 1996). En esta tesis se ha evaluado la tasa de reemplazo mediante el conteo de líneas de von Ebner en un par de alveolos que preservan dientes funcionales y de reemplazo en un dentario (MCS Pv-061) asignado a un Titanosauria indeterminado y estudiado previamente por García y Cerda (2010a). En dicho trabajo, los autores mencionan que dada la escasa diferencia de tamaño entre el diente funcional y el primer diente de reemplazo, la tasa de sustitución dental debió ser rápida. La estimación de la tasa de reemplazo arrojó los siguientes resultados. El ejemplar MCS Pv-061, recambiaba los dientes del alveolo 6° u 8° cada 54 días, en tanto que el alveolo 8° o 10° lo hacía cada 36 días. Esta diferencia de tiempo sugiere que el recambio de dental en cada alveolo no ocurría al mismo tiempo. La tasa de reemplazo dental se ha estimado en unos pocos Sauropoda. Sereno et al. (2007), en un estudio sobre la anatomía cranial del rebaquisáurido *Nigersaurus taqueti*, estimaron la tasa de sustitución de los dientes y concluyen que ésta sería de un diente por mes. D’Emic et al. (2013) en su estudio sobre dientes de *Camarasaurus* y *Diplodocus*, estimaron que el primero recambiaba sus dientes cada 62 días, mientras que el segundo lo hacía cada 35 días. D’Emic et al. (2013) atribuyeron las diferencias en las tasas de sustitución dental entre *Camarasaurus* y *Diplodocus*, a diferentes estrategias y elecciones alimenticias. Además, D’Emic et al. (2013) mencionan que la alta tasa de reemplazo dental reportada en Neosauropoda ha sido relacionada a un bajo grado de desgaste en el diente funcional, haciendo que el funcionamiento del diente sea más efectivo. La tasa de reemplazo aquí obtenida es similar a la reportada para *Camarasaurus* y *Diplodocus* por D’Emic et al. (2013), y además es más alta que la reportada para otros dinosaurios herbívoros no Sauropoda, tales como ornitopodos basales (*Iguanodon*, 208 días) y derivados (hadrosaurios, 45-81 días) y ceratopsidos (*Triceratops*, 83 días) (Dodson y Currie, 1990; Norman 2004).

Otro aspecto abordado en esta disertación en relación a la histología dental tiene que ver con las características microestructurales del esmalte y el cemento dental. El esmalte de los dientes de Titanosauriformes constituye una capa muy delgada que

parece variar poco en su espesor (alrededor de 1 mm de espesor). En cuanto a su microestructura se observaron por primera vez varias estructuras tales como penachos adamantinos, estrías de Retzius, husos adamantinos y laminillas. En dientes humanos estas estructuras se producen durante la amelogenesis como resultado de una disminución en el grado de mineralización (penachos adamantinos y estrías de Retzius) o son producto de la interrelación entre el esmalte y la dentina subyacente (husos adamantinos y laminillas)(Ferrari y Campos Muñoz, 2004). El esmalte dental de Titanosauriformes también fue descrito con imágenes de MEB en cinco muestras, utilizando los niveles jerárquicos de organización propuesto por (Sander, 1999). Entre los resultados más relevantes se obtuvo que en corte transversal el diente de Titanosauria indeterminado MCS Ph 3 y los dientes de Titanosauriformes indeterminados MEF 3212 y MEF 3062 son similares dado que todos poseen unidades columnares dispuestas fuertemente empaquetadas que se disponen de forma paralelas entre sí y perpendicular a la unión amelodentinaria. Sin embargo, los mencionados dientes se diferencian a nivel de módulo, donde se observó que el diente del Titanosauria indeterminado presenta unidades paralelas semejantes a delgadas varillas, en tanto que los dientes de Titanosauriformes basales a nivel de módulo poseen unidades con aspecto de escamas. Cabe destacar que dichas unidades son diferentes en los dos dientes estudiados. En este sentido, en el diente MEF 3212 las unidades con aspecto de escama tienen forma de ovalo mientras que en MEF 3062 tienen forma subrectangular. No se pudo observar si estas diferencias también se evidencian a nivel cristalino y si abarcan todo el diente. Pese a las pocas muestras analizadas y las limitaciones del análisis dental mediante MEB, los datos obtenidos cobran importancia a la luz de la escasa información publicada hasta el momento. Queda por establecer si las diferencias observadas en los dientes de Titanosauriformes y Titanosauria son rasgos con potencial utilización en sistemática, por lo que a futuro sería conveniente profundizar sobre esta temática.

La microestructura del cemento se observó en la porción radicular del diente MCS Ph 13 y consiste de una capa muy delgada (de entre 50 y 100 μm de espesor) compuesta de cemento celular y acelular. De acuerdo con García y Zurriaguz (2016), la escasa cantidad de cemento en los dientes de los titanosaurios junto con una pequeña superficie de anclaje en la raíz, sugieren una fijación débil de la dentición respecto a otros vertebrados con implantación dental de tipo tecodonte. En este sentido, las características del cemento refuerzan los resultados aquí obtenidos que sugieren una

tasa de reemplazo alta en Titanosauria. Finalmente, de todos los caracteres dentales estudiados a nivel histológico, sólo los rasgos microestructurales del esmalte visibles bajo MEB, posiblemente presenten diferencias a nivel taxonómico.

CAPÍTULO 6: CONCLUSIONES

A continuación, se brindan las principales conclusiones derivadas de este trabajo doctoral.

- La histología de Titanosauriformes no presenta importantes diferencias con el tejido cortical reportado para otros Sauropoda, sugiriendo un patrón general más bien conservativo.
- Se reportan cuatro patrones histológicos (I, II, III y IV) generales que responden a la variación de diferentes parámetros histológicos durante la ontogenia de Titanosauriformes.
- Se detecta una correlación temporal entre los cambios que se dan a nivel anatómico e histológico durante la ontogenia de Titanosauriformes.
- Al igual de lo que sucede en arcosaurios actuales, la maduración sexual en los Titanosauriformes precede a la completa fusión de las suturas neurocentrales de la columna vertebral.
- Existe variación respecto al momento en el cual ocurre la maduración sexual y se produce la fusión de las suturas neurocentrales en las distintas regiones de la columna.
- La completa fusión de las suturas neurocentrales de toda la columna ocurre previamente a la maduración somática.
- Los elementos del esqueleto apendicular de los Titanosauriformes preservan un mayor registro de marcas de crecimiento que los del esqueleto axial.
- El grado de remodelación secundaria en las costillas de Titanosauriformes es similar o quizás más intenso que el reportado para los huesos apendiculares de macronarios basales (p.ej. *Camarasaurus*). Además, la hipótesis que menciona un menor grado de remodelación secundaria en elementos que no soportan peso, no se encuentra soportada en este estudio.
- No existe correlación aparente entre la presencia de un TLM y el tamaño reducido de los saurópodos saltasaurinos. De esta forma, la reducción filética del tamaño corporal en dicho clado no estaría vinculada a una reducción en la tasa de crecimiento con respecto a formas basales.
- Los Titanosauria poseen una tasa relativa de reconstrucción secundaria similar a la de otros titanosaurios previamente publicados y relativamente mayor a la reportada

para Neosauropoda no Titanosauria. Por lo tanto, éste trabajo soporta la hipótesis que menciona que el intenso remodelado secundario en Titanosauria podría ser un rasgo común del grupo.

- La mayoría de las láminas neurales exhiben numerosas fibras extrínsecas, sugiriendo que tenían alguna función de sostén de los paquetes musculares. Además, en unas pocas láminas neurales se identifica tejido pneumosteal, lo que sugiere que en sus proximidades se encontraban tejidos blandos correspondientes al sistema neumático.
- Las paleopatologías óseas detectadas se encuentran con mayor frecuencia en los elementos axiales. Las posibles etiologías incluyen: espondiloartropatías, infecciones, neoplasias, fracturas y algunas de origen desconocido.
- La tasa de reemplazo dental es entre 36 y 54 días estimada para un Titanosauria indeterminado.
- En la capa de esmalte se identifican por primera vez estructuras semejantes a penachos adamantinos, estrías de Retzius, husos adamantinos y laminillas.

BIBLIOGRAFÍA

- Amprino, R. 1947. La structure du tissu osseux envisagé comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Archives de Biologie*, 58:315-330.
- Anné, J., Garwood, R.J., Lowe, L., Withers, P.J. y Manning, P.L. 2015. Interpreting pathologies in extant and extinct archosaurs using micro-CT. *PeerJ*, 3: 11-30.
- Apaldetti, C., Martínez, R. N., Cerda, I. A., Pol, D., y Alcober, O. 2018. An early trend towards gigantism in Triassic sauropodomorph dinosaurs. *Nature Ecology and Evolution*, 2: 1227-1232.
- Apesteguía, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften*, 91: 493-497.
- Aranciaga Rolando, A. M., Cerroni, M. A., y Novas, F. E. 2020. Skull Anatomy and Pneumaticity of the Enigmatic Coelurosaurian Theropod Bicentenaria argentina. *The Anatomical Record*, 303: 1884-1900.
- Arbour, V.M. y Currie, P.J. 2011. Tail and pelvis pathologies of ankylosaurian dinosaurs. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, 23: 375-390.
- Aureliano, T., Ghilardi, A. M., Silva-Junior, J. C., Martinelli, A. G., Ribeiro, L. C. B., Marinho, T., Fernández, M., Ricardi-Branco, F. y Sander, P.M. 2020. Influence of taphonomy on histological evidence for vertebral pneumaticity in an Upper Cretaceous titanosaur from South America. *Cretaceous Research*, 108: 104337.
- Barco, J.L. 2009. Sistemática e implicaciones filogenéticas y paleobiogeográficas del saurópodo *Galvesaurus herreroi* (Formación Villar del Arzobispo, Galve, España). Unpublished Doctoral Thesis, Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 389 p.
- Báez, R.O. 2007. Principios radiológicos para el diagnóstico de tumores óseos con radiología convencional (revision bibliografica). *Revista Médica de Costa Rica y Centroamerica*, 580: 139-143.
- Bailleul, A.M., O'Connor, J. y Schweitzer, M.H. 2019. Dinosaur paleohistology: review, trends and new avenues of investigation. *PeerJ*, 7,e7764. <https://doi.org/10.7717/peerj.7764>.

- Bakker, R.T. 1972. Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. *Nature*, 238: 81-85.
- Bell, P.R. y Coria, R.A. 2013. Paleopathological Survey of a Population of *Mapusaurus* (Theropoda: Carcharodontosauridae) from the Late Cretaceous Huincul Formation, Argentina. *PLoS ONE*, 8: e63409
- Bellardini, F. y IA. Cerda. 2017. Bone histology sheds light on the nature of the “dermal armor” of the enigmatic sauropod dinosaur *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999. *The Science of Nature*, 104:1-13.
- Berkovitz, B.K., y Shellis, R.P. 2018. The teeth of mammalian vertebrates. Academic Press. 334 p.
- Black, J.D., y Tadros, B.J. 2020. Bone structure: from cortical to calcium. *Orthopaedics and Trauma*, 34(3): 113-119.
- Bonaparte, J. F. 1986. The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. En: K. Padian (ed.), The beginning of the Age of Dinosaurs, pp. 247-258, Cambridge University Press. Cambridge.
- Bonaparte, J.F. y Powell, J.E. 1980. A continental assemblage of tetrapode from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Mémoire de la Société Géologique de France. N.S.*, 139: 19-28.
- Bonaparte, J.F., y Coria, R.A. 1993. A new and huge titanosaur sauropod from the Rio Limay Formation (Albian-Cenomanian) of Neuquen Province, Argentina. *Ameghiniana*, 30: 271-282.
- Britt, B.B. 1997. Postcranial pneumaticity, En P. J. Currie and K. Padian (eds.), The Encyclopedia of Dinosaurs. Academic Press, San Diego. 590-593.
- Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 49-62.
- Bromage, T. G., Goldman, H. M., McFarlin, S. C., Warshaw, J., Boyde, A., y Riggs, C. M. 2003. Circularly polarized light standards for investigations of collagen fiber

- orientation in bone. *The Anatomical Record Part B: The New Anatomist: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 274: 157-168.
- Buikstra, J.E y Ubelaker, D.H. 1994. Standards for data collection for human skeletal remains. *Arkansas Archaeological Survey Research Series* No. 44. 237p.
- Butler, R.J., Yates, A.M, Rauhut, O.W.M y Foth, C. 2013. A pathological tail in basal sauropodomorph dinosaur from South Africa: evidence of traumatic amputation?. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33: 224-228.
- Calvo, J.O. 2007. Anatomy of *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga & Kellner, 2007 (Dinosauria, Titanosauridae) from the Neuquén Group (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 65: 511-526.
- Calvo, J.O. y Bonaparte, J. F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28: 303-310.
- Calvo, J.O. y 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: 333-353.
- Calvo J.O., González-Riga B.J. y Porfiri J. 2007a. A new titanosaur sauropod from Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. – *Arquivos do Museu Nacional, Rio do Janeiro*, 65: 485-504.
- Calvo J.O., Porfiri J. González-Riga B.J. y Kellner A.W.A., 2007b. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur.– *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 79: 529-541.
- Canudo, J. I. 2002: Una mirada de dentista: Los dientes de los dinosaurios saurópodos. *Asociación Paleontológica Aragonesa*, 32: 12-24.
- Carballido, J.L., Rauhut, O.W.M, Pol, D., Salgado, L. 2011. Osteology and phylogeny relationships of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: 605-662.
- Carballido, J.L, Pol, D., Otero, A., Cerda, I.A., Salgado, L., Garrido, A.C., Ramezani, J., Cúneo, N.R., Krause, J.M. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass

- evolution among sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal SocietyB*, 284: 20171219.
- Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., Meunier, F.J. y de Ricqles, A. 1993. Bone and individual aging. En: Hall, B. K. (ed.) Bone. Volume 7: Bone Growth—B. CRC Press, Boca Raton, FL, 245-283.
- Cerda, I.A. 2009. Consideraciones sobre la histogénesis de las costillas cervicales en los dinosaurios saurópodos. *Ameghiniana* 46 (1): 193-198.
- Cerda, I.A. y Powell, J.E. 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55: 389-398.
- Cerda, I.A., García, R.A., Powell, J.E. y Lopez, O. 2015. Morphology, microanatomy, and histology of titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderms from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35: e905791.
- Cerda I, Chinsamy A, Pol D, Apaldetti C, Otero A, Powell J. y Martinez R. 2017. Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs, and the attainment of gigantism. *PLoS One*, 12: e0179707.
- Chen, J., LeBlanc, A.R., Jin, L., Huang, T., y Reisz, R.R. 2018. Tooth development, histology, and enamel microstructure in *Changchunsaurus parvus*: Implications for dental evolution in ornithomimid dinosaurs. *PloS one*, 13: e0205206.
- Chiappe, L.M., Salgado, L. y Coria, R.A. 2001. Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaurs. *Science*, 293: 2444-2446.
- Chinsamy-Turan, A. 2005. *The microstructure of dinosaur bone*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Chinsamy, A. y Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Paleontologia Africana*, 29: 39-44.
- Chinsamy, A., Cerda, I.A. y Powell, J. 2016. Vascularised endosteal bone tissue in armoured sauropod dinosaurs. *Science Report*, 6: 24858.

- Chure, D. J., Britt, B. B., Whitlock, J. A. y Wilson, J. A. 2010. First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition. *Naturwissenschaften*, 97: 379e391.
- Cisneros J.C., Gomes Cabral, U., de Beer, F., Damiani, R. y Costa Fortier, D. 2010. Spondylarthritis in the Triassic. *PLoS ONE*, 5:13425.
- Company, J. 2010. Bone histology of the titanosaur *Lirainosaurus astibiae* (Dinosauria: Sauropoda) from the Latest Cretaceous of Spain. *Naturwissenschaften*, 98:67-78.
- Company, J. 2011. Bone histology of the titanosaur *Lirainosaurus astibiae* (Dinosauria: Sauropoda) from the Latest Cretaceous of Spain. *Naturwissenschaften*, 98: 67-78.
- Coria, R. A., y Chiappe, L. M. 2001. Tooth replacement in a sauropod premaxilla from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 38: 463-466.
- Cubo, J., Woodward, H., Wolff, E. y Horner, J.R. 2015. First Reported Cases of Biomechanically Adaptive Bone Modeling in Non-Avian Dinosaurs. *PLoS ONE*, 10: e0131131.
- Curry, K. A. 1999. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 654-665.
- Curry Rogers, K. y Forster, C. A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature*, 412: 530-534.
- Curry Rogers, K.A. y Erickson, G. 2005. Sauropod histology: Microscopic views on the lives of giants. En: K.M. Curry Rogers y J.A. Wilson (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, pp. 303-326.
- Curry Rogers, K.C., y Wilson, J. 2005. *The sauropods: evolution and paleobiology*. University of California Press, Berkeley, 349 p.
- [Curry Rogers](#), K. y [Kulik](#), Z. 2018. Osteohistology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38: 1-24.
- D'Emic, M.D, Whitlock, J.A., Smith, K.M., Fisher, D.C. y Wilson J.A. 2013. Evolution of high tooth replacement rates in Sauropod Dinosaurs. *Plos One*, 8(7): e69235.

- De Souza Barbosa, F.H., da Costa, P.V.L.G., Bergqvist, L.P., Rothschild, B.M., 2016. Multiple neoplasms in a single sauropod dinosaur from the Upper Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 62: 13-17.
- De Souza Barbosa, F. H., da Costa Ribeiro, I., da Costa, P. V. L. G., y Bergqvist, L. P. 2018. Vertebral lesions in a titanosaurian dinosaur from the Lower-Upper Cretaceous of Brazil. *Geobios*, 51: 385-389.
- Del Corro, G.D. 1974. Un nuevo saurópodo del Cretácico Superior *Chubutisaurus insignis* gen. et sp. nov. del Cretácico Superior (Chubutiano), Chubut, Argentina. *Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 229-240.
- Diez Diaz, V., Garcia, G., Pereda-Suberbiola, X., Jentgen-Ceschino, B., Stein, K., Godefroit, P., & Valentin, X. 2018. The titanosaurian dinosaur *Atsinganosaurus velauciensis* (Sauropoda) from the Upper Cretaceous of southern France: new material, phylogenetic affinities, and palaeobiogeographical implications. *Cretaceous Research*, 91: 429-456.
- Dodson P. y Currie PJ. 1990. Neoceratopsia. In: Weishampel DB, Dodson P, Osmo'lska H, editors. *The Dinosauria*, First Edition. Berkeley: University of California Press. 593-618.
- Enlow, D.H. y Brown, S.O. 1956. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I. *Texas J. Sci.* 8: 403-443.
- Enlow, D.H. y Brown, S.O. 1957a. A comparative histological study of fossil an recent bones. Part II. *Texas J. Sci.* 9:185-214.
- Enlow, D.H. y Browb, S.O. 1957b. A comparative histological study of fossil and recent bone tissue. Part III. *Texas Journal of Science*, 10: 187-230.
- Erickson, G.M. 1996a. Incremental lines of von Ebner in dinosaurs and the assessment of tooth replacement rates using growth line counts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93: 14623-14627.
- Erickson, G.M. 1996b. Daily deposition of dentine in juvenile Alligator and assessment of tooth replacement rates using incremental line counts. *Journal of Morphology*, 228: 189-194.

- Farke, A.A. 2014. Evaluating combat in ornithischian dinosaurs. *Journal of Zoology*, 292: 242-249.
- Farke, A.A. y O'Connor, P.M. 2007. Pathology in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 180-184.
- Farke, A.A., Wolff, E.D.S. y Tanke, D.H. 2009. Evidence of combat in Triceratops. *PLoS ONE*, 4:4252.
- Fawcett, D.W. 1998. Tratado de Histología Bloom-Fawcett. 12 ma edición. Editorial Interamericana McGraw-Hill, Madrid, 1044 p.
- Filippi, L.S., y Garrido, A.C. 2008. *Pitekunsaurus macayai* gen. et sp. nov., nuevo titanosaurio (Saurischia, Sauropoda) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana*, 45: 575-590.
- Filippi, L.S., Canudo, J.I., Salgado, J.L., Garrido, A., García, R., Cerda, I. y Otero, A. 2011. A new sauropod titanosaur from the Plottier Formation (Upper Cretaceous) of Patagonia (Argentina). *Geologica Acta: an international earth science journal*, 9: 1-12.
- Filippi, L.S., Martinelli, A.G., y Garrido, A.C. 2013. Registro de un dinosaurio Aeolosaurini (Sauropoda, Titanosauria) en el Cretácico Superior (Formación Plottier) del Norte de la Provincia de Neuquén, Argentina, y comentarios sobre los Aeolosaurini sudamericanos. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 16: e156.
- Ferraris, G.M.E. y Muñoz, A.C. Histología y embriología bucodental. 2 ed. Madrid, Editorial Médica Panamericana, 2002.
- Foth, C., Evers, S., Pabst, Mateus, O., Flisch, M.P. y Rauhut, O.W.M. 2015. New insights into the lifestyle of Allosaurus (Dinosauria: Theropoda) based on another specimen with multiple pathologies. *PeerJ*, 3:e940.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L., y de Ricqlès, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: Carter J.G. (ed.) Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends, Vol. 1, Van Nostrand Reinhold, New York, p. 471-530.

- Franco-Rosas, A. C., Salgado, L., Rosas, C. F., y Carvalho, I.S. 2004. Nuevos materiales de titanosaurios (Sauropoda) en el Cretácico superior de Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7: 329-336.
- Gaengler, P. 2000. Evolution of tooth attachment in lower vertebrate to tetrapods. In M. F. Teaford, M. M. Smith, y W. J. Ferguson (Eds.), *Development, function and evolution of teeth* Cambridge: Cambridge University Press, 173e185 p.
- Gallina, P.A. 2011. Notes on the axial skeleton of the titanosaur *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria-Sauropoda). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83: 235-245.
- Gallina, P.A., 2012. Histología ósea del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria; Sauropoda) del Cretácico Superior de Patagonia. *Ameghiniana*, 49: 289-302.
- Gallina, P.A. y Apesteguía, S. 2015. Postcranial anatomy of *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda, Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35: e924957.
- García, R.A., y Cerda, I.A. 2010a. Dentition and histology in titanosaurian dinosaur embryos from Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Palaeontology*, 53: 335-346.
- García, R.A. y Cerda, I.A. 2010b. Dentición de titanosaurios (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina: morfología, inserción y reemplazo. *Asociacion Paleontologica Argentina. Ameghiniana*, 47: 45-60.
- García, R. y Zurriaguz, V. 2016. Histology of teeth and tooth attachment in titanosaurs (Dinosauria; Sauropoda). *Cretaceous Research*, 57: 248-256.
- García, R.A., Cerda, I.A., Heller, M., Rothschild, B.M. y Zurriaguz, V., 2017. The first evidence of osteomyelitis in a sauropod dinosaur. *Lethaia*, 50: 227e236.
- Geneser, F. 2006. Histología sobre bases moleculares. Médica Panamericana, Buenos Aires, 814p.
- Giménez, O., Salgado, L. y Cerda, I. 2008. Osteohistología de la viga supraneural del sacro del tiranosaurio *Epachthosaurus sciuttoi* (Cretácico tardío del Chubut). *Naturalia Patagónica*, 4:111-117.

- Gili, M.A., Enz, N., Solís Arce, P.E., Arce, M.R., Lezcano, B. y Valdovinos, Z. *Revista Facultad de Odontología*, 5: 19-24.
- Gonzalez, R., Gallina, P.A., Cerda, I.A., 2017. Multiple paleopathologies in the dinosaur *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 79: 159-170.
- González, R., Cerda, I. A., Filippi, L. S., y Salgado, L. 2020. Early growth dynamics of titanosaur sauropods inferred from bone histology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 537: 109404.
- Greenspan, A. 1993. Benign bone-forming lesions: osteoma, osteoid osteoma, and osteoblastoma. *Skeletal Radiology*, 22: 485-500.
- Hall, B.K. 2005. Bone and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology. Elsevier Academic Press, London, 792 p.
- Hanna, R. 2002. Multiple Injury and Infection in a Sub-Adult Theropod Dinosaur *Allosaurus fragilis* with Comparisons to Allosaur Pathology in the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry Collection. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 22: 76-90.
- Harris, J. D., y Dodson, P. 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49(2).
- Hechenleitner, E. M., Fiorelli, L. E., Martinelli, A. G., y Grellet-Tinner, G. 2018. Titanosaur dinosaurs from the Upper Cretaceous of La Rioja province, NW Argentina. *Cretaceous Research*, 85: 42-59.
- Hieronymus, T.L. 2002. Microanatomical correlates of muscle attachment and their implications for muscular reconstruction. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 1243-1243.
- Horner, J.R., de Ricqlès, A., y Padian, K. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maisaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20:115-129.
- Huchzermeyer, F.W. 2003. Crocodiles: biology, husbandry and diseases. CABI Publishing, Oxon UK, 337p.

- Huene, F. 1932. Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Palaeontologie (ser. 1)*, 4: 1-361.
- Ikejiri, T. 2012. Histology-based morphology of the neurocentral synchondrosis in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *The Anatomical Record*, 295: 18-31.
- Irmis, R.B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 350-361.
- Janensch, W. 1914. Übersicht über der Wirbeltierfauna der Tendaguru-Schichten nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. *Archiv für Biontologie*, 3: 81-110
- Janensch, W. 1929. Die Wirbelsäule der Gattung Dicraeosaurus. *Palaeontographica*, 2: 35-133.
- Jentgen-Ceschino, B., Stein, K., y Fischer, V. 2020. Case study of radial fibrolamellar bone tissues in the outer cortex of basal sauropods. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375: 20190143.
- Klein, N. y Sander, P.M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 34: 247-263.
- Klein, N., Sander, P.M. y Suteethorn, V. 2009. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur *Phuwiangosaurus sirindhornae*. *Geological Society of London, Special Publications*, 315: 217-228.
- Klein, N., P.M. Sander, K. Stein, J. Le Loeuff, J. L. Carballido y E. Buffetaut. 2012a. Modified laminar bone in *Ampelosaurus atacis* and other titanosaurs (Sauropoda): implications for life history and physiology. *PLoS ONE*, 7:e36907.
- Klein, N., Christian, A. y Sander, P.M. 2012b. Histology shows that elongated neck ribs in sauropod dinosaurs are ossified tendons. *Biology Letters*, 8: 1032-1035.
- Koenigswald, W.V. 1980. Schmelzmuster und Morphologie in Molaren der Arvicolidae (Rodentia).- Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft, 539: 1-129.

- Koenigswald, W.V. y Clemens, W.A. 1992. Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. *Scanning Microscopy*, 6: 195-218.
- Konietzko-Meier, D., y Sander, P.M. 2013. Long bone histology of *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli) from the Late Triassic of Krasiejów (Poland) and its paleobiological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33: 1003-1018.
- Lacovara, K. J., M. C. Lamanna, L. M. Ibiricu, J. C. Poole, E. R. Schroeter, P. V. Ullmann, K. K. Voegelé, Z. M. Boles, A. M. Carter, E. K. Fowler, V. M. Egerton, A. E. Moyer, C. L. Coughenour, J. P. Schein, J. D. Harris, R. D. Martínez, y F. E. Novas. 2014. A gigantic, exceptionally complete titanosaurian sauropod dinosaur from southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports* 4:srep06196.
- Lamberts, M., Bertozzo, F. y Sander, P.M. 2018. Bone histological correlates for air sacs and their implications for understanding the origin of the dinosaurian respiratory system. *Biology Letters*, 14(1), 20170514
- Lamm, E.T. 2007. Paleohistology Widens the Field of View in Paleontology. *Microscopy Society of America*, 13 (2): 50-51.
- LeBlanc, A.R., Brink, K.S., Cullen, T.M., y Reisz, R.R. 2017. Evolutionary implications of tooth attachment versus tooth implantation: A case study using dinosaur, crocodilian, and mammal teeth. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37: e1354006.
- Lydekker, R. 1893. Contributions to the study of the fossil vertebrates of Argentina. I, the dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata. Paleontología*, 2: 1-14.
- Mannion, P.D. y Calvo, J.O. 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. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: 155-181.
- Mannion, P.D. y Otero, A. 2012. A reappraisal of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Argyrosaurus superbus*, with a description of a new titanosaur genus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 614-638.

- Martinelli, A. y Forasepi, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista de Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 6: 257-305.
- Martinelli, A.G., Teixeira, V.P.A., Marinho, T.S., Fonseca, P.H.M., Cavellani, C.L., Araujo, A.J.G., Ribeiro, L.C.B. y Ferraz, M.L.F. 2014. Fused mid-caudal vertebrae in the titanosaur Uberabatitan ribeiroi from the Late Cretaceous of Brazil and other bone lesions. *Lethaia*, 4: 456-462.
- Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y 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. *Journal of vertebrate Paleontology*, 24: 107-120.
- McWhinney, L.A., Rothschild, B.M. y Carpenter, K. 2001. Post- traumatic chronic osteomyelitis in *Stegosaurus* dermal spikes. En Carpenter, K. (ed). The Armoured Dinosaurs, Indiana University, Bloomington 141-156.
- McIntosh, J.S. 1990. "Sauropoda;". En: *The Dinosauria*, Editores: Weishampel, D. B., Dodson, P. y Osmolska, H. . Berkeley: University of California Press. p. 345-401
- Miller, T.T. 2008. Bone tumors and tumorlike conditions: analysis with conventional radiography. *Radiology*, 246: 662-674.
- Mitchell, J., Sander, P.M., y Stein, K. 2017. Can secondary osteons be used as ontogenetic indicators in sauropods? Extending the histological ontogenetic stages into senescence. *Paleobiology*, 43: 321-342.
- Moodie, R.L. 1923. Paleopathology and introduction to the study of ancient evidence of diseases. Urbana: University of Illinois, 576p.
- Norman, D.B 2004. Basal Iguanodontia. In: Weishampel DB, Dodson P, Osmo'lska H, editors. The Dinosauria, Second Edition. Berkeley: University of California Press. 413-437.
- Ortner, D.J. 2003. Identification of pathological conditions in human skeletal remains. Elsevier, 2nd edition. Academic Press, San Diego, p. 406-410.

- Ornter, D.J. y Putschar, W.G.J. 1981. Identification of pathological conditions in human skeletal remains. Smithsonian Contributions to Anthropology No. 28. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Otero, A. 2010. The appendicular skeleton of Neuquensaurus, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55: 399-426.
- Otero, A. y Salgado, L. 2015. El registro de Sauropodomorpha (Dinosauria) de la Argentina. En: M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) Reptiles Extintos - Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15: 69-89.
- Padian, K. 2011. Vertebrate paleohistology then and now: a retrospective in the light of the contributions of Armand de Ricqlès. *Comptes Rendus Palevol*, p. 303-309.
- Pales, L. 1930. Paléopathologie et pathologie comparative. Masson, Paris, 352 p.
- Pérez, M., Verde, T. y Unzueta, A. 2003. Lesiones radiográficas y participación de factores individuales en la espondilosis deformante y la esclerosis vertebral en perros. *AVEPA*, 23:18-24.
- Petersen, K., Isakson, J.I. y Madsen, J.H. Jr. 1972. Preliminary study of palopathologies in the Cleveland-Lloyd dinosaur collection. *Utah Academic Science Proceedings*, 49: 44-47.
- Pol, D., Garrido, A., y Cerda, I.A. 2011. A new sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the origin and evolution of the sauropod-type sacrum. *PLoS One*, 6: e14572.
- Powell, J.E. 1986. Revisión de los titanosáuridos de América del Sur. San Miguel de Tucumán, Argentina, Universidad Nacional de Tucumán, PhD Thesis, 340 p.
- Powell, J.E. 1987. The Late Cretaceous fauna from Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part. VI. The titanosaurids. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, 3:147-153.
- Powell, J. 1992. "Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda, Titanosauridae) del Cretácico Superior del noroeste Argentino;". En: *Los Dinosaurios y su Entorno Biotico*, Editores: Sanz, J.L. y Buscalioni, A.D. 166-230. Cuenca: Instituto Juan de Valdes.

- Powell, J.E. 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum*, 111: 1-173.
- Puchalt Fortea, J. 2001. Breve historia de la paleopatología. *Archivo de prehistoria Levantina*, 24: 363-373.
- Ramírez-Velasco, A.A. Morales-Salinas, E. Hernández-Rivera, R. Tanke D.H. 2017. Spinal and rib osteopathy in *Huehuecanauhtlus tiquichensis* (Ornithopoda: Hadrosauroidea) from the Late Cretaceous in Mexico. *Historical Biology*, 29: 208-222.
- Raith, M.M., Raase, P. Reinhardt, J. Guía para la microscopía de minerales en lámina delgada (Traducción al Español, Pedro Oyhançabal). 2012. e-Book ISBN 978-3-00-040623-2 (PDF) 126 p.
- Reid, R.E.H. 1981. Lamellar-zonal bone with zones and annuli in the pelvis of a sauropod dinosaur. *Nature*, 292: 49-51.
- Reid, R.E.H. 1985. On supposed Haversian bone from the Hadrosaur *Anatosaurus* and the nature of compact bone in Dinosaurs. *Journal of Paleontology*, 59:140-148.
- Reid, R.E.H. 1987. Bone and dinosaurian “endotermcy”. *Modern Geology*, 11: 133-154.
- Reid, R.E.H. 1990. Zonal “growth rings” in dinosaurs. *Modern Geology*. 15: 19-48.
- Reid, R.E.H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general. Part I: introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geology Studies*, 41: 25-72.
- Reid, R.E.H. 1997a. A short history of dinosaurian osteocytes. *Palaeontologia Africana* 34: 59-61.
- Reid, R.E.H. 1997b. Histology of bones and teeth. En: P.J. Currie y K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, pp. 329-339. J. Morph. 166:275-288.
- Reid, R.E.H. 1997c. How dinosaur grew. En: J.O. Farlow y M.K. Brett-Surman (eds.), *The Complete Dinosaur*, Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis, pp. 307-316.

- Resnick, D. 2002. *Diagnosis of Bone and Joint Disorders*, Volume 2. Saunders, Michigan. 4944 p.
- Rich, T.H., VickersRich, P., Gimenez, O., Cuneo, R., Puerta, P., & Vacca, R. 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *National Science Museum Monographs*, 15: 61-84.
- Ricqlès, A. 1968. Quelques observations paléohistologiques sur le dinosaurien sauropode *Bothriospondylus*. *Annals of the University of Madagascar*, 6: 157- 209.
- Ricqlès, A. 1980. Tissue structure of the dinosaur bone: functional significance and possible relation to dinosaur physiology. En: R.D.K. Thomas y E.C. Olson (eds.), *A cool look of the warm-blooded dinosaurs*. Westview press, Boulder, p. 103-139.
- Ricqlès, A. 1983. Cyclical growth in the long limbs bone of a sauropod dinosaur. *Acta Palaentologica Polonica* 28: 225-232.
- Ricqlès, A. F. J. Meunier, J. Castanet, y H. Francillon-Viellot. 1991. Comparative microstructure of bone, pp. 1-77. en B. K. Hall (ed.), *Bone. Bone matrix and bone specific products*. Volume 3. CRC Press Incorporated, Boca Raton.
- Rimblot Baly, F., de Ricqlès, A. y Z Ylberberg, L. 1995. Analyse paléohistologique d'une série de croissance partielle chez *Lapparentosaurus madagascariensis* (Jurassique moyen): essay sur la dynamique de croissance d'un dinosaure sauropode. *Annales de Paléontologie (Invert-Vert)* 81: 49-86.
- Roberts, C. A. 2019. Infectious disease: Introduction, periostosis, periostitis, osteomyelitis, and septic arthritis. In *Ortner's identification of pathological conditions in human skeletal remains*. Academic Press. p. 285-319.
- Rodríguez, A. 2012. Valoración radiológica de imágenes líticas óseas. *Pediatría Integral*, 16: 565-573.
- Ross, M.H. y Pawlina, W. 2007. *Histología: Texto y Atlas*. Ed. Médica Panamericana. 960p.
- Rothschild, B.M. 1987. Decompression syndrome in fossil marine turtles. *Annals of the Carnegie Museum*, 56: 253-358.

- Rothschild, B.M. 1990. Radiologic assessment of osteoarthritis in dinosaurs. *Annals of Carnegie Museum*, 59: 295-301.
- Rothschild, B.M. y Berman, D.S. 1991. Fusion of caudal vertebrae in Late Jurassic sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11: 29-36.
- Rothschild, B.M. y Tanke, D.H. 1992. Paleopathology of vertebrates: insights to lifestyle and health in the geological record. *Geoscience Canada*, 19: 73-82.
- Rothschild, B.M. y Panza, R.K. 2005. Epidemiologic assessment of trauma independent skeletal pathology in non-passerine birds from museum collections. *Avian Pathology*, 34: 341-347.
- Rothschild, B.M. y Martin, L.D. 2006. Skeletal impact of disease. Boletín 33. New Mexico Museum of Natural History and Science. Albuquerque. 226p.
- Rothschild, B.M. y Ruhli, F.R. 2007. Comparative Frequency of Osseous Macroscopic Pathology and First Report of Gout in Captive and Wild-caught Ratites. *Journal of Veterinary Medicine Series A.*, 54: 265-269.
- Rothschild, B.M., Witzke, B.J. y HersHKovitz, I. 1999. Metastatic cancer in the Jurassic. *The Lancet* 354- 398.
- Rothschild, B.M., Tanke, D.H., Helbling, M., y Martin, L.D. 2003. Epidemiologic study of tumors in dinosaurs. *Naturwissenschaften*, 90: 495-500.
- Saif, Y.M. 2008. Diseases of poultry. 12th ed. Blackwell Publishing, Ames Iowa, U.S.A., 1352 p.
- 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. 2003. Considerations on the bony plates assigned to titanosaurs (Dinosauria, Sauropoda). *Ameghiniana*, 40: 441-456.
- Salgado, L., y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltosaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 37: 259-264.

- Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 2007. Sauropodomorpha. En: Gasparini Z, Salgado L, Coria R, editors. Patagonian mesozoic reptiles. Bloomington, IN: Indiana University Press. p. 167-188.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 1993. El género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 30: 119-128.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods I. Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34: 3-32.
- Salgado, L., García, R., y Daza, J. 2006. Consideraciones sobre las láminas neurales de los dinosaurios saurópodos y su significado morfofuncional. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 8: 69-79.
- Salgado, L., Gallina, P.A., y Paulina Carabajal, A. 2015. Redescription of Bonatitan reigi (Sauropoda: Titanosauria), from the Campanian–Maastrichtian of the Río Negro Province (Argentina). *Historical Biology*, 27: 525-548.
- Samour, J. 2000. Avian medicine. Mosby, London, 156p.
- Sander, P.M. 1999. The microstructure of reptilian tooth enamel: terminology, function, and phylogeny. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Palaontologie*, 38: 1-103.
- Sander, P. M. 2000. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology*, 26:466-488.
- Sander, P.M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., TGee, Griebeler, E.M., Gunga, H.C., Hummel, J., Mallison, H., Perry, S.F., Preuschoft, H., Rauhut, O.W.M., Remes, K., Tütken, T., Wings, O. y Witzel, U. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews*, 86: 117-155.
- Sander, P. M., y C. Tückmantel. 2003. Bone lamina thickness, bone apposition rates, and age estimates in sauropod humeri and femora. *Paläontologische Zeitschrift*, 77: 161-172.
- Sander, P.M., Klein, N., Buffetut, E., Cuny, G., Suteethorn, V. y Loeuff, J.L. 2004. Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid body size acceleration. *Organism, Diversity & Evolution*, 4: 165-173.

- Sander, P. M., y Clauss, M. 2008. Sauropod gigantism. *Science*, 322: 200-201.
- Sander, P.M., M. Ateus, O., L. Aven, T. y K. Notschke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, 441, 739-741.
- Schwarz, D., Ikejiri, T., Breithaupt, B. H., Sander, M. P. y Klein, N. 2007. A nearly complete skeleton of an early juvenile diplodocid (Dinosauria: Sauropoda) from the Lower Morrison Formation (Late Jurassic) of north central Wyoming and its implications for early ontogeny and pneumaticity in sauropods. *Historical Biology*, 19: 225-253.
- Schwarz, D., Kosch, J. C., Fritsch, G., y Hildebrandt, T. 2015. Dentition and tooth replacement of *Dicraeosaurus hansemani* (Dinosauria, Sauropoda, Diplodocoidea) from the Tendaguru Formation of Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35: e1008134.
- Saegusa, H., y Tomida, Y. 2011. Titanosauriform teeth from the Cretaceous of Japan. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83: 247-265.
- Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23: 565-587.
- Stein, K., Csiki, Z., Rogers, K.C., Weishampel, D.B., Redelstorff, R., Carballido, J.L. y Sander, P.M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107: 9258-9263.
- Tanke, D.H. y Currie, P.J. 2000. Head-biting in theropods: paleopathological evidence. En: Perez-Moreno, B.P., Holtz, Jr., T., Sanz, J.L. y Moratalla, J. (eds.). Aspects of theropod paleobiology. *GAIA*, 15: 167-184.
- Tanke, D.H. y Farke, A.A. 2006. Bone resorption, bone lesions, and extracranial fenestrae in ceratopsid dinosaurs: a preliminary assessment. En: K. Carpenter (Ed.), *Horns and beaks: ceratopsian and ornithomimid dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, p. 319-347.
- Tanke, D.H. y Rothschild, B.M. 1997. Paleopathology. En: Philip J. Currie y Thibaut, J., Gotschlich, E., Mansill, M., Campillo, C. y Vargas, L. 2005. *Clinical-*

- Radiographic diagnosis of hip dysplasia in German Shepherd Dogs from Valdivia City, Chile. *Revista Científica de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad del Zulia*, 15: 125-133.
- Ten Cate, AR. 1994. Histología oral. Histología oral: desarrollo, estructura y función. 2ª ed. Argentina: Editorial Médica Panamericana, 536p.
- Tidwel, V., y Carpenter, K. 2003. Braincase of an early Cretaceous titanosauriform sauropod from Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 176-180.
- Thrall, D.E. 2013. Manual de diagnóstico radiológico veterinario. Elsevier, España, 758p.
- Tschopp, E., Wings, O., Frauenfelder, T., y Rothschild, B.M. 2016. Pathological phalanges in a camarasaurid sauropod dinosaur and implications on behaviour. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61: 125-134.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 349: 365-390.
- Upchurch, P. 1998. The Phylogenetic Relationships of Sauropod Dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124: 43-103.
- Upchurch, P., Barrett, P. M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: The Dinosauria (D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska Eds.). University of California Press, Berkeley, p. 259-322.
- Waldron, T. 2009. Paleopathology. Cambridge University, New York, 279 p.
- Wang, X. y Rothschild, B.M. 1990. Bilateral osteochondroma on distal radius in *Hesperocyon* (Canidae, Carnivora). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10: 47.
- Waskow, K. y Sander, P.M. 2014. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus* sp. (Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34: 852-869.
- Wilson, J.A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 639-653.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136: 215-275.

- Wilson, J.A. 2005. Integrating ichnofossil and body fossil records to estimate locomotor posture and spatiotemporal distribution of early sauropod dinosaurs: a stratocladistic approach. *Paleobiology*, 31: 400-423.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 5: i-vi, 1-68; supplement to *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 1-68.
- Witzmann, F. Hampe, O. Rothschild, B.M. Joger, U. Kosma, R. Schwarz, D. Asbach P. 2016. Subchondral cysts at synovial vertebral joints as analogies of Schmorl's nodes in a sauropod dinosaur from Niger. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36: p. e1080719.
- Wolff, E.D.S. y Varricchio, D.J. 2005. Zoological paleopathology and the case of the tyrannosaur jaw: integrating phylogeny and the study of ancient disease. Society of Vertebrate Paleontology Annual Meeting (Mesa), Abstracts and Papers. 131p.
- Wolff, S.S.W., Horner J.R. y Varricchio D.J. 2009. Common avian infection plagued the tyrant dinosaurs. *PLoS ONE*, 4:e7288.
- Woodward, H.N. 2005. Bone histology of the sauropod dinosaur *Alamosaurus sanjuanensis* from the Javelina Formation, Big Bend National Park, Texas. Tesis de Maestría, Texas Tech University, Lubbock, (inérita), 235p.
- Woodward, H.N y Lehman, T.M. 2009. Bone histology and microanatomy of *Alamosaurus sanjuanensis* (Sauropoda: Titanosauria) from the Maastrichtian of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 807-821.
- Woodruff, D.C., Fowler, D.W. y J.R. Horner. 2017. A new multi-faceted framework for deciphering diplodocid ontogeny. *Palaeontologia Electronica* 20.3.43A: 1-53.
- Xing, L., Rothschild, B.M., Ran, H., Miyashita, T., Persons, I.V., Sekiya, W.S., Zhang, T., Wang, J. y Dong T.Z. 2015. Vertebral fusion in two Early Jurassic sauropodomorph dinosaurs from the Lufeng Formation of Yunnan, China. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60: 643-649.
- Yates, A.M. 2007. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus Haughton* (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology*, 77: 9-55.

Yates, A.M., Bonnan, M.F., Neveling, J., Chinsamy, A., y Blackbeard, M.G. 2010. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 787-794.

ANEXOS

ANEXO 1: MEDICIONES REALIZADAS SOBRE HUESOS APENDICULARES

Tabla 1. Longitud y circunferencia medida a mitad de la diáfisis (CMD) de huesos apendiculares de Titanosauriformes. El asterisco indica que el elemento óseo está incompleto

	Nº de colección	Elemento	Longitud (cm)	CMD (cm)
<i>Andesaurus delgadoi</i>	MUC Pv 132	Fémur*	155	-
<i>Aeolosaurus sp</i>	MPCA Pv 27176	Húmero*	90	37
	MPCA Pv 27177	Fémur	135	48
<i>Bonatitan reigi</i>	MACN- Pv 821	Húmero	43	23
	MACN- Pv 1061	Fémur	45	18
	MACN- Pv 821	Fémur	36	15,5
<i>Bonitasaura salgadoi</i>	MPCA 460-3	Húmero	-	-
	MPCA 460-5	Ulna	-	-
	MPCA 460-6	Metacarpiano	30,9	-
<i>Chubutisaurus insignis</i>	MPEF-PV 1129/K1-K3	Fémur	168	-
	CHMO-565	Tibia*	-	
<i>Elaltitan lilloi</i>	PVL 4628	Húmero	134	62
<i>Epachthosaurus sciuttoi</i>	UNPSJB Pv 920/E2	Fémur	109,5	50
	UNPSJB Pv 920	Húmero	88,5	40,8
	UNPSJB Pv 920	Fémur	-	
<i>Muyelensaurus pecheni</i>	MRS Pv 70	Húmero	79	25
	MRS Pv 352	Húmero	99,5	33,5
	MRS Pv 89	Fémur	80	27
	MRS Pv 429	Fémur	53	31
<i>Narambuenatitan palomoi</i>	MAU Pv 425/12	Húmero	92	-
<i>Neuquensaurus australis</i>	MCS Pv 5/25	Tibia	44,5	-
	MCS Pv 5/28	Fémur	85	-
	MCS Pv 5/27	Fémur	83	-
	MCS Pv 5/26	Fíbula	44,5	-
“ <i>Neuquensaurus robustus</i> ”	MCS Pv 8	Húmero	41	-
	MCS Pv 9	Fémur	81	-
	MCS Pv 6	Tibia	45	-
<i>Pellegrinisaurus powelli</i>	MPCAPv- 1500	Fémur	88	56
<i>Petrobrasaurus puestohernandezi</i>	MAU-Pv- 449/9	Tibia		-
<i>Pitekunsaurus macayai</i>	MAU-Pv-446/1	Fémur	81*	-
<i>Rinconsaurus caudamirus</i>	MRS-Pv 49	Fémur	102	-
	MRS-Pv 92	Fémur	98	37,5
	MRS-Pv 47	Húmero	77,5	-
<i>Rocasaurus muniozi</i>	MPCA 46/6	Fémur	94	34
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017/63	Húmero	54	34,2
	PVL 4017/69	Húmero	49	27,2
	PVL 4017/70	Húmero	35,5	21,5
	PVL 4017/82	Fémur*	39	-

ANEXO 2: RESULTADOS DE LAS MEDICIONES REALIZADAS SOBRE LA MUESTRA DE DIENTES AISLADOS DEL MPCA

Tabla 1. Mediciones realizadas sobre la dentina y el esmalte de dientes indeterminados de Titanosauria y Titanosauriformes basales. N°LV: Número de líneas de Von Ebner; DMILVE: distancia mínima entre líneas de Von Ebner; DMALVE: distancia máxima entre líneas de Von Ebner; E mínimo: espesor mínimo de la capa de dentina; NO: no observado.

Especímenes	Dentina			Esmalte	
	N° LVE	DMILVE (µm) –DMALVE (µm)	Espesor mínimo y máximo (mm)	Espesor mínimo y máximo (mm)	N° de estriaciones de Retzius
MPCA-Ph 1	30	18-39	3-5	0,51-0,80	5
MPCA-Ph 2	49	13-37	5-5,5	0,52-0,60	31
MPCA-Ph 3	31	12-39	2-2,6	0,1-0,32	3
MPCA-Ph 4	NO	NO	1,2-1,8	0,90-0,95	18
MPCA-Ph 5	32	16-30	2,0-2,5	0,15-0,25	NO
MPCA-Ph 6	Al menos 11	32-83	1,8-2,3	0,30-0,45	12
MPCA-Ph 7	20	25-63	1-1,3	0,10-15	NO
MPCA-Ph7 b	19	42-61	1,4-1,6	0,20	4
MPCA-Ph 8	NO	21-29	1,55-2	0,35-0,45	37
MPCA-Ph 9	32	31-67	2,2-2,6	0,10- 0,81	NO
MPCA-Ph 10	24	32-41	0,5-2,3	0,20-0,32	15
MPCA-Ph 11	NO	NO	1,2-1,5	0,17-0,23	Al menos 6
MPCA-Ph 12	44	21-36	1,41-2,25	0,076-0,10	8
MPCA-Ph 13	25	32-65	1,35-1,40	0,029-0,040	2
MPCA-Ph 14	NO	NO	1,15-1,70	0,11-0,14	19
MPCA-Ph 15	53	13-28	NO	0,14-0,29	17
MPCA-Ph 16	58	48-81	2-4	0,3-0,8	28
MPCA-Ph 17	59	12-25	2,4-3, 05	0,32-0,40	21
MPCA-Ph 18	Al menos 46	NO	1-1,20	0,14-0,67	39
MPCA-Ph 19	34	16-27	1,03-2,007	0,15-0,35	32

MPCA-Ph 20	55	18-27	NO	0,17-0,20	15
MPCA-Ph 1	NO	NO	1,5 - 1,8	0,12-0,17	Al menos 3
MPCA-Ph 2	NO	NO	1,77 - 1,90	0,13-0,21	Al menos 11
MPCA-Ph 3	5	NO	1,84 - 2,19	0,16-0,32	14
MPCA-Ph 4	72	31-55	1,29-1,82	0,17-0,26	22
MPCA-Ph 5	23	46-70	1,03-1,23	1,10-0,13	NO
MPCA-Ph 6	NO	NO	1,36-1,58	0,055-0,15	NO
MPCA-Ph 7	27	22-31	1,46-1,69	0,17-0,24	Al menos 6
MPCA Ph 21	4	NO	2,2-2,45	0,023-0,062	NO
MPCA Ph 22	52	NO	2- 4,4	0,032-0,049	13
MPCA Ph 23	NO	NO	2,2-2,59	0,050-0,10	Al menos 3
MPCA Ph 24	12	NO	2,05-2,70	0,021-0,036	7
MPCA Ph 25	15	NO	1,37-3,03	0,050-0,13	NO
MPCA-Ph 35	32	24-33	1,55-1,91	0,25-0,28	NO
MEF 3212	Al menos 20	13-27	1,27-1,98	0,17-0,30	Al menos 12
MEF 3062	25	21-28	0,46-0,66	0,23-0,27	16

Tabla 2. Cálculo de promedio de la distancia mínima y máxima entre líneas de Von Ebner en micras. DMILVE: distancia mínima entre líneas de Von Ebner; DMALVE: distancia máxima entre líneas de Von Ebner.

Diente	DMILVE (μm)	DMALVE (μm)
MPCA-Ph 1	18	39
MPCA-Ph 2	13	37
MPCA-Ph 3	12	39
MPCA-Ph 5	16	30
MPCA-Ph 6	32	83
MPCA-Ph 7	25	63
MPCA-Ph 8	42	61
MPCA-Ph 8	21	29
MPCA-Ph 9	31	67
MPCA-Ph 10	32	41
MPCA-Ph 12	21	36
MPCA-Ph 13	32	65
MPCA-Ph 15	13	28
MPCA-Ph 16	48	81
MPCA-Ph 17	12	25
MPCA-Ph 18	13	27
MPCA-Ph 19	16	27
MPCA-Ph 20	18	27
MPCA-Ph 4	31	55
MPCA-Ph 5	46	70
MPCA-Ph 7	22	31
MPCA-Ph 35	24	33
MPCA-Ph 37	21	28
Promedio	24,30	44,43

ANEXO 3: VARIACIÓN DE LOS PARÁMETROS HISTOLÓGICOS

Tabla 1. Comparación de los diferentes parámetros histológicos entre los taxones estudiados en esta disertación. Abreviaturas de la información expuesta en las columnas: MdC.: marcas de crecimiento; CCE: capa circunferencial externa; TP vs TS: tejido primario versus tejido secundario; EHO: estadio histológico ontogenético de Klein y Sander (2008); ER: estado de remodelado. Abreviaturas de la información expuesta dentro de cada celda: A: ausente; P: presente; NO: no observado; TS: tejido secundario; TP: tejido primario.

Taxón	Nº colección	Elemento	Matriz ósea	Vascularización	MdC	CCE	Fibras de Sharpey	TP vs TS	HOS	ER	Remodelación secundaria
<i>Aeolosaurus</i> sp.	MPCA Pv 27176	Húmero	Entretejida	Baja	A	A	P	TS>TP	11,5	8	Alta
	MPCA Pv 27177	Fémur	Entretejida	Baja	A	A	A	TS>TP	11,5/12	7	Alta
<i>Andesaurus delagadoi</i>	MUC Pv 132	Fémur	Entretejida	Alta	A	A	P	TP>TS	9	3	Bajo
<i>Bonatitan reigi</i>	MACN-Pv 821	Húmero	Entretejida	Alta	P	A	A	TP>TS	6	0	Muy baja
	MACN-Pv 821	Fémur	Entretejida	Alta	A	A	P	TP>TS	6	0	Muy baja
	MACN-Pv 1061	Fémur	Entretejida	Alta	A	A	P	TP>TS	6	0	Muy baja
<i>Chubutisaurus insignis</i>	MPEF-Pv 1129	Fémur	Entretejida/ Pseudolamelar	Baja	P	P	P	TH>TP	12	8	Alto
	MACN 1822	Tibia	Entretejida	Baja	A	A	A	TS>TP	12	6	Alto
<i>Elaltitan lilloi</i>	H4628	Húmero	Entretejida	Baja	P	A	P	TS>TP	E9,5	5	Alta
<i>Epachthosaurus sciuttoi</i>	UNPSJB Pv 920	Húmero	Pseudolamelar	Baja	P	A	P	TS>TP	10	6	Moderado
	UNPSJB Pv 920	Fémur	Pseudolamelar	Baja	A	P	P	TS>TP	12	7	Alto
	UNPSJB Pv 920	Fémur	Entretejida	Moderada	P	A	P	TS>TP	12	6	Moderado
<i>Muyelensaurus pecheni</i>	MRS Pv 70	Húmero	Entretejida	Baja	A	A	P	TS>TP	11	7	Alta
	MRS Pv 352	Húmero	Entretejida	Baja	P	A	A	TS>TP	11	5	Alto

	MRS Pv 89	Fémur	Entretejida	Alta	P	A	P	TP>TS	9	2	Bajo
	MRS Pv 429	Fémur	Pseudolamelar	Alta	P	A	A	TP>TS	9	4	Moderado
<i>Narambuenatitan palomoi</i>	MAU 425/12	Húmero	Entretejida	Alta	A	A	P	TP>TS	8,5/9	2	Bajo
<i>Neuquensaurus australis</i>	MCS Pv 5/27-28	Fémur	Entretejida	Moderada	P	A		TS>TP	10	5	Moderado
	MCS Pv 5/25	Tibia	Entretejida	Baja	P	A	P	TS<TP	9,5	4	Alto
	MCS Pv5/26	Fíbula	Entretejida	Baja	P	A	P	TS>TP	9,5	NO	Alto
	MLP-CS 1019	Húmero	Entretejida	Baja	P	A	P	TS>TP	10	5	Alto
<i>“Neuquensaurus robustus”</i>	MCS Pv8	Húmero	Pseudolamelar	Baja	A	P	P	TS>TP	12/13	8	Alto
	MCS Pv9	Fémur	Pseudolamelar	Baja	A	P	A	TS>TP	12	8	Alto
	MCS Pv6	Tibia	Pseudolamelar	Baja	A	P	P	TS>TP	11	7	Alto
<i>Pelegriinisaurus powelli</i>	MPCAPv 1500	Fémur	Pseudolamelar	Alta	P	A	A	TP>TS	E9/10	5	Moderado
<i>Petrobrasaurus puestohernandezi</i>	MAU-Pv 449/9	Tibia	NO	Muy baja	A	A	A	TS>TP	13	8	Muy alto
<i>Pitekunsaurus macayai</i>	F446/1	Fémur	Pseudolamelar	Alta	P	A	A	Similar	10/11	5	Moderado
<i>Rinconsaurus caudamirus</i>	MAU-PV-RS-MAU-PV-RS-47	Húmero	Pseudolamelar	Moderada	P	A	P	TS>TP	F11,	8	Alto
	MAU-PV-RS--49	Fémur	Pseudolamelar	Alta	P	A	NO	TP>TS	E10	2	Bajo
	MAU-PV-RS-92	Fémur	Pseudolamelar	Baja	P	A	P	TS>TP	F11	5	Moderado
<i>Rocasaurus muniozi</i>	MPCA-Pv 46/6	Fémur	Entretejida	Alta	A	A	P	TP>TS	6	0	Bajo
	MPCA-Pv 46/14	Isquion	Entretejida	Allta	A	A	P	TP>TS	6	NO	Moderado
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-62	Húmero	Pseudolamelar	Baja	A	A	P	TS>TP	E9	7	Alto
	PVL 4017-63	Húmero	Entretejida	Moderado	P	A	P	Similar	E 9,5	3	Moderado
	PVL 4017-65	Húmero	Pseudolamelar	Baja	A	A	P	TS>TP	EF9/10	4	Alto
	PVL 4017-151	Radio	Pseudolamelar	Baja	A	A	P	TS>TP	10/11	5	Alto
	PVL 4017-75	Ulna	Pseudolamelar	Baja	A	A	P	TS>TP	10	3	Moderado

	PVL 4017-69	Húmero	Entretejida	Moderado	P	A	P	Similar	E 9,5	3	Moderado
	PVL 4017-70	Húmero	Entretejida	Moderado	A	A	P	TP>TS	7	2	Bajo
	PVL 4017-71	Húmero	Pseudolamelar	Alta	A	A	P	TP>TS	6	2	Bajo
	PVL 4017-82	Fémur	Pseudolamelar	Moderado	P	A	P	TS>TP	11	4	Alto
	PVL 4017-220	Tibia	Entretejida	Bajo	P	A	P	TS>TP	10,5	5	Alto
	PVL 4017-91	Metatarsiano	Entretejida	Bajo	P	A	P	TS>TP	12	8	Alto