



LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN

Osteología postcraneal de *Caiman yacare* (Daudin 1802) (Crocodylia, Alligatoridae) en diferentes estadios ontogenéticos

Autor: Guillermo Agustín Escobar
Director: Víctor Hugo Zaracho
Co-director: Mateo Daniel Monferran





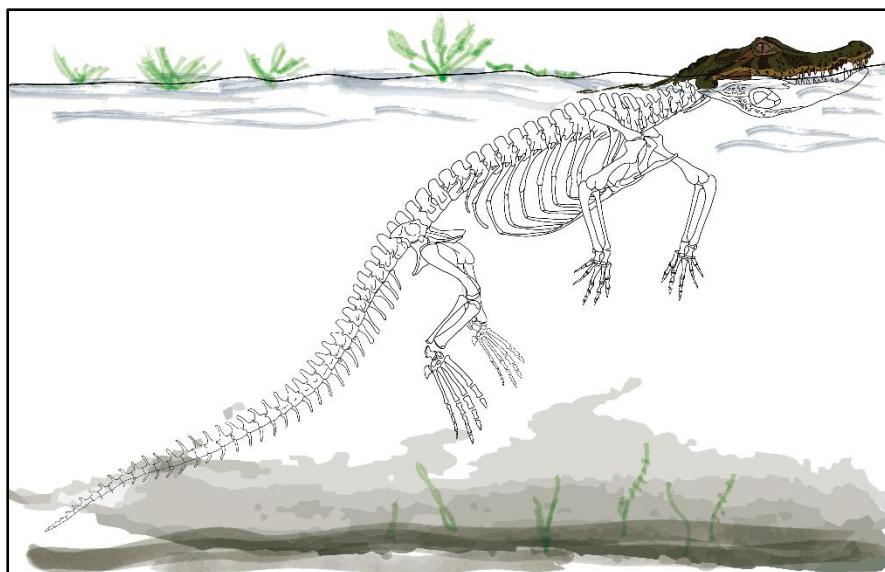
Universidad Nacional del Nordeste
Facultad de Ciencias Exactas y
Naturales y Agrimensura



CONICET
CECOAL
UNIVERSIDAD
NACIONAL
DEL NORDESTE

Universidad Nacional del Nordeste
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura
Licenciatura en Ciencias Biológicas
Trabajo Final de Graduación

Osteología postcraneal de *Caiman yacare* (Daudin 1802) (Crocodylia, Alligatoridae) en diferentes estadios ontogenéticos



Autor: ESCOBAR, Guillermo Agustín

Director: Dr. ZARACHO, Víctor Hugo

Co-director: Dr. MONFERRAN, Mateo Daniel

Laboratorio de Herpetología-FaCENA-UNNE

Laboratorio de Preparación de Vertebrados Fósiles- CECOAL-UNNE

2024

AGRADECIMIENTOS

Completar esta investigación fue un largo camino construido por muchas personas a las que deseo dar las gracias.

A la Universidad Nacional del Nordeste, pública y gratuita, por permitirme estudiar la maravillosa disciplina de la biología, con saberes de calidad y oportunidades de formación.

A mi director, Víctor, y a mi codirector, Mateo, por guiarme con tanta paciencia, entusiasmo y confianza, siempre presentes cuando lo necesitaba. Gracias por las largas horas de análisis y corrección a la par, y por guiarme en mis primeros pasos en la labor científica, animándome a participar en congresos, reuniones y escribir artículos. Gracias por apoyarme en mis ideas, aclarar mis dudas y respetar mis tiempos.

A Carlos Luna, que fue como un tercer director para mí. Siempre compañero y altruista. Gracias por tu apoyo incondicional desde el primer día, por las salidas de campo y compartirme valiosos consejos y saberes.

A Pedro Cuaranta por su ayuda en el laboratorio, el campo y sus consejos para el dibujo científico. A la Dra. Romina González por ayudarme a entender los cortes histológicos y que dejen de ser un enigma para mí.

Al CECOAL por abrirme las puertas de trabajar allí. A los investigadores, becarios y pasantes del grupo Ciencias de la Tierra, especialmente del LEVAC, por crear un ambiente de trabajo cálido y colaborativo. De la misma manera, gracias por la compañía a mis compañeros de laboratorio y profesores en el Laboratorio de Herpetología y en el laboratorio de Biología de los Cordados.

A las autoridades del Centro Aguará por proveerme de material biológico y que animales injustamente lesionados ahora contribuyan a la ciencia. A la Lic. Andrea Delssin por facilitarme los embriones y neonatos de yacaré tan necesarios para esta investigación. Al Lic. Omar Saucedo por permitirme incluir material de su investigación en la mía.

A mi madre, Viviana, y a mi padre, Hernán, que conocen el esfuerzo detrás de todo esto. Gracias por apoyarme desde siempre, por confiar en mi sueño de ser biólogo y brindarme todo para poder avanzar.

A John, mi compañero de vida, por estar a mi lado. Por escuchar fascinado mis hipótesis locas, celebrar cuando encontraba la solución a algún dilema y brindarme calma cuando el mundo me sobrepasaba.

A cada compañero y amigo que hice en la universidad, agradezco por su apoyo al estudiar, al preparar exámenes y por compartir su conocimiento sobre el campo y el laboratorio cada vez que nos cruzamos. A Day que estuvo tanto en los momentos alegres como difíciles. A Fran, Dulce, Mar y la Mesita por los años compartidos en la carrera, aunque ya tengamos caminos separados.

A cada docente de la Lic. en Biología que compartieron conmigo su conocimiento, sus experiencias, consejos y la inmensidad de la biología. Especialmente a la profesora Alexandra Crisafulli que me enseñó sobre los valores de un profesional.

A mis grupos de amigos por siempre darme aliento, ser un cable a tierra y recordarme vivir la vida. Y por último a mí, que no me rendí y superé mis obstáculos.

Índice

1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	2
2.1. Antecedentes del Tema.....	2
2.2. Esqueleto Postcraneal de Crocodylia	3
2.3. Biología de <i>Caiman yacare</i>	4
3. OBJETIVOS	5
4. HIPÓTESIS DE TRABAJO	5
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
5.1 Tratamiento y Limpieza del Material	6
5.2 Determinación del Estadio Ontogenético	7
5.2.1 Caracterización histológica del hueso y esqueletocronología.....	7
5.2.2 Largo total	8
5.2.3 Grado de fusión de la sutura neurocentral	8
5.3 Identificación del Material	9
5.4 Fotografía e Ilustración Digital.....	9
5.5 Descripción del Esqueleto Postcraneal	9
5.6 Obtención y Análisis de Medidas Morfométricas	10
5.7 Análisis Ontogenético	10
5.8 Comparaciones con Especies Afines	11
6. RESULTADOS	12
6.1 Procesamiento del Material y Conservación	12
6.2 Determinación del Estadio Ontogenético	12
6.2.1 Caracterización histológica del hueso y esqueletocronología.....	12
6.2.2 Regresiones lineales y estimaciones.....	13
6.2.3 Determinación final	14
6.3 Descripción Osteológica del Postcráneo.....	16
6.4 Comparación con Especies Afines	17
6.5 Análisis Ontogenético	18
6.5.1 Análisis cualitativo del material óseo seco	18
6.5.2 Proporciones y estadios.....	19
7. DISCUSIÓN	21
7.1. Composición del Esqueleto	21
7.1.1 Esqueleto axial.....	21
7.1.2 Esqueleto apendicular anterior	26
7.1.3 Esqueleto apendicular posterior	30
7.2 Variación Ontogenética	31
7.3 Determinación de Estadio Ontogenético	33
8. CONCLUSIÓN	36
9. LISTA DE REFERENCIAS.....	37
ANEXO I- Métodos de Determinación de Estadios Ontogenéticos	45
ANEXO II-Descripciones Detalladas de los Huesos Postcraneales de <i>Caiman yacare</i>	49
ANEXO III- Figuras.....	73
EVALUACIÓN DEL TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN.....	116
EXPOSICIÓN SINTÉTICA DE LA LABOR REALIZADA	117

1. RESUMEN

El yacaré negro *Caiman yacare* Daudin 1802 es una de las dos especies de cocodrilianos presentes en Argentina, con relevancia ecológica, cultural y económica. El conocimiento sobre su osteología aún es limitado. Estudios previos se centran en el cráneo, la musculatura axial, el desarrollo embrionario y la microestructura ósea, sin embargo, sobre el postcráneo y su variación ontogenética todavía son insuficientes. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo consistió en el análisis detallado de la osteología postcraneal de *C. yacare* y su variación en diferentes etapas de la vida. Se emplearon 21 ejemplares de *C. yacare* en diferentes estadios ontogenéticos depositados en colecciones científicas de FaCENA (UNNE) y del CECOAL (CONICET-UNNE). Se procesó el material para obtener esqueletos secos y esqueletos diafanizados y teñidos. La determinación de los estadios ontogenéticos se realizó combinando tres técnicas diferentes y generando un modelo matemático para estimar marcas de crecimiento según perímetro del húmero. Los huesos fueron analizados por observación directa y bajo lupa binocular estereoscópica. Se tomaron medidas morfométricas lineales de cada hueso utilizando calibre Vernier. Se describieron en detalle los huesos junto a ilustraciones científicas complementarias. Por último, se analizaron variaciones óseas a lo largo de la serie ontogenética juvenil-adulto y se buscó correlacionar estadísticamente el estadio con algunas proporciones corporales. Los resultados confirman que la morfología ósea postcraneal de *C. yacare* es conservada, similar a la descrita para otros cocodrilianos, y altamente compartida con otras especies del género. A través de las observaciones, se sugiere que la presencia de hipapófisis sería una característica propia de *Caiman*. Se propone estandarizar la regionalización de la columna vertebral en ocho cervicales, trece torácicas, tres lumbares, dos sacras y treinta a cuarenta caudales (en coincidencia con trabajos sobre *C. latirostris* y *Melanosuchus niger*). También confirmamos la composición del basipodio y la fórmula falangeal de la especie (2:3:4:4:3 anterior; 2:3:4:5:0 posterior). Los principales cambios durante el desarrollo ontogenético se observaron en el esqueleto apendicular como fosas más profundas y crestas y surcos notorios; así como cambios de robustez ya evidenciados en estudios con *Alligator*. Excepto por el aumento de tamaño, no se encontraron diferencias entre la columna vertebral y las costillas entre los estadios. Se analizaron 15 proporciones corporales, de las cuales solamente la longitud del fémur respecto al largo del miembro posterior se correlacionó positivamente con estadio ontogenético y podría ser utilizada para estimarlo. En síntesis, este trabajo aporta una visión integral de la anatomía ósea del yacaré negro y sienta las bases para futuros estudios morfo-funcionales y comparativos con otros cocodrilianos actuales y fósiles.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. Antecedentes del Tema

Actualmente se reconocen 27 especies de cocodrilianos (Crocodylia) (Uetz *et al.*, 2022) distribuidas en tres familias: Alligatoridae (con los géneros *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* y *Paleosuchus*), Crocodylidae (con los géneros *Crocodylus*, *Mecistops* y *Osteolaemus*) y Gavialidae (con los géneros *Gavialis* y *Tomistoma*) (Ristevski, 2019; Pan *et al.*, 2021). Los yacarés pertenecen al género *Caiman* (Spix 1825) (Caimaninae-Alligatoridae), sus tres especies tienen una amplia distribución en Sudamérica y tienen una gran importancia ecológica, económica y cultural en este continente. En particular, en Argentina se distribuyen actualmente dos especies: *Caiman latirostris* (Daudin 1802) conocido como yacaré overo o yacaré ñato y *Caiman yacare* (Daudin 1802) conocido como yacaré negro. Ambos se destacan por ser importantes depredadores en los humedales de la región Litoral, por formar parte de la identidad cultural de las poblaciones litoraleñas y por la explotación económica tanto de su cuero como de su carne en tiempos pasados y actuales, siendo un agronegocio en expansión en Brasil. En Argentina existen cuatro programas de cría de *C. yacare* a través de la técnica de rancheo para fines comerciales, dos en Formosa, uno en Corrientes y uno (inactivo) en Chaco (Campos *et al.* 2020).

Aunque las relaciones filogenéticas entre los grandes clados son bastante sólidas (Rio y Mannion, 2021) (Fig. 1), todavía no hay consenso sobre la ubicación de *C. yacare*. Algunos autores consideran a *C. yacare* una subespecie de *C. crocodilus*, por su simpatría a lo largo del río Madeira en Brasil y Bolivia y estudios genético-morfológicos sugieren la existencia de complejos *C. crocodilus*-*C. yacare* (Campos *et al.*, 2020; Roberto, *et al.* 2020). Sumado a esto, los últimos estudios filogenéticos lo encuentran: 1) anidado dentro de *C. crocodilus* como si de una subespecie se tratara (Roberto *et al.*, 2020; Pan *et al.*, 2021), 2) como grupo hermano de *C. crocodilus* (Godoy *et al.*, 2020; Amavet *et al.*, 2023), o 3) como grupo basal del clado Jacarea (Rio y Mennin, 2021). Campos *et al.* (2020) y Amavet *et al.* (2023) reivindican el estatus de entidad separada y su validez como especie. Por último, cabe destacar que Amavet *et al.* (2023) señalan la existencia de hibridación genética entre *C. yacare* y *C. latirostris* en su área de simpatría en Argentina, lo cual vuelve más difícil la delimitación de las especies.

La amplia distribución (todos los continentes excepto Europa y Antártida), el extenso biocrón (Cretácico Superior-actualidad), el rol ecológico y la explotación comercial de los cocodrilos ha llevado a la comunidad científica a generar abundante información en diversas aristas de su historia natural (Benton, 2014; Montero y Autino, 2018; Pan *et al.*, 2021). A pesar de ello, algunas temáticas siguen siendo escasas en cantidad y calidad de información, como la anatomía osteológica. A su vez, dentro de este campo, la mayoría de estudios se centran principalmente en especies de los géneros *Alligator* o *Crocodylus*, los cuales no son precisamente una parte de la fauna del cono sur (Mook, 1921; Romer, 1956; Frey, 1988; Claessens y Vickaryus, 2012; Ikejiri, 2015; Klein, 2016; Ristevski, 2019; Kuzmin *et al.*, 2021). En lo que respecta a los géneros sudamericanos, la escasa bibliografía pertenece principalmente al género *Caiman*, además de *Melanosuchus* y *Paleosuchus*.

De los cocodrilianos vivientes, el cráneo es la parte anatómica más estudiada debido a la presencia de caracteres de valor taxonómico e informativo sobre la ecología del animal, además de ser la parte anatómica más conservada en el registro fósil (Brochu, 1999). En esta línea, en la bibliografía sobre *Caiman* se encuentran detalladas descripciones craneales sobre su osteología (Blanco *et al.*, 2015;

Kuzmin *et al.*, 2021), su miología (Romão, 2010, 2015; Bona y Desojo, 2011; Pereyra *et al.*, 2023) y su variación ontogenética (Monteiro *et al.*, 1997; Blanco *et al.*, 2015; Blanco, 2018). En contraste, el esqueleto postcraneal ha recibido poca atención, a pesar de representar una importante fuente de información taxonómica y ecológica. Esto se debe, en parte, a que la osteología vertebral de las familias existentes se consideraba notablemente homogénea, cuestión que ha sido más esclarecida por Iijima y Kubo (2019b) al comparar la morfología vertebral presacra de 14 especies de las 6 subfamilias existentes. Sin embargo, trabajos anteriores sobre los esqueletos axiales de los Caimaninae se han centrado en zonas concretas como las vértebras cervicales (Chamero, 2011) o vértebras torácicas (D'Angelo Corrêa *et al.*, 2020), así como someras descripciones osteológicas y musculares de unas pocas especies disponibles, por ejemplo, los trabajos con *C. yacare* de Figueiredo *et al.* (2015a, 2015b, 2016). Pocos han incursionado en cuestiones más cuantitativas como ser el modelo de crecimiento de las vértebras (Ikejiri, 2015) o del esqueleto apendicular (Hedrick *et al.*, 2020).

Aunque en la última década han aumentado los estudios sobre el esqueleto postcraneal de los cocodrilianos, inclusive los sudamericanos, muchos abordan solamente el desarrollo embrionario, entre ellos para *Melanosuchus niger* (Vieira, 2016b, 2018), *C. yacare* (Lima, 2010) y *C. latirostris* (Iungman *et al.*, 2008; Blanco, 2018). Los pocos estudios con adultos fueron realizados en *M. niger* (Vieira *et al.*, 2016a) y *C. latirostris* (D'Angelo Corrêa *et al.*, 2020; Munteanu y Covaşă, 2020). Figueiredo *et al.* (2015) en su análisis del esqueleto postcraneal de *C. yacare* no incluyó descripciones de los miembros anteriores ni posteriores. Aun así, es destacable que mediante estos estudios generales y cualitativos se han podido determinar características de valor sistemático para el género *Caiman* como la presencia de hipapófisis hasta la 5° vértebra torácica (D'Angelo Corrêa *et al.*, 2020). En la misma línea, algunas características osteológicas de *C. yacare* ya han sido mencionadas por Blanco (2018) aludiendo siete u ocho costillas dorsales contactando el xifiesternón. A pesar de ello, las descripciones disponibles carecen de información detallada que permita abordar otros estudios morfo-funcionales (por ejemplo, medidas de referencia o presencia de irregularidades en su superficie), sistemáticos, paleontológicos y/o evolutivos de los Caimaninae o los Alligatoridae.

Las poblaciones de *C. yacare* del Litoral argentino han sido estudiadas principalmente en aspectos de su distribución y diversidad en Corrientes (Álvarez *et al.*, 2003), y su genética, filogenia y ecología reproductiva en Santa Fé (dentro de “Proyecto Yacaré”) (Larreira e Imhof, 2006; Amavet *et al.*, 2023). La morfología postcraneal embrionaria y ontogenia de poblaciones de Chaco y Formosa ha sido estudiada por Blanco (2018), sin incluir ejemplares de Corrientes.

En este contexto, se presenta una descripción morfológica detallada del esqueleto postcraneal de *C. yacare* en diferentes estadios ontogenéticos con el fin sentar las bases para futuros estudios morfo-funcionales y comparativos con otros cocodrilianos actuales y fósiles.

2.2. Esqueleto Postcraneal de Crocodylia

El esqueleto postcraneal de los cocodrilianos puede ser subdividido en un esqueleto axial, que comprende la columna vertebral, costillas y gastralias, y en un esqueleto apendicular, que abarca las cinturas (pectoral y pélvica) y los quiridios (anterior y posterior) (Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969; Kardong, 2019). De acuerdo a la bibliografía sobre osteología de cocodrilianos (Mook, 1921; Figueiredo *et al.*, 2015a, 2015b, 2016; Vieira *et al.*, 2016a; Klein, 2016) se espera que un postcráneo idealmente

completo cuente con un total aproximado de 284 huesos osificados (con una media de 35 vértebras caudales y 30 chevrones), sin contar ciertos elementos que se osifican débilmente en el adulto como el esternón, las costillas costales y esternales, el carpal central y las últimas falanges.

Las unidades anatómicas que conforman el eje axial son las vértebras. En la Figura 2 se presentan las partes anatómicas de una vértebra consideradas esta tesina¹ (nomenclatura según Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969; Wilson *et al.*, 2011). Las costillas son bicipitadas (salvo la primera cervical), y las torácicas se dividen en tres segmentos: vertebral, intermedio y esternal. En el esqueleto apendicular, la cintura pectoral se compone de escápulas y coracoides pares, y una interclavícula impar. La cintura pélvica está formada por íleon, isquion y pubis, pares. En todos los cocodrilianos se evidencia el quiridio subdividido en estilopodio (húmero/fémur), zeugopodio (ulna y radio/ fíbula y tibia) y autopodio, este último dividido nuevamente en un basipodio de dos hileras, un metapodio y un autopodio. El autopodio anterior lleva cinco dígitos y el posterior, cuatro.

2.3. Biología de *Caiman yacare*

El yacaré negro *Caiman yacare* (Alligatoridae-Caimaninae) se distribuye por Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina, confinado a las cuencas fluviales del río Madeira y sus afluentes, al sistema fluvial Paraná-Paraguay y al Pantanal (Campos *et al.*, 2020) (Fig. 3). Específicamente en Argentina, habita las provincias de Chaco, Corrientes, Formosa y Santa Fe donde es simpátrica con *C. latirostris* (Larreira e Imhof, 2006). Álvarez *et al.* (2003) también lo citan para Misiones, Tucumán y Córdoba. Habita en aguas permanentes (ríos, lagunas), humedales naturales y cuerpos de agua artificiales (estanques de ganado) (Campos *et al.*, 2020). En simpatría con *C. latirostris*, *C. yacare* prefiere aguas profundas y correntosas con menos vegetación (Larreira e Imhof, 2006). En Paraguay, es abundante en arroyos principales, sin gran diferencia en el uso de hábitat entre edades (Scott *et al.*, 1990). Alcanza longitudes de hasta 2,60 m y 80 kg en los machos adultos, con registros históricos de hasta 3,2 m (Larreira e Imhof, 2006). En general, las crías nacen con 22 cm de longitud (Larreira e Imhof, 2006). Las hembras llegan a la madurez sexual a los 1,3 m y los machos a los 1,6 m (Iijima y Kubo, 2020). Los juveniles consumen artrópodos y vertebrados pequeños, mientras los adultos se alimentan de peces, aves, mamíferos y carroña (Santos *et al.*, 1996; Álvarez *et al.*, 2003).

Durante el siglo pasado, *C. yacare* fue explotado comercialmente por su carne, huevos y piel, lo que redujo sus poblaciones en Sudamérica (Larreira e Imhof, 2006; Campos *et al.*, 2020). Actualmente, gracias al rancho, la caza ilegal es un problema menor, pero enfrenta amenazas como la destrucción de hábitat por la agricultura, presas hidroeléctricas y la sedimentación de los ríos (Blanco, 2018; Campos *et al.*, 2020). Según la IUCN, su estado de conservación es “Bajo preocupación menor” y para la Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina es considerado “No amenazado” (Prado *et al.*, 2012; Campos *et al.*, 2020).

¹ Todas las figuras citadas son presentadas en el Anexo III.

3. OBJETIVOS

Objetivo General

Analizar el esqueleto postcraneal de *Caiman yacare* en diferentes estadios ontogenéticos con el fin de complementar los estudios morfológicos disponibles en especies de yacaré mediante la caracterización morfológica, la fotografía e ilustración científica de los elementos óseos en material óseo seco y diafanizado.

Objetivos Particulares

1. Caracterizar morfológicamente el esqueleto postcraneal de *Caiman yacare*.
2. Comparar el esqueleto postcraneal de *Caiman yacare*, especialmente, con otros Alligatoridae con el fin de identificar caracteres con variaciones intergenéricas e interespecíficas dentro del clado.
3. Identificar caracteres osteológicos postcraneales de *Caiman yacare* que varíen ontogenéticamente y permitan asignar estadios postnatales (juvenil y adulto).

4. HIPÓTESIS DE TRABAJO

De acuerdo a los antecedentes mencionados anteriormente se plantean las siguientes hipótesis

- H1)** *Caiman yacare* comparte con otros Crocodylia un patrón general y conservado en el esqueleto postcraneal.
- H2)** Las especies de Alligatoridae más cercanas filogenéticamente comparten un mayor número de caracteres osteológicos postcraneales.
- H3)** Los cambios morfológicos de los elementos postcraneales durante la ontogenia de *Caiman yacare* aportan datos para estimar estadios de desarrollo.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Tratamiento y Limpieza del Material

Se utilizaron 21 ejemplares de *Caiman yacare* correspondientes a esqueletos parciales disponibles en la Colección Didáctica de la cátedra Anatomía Comparada de los Cordados (ACC-UNNE), Colección Herpetológica de la UNNE (UNNEC) y Colección Osteológica del Laboratorio de Preparación de Vertebrados Fósiles del CECOAL (CECOAL-AC). Estos corresponden a embriones (n=2, estadios 25 y 28 de lungman *et al.* (2008), neonatos de hasta 48 hs (n=2) y estadios posteriores (n=17, combinando juveniles y adultos). De estos últimos, ocho fueron incorporados durante esta tesis a la Colección Osteológica del Laboratorio de Preparación de Vertebrados Fósiles del CECOAL (LPVF-CECOAL) a través de donación externa o recolección de restos de ejemplares cuyo deceso ocurrió de forma natural o accidental en la provincia de Corrientes.

Para la observación osteológica de estos ejemplares se requirió limpieza mediante la descomposición por larvas de insectos y maceración bacteriana en agua, procedimiento que minimiza el deterioro de la superficie de los mismos (Fernández-Jalvo y Monfort, 2008). Para ello, los ejemplares se depositaron en bolsas plásticas con pequeñas aberturas para el ingreso de insectos pero que no permitieran la pérdida de material óseo. Además, se colocaron dentro de una malla metálica para evitar el ingreso de carroñeros que pudieran alterar la muestra. Algunos elementos óseos pequeños (ej. autopodios) se colocaron en bandejas cubiertas con agua hasta la mitad previo a su embolse. Otros fueron humedecidos periódicamente de forma manual o por las precipitaciones, de forma que el ambiente fuera óptimo para el desarrollo de microorganismos descomponedores. Esta forma de preparación del material óseo permitió conservar sus estructuras sin alteraciones químicas más allá de la coloración producto del ambiente ácido que se forma en el proceso. El proceso de descomposición tardó de uno a cuatro meses según el tamaño del animal. Posteriormente los huesos se lavaron con agua corriente y, cuando fue necesario, con una solución de hipoclorito de sodio diluido para eliminar manchas o terminar de ablandar restos pequeños de tejido blando y así retirarlos manualmente. Posteriormente, la limpieza se realizó sobre un tamiz de malla fina para evitar la pérdida de piezas óseas de pequeño tamaño. Por último, se separaron los huesos y se depositaron al aire libre por dos/tres días para que se sequen antes de su rotulación y guardado en bolsas herméticas. Este mismo procedimiento se aplicó sobre uno de los neonatos (UNNEC 14348) a fin de obtener su esqueleto seco.

Para la observación del esqueleto en los embriones (UNNEC 14349 y UNNEC 14350), y un neonato (UNNEC 14347) se aplicó la técnica de tinción diferencial y transparentación de Wassersug (1978). Cabe destacar que ya se encontraban eviscerados, carentes de gastralias y caja torácica. El mismo procedimiento se realizó sobre los autopodios anteriores y posteriores de tres ejemplares de estadios más avanzados (CECOAL-AC-259, CECOAL-AC-264 y CECOAL-AC-263) y parte de una caja torácica (CECOAL-AC-264) con el fin de observar los elementos cartilaginosos de esas partes. Previo a la tinción, las muestras se acondicionaron mediante desollamiento y lavados con agua con el fin de eliminar el líquido conservante (alcohol o formol). Luego se dejaron reposar en una solución de Azul de Alcian 8GX hasta que la tinción fuera evidente. Posteriormente se pasaron a una solución de agua destilada con hidróxido de potasio (KOH) al 2% por 30-40 minutos y luego se sumergieron en una solución de Alizarina Roja diluida en KOH al 2% hasta la tinción total de la muestra. Para la diafanización, las muestras se colocaron en una solución de KOH al 2% que fue periódicamente renovada. Finalmente, para su conservación se

transfirieron a glicerol al 100% a través de una serie creciente de soluciones de glicerol-KOH 2% (1:3, 1:1, 3:1) cada 24 h. El material se observó bajo microscopio estereoscópico Motic SM7-168 Series y se compararon con las observaciones de Blanco (2018) y Lima *et al.* (2011a, b).

5.2 Determinación del Estadio Ontogenético

Los estadios ontogenéticos de los embriones y los neonatos fueron identificados en base a Lungman *et al.* (2008). La determinación sobre el material óseo seco (juveniles y adultos) estuvo limitado al estado de preservación de los esqueletos como otros factores externos e internos que afectan al crecimiento (Pereyra *et al.*, 2024). Para una mayor precisión se utilizaron cuatro técnicas, las cuales se describen a continuación. La determinación final del estadio se realizó combinando los resultados de cada técnica.

5.2.1 Caracterización histológica del hueso y esqueletocronología

Como principal metodología se realizaron cortes histológicos por desgaste de hueso para analizar su microestructura y aplicar esqueletocronología. Para asignar un estadio ontogenético se consideró la cantidad de marcas de crecimiento (MC) y las características histológicas del ejemplar, atendiendo a las observaciones de Schucht *et al.* (2021) y Pereyra *et al.* (2024). Las características a tener en cuenta se organizaron según las observaciones de Pereyra (2020) y Mascarenhas-Junior *et al.* (2021) en *C. yacare* para generar los criterios de determinación de estadio. En el análisis histológico se determinó: (I) tipo y cantidad de matriz ósea en la corteza (entretejida, pseudolamelar o lamelar), (II) tipo y cantidad de canales vasculares (radiales, reticulares, circunferenciales, longitudinales), (III) tipo de osteonas (primarias o secundarias), (IV) Cantidad de canales de reabsorción y (V) presencia o ausencia de sistema fundamental externo (SFE). Las marcas de crecimiento consideradas fueron: anillos (=annuli), zonas, línea neonatal y líneas de crecimiento detenido (LCD o LAG del inglés *lines of arrested growth*) que sean continuas en todo el perímetro del hueso; no se contaron líneas claramente interrumpidas ni líneas dobles por divergencia.

Los cortes histológicos y su análisis se realizaron en el LPVF-CECOAL donde se contó con los materiales necesarios. Se siguieron las técnicas propuestas por Cerdá *et al.* (2020), con aportes de Andrade *et al.* (2018) y Mascarenhas-Junior *et al.* (2021). La caracterización histológica se apoyó en las observaciones de Mascarenhas-Junior *et al.* (2021) y Pereyra, (2020; 2024). Se seleccionaron los húmeros y radios (preferentemente izquierdos) de seis ejemplares. Se cortó, con sierra eléctrica, una sección de 6 mm en el centro de la diáfisis de cada hueso. Las muestras obtenidas fueron sometidas a secado en estufa durante aproximadamente 24 h para eliminar la humedad. Posteriormente una cara fue lijada mediante desgaste contra una placa de vidrio utilizando carburo de silicio. Las muestras se incluyeron totalmente en resina epoxi Dipreg® 87 para formar tacos, los cuales posteriormente se lijaron y pegaron a un portaobjetos esmerilado con adhesivo epoxi “Araldite”. Tras aproximadamente 36 h de secado, los tacos se cortaron en sierra eléctrica hasta dejar cortes de 1 mm. Los cortes fueron gastados a mano usando carburo de silicio de granulación creciente (180, 400 y 600) hasta lograr un espesor que permitiera el paso de la luz en un microscopio (Fig. 4). Los cortes se analizaron bajo microscopio petrográfico Zeiss con filtros de luz polarizada y filtro lambda. Se obtuvieron imágenes mediante una cámara Canon EOS REBEL T5i adaptada al ocular, las cuales se procesaron posteriormente a través del programa Photoshop 2020 (Fig. 5, 6).

Para estimar estadio de individuos cuyos huesos no se procesaron histológicamente, se generó un modelo matemático mediante regresión lineal simple en el programa estadístico Minitab®. Como paso previo se corroboró el grado de correlación entre las variables mediante correlaciones de Pearson con un 95% de grado de confianza. Las variables elegidas fueron cantidad de marcas de crecimiento del húmero (humMC) (observadas en los cortes) y perímetro del húmero en su punto medio (humPer). Para individuos que carecían de húmero se utilizó primero la longitud del centro de la vértebra torácica 1 (VT1-cL) (por situarse esta casi paralela al húmero) para estimar el largo del húmero (humL), y a partir de este, el humPer. También se incluyeron los datos del húmero del neonato UNNEC 14348, teniendo en cuenta que en los caimanes menores a un año presentan una línea neonatal que separa corteza y médula (Pereyra *et al.*, 2024).

5.2.2 Largo total

Se estimó el largo total (LT) a partir una sección de la columna vertebral de 16 ejemplares mediante el modelo matemático de Iijima y Kubo (2020) y su comparación con las medidas mínimas de un individuo maduro. El modelo matemático es el siguiente: $LT = 2,504 \cdot (CLC2Ca10sum)^{0,98}$ ($R^2=0,83$), donde CLC2Ca10sum= suma de los largos de los centros desde el axis (C2) hasta la vértebra caudal 10. El largo de un centro es la longitud desde el cótalo hasta el inicio del cóndilo. Se aplicó esta fórmula sólo en dos ejemplares bien conservados (CECOAL-AC-260 y CECOAL-AC-261). En los 14 ejemplares restantes (esqueletos parciales) el largo del centro se estimó con la fórmula $CL_m = CL_{av}^* (CL_{sum.ind}^* CL_{sum.av})$, donde CL_m = largo del centro faltante, CL_{av} = media del largo del centro de esa vértebra en otro espécimen, $CL_{sum.ind}$ = suma de los largos de los centros disponibles en el individuo y $CL_{sum.av}$ = Suma de las medias de los largos centrales para la especie. Debido a la incompletitud de muchos esqueletos y el gran rango de medidas, para calcular la CL_{av} sólo se utilizaron los dos ejemplares más completos y tres incompletos a los que les faltaban 1 o 2 vértebras de la serie necesaria (CECOAL-AC-106, CECOAL-AC- 265 y ACC-UNNE-311). Obtenidas las estimaciones se designó estadio juvenil a $LT < 130$ cm y adulto a $LT \geq 130$ cm (según hembra madura en Iijima y Kubo, 2020).

5.2.3 Grado de fusión de la sutura neurocentral

El grado de fusión de la sutura neurocentral (SNC) de las vértebras es indicativo de la madurez del postcráneo en cocodrilianos y la madurez sexual del individuo (Brochu, 1996; Iijima y Kubo, 2020). Se utilizó los grados de SNC propuestos por Brochu (1996): 1) una vértebra abierta o no fusionada es completamente visible desde todos los aspectos y el centro y el arco neural pueden separarse con bastante facilidad; 2) una vértebra parcialmente fusionada es aquella en la que la sutura ha empezado a cerrarse, pero todavía es visible; 3) una vértebra cerrada o fusionada es aquella en la que la sutura neurocentral ya no es visible (Fig. 7).

Se aplicó esta metodología a los 16 ejemplares con esqueleto axial disponible, considerando la posibilidad de una fusión retardada de la SNC una vez alcanzada la madurez sexual, según las observaciones de Ikejiri (2012). El criterio para designar el estadio se basó en el grado de fusión de la SNC de la 1^{ra} vértebra sacra (Ikejiri (2012): si se encuentra abierta o parcialmente fusionada= juvenil; si se

encuentra fusionada= adulto. En los ejemplares que carecían de vértebras sacras, se designó el estadio en base a la primera vértebra fusionada: si corresponde a una vértebra caudal= juvenil; si corresponde a una vértebra presacra= adulto.

5.3 Identificación del Material

La identidad de los huesos en los esqueletos y diafanizados se determinó en base a las descripciones presentes en la bibliografía disponible sobre osteología de crocodilianos actuales (Mook, 1921; Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969; Lima, 2010; Romão, 2010, 2015; Chamero, 2011; Claessens y Vickaryus, 2012; Figueiredo *et al.*, 2015a, 2015b, 2016; Vieira *et al.*, 2016a; Klein, 2016; Blanco, 2018; Ristevski, 2019; D'Angelo Corrêa, 2020; Munteanu y Covaşă, 2020; Pereyra *et al.*, 2023). Para el análisis de piezas pequeñas y los diafanizados se utilizaron microscopios estereoscópicos Motic SM7-168 Series y LEICA S8AP0. Así también se comparó con esqueletos secos completos de la especie afín *C. latirostris* con el fin de asegurar la identificación y la posición anatómica de los mismos. De esta forma se determinaron los ejemplares con mayor porcentaje de completamiento y los elementos óseos más repetidos. Para el grado de completamiento, se contó la cantidad de huesos y porcentaje conservado del hueso a simple vista (para huesos completos se utilizó el valor 1, para los fragmentos se utilizó 0,75, 0,5 o 0,25).

5.4 Fotografía e Ilustración Digital

Se fotografiaron los elementos óseos y los diafanizados con el fin de complementar el análisis e ilustrar las descripciones. Para ello se utilizaron las siguientes cámaras: CANON EOS 6 y Canon EOS REBEL T5i. En el caso de elementos de pequeño tamaño, se realizaron macrofotografías usando una lente CANON MP-E 65mm, así como un celular Motorola Moto G82 con cámara de 50 MP f/1.8 a través de microscopio estereoscópico. Para los diafanizados también se utilizó una cámara Leica EZ4 E Microscope adaptada a un microscopio estereoscópico Leica EZ4 y el software de captura de imagen LAS versión 4.12.0 [Build: 86]® de Leica Microsystems. Posteriormente algunas fotos se procesaron con el programa Adobe Photoshop 2020® para su edición y corrección. A partir de las fotografías de los huesos se realizaron ilustraciones científicas como complemento a las descripciones utilizando el programa de ilustración digital Adobe Illustrator 2020® y la tableta gráfica Wacom® Intuos S.

5.5 Descripción del Esqueleto Postcraneal

La descripción del esqueleto postcraneal de *C. yacare* se basó en el análisis de esqueletos secos y material diafanizado. La nomenclatura sigue la utilizada por Mook (1921), Romer (1956) y Vieira *et al.* (2016a). Además, se utilizó nomenclatura específica para arcosaurios basada en Gomes de Souza (2018) (para procesos laterales vertebrales), Lecuona y Desojo (2011) (para tarsales proximales) y Wilson *et al.* (2011) (para fosas vertebrales). Por último, en ciertos casos se tuvo en cuenta la nomenclatura utilizada en mamíferos por Schaller (1996) y König y Liebig (2008), por ejemplos tubérculos de huesos apendiculares. Todas las descripciones se realizaron considerando al animal en reposo y con postura reptante (Fig. 8). Se consideraron todas las vistas del elemento óseo (dorsal, ventral, lateral, anterior y

posterior), así como accidentes presentes. Los nombres para los accidentes óseos se basaron en las definiciones de Álvarez del Villar *et al.* (2007) y Lobo (2010) (ver listado de definiciones en Anexo II). Por último, la nomenclatura de la musculatura mencionada sigue a Meers (2003); Allen *et al.* (2014), Chamero (2011), Lima *et al.* (2016), Figueiredo *et al.* (2015a, 2015b, 2016), Romão (2010, 2015), Dmitryiv (2022), Pereyra *et al.* (2023) y Wilhite (2023).

5.6 Obtención y Análisis de Medidas Morfométricas

Se obtuvieron medidas morfométricas lineales (largo, ancho, alto y área) en los esqueletos secos de los estadios neonato, juvenil, y adulto para complementar las descripciones osteológicas, aplicar la determinación de madurez mediante el largo total y realizar análisis de cambios de proporciones durante la ontogenia. El criterio para la obtención de medidas se basó en los trabajos de Loponte (2005), Ikejiri (2015) e Iijima y Kubo (2019b), además del consenso con el equipo de trabajo al tener en cuenta variaciones de tamaño o forma de los elementos óseos a lo largo de las regiones del animal o en diferentes estadios ontogenéticos. Se tomaron 27 medidas en vértebras (variando según la región), cinco en costillas, dos en chevrones, dos en gastralias y seis en elementos apendiculares (Figs. 9 a 11).

La medición de largo, ancho y alto se realizó sobre juveniles, y adultos con calibre Vernier milimétrico marca Nazka (0-150mm) con un error absoluto de 1 mm y cintas métricas con un error absoluto de 1 mm para medir curvaturas de ser necesarias, por ejemplo, en las costillas. El cálculo de área se realizó para la superficie de articulación de las pre y postzigapófisis, las cuales al poseer una morfología ovalada permiten aplicar la fórmula $A=a.b$, donde a = semieje mayor (mitad de la longitud) y b = semieje menor (mitad del ancho). Para la toma de medidas en el neonato, debido a la fragilidad del material, se utilizó el programa ImageJ® para procesar fotografías del mismo y así obtener las magnitudes necesarias.

5.7 Análisis Ontogenético

Se examinaron mediante observación directa los huesos postcraneales para hallar caracteres notorios que cambien a lo largo del desarrollo ontogenético y puedan ser considerados al determinar el estadio del animal. Se llevó a cabo una comparación entre los 17 ejemplares con esqueleto seco, dejando de lado las modificaciones esperadas en las dimensiones óseas (longitud, altura, ancho), y enfocándose en los cambios en el nivel de desarrollo de los sitios de inserción muscular (fosas, crestas, procesos, caras) y en las articulaciones entre los huesos (carillas, cóndilos, cavidades), además de cambios de forma apreciables.

Por otra parte, a partir de las medidas morfométricas obtenidas se calcularon 15 proporciones corporales contrastando entre sí diversas longitudes: del miembro anterior (LMP), del miembro posterior (LMP), columna presacra (LPS), húmero (HuL), radio (RaL), fémur (FeL), tibia (TiL), centro vertebral de la 8^{va} cervical (C8cL), la 2^{da} torácica (T2cL), la 7^{ma} torácica (T7cL) y la 2^{da} lumbar (2LcL). En el programa estadístico Minitab se calculó el coeficiente de correlación de Spearman de cada proporción con el estadio ontogenético (juvenil y adulto) para determinar la existencia de relación lineal entre ambas variables. También se le realizaron pruebas de Kruskal-Wallis (debido a la muestra pequeña y heterogénea) para comprobar si las diferencias de proporciones entre estadios tienen significancia estadística y por ende utilidad para estimar el estadio ontogenético.

La selección de vértebras se basó en ser representativas de las regiones y por su mayor disponibilidad entre los ejemplares. Las variables LMA, LMP y LPS se basaron en las utilizadas por Iijima y Kubo (2019a) (ver figura 2 en Iijima y Kubo, 2019a). Se modificó levemente las sumatorias utilizadas por dichos autores. La LMA se compone de la suma de la longitud del húmero, ulna, radial y metacarpal III [HuL+UL+RL+MC3L] y la LMP, de la suma de la longitud del fémur, tibia, astrágalo y metatarsal III [FeL+TiL+AsL+MT3L]. Cuando no se disponía de la longitud del MC3 o del MT3, se estimó a partir del promedio del MC2 y MC4 ó del MT2 y MT4 respectivamente. Estimaciones de otros huesos faltantes se realizaron por regla de tres simple con ejemplares de tamaño similar. La LPS es la suma de las longitudes de centro vertebral desde la 2^a vértebra cervical (incluida la apófisis odontoides) hasta la 2^a vértebra lumbar. Para individuos con vértebras faltantes, se aplicaron las fórmulas de estimaciones de Iijima y Kubo (2020) detalladas anteriormente en el apartado “Determinación de estadio ontogenético-Largo total”.

5.8 Comparaciones con Especies Afines

La comparación del esqueleto postcraneal de *C. yacare* con otros Alligatoridae se basó principalmente en la revisión bibliográfica para especies como *A. mississippiensis*, *M. niger*, *C. latirostris* y *C. crocodilus*. Las descripciones osteológicas se compararon con las observaciones en el material óseo seco. Además se pudo acceder a material óseo seco de dos *C. latirostris* adultos depositados en el LPVF-CECOAL-UNNE (CECOAL-AC-132 -fragmentario- y CECOAL-AC-267 -completo-). Mediante observación directa se compararon con ejemplares de *C. yacare* de tamaño similar (CECOAL-AC-106; CECOAL-AC-138 y CECOAL-AC-266).

6. RESULTADOS

6.1 Procesamiento del Material y Conservación

En las figuras 12 y 13 se observan los diferentes grados de completitud de los ejemplares utilizados. Las áreas corporales más conservadas fueron la región dorsal (vértebras toraco-lumbo-sacras y costillas), las cinturas, el estilopodio y el zeugopodio tanto anterior como posterior, y el metapodio posterior (al menos presentes en 12 de los 17 ejemplares (70%)).

6.2 Determinación del Estadio Ontogenético

6.2.1 Caracterización histológica del hueso y esqueletocronología

En los seis ejemplares analizados con esta técnica se observó un continuo de la microestructura ósea entre los juveniles y adultos. Detalles de la microestructura ósea se describen en el Anexo I. Las marcas de crecimiento por sí mismas no se han interpretado como la edad estimada del animal debido a la ambigüedad que puede presentar, temática abordada más adelante en el apartado de discusión. Se observó que cuando el animal alcanza la quinta marca de crecimiento en el periostio la distancia entre MC se reduce abruptamente, indicando una menor deposición ósea. Se interpretó este fenómeno como indicativo de haber alcanzado la madurez sexual, periodo donde la energía del animal se invierte más en reproducción que en crecimiento y reduce así la tasa de crecimiento (Chinsamy *et al.*, 2009; Fernández Dumont *et al.*, 2021). En aquellos individuos con más de cinco marcas también se observó un SFE, el cual se interpretó como indicador del cese del crecimiento y la consecuente madurez somática del esqueleto (Pereyra, 2020). Cuatro de los seis ejemplares mostraron una microestructura intermedia entre las características utilizadas para separar los grupos (ej. gran vascularización periférica y canales de reabsorción), lo que indicaría que, si bien pudieran ser maduros sexualmente, continuarían creciendo y remodelando el hueso. Por ello, se decidió separar a la categoría adultos en dos: **adulto joven** y **adulto mayor**. Se define aquí al adulto joven como aquel ejemplar que alcanzó la madurez sexual pero no la madurez somática, por no presentar un SFE bien definido. Mientras que el adulto mayor ha alcanzado un crecimiento asintótico, demostrado por el SFE y una vascularización menor en sus huesos. La decisión de separar al estadio adulto en dos subgrupos ya ha sido utilizada frecuentemente en la bibliografía (Furtado-Filho *et al.*, 2007; Romão, 2010; Viana *et al.*, 2010; Lima *et al.*, 2016). Así, los criterios de categorización según esta técnica histológica se reorganizaron como muestra la Tabla 1. Se determinaron un juvenil (CECOAL-AC-136), tres adultos jóvenes (CECOAL-AC-135, CECOAL-AC-137, CECOAL-AC-260) y dos adultos mayores (CECOAL-AC-105, CECOAL-AC-138).

Estadio	M. C.	Matriz	Canales vasculares	Otras particularidades
Juvenil	≤ 4	Entretejida y pseudolamelar >> lamelar	Circunferenciales > longitudinales > radiales. Periferia vascularizada	Abundantes canales de reabsorción, osteonas primarias
Adulto joven	= 5	Entretejida y pseudolamelar > lamelar	Circunferenciales > longitudinales > radiales > reticulares. Periferia poco vascularizada	Abundantes canales de reabsorción, osteonas primarias, osteonas secundarias en formación
Adulto mayor	≥ 6	Entretejida y pseudolamelar << lamelar	Circunferenciales > longitudinales > reticulares > radiales. Periferia avascular	SFE, osteonas secundarias, pocos canales de reabsorción

Tabla 1- Criterios de asignación de estadio ontogenético según microestructura histológica y esqueletocronología. Adaptados a partir de Pereyra (2020) y Mascarenhas-Junior et. al. (2021).

6.2.2 Regresiones lineales y estimaciones

Los pares de variables seleccionados presentaron una correlación fuertemente positiva (Tabla 2). El modelo lineal obtenido para estimar las marcas de crecimiento del húmero a través del perímetro del húmero fue $y=0,1748 x - 0,225$ con un $R^2= 0,88$ y p-valor de la prueba F menor a 0,05 (Fig. 14-A). El modelo obtenido para estimar el perímetro del húmero según la longitud del húmero fue $y=0,2911 x + 2,623$ con un $R^2= 0,93$ y p-valor de la prueba F menor a 0,05 (Fig. 14-B). Por último, el modelo resultante para estimar el largo del húmero a partir del largo del centro vertebral de la primera vértebra torácica fue $y=3,336 x +11,96$ con un $R^2= 0,94$ y p-valor de la prueba F menor a 0,05 (Fig. 14-C). Mediante los modelos se estimaron los estadios ontogenéticos de los 11 ejemplares que no se procesaron histológicamente y los resultados obtenidos son coherentes con el tamaño general de los huesos (ver Tabla 3).

Variable 1	Variable 2	n	r	IC del 95%	p-valor
humMC	humPer	7	0,937	(0,626; 0,991)	0,002
humPer	humL	16	0,965	(0,899; 0,988)	0,000
humL	VT1-cL	13	0,969	(0,897; 0,991)	0,000

Tabla 2- Correlación de Pearson para los pares de variables utilizadas en las regresiones. Referencias: humMC= marcas de crecimiento del húmero; humPer= perímetro del húmero; humL= largo del húmero; VT1-cL= largo del centro de la vértebra torácica 1.

Ejemplar	Marcas de crecimiento estimadas	Estadio estimado
CECOAL-AC-106	5	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-133	5	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-142	5	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-259	5	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-261	5	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-262	4	JUVENIL
CECOAL-AC-263	3	JUVENIL
CECOAL-AC-264	4	JUVENIL
CECOAL-AC-265	3	JUVENIL
CECOAL-AC-266	5	ADULTO JOVEN
ACC-UNNE-311	6	ADULTO MAYOR

Tabla 3- Estadios ontogenéticos estimados según la cantidad de marcas de crecimiento estimadas con el modelo matemático desarrollado.

6.2.3 Determinación final

Los 17 ejemplares analizados se distribuyeron en cuatro juveniles (24%), siete adultos jóvenes (41%) y seis adultos mayores (35%). En esta determinación final se tuvo en cuenta principalmente la información del método histológico y el modelo obtenido para el mismo (que aporta una estimación de los estadios con mayor precisión) junto con la observación de la fusión de la sutura neurocentral, y por último la estimación del largo total (ver Tabla 4). Detalles de los resultados de estas técnicas pueden consultarse en el Anexo I. Para la categoría “adulto joven” se tuvo en cuenta la permanencia de SNC sacra abierta (por la observaciones antedichas de Ikejiri (2012)) y un largo total menor a 160 cm (en base a datos de adultos jóvenes de *C. latirostris* (Romão, 2010) y *C. crocodilus* (Lima *et al.*, 2016)). Cabe aclarar que este grupo de “adultos jóvenes” no es equivalente a los “subadultos” utilizados en otras bibliografías de índole ecológica (Santos *et al.*, 1996; Angulo Bedoya *et al.*, 2019; Borteiro *et al.*, 2022) o fisiológica (Mussart *et al.*, 2006) para el género *Caiman*, ya que los tamaños mencionados por los autores son los considerados para el juvenil en este trabajo.

Ejemplar	Esqueletocronología	Cierre de SNC	Largo Total estimado	Estadio seleccionado
CECOAL-AC-105	ADULTO MAYOR	JUVENIL	ADULTO**	ADULTO MAYOR
CECOAL-AC-106	ADULTO JOVEN*	ADULTO	ADULTO**	ADULTO MAYOR
CECOAL-AC-133	ADULTO JOVEN*	ADULTO	JUVENIL**	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-135	ADULTO JOVEN*	ADULTO	JUVENIL**	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-136	JUVENIL*	JUVENIL	JUVENIL**	JUVENIL
CECOAL-AC-137	ADULTO JOVEN	JUVENIL	ADULTO	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-138	ADULTO MAYOR	ADULTO	ADULTO	ADULTO MAYOR
CECOAL-AC-142	ADULTO JOVEN*	ADULTO	JUVENIL	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-259	JUVENIL*	JUVENIL	ADULTO	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-260	ADULTO JOVEN	JUVENIL	ADULTO	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-261	ADULTO JOVEN*	JUVENIL	ADULTO	ADULTO MAYOR
CECOAL-AC-262	JUVENIL*	JUVENIL	ADULTO	ADULTO JOVEN
CECOAL-AC-263	JUVENIL*	JUVENIL	JUVENIL**	JUVENIL
CECOAL-AC-264	JUVENIL*	—	—	JUVENIL
CECOAL-AC-265	JUVENIL*	JUVENIL	JUVENIL	JUVENIL
CECOAL-AC-266	ADULTO JOVEN*	ADULTO	ADULTO	ADULTO MAYOR
ACC-UNNE-311	ADULTO MAYOR*	ADULTO	ADULTO	ADULTO MAYOR

Tabla 4- Estadios ontogenéticos finales de las muestras de *C. yacare* basados en cuatro metodologías diferentes. * = estimados mediante regresiones. ** = subestimación.

6.3 Descripción Osteológica del Postcráneo

La columna vertebral de *C. yacare* se compone de 66 (± 10) vértebras y se regionaliza en: 8 cervicales (C), 13 torácicas (T), 3 lumbares (L), 2 sacras (S) y de 30 a 40 caudales (Q) (8C-13T-3L-2S-30-40Q) (Fig. 15). Las vértebras son de tipo procélica, excepto las dos primeras cervicales, las dos sacras y la primera caudal.

El complejo atlanto-axial se compone de la C1, el proatlas y la C2 con su proceso odontoideo, todos morfológicamente modificados para articular la columna vertebral con el cráneo (Fig. 14-A, B; Fig. 15). De la C3 a la C8 son similares en su aspecto general: centro rectangular con una hipapófisis ventral, arco neural es alto con espina neural y zigapófisis desarrolladas, y parapófisis y diapófisis bien desarrolladas. Todas las vértebras cervicales articulan con costillas, monocéfalas en el atlas y bicéfalas en las restantes, con el capítulo ventral y el tubérculo dorsal, siendo este último de mayor tamaño en todas (Fig. 16).

La región torácica puede diferenciarse en una subregión torácica anterior (T1 a T5), donde las vértebras poseen una morfología de transición entre las vértebras cervicales, y una subregión torácica posterior (T6 a T13) (Fig. 15). Presentan cuerpos vertebrales cilíndricos, con una hipapófisis distintiva hasta la T5 (reducida en algunos ejemplares) y ausente a partir de la T6. Los arcos neurales son altos y robustos con zigapófisis y espina neural bien desarrolladas. Desde la T1 a la T5 ocurre una migración de la parapófisis hacia dorsal para generar procesos transversos bífidos. Las costillas torácicas son todas bicéfalas y su longitud y complejidad se reducen en sentido caudal (Fig. 17). La costilla torácica "generalizada" con todos los elementos consta de tres partes articuladas entre sí: un segmento costal vertebral proximal siempre osificado (=hueso costal), un segmento costal intermedio cartilaginoso, a veces calcificado, y un segmento costal esternal distal cartilaginoso. De la 2° hasta la 9° costilla hay tres segmentos (forman la caja torácica), la 1°, 10° y 11° poseen dos segmentos, y la 12° y 13° solo el segmento costal (estas se configuran como costillas flotantes) (Fig. 18, 19).

La región lumbar consta de tres vértebras que carece totalmente de costillas en todos los estadios analizados (Fig. 15). En ningún embrión se observaron condensaciones cartilaginosas asociadas a estas últimas vértebras presacras. Morfológicamente estas vértebras son similares a las últimas torácicas, pero no tienen facetas articulares en sus procesos transversos (Fig. 18). En la región sacra la S1 presenta el extremo craneal cóncavo y el extremo caudal plano; mientras que la S2 tiene el extremo craneal plano y el extremo caudal cóncavo (opistocélico). Las costillas sacras asociadas son robustas, piramidales y truncas (Fig. 15).

Entre los ejemplares con región caudal completa ($n=4$), el número de vértebras varió entre 30 (CECOAL-AC-260, adulto joven) y 41 (UNNEC 14349, embrión estadio 28) (Fig. 15; 20). Hacia la punta de la cola, disminuye gradualmente la altura del centro vertebral, los arcos y las espinas, se reducen las apófisis asociadas y sus articulaciones intervertebrales son menos evidentes. Solo la longitud del cuerpo se mantiene prácticamente constante hasta la anteúltima vértebra. Esta tendencia hacia la simplificación permite la división de la región caudal en una subregión anterior y una subregión posterior con base en la presencia o ausencia de costillas caudales, y el grado de desarrollo de las zigapófisis. El límite de las subregiones fluctúa entre la Q15 y la Q18, posiblemente esté sujeta a la variabilidad intraespecífica (desarrollo de costilla caudal) (Fig. 15; 20). En la región sacro-caudal de embriones, neonatos, juveniles y adultos jóvenes la articulación de las costillas con los procesos transversos de las vértebras es evidente, observándose claramente las suturas. En los adultos mayores, estas costillas están en su mayor parte fusionadas a la vértebra, conservándose superficialmente en algunas zonas las líneas de sutura. (Fig. 20).

De la caja torácica solamente se analizó el xifiesternón de un ejemplar juvenil (CECOAL-AC-264). Posee forma alargada, dividida en dos procesos xifoides donde se unen las costillas 3º a 9º, y presenta una débil osificación (Fig. 19). En *C. yacare* se observó una gastralía de hasta ocho hileras seriadas, cada una con forma de "V" invertida, y compuesta por cuatro elementos gastrales, dos a cada lado: un elemento anterior y medial, corto y robusto, y un elemento posterior y lateral, largo y delgado (Fig. 21).

La cintura pectoral de *C. yacare* se compone por un elemento impar medial, la interclavícula, y dos elementos pares laterales, escápulas y coracoides, estos últimos forman la cavidad glenoidea que articula el húmero. En el ejemplar neonato (UNNEC 14347) se observó la existencia del cartílago supraescapular. En el quiridio anteriorel húmero posee una marcada cresta deltopectoral anterior para inserción muscular. Le continúan un radio columnar (medial) y una ulna levemente falciforme (lateral) (Fig. 22). El basipodio posee cinco carpales en dos hileras. En la hilera proximal se encuentran tres huesos, dos con forma de reloj de arena, el radial (grande y medial) y el ulnar (pequeño y central), y uno irregular, el pisiforme (pequeño y lateral). La articulación antebraciocarpiana tiene una particular forma de "Z" (Fig. 22-D). En la hilera distal hay dos huesos irregulares, el central (siempre cartilaginoso y medial) y el carpal distal II+III+IV+V (osificado y lateral) (Fig. 23-D, G, H). En el metapodio hay cinco metacarpales, todos distintos entre sí y distinguibles por la forma de su carilla articular proximal. El acropodio posee cinco dígitos cuya fórmula falangeal es 2:3:4:4:3 (Fig. 22, 23).

La cintura pélvica posee tres huesos pares no fusionados: ilion (dorsal), pubis (anterior) e isquion (posterior). El ilion articula medialmente con la columna vertebral, por medio de las costillas sacras. El isquion y el íleon forman la fosa acetabular donde articula la cabeza femoral, excluyendo al pubis. El fémur es el hueso largo más grande del esqueleto y presenta una característica torsión que ubica las carillas articulares de sus diáfisis en planos opuestos. En el zeugopodio, la tibia (medial) es robusta y la fíbula (lateral) es muy angosta (Fig. 24). El basipodio posee cuatro tarsales en dos hileras: la proximal con astrágalo (medial) y calcáneo (lateral), y la distal con el tarsal distal III (pequeño, trapezoidal y medial) y el tarsal distal IV (grande, irregular y lateral). El metapodio posee cinco metatarsos, con el V muy reducido y el resto (I a IV) bien desarrollados y distinguibles entre sí por su carilla articular proximal. El acropodio posee cuatro dígitos y su fórmula falangeal es 2:3:4:5:0 (Fig. 24, 25).

Una descripción más detallada de cada hueso y su correlato con la musculatura se encuentra en el Anexo II y en las figuras del Anexo III.

6.4 Comparación con Especies Afines

Las comparaciones efectuadas mediante observación directa no encontraron diferencias notables en forma o accidentes óseos entre el postcráneo de *C. yacare* y *C. latirostris*. En ambos casos la morfología era conservada, con variaciones atribuibles a la variación intraespecífica y procesos del desarrollo (ej. inclinación de cierto accidente óseo, grosor de rebordes óseos). La revisión de la literatura para otros géneros y especies se aborda en la Discusión.

6.5 Análisis Ontogenético

6.5.1 Análisis cualitativo del material óseo seco

El examen visual y el análisis morfométrico lineal no permitieron hallar diferencias en el esqueleto axial entre los estadios juvenil, adulto joven y adulto mayor más allá del aumento de tamaño. No se encontraron diferencias ni patrones claros de cambios entre la inclinación de estructuras vertebrales como las carillas articulares zigapofisiarias o procesos laterales, la profundidad o forma de fosas ni la relación de tamaño entre partes. En las costillas tanto cervicales como torácicas no se encontraron marcadas diferencias entre los estadios. Solamente se evidenció en la 2° costilla cervical un leve cambio de forma en la superficie articular de los tubérculos, siendo circular en los juveniles y ovalada en los adultos.

Se observaron diferencias ontogenéticas en el esqueleto apendicular. En la escápula, el borde posterior es curvo y liso en los juveniles, mientras que en los adultos presenta una montura o quebradura, la cual aparece gradualmente en la ontogenia junto a un engrosamiento del mismo (Fig. 26- A a D). En adultos mayores también es más notoria la inserción del *m. levator scapulae* con un borde anterior con estrías engrosadas. En el coracoides destaca el aumento de grosor de la cresta antero-ventral de su lámina donde se ancla el *m. costocoracoides*, siendo gradual la transición juvenil-adulto (Fig. 26-F a H). Hay una evidente tendencia de juvenil a adulto al aumento de estrías y excavaciones en la apófisis acromial tanto de la escápula como del coracoides, lo cual es consistente con la fusión de ambos en la articulación coracoescapular (Fig. 26-E).

Los húmeros de los juveniles presentan diáfisis estrechas y epífisis gráciles, en contraste con las diáfisis engrosadas y epífisis robustas de los adultos. Si bien el tamaño relativo de las partes no se ve modificado, se observa que en adultos el margen posterodorsal es levemente más curvado y existe un aumento marcado de la tuberosidad del *m. teres major*. Otro cambio llamativo se da en las fosas proximales de la superficie dorsal del húmero, en juveniles y adultos jóvenes se aprecia una fosa anterior extensa y una posterior más pequeña, mientras que en adultos mayores la tendencia es la unión de la fosa posterior a la anterior en una gran depresión para los músculos del brazo (Fig. 26-I a K).

En el zeugopodio también existen diferencias entre los estadios. En la ulna, la incisura troclear es poco evidente en los juveniles respecto a los adultos donde ambas tuberosidades proximales se distinguen claramente (Fig. 26-L a N). Además, la fosa del *m. pronator quadratus*, ubicada en el proceso olécranon, es más profunda en los adultos. Por parte del radio, se evidencia que la superficie interósea del radio es más plana en adultos que en juveniles. En el autopodio no se encontraron caracteres diferenciales entre los estadios, más allá del tamaño.

En la cintura pélvica, los juveniles presentan isquiones con un margen anterior de la rama isquiática estrecho y filoso, el cual se engrosa en los adultos. Así también el surco de origen del *m. puboischiotibialis* es más evidente en los adultos, pudiendo pasar desapercibido en los juveniles (Fig. 27-A a C). Por otra parte, el ilion de los juveniles presenta una cresta ilíaca de borde afilado que se engrosa a medida que llegan a un estadio adulto mayor (Fig. 27-D). Otro cambio notorio es el grado de desarrollo de la cresta vertical situada entre las carillas de articulación sacro-iliaca. Debido al aumento de área de estas carillas, la cresta vertical se comprime gradualmente desde el juvenil hasta el adulto mayor y llega a reducirse a una saliencia acuminada en los adultos de gran tamaño (Fig. 27-E). Aunque esta característica también fue observada en un único adulto joven (CECOAL-AC-142) (Fig. 27-E, columna media, fila inferior). En el pubis no se halló variación entre estadios.

En el fémur, se determinaron tres tendencias de juvenil a adulto mayor: aumento de la concavidad posterior de la cabeza, acentuación de la línea áspera y aumento del tamaño general de la fosa que recibe al *m. adductor femoralis* en la superficie ventral. También se observó una mayor estriación en la fosa trocantérica y en las fosas cercanas a la línea intertrocantérica (Fig. 27-F a I). En la tibia, la cresta cnemial es mayor en los adultos que en los juveniles. En la fíbula, la cresta antero-lateral presenta mayor área en los adultos (Fig. 27-J a L). En el autopodio, el tarsal distal II+III de los juveniles posee carillas articulares suaves que le confieren forma esferoidal, mientras que en los adultos estas carillas se desarrollan más y la forma cambia a trapezoidal.

6.5.2 Proporciones y estadios

De las 15 proporciones corporales analizadas, 13 no presentaron diferencias significativas entre las medias en cada estadio y las correlaciones en general son débiles, por lo que se descartó su utilidad como estimador (Tabla 5). Solamente dos proporciones tuvieron correlación. Por un lado, LMA/LPM tuvo correlación positiva, aunque su p-valor indica similitudes entre estadios; posiblemente la muestra pequeña esté incidiendo en los resultados de la prueba. Por otro lado, FeL/LPM fue la única proporción con una correlación positiva con buena fuerza ($r=0,74$) y diferencias significativas entre estadios (Fig. 28).

Para la proporción FeL/LMP se determinaron rangos para catalogar los estadios. Los rangos resultantes fueron: $\leq 0,414$ ($\leq 41,4\%$) para juveniles, $[0,415 - 0,420]$ ($[41,5\% - 42\%]$) para adultos jóvenes, y $\geq 0,421$ ($\geq 42,1\%$) para adultos mayores. Como los rangos se superponen, se decidió acortar el rango del estadio “adulto joven” debido a su gran variabilidad, el límite inferior es la media entre la media de las proporciones y el valor mínimo, viceversa para el límite superior. Sin embargo, esta es una primera aproximación al uso de esta proporción como estimador, entendiendo que la superposición en los rangos obtenidos puede dificultar la clasificación precisa de los ejemplares utilizando únicamente esta medida. Aun así, es evidente la tendencia general de aumento en la proporción a lo largo del desarrollo. Debido a la posibilidad de contar solamente con el fémur, en lugar de todos los huesos necesarios para calcular la LMP, también se realizó una regresión lineal para determinar la LMP en base a la FeL. El modelo obtenido fue $y=2,2772 x+14,47$ ($R^2=0,997$; p -valor= 0,00) (Fig. 29).

Proporción	N	r	p-valor
LMA/LMP	10	0,60	0,147
LMA/LPS	9	-0,27	0,753
LMP/LPS	10	-0,36	0,540
C8cL/LPS	10	-0,04	0,763
T2cL/LPS	11	0,10	0,818
T7cL/LPS	11	-0,10	0,927
L2cL/LPS	12	-0,25	0,711
HuL/LMA	11	0,18	0,840
RaL/LMA	11	-0,40	0,431
RaL/HuL	13	-0,48	0,252
FeL/LMP	13	0,74	0,032
TiL/LMP	13	-0,31	0,504
TiL/FeL	13	-0,45	0,213
HuL/FeL	13	0,31	0,406
C8/T2	12	-0,45	0,291

Tabla 5- Resultados del análisis de las proporciones corporales y los estadios ontogenéticos (juvenil, adulto joven y adulto mayor). Se expone la muestra utilizada para la proporción, su coeficiente de correlación de Spearman y el p-valor de la prueba de Kruskal-Wallis. Se resalta en negrita la única proporción que pasó ambos análisis. *Referencias:* C8cL, longitud central de la 8^{va} cervical; FeL, longitud del fémur; HuL, longitud del húmero; L2cL, longitud central de la 2^{da} lumbar; LMA, longitud del miembro anterior; LMP, longitud del miembro posterior; LPS, longitud vertebral presacro; RaL, longitud del radio; T2cL, longitud central de la 2^{da} torácica; T7cL, longitud central de la 7^{ma} torácica.

7. DISCUSIÓN

La morfología osteológica postcraneal observada en *C. yacare* es similar a otras especies del clado Crocodylia y soporta un plan corporal conservador en los cocodrilianos (Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969; Lima, 2010; Klein, 2016; Vieira *et al.*, 2016a; Blanco, 2018; Ristevski, 2019). En esta sección se discuten: 1) la composición del esqueleto (esqueleto axial, esqueleto apendicular anterior y posterior), 2) la variación ontogenética y 3) la determinación del estadio ontogenético.

7.1. Composición del Esqueleto

7.1.1 Esqueleto axial

Columna vertebral-Regionalización.

Distintos trabajos coinciden en una composición de veinticuatro vértebras presacras en cocodrilos, aunque todavía está en discusión la regionalización de la misma (Mook, 1921; Romer, 1956; Chamero, 2011; Blanco, 2018; Ristevski, 2019). No existe duda sobre la presencia de solamente dos vértebras sacras (S) y sobre la variabilidad en el número de vértebras caudales (Q), tanto interespecífica como interespecífica (Mook, 1921). Sin embargo, la similitud de las vértebras en la zona transición de las otras regiones y una posible variabilidad intraespecífica del número de vértebras producen que diferentes autores determinen distintos límites y cantidades de vértebras entre regiones en una misma especie.

Tradicionalmente se define la región cervical (C) como aquella que forma el cuello y cuyas costillas no contactan con el esternón, mientras que la región dorsal (D) se compone de aquellas que forman el tronco y contactan o no con el esternón. A su vez en esta región dorsal se podría diferenciar una región torácica (T) de vértebras con costillas, y una región lumbar (L) con vértebras carentes de las mismas, en forma análoga a los mamíferos (Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969). Sin embargo, los límites entre las regiones son discutidas y algunos autores consideran una región cervical de nueve vértebras (Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969; Chamero *et al.*, 2014; Figueredo *et al.*, 2015a, 2016; Iijima y Kubo, 2019b; Munteanu y Covaşă, 2020). La novena vértebra es considerada como la primera vertebra torácica, en concordancia con otros trabajos (Mook, 1921; Lima *et al.*, 2011b; Klein, 2016; Vieira *et al.*, 2016a; Blanco, 2018; Gomes de Souza, 2018; D' Angelo Corrêa *et al.*, 2020). Del mismo modo, la cantidad de vértebras que componen la región lumbar varía según la especie analizada (Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969; Lima *et al.*, 2011b; Chamero *et al.*, 2014; Blanco, 2018; Iijima y Kubo, 2019b). Esta variedad de interpretaciones está sujeta entonces a los criterios para reconocer el límite cérvico-torácico y toraco-lumbar, lo que lleva a plantear dos preguntas: I) ¿La novena vértebra debe ser considerada cervical o torácica? y II) ¿Dónde se sitúa el límite tóraco-lumbar?

La primera pregunta se puede abordar desde varias aristas: morfología, función y expresión génica. Morfológicamente en todos los cocodrilianos la 9° vértebra presenta características transicionales entre las consideradas cervicales (ej. VC5) y las torácicas (ej. VT7). Además, los análisis de morfometría geométrica sitúan a la 9° vértebra en el mismo morfoespacio que la C8 dada la forma tan similar ya comentada (Chamero, 2011; Böhmer *et al.*, 2015). No obstante, su costilla asociada es más similar al resto de costillas torácicas y bien diferente de las costillas cervicales. Es más, la costilla de la 8° vértebra, siempre considerada cervical, se asemeja en forma a las costillas cervicales precedentes, patron ya

observado en *M. nigra* y que difiere de otros como *Crocodylus* donde la costilla parece más una dorsal que una cervical (Mook, 1921). Chamero (2011) indica que la posición de las vértebras está altamente relacionada a las costillas debido a influencias de la morfología de las facetas articulares, lo cual lo confirma en sus análisis cuantitativos. Por lo tanto, podemos suponer que el tipo de costilla asociada influye en el tipo morfológico a considerar para la vértebra en cuestión. Sumado a ello, la posición anatómica de esta vértebra es paralela a la cintura pectoral, al menos en *Caiman* (Blanco, 2018). Por lo tanto, el tipo de costilla y posición anatómica sustenta la idea de categorizarla como primera vértebra torácica en este trabajo.

La perspectiva funcional fue explorada por Chamero (2011), quien considera la 9° vértebra como cervical, pero cuya interpretación no se opone a la clasificación como T1. Para Chamero (2011) el cuello presenta dos subregiones en base a la transición morfológica gradual: una más craneal (C3-C6) y otra más caudal (C7-T3 en esta tesis). En la subregión craneal la homogeneidad morfológica, la gran imbricación de las costillas cervicales y su asociación a los osteodermos nucales generan una integración de las partes en una unidad prácticamente inmóvil que puede acompañar los movimientos del cráneo. Esto tendría implicancias funcionales en acciones como la maniobra de giro (giro de la muerte) utilizada para alimentarse de presas grandes, principalmente en cocodrilianos brevirostrinos (Fish *et al.*, 2007). Por otro lado, la subregión caudal es más laxa en concordancia con el movimiento más amplio de la cintura pectoral. Este análisis también es apoyado por la miología cervical (Chamero, 2011) y por los estudios de Iijima y Kubo (2019b), donde los Alligatoridae presentan cuellos más rígidos y menos móviles que el resto de cocodrilianos.

El enfoque genético tiene concordancia con el morfológico. Böhmer *et al.* (2010, 2015) analizan los genes reguladores Hox, indicando que Hoxa-5 es el único gen expresado en la 9° vértebra (considerada cervical por ellos) y marcaría el límite de la región cérvico-torácica de *C. niloticus* y *A. mississippiensis*. Esto coincide con las observaciones de Mansfield y Abzhanov (2010) en *A. mississippiensis*, donde Hoxa-5 se expresa de la 9° hasta la 12° vértebra (VT1 a VT4) y se reducen en la 16° (VT8).

Otro tema de gran debate se refiere al límite toraco-lumbar. Tradicionalmente las vértebras lumbares no presentan costillas asociadas y por lo tanto carecen de facetas articulares (Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969). Basados en ese concepto, la cantidad de vértebras lumbares reconocidas en diferentes especies de cocodrilianos varía de seis a dos. Para *C. yacare* trabajos previos han identificado de dos a cuatro lumbares en embriones (Blanco, 2018) y seis lumbares en adultos (Figuereido *et al.*, 2015a). No obstante, Figuereido *et al.* (2015a) incluye como vértebras lumbares a tres vértebras con diapófisis y parapófisis en el proceso transverso y presencia de costillas que son típicas de una vértebra torácica (T10-T13 en esta tesis), por lo tanto, se deberían considerar únicamente tres vértebras lumbares debido al concepto clásico. Blanco (2018) menciona que el número de vértebras lumbares podría estar relacionado con las ubicaciones geográficas del área de estudio: poblaciones del Matto Grosso (Brasil) en el caso de Figuereido *et al.* (2015a) y Lima (2010), y poblaciones de Chaco y Formosa (Argentina) para Blanco (2018).

La determinación de vértebras lumbares también podría estar sesgada por anomalías del desarrollo o efectos del procesamiento del material. Mansfield y Abzhanov (2010) y Blanco (2018) comentan para *A. mississippiensis* y *Caiman*, respectivamente, la presencia de costillas lumbares o nódulos cartilaginosos en el desarrollo temprano que normalmente se reabsorben tarde en la ontogenia. Adicionalmente, Gomes de Souza (2018) señala especímenes de *C. acutus* y *C. crocodilus* con patologías en el desarrollo del

proceso transverso donde se mantienen pequeñas costillas unidas al proceso por una sutura visible. Esta sutura también da cuenta que las proyecciones laterales lumbares son parte del arco neural y no costillas fusionadas. En este estudio nunca se observaron nódulos en la zona lumbar ni costillas asociadas en los embriones analizados. Respecto al tratamiento del material, en este estudio se observó cómo los procesos de descomposición pueden desgastar las facetas articulares y que las piezas pequeñas podrían perderse y, por lo tanto, habría un sesgo en la interpretación. Por ejemplo, de los siete ejemplares colectados, en cinco se encontró la 12° costilla y solo en tres la 13°.

Para *C. yacare* se han propuesto al menos tres regionalizaciones diferentes: (I) 8C-15D-2S-39Q (Lima *et al.*, 2011b), (II) 9C-9T-6L-2S-33/39Q (Figueiredo *et al.*, 2015a); y (III) 8C-16D (12/14T-2/4L)-2S-36/39Q (Blanco, 2018). Con base en lo expuesto anteriormente y las observaciones en 20 ejemplares con columna vertebral, este trabajo sugiere una cuarta opción de regionalización: 8C-13T-3L-2S-30/40Q. La misma concuerda con lo propuesto por Mook (1921) para *C. acutus*, *Tomistoma schlegelii*, *M. niger* y *A. mississippiensis*; coincide parcialmente con 8C-13T en *C. latirostris* (D' Angelo Corrêa *et al.*, 2020) y 8C-13T-3L-2S-37Q en *M. niger* (Vieira *et al.*, 2016a), y resuelve la diferenciación de la región dorsal en las propuestas de Lima *et al.* (2011b) y Blanco, (2018).

Columna vertebral-Comparación con otras especies.

En todos los ejemplares analizados la región cervical presenta la morfología del complejo atlantoaxial y de las C3-C8 similar a otros cocodrilianos (Mook, 1921, Romer, 1956; Chamero, 2011; Vieira *et al.*, 2016a; Blanco, 2018; Ristevski, 2019). Las tendencias craneo-caudales de cambios en el cuerpo y apófisis mencionadas por Chamero (2011) también se observaron en *C. yacare* (ver Anexo II).

En la región torácica de *C. yacare* se observaron las mismas tendencias que en otros cocodrilianos, en especial aligatóridos. Las vértebras tienen espinas neurales grandes que soportan una gran musculatura epiaxial, necesaria por su alimentación subacuática donde sacuden a las presas y la maniobra de giro (Mansfield y Abzhanov, 2010). Las hipapófisis de la subregión torácica anterior son importantes para la flexión ventral. El desarrollo de la musculatura en esta región guardaría relación con la longitud de las hipapófisis y su proyección craneal en los aligatóridos (Chamero, 2011). En esta zona la presencia de hipapófisis también se asocia a ligamentos que fortalecen el cuello, los cuales en *A. mississippiensis* llegan hasta la VT4 (Chamero, 2011) al igual que en *C. acutus* (Mook, 1921) y *M. niger* (Vieira *et al.*, 2016a). En el caso de *C. yacare* se infiere que estos músculos y ligamentos alcanzarían la VT5, que es la última en presentar hipapófisis (aunque algunos ejemplares la presenten reducida o no desarrollada). La presencia de hipapófisis hasta la quinta torácica también fue observada en *C. latirostris* (D' Angelo Corrêa *et al.*, 2020), por lo que esta característica podría ser distintiva del género *Caiman*.

En todos los ejemplares analizados la región sacra comparte las mismas características que otros cocodrilianos (Mook, 1921, Romer, 1956; Ristevski, 2019)

La región caudal de *C. yacare* (con 30-40 vértebras) es consistente con estudios previos en la especie: de 37-39 vértebras en Lima *et al.* (2011b), 33-37 en Figueiredo *et al.* (2015b) y 36-39 en Blanco (2018). Esta última autora además reporta 41-42 vértebras caudales para *C. latirostris*, similar a lo hallado en el embrión UNNEC 14349. Los procesos laterales están ausentes a partir de las vértebras caudales 14°-17° en ambas especies (Blanco, 2018), de manera similar a lo observado en esta tesis, y esto permite

diferenciar las dos subregiones caudales (anterior y posterior). Hoffstetter y Gasc (1969) consideran tres subregiones: la primera vértebra caudal, por ser biconvexa, la zona de vértebras con procesos laterales y la zona sin procesos laterales. Si bien la biconvexidad de la Q1 permite una mayor amplitud de los movimientos laterales de la cola, por ejemplo, durante la natación (Figueiredo *et al.*, 2015b), y cierta movilidad de la cola independiente de las zonas precaudales (obs. pers.), no debería diferenciarse solo por su biconvexidad ya que el resto de características anatómicas son muy similares a las vértebras subsiguientes.

Por último, en todos los ejemplares analizados en estas tesis se encontraron arcos hemales a partir de la segunda vértebra caudal al igual que Mook (1921), Figueiredo *et al.* (2015b) y Vieira, *et al.* (2016a). Blanco (2018) observó gran variabilidad en el primer chevrón pudiendo estar asociado a la primera, segunda o tercera vértebra en ambas especies de caimanes argentinos. Se ha sugerido que la posición del chevrón es un dimorfismo sexual (Romer, 1956), pero esto ha sido discutido y refutado (Erickson *et al.*, 2005; Vieira *et al.*, 2016a).

Caja torácica.

El esternón forma la parte ventral de la caja torácica, es cartilaginoso y puede calcificar en varias especies de cocodrilianos (Mook, 1921; Romer, 1956; Hoffstetter y Gasc, 1969; Vieira *et al.*, 2018; Blanco, 2018; Baier *et al.*, 2018). Para identificar las porciones que forman al esternón cocodriliano se han utilizado diversos nombres. En el presente trabajo se reconoce en *C. yacare* una placa esternal anterior y un xifiesternón posterior, del mismo modo que Vieira *et al.* (2016a) y Blanco (2018). Esta placa esternal es aplanada, romboidal y en su porción anterior se encuentra introducida la interclavícula. En los bordes laterales hay dos facetas articulares cóncavas: la anterior articula con el coracoides y la posterior con la 2º costilla torácica (Fig. 19). En cambio, Baier *et al.* (2018) reconocen un esternón tripartito dividido en proesternón, mesoesternón y el xifiesternón en *A. mississippiensis*. Para estos autores entre proesternón y mesoesternón existe una articulación móvil que los separa, la cual no pudo ser observada debido al estado del material CECOAL-AC-264. De acuerdo a Baier *et al.* (2018), un esternón y segmentos esternales cartilaginosos en los caimanes ayudaría a una locomoción con zancadas largas principalmente durante la marcha alta.

C. yacare presenta ocho costillas que llegan al esternón, una (CT2) a la placa esternal y siete (CT-3-9) al xifiesternón (Fig. 19), coincidiendo con lo observado en la especie por Figueiredo *et al.* (2016) y Blanco (2018). Este patrón es compartido con *A. mississippiensis* y *C. acutus* (Mook, 1921; Baier *et al.*, 2018; Rose *et al.*, 2021). En cambio, *C. latirostris*, al menos en sus estadios embrionarios, presenta siete costillas contactando al esternón (Blanco, 2018) y *M. niger*, nueve (Vieira *et al.*, 2016a, 2017). Blanco (2018) también observó nueve costillas, pero solamente en embriones de estadio 21-22 de *C. yacare*. Otra particularidad observada por Blanco (2018) es la presencia de pequeñas bifurcaciones distales del segmento esternal de las costillas 6º a 10º desde los estadios 22 a 25. Estas estructuras no pudieron ser corroboradas en el material diafanizado debido a la carencia de porción esternal en los embriones y neonatos. En el xifiesternón analizado tampoco se encontraron dichas bifurcaciones. Por lo tanto, queda abierta la incógnita de qué ocurre en el desarrollo con dicha costilla extra y con las bifurcaciones, o si son el resultado de la variabilidad intraespecífica.

Blanco (2018) menciona que en todos los estadios analizados nunca se evidenció el segmento intermedio de las costillas y propone que en algún momento post-eclosión debería diferenciarse puesto

que los adultos lo poseen. En *C. yacare* dichos segmentos están presentes y son prominentes desde el estadio 28, de manera similar a lo que ocurre en *M. niger* desde estadios más tempranos (estadio 20 de Lungman *et al.* (2008) comparando los días de incubación en Vieira *et al.*, 2018). Aunque a diferencia de *M. niger*, que presenta un segmento costal en las últimas tres costillas, *C. yacare* lo presenta en las últimas dos (Fig. 19-B). Los procesos uncinados en *C. yacare* están presentes dorso-posteriormente en la porción costal desde la 1° a la 6° costilla en los embriones (siendo de cartílago) y desde la 1° a la 4° costilla en todos los adultos analizados. La ausencia de los procesos uncinados en la 5° y 6° costilla en los adultos podría deberse a la no osificación de los mismos luego de la eclosión. Blanco (2018) observó procesos uncinados hasta la 9° costilla en ambas especies de *Caiman*. En otras especies, Mook (1921) indica para adultos de *C. acutus* procesos uncinados óseos hasta la 4° costilla y Rose *et al.* (2021) menciona procesos cartilaginosos hasta la 8° costilla en juveniles de *A. mississippiensis*. Blanco (2018) también evidenció una formación cartilaginosa pequeña y circular dorso-anterior a las costillas 1° a 3° para *C. yacare* que se osifica y termina formando parte de la superficie costal. En esta tesina tales cartílagos no fueron detectados, posiblemente debido al avanzado estado de osificación costal de los embriones.

Gastralia.

Entre los reptiles actuales, una gastralía discreta y articulada, solo se encuentra en *Sphenodon* y *Crocodylia* (Vickaryous y Hall, 2008). La gastralía de *C. yacare* se encuentra incluída dentro de las capas superficiales del *m. rectus abdominis* y varía de cinco a ocho hileras (Lima, 2010; Figueiredo *et al.*, 2015a; Blanco, 2018) en concordancia con la tendencia de los *Crocodylia*. Blanco (2018) observó la existencia tanto de hileras simples (un elemento gastral a cada lado) como dobles (dos elementos gastrales de diferente tamaño a cada lado). En *M. niger* se han registrado siete hileras (Vieira *et al.*, 2016a, 2018) mientras que en *A. mississippiensis* siete en embriones y ocho en adultos (Vickaryous y Hall, 2008). Estos últimos autores encuentran gran variabilidad morfológica atribuible a su origen dérmico: posiciones asimétricas, malformaciones, bifurcaciones distales e incluso la ausencia de elementos en algún lado de la hilera. En nuestro análisis en todos los esqueletos secos se pudo inferir la presencia de una gastralía de hileras dobles a pesar de la incompletitud de los elementos óseos. Esta misma variabilidad fue observada en este trabajo respecto a forma general, variación de grosor a lo largo del eje y grado de curvatura de los elementos.

De todas las hileras que componen la gastralía, la última siempre se encuentra más desarrollada lo que permite su fácil reconocimiento (Vieira *et al.*, 2016a; Blanco, 2018). Esto se correlaciona con la fijación de músculos que deforman la cavidad abdominal como el *m. ischiotoroncalis*, *m. rectus abdominalis* y *m. transversus abdominalis*, entre otros (Farmer y Carrier, 2000). En *Alligator* estos dos últimos músculos se activan principalmente durante la respiración en lugar de la locomoción (Farmer y Carrier, 2000), por lo que la gastralía participa activamente de la ventilación, mecanismo denominado respiración corazal (*cuirassal breathing*) (Carrier y Farmer, 2000). Por lo tanto, este mecanismo debe ocurrir también en *C. yacare* debido a la anatomía de su gastralía

Costillas caudales.

Blanco (2018) indica que las vértebras caudales carecen de costillas, sin embargo, están son reconocidas como tales debido a la presencia de suturas visibles hasta el estadio juvenil y su centro de osificación diferente al del centro vertebral, situación que también ocurre en la región sacra (Mook, 1921; Lima *et al.*, 2011a; Vieira *et al.*, 2016a, Gomes de Souza, 2018). Hoffstetter y Gasc, (1969) han propuesto el uso del término pleurapófisis para “*una costilla fusionada que es embriológicamente distinta de la vértebra (costillas sacras, costillas caudales)*” (p.208), sin embargo, esta estructura continuó siendo denominada apófisis o proceso transverso por algunos autores (por ejemplo, Romer, 1956; Figueiredo *et al.*, 2015b; Klein, 2016; Munteanu y Covaşă, 2020). Ante tal situación, Gomes de Souza (2018) evalúa desde varias aristas el origen y nomenclatura de los procesos laterales. Esta autora restringe los términos “diapófisis” y “parapófisis” para la carilla articular, y utiliza “apófisis diapofisiaria” y “apófisis parapofisiaria” para las proyecciones óseas que soportan dichas articulaciones. En la región sacro-caudal las apófisis son cortas y fusionan sus carillas en una “sinapófisis” donde se articulan costillas (sacras y caudales) o procesos costales. En este trabajo recuperamos el uso del término “costillas” para los procesos laterales de esta región, pero conservamos el uso indistinto de “diapófisis” y “parapófisis” debido a la tradición en otras obras literarias (por ejemplo, Mook, 1921; Vieira *et al.*, 2016a; Blanco, 2018). La embriología señala que los procesos transversos son una respuesta tisular al desarrollo de la costilla proximal, generando una masa tisular continua entre proyección y vértebra, aunque tengan centros de osificación diferenciados. Esto sucede en la región presacra, en cambio las vértebras sacras y caudales destacan por una discontinuidad rellena de cartílago entre vértebras y expansión lateral, reconociéndose estas como costillas (Gomes de Souza, 2018). En los ejemplares analizados se observaron las zonas de articulación costovertebral en los embriones y las suturas en juveniles y adultos jóvenes, coincidiendo con las interpretaciones de Gomes de Souza (2018).

7.1.2 Esqueleto apendicular anterior

El esqueleto apendicular está inherentemente relacionado a las capacidades locomotoras de un vertebrado. Tradicionalmente en los tetrápodos se reconoce un continuo de tres posturas locomotoras, principalmente por el ángulo del fémur respecto al cuerpo: expandida (o reptante) (anfibios, escamados y tortugas), semierecta (cocodrilianos) y erecta (o parasagital) (mamíferos y dinosaurios) (Reilly y Elias, 1998). Los Crocodylia actuales utilizan en tierra tres desplazamientos que involucran posiciones distintas: reptación, marcha alta y galope (Romão, 2010). Dmitriy (2022) denomina a la marcha alta como parasagitalidad funcional, y la reconoce como una apomorfía de los Crocodyliformes junto a una articulación anterobraquioocarpiana de gran movilidad. Actualmente se reconoce que los cocodrilomorfos basales eran muy terrestres y cursoriales, con formas inclusive digitígradas, por lo que la postura plesiomórfica para el grupo es la erecta, mientras que los Crocodylia actuales son secundariamente semierectos y reptantes, posiblemente por retornar a una vida semiacuática (Reilly y Elias, 1998).

Cintura pectoral.

En los amniotas basales la cintura pectoral consta de escápulas, procoracoides, metacoracoides, clavículas e interclavícula (Vickaryous y Hall, 2006). En todos los especímenes de *C. yacare* analizados se encontraron escápulas, coracoides e interclavícula. Estos mismos elementos óseos están presentes en el resto de cocodrilianos (Mook, 1921; Romer, 1956; Lima *et al.*, 2011a; Vieira *et al.*, 2016b; Blanco, 2018). Respecto a otras especies, la forma recta en ambos lados de la escápula de *C. yacare* coincide con los datos de Chamero *et al.* (2012) para la morfología del género, diferenciándose de otros como *Gavialis* con su escápula cóncava cranealmente y recta caudalmente. Así también el coracoides se encuentra marcadamente expandido en ambos extremos como en otros aligatóridos, a diferencia de los coracoides de ancho casi constante de los cocodrilidos y gaviálidos (Chamero *et al.*, 2012). Por otra parte, Figueiredo *et al.* (2016) denomina “epiesternón” a la interclavícula, sin embargo, tal terminología es incorrecta puesto que la interclavícula tradicionalmente es considerada parte de la cintura pectoral (Romer, 1956) y es diferente embriológicamente del esternón (Vickaryous y Hall, 2010).

La ausencia de clavículas en el material analizado es esperada dado que la pérdida de éstas en el linaje de los cocodrilianos está bien documentada (Vickaryous y Hall, 2010; Baier *et al.*, 2018). Baier *et al.* (2018) consideran que la pérdida de la clavícula podría haber aumentado la movilidad de la unión esternocoracoidea en los Crocodylomorpha con posturas erguidas y esta se mantuvo en las formas actuales pese al retorno secundario a posturas semiergidas. Cabe mencionar que Klein (2016) muestra en su trabajo un par de clavículas para *A. mississippiensis*, aunque en la fotografía publicada (Fig. 12.1, p. 27) corresponde, por su morfología, al primer par de costillas cervicales.

Quiridio anterior.

El húmero, el radio y la ulna de *C. yacare* mantienen la morfología descrita por otros autores (Mook, 1921; Romer, 1956; Lima *et al.*, 2011a; Vieira *et al.*, 2016b; Blanco, 2018). Chamero *et al.* (2012) mencionan que los Alligatoridae tienden a tener húmeros robustos con crestas deltopectorales de emergencia abrupta y epífisis más anchas y menos torcidas que los Crocodyloidea. Estas características también se observaron en los ejemplares de *C. yacare*. La anatomía y topología de la articulación húmero-antebraquial es consistente con la comentada por Fujiwara *et al.* (2010) para *A. mississippiensis*.

La parte anatómica más destacable es el autopodio. Dmitriy (2022) interpreta las siguientes características de la mano de los cocodrilianos relacionadas con una especialización en la cuadrupedia y la posibilidad de adoptar una parasagitalidad funcional: (1) La línea proximal de la muñeca tiene dos elementos (radial y ulnar) de longitud desigual que compensa la longitud desigual del radio y la ulna. El carpal intermedio no desaparece como se pensaba anteriormente (Romer, 1956), sino que se fusiona con el radial durante la embriogénesis. (2) La desaparición completa de las garras de los dedos IV y V (incluso la propia falange ungeal en el dedo IV). (3) La aparición de músculos adicionales para aducir el dedo V: el *m. transversus palmaris*, procedente del radio, y el *m. flexor digiti V*, procedente del radial. En las observaciones realizadas en *C. yacare* se confirman las dos primeras premisas. En tanto la última premisa es mencionada en los trabajos miológicos de Pereyra *et al.* (2023).

En cuanto al pisiforme, este es similar a los descritos por Vieira *et al.* (2016a, b) y Blanco (2018). Según Blanco (2018) el pisiforme permanece cartilaginoso y se fusiona con el ulnar en los últimos estadios embrionarios de *C. yacare*, así como en las Aves. Sin embargo, en esta tesis se ha observado en los últimos estadios embrionarios la presencia del pisiforme como un elemento condral diferenciado y en el

neonato ya totalmente osificado sin indicios de fusión con el ulnar. El hallazgo de pisiformes en nueve adultos también contrasta con esta idea de la fusión. Es oportuno mencionar que el hueso considerado aquí como pisiforme es expuesto en el trabajo de Klein (2006) como uno de tres carpales distales en *A. mississippiensis* (Fig. 13.29, p.47) y el pisiforme solo es mencionado en un esquema general (Fig. 13.1, p.38), por lo que su identificación debería ser revisada.

La conformación del carpal distal es un poco más discutida. Tradicionalmente, la evolución de la muñeca de los arcosaurios se explicaba mediante un paradigma recapitulativo: 13 condensaciones precarpianas que secundariamente se fusionarían en el patrón final del adulto con seis carpales (Romer, 1956; Buscalioni *et al.*, 1997). Esta visión generó diversas interpretaciones sobre el patrón de fusión ósea, principalmente sobre el destino del carpal distal I, el cual podría fusionarse a (1) el metacarpal I, (2) el central (como propone Romer, 1956) o (3) al carpal distal II. La explicación contraria y aceptada actualmente es el paradigma morfogenético de Müller y Alberch (1990) que propone que en los cocodrilianos hubo una pérdida en el número de condensaciones condrales primarias (Buscalioni *et al.*, 1997). Según esta interpretación, la muñeca de los cocodrilianos actuales tiene inicialmente nueve elementos carpales que se fusionan posteriormente en seis. Entre los elementos perdidos destaca el carpal distal I. Análisis en fósiles confirman este hecho a partir del clado Crocodylomorpha donde hay tres carpales distales (Buscalioni *et al.*, 1997), mientras que en los Crocodylia vivientes mínimamente existe un gran carpal distal osificado (Mook, 1921). Este cambio se interpreta como un evento de paedomorfosis (Buscalioni *et al.*, 1997). No obstante, la identificación y seguimiento de la formación de los huesos carpales continúa siendo conflictiva entre varios autores. La Tabla 6 reúne las diferentes propuestas para los carpales distales en cocodrilianos.

Como se observa en la Tabla 6, la conformación del carpal distal en *C. siamensis* y *M. niger* son similares. Vieira *et al.* (2016b) señalan que en embriones de *M. niger* en estadio 24, el carpal distal III+IV+V mantiene una cubierta cartilaginosa con contribuciones del carpal distal II, mientras que el central se torna fibrocartilaginoso sin llegar a osificarse. Por otro lado, Blanco (2018) identifica una condensación como carpal distal I y retoma la idea de Romer (1956) sobre la fusión [central+carpal distal I]. Aunque esta autora describe que en estadios más tempranos (17/18) se observa una zona alargada y difusa extendida hacia el centro del basipodio, por lo que no se descarta que sea exclusivamente el central alargado. Adicionalmente, esclareció la trayectoria del carpal distal II en *C. latirostris* y determinó que se fusiona con los distales III a V, proponiendo que probablemente lo mismo ocurre para *C. yacare*.

En esta tesis la fusión del carpal distal II al resto de carpales distales fue observada en neonatos y juveniles diafanizados, por lo que se confirman las suposiciones de Blanco (2018) en *C. yacare* y se coincide con las observaciones en *M. niger* (Vieira *et al.*, 2016b) y *C. siamensis* (Gregorovičová *et al.*, 2018). Se respalda la identidad del carpal medial como el central, típicamente extendido hasta el metacarpal I, y del lateral, como la fusión de los distales II a V. Hasta el neonato no se evidenció inicio de osificación en el distal II-V como lo reportado por Lima *et al.* (2011b) y Vieira *et al.* (2016b). En los estadios juveniles (CECOAL-AC-263) se evidenció un centro de osificación centrífugo (mancha de alizarina en el centro del hueso) y en un adulto joven (CECOAL-AC-259), su osificación total. Por el contrario, el central se mantuvo cartilaginoso en todos los ejemplares diafanizados y no se halló en ningún esqueleto seco, reforzando su naturaleza cartilaginosa en toda la vida del caimán.

Nuestras observaciones del acropodio anterior con fórmula falangeal 2:3:4:4:3 concuerda con las citadas previamente para *C. yacare*, *C. latirostris* (Blanco, 2018), *M. niger* (Vieira *et al.*, 2016b) y *C. acutus*

(Mook, 1921). Lima *et al.* (2011) indican para *C. yacare* la fórmula 2:3:4:3:2, sin embargo esta discrepancia podría deberse a cuestiones técnicas ya que Lima *et al.* (2011b) realizaron tinciones solamente con alizarina roja, detectando así solo las falanges osificadas hasta el último estadio prenatal. En cambio, tanto en este estudio como en los de Blanco (2018), al utilizar azul de alcian se detectaron las falanges distales de los dígitos IV y V que permanecen cartilaginosas hasta estadios muy avanzados del desarrollo. En otras especies de cocodrílidos también la fórmula falangeal difiere: 2:3:4:5:3 en *C. palustris* y *C. siamensis* (Gregorovičová *et al.*, 2018), mientras que 2:3:4:5:4 en *A. mississippiensis* (Müller y Alberch, 1990).

Autor	Especie	Número de carpales distales	Elementos cartilaginosos	Elementos osificados (huesos)
Müller y Alberch (1990)***	<i>Alligator mississippiensis</i>	3	Central y fusión de cdII+III en una lámina	cd IV+V
Klein (2016)**	<i>Alligator mississippiensis</i>	3	no mencionado	dos cd no discriminados
Gregorovičová <i>et al.</i> (2018)*	<i>Crocodylus siamensis</i>	3	Central y cdII en una lámina	cd III+IV+V
Vieira <i>et al.</i> (2016b)***	<i>Melanosuchus niger</i>	3	Central y cdII en una lámina	cd III+IV+V
Covaşă y Munteanu (2020)**	<i>Caiman latirostris</i>	3	Central	cd I+II y cd III+IV+V
Lima <i>et al.</i> (2011b)*	<i>Caiman yacare</i>	1	-	cd IV+V
Blanco (2018)*	<i>Caiman latirostris</i> y <i>Caiman yacare</i>	2	Central+cdI y cd II+III+IV+V	-
Este estudio***	<i>Caiman yacare</i>	3	Central y cdII en una lámina	cd III+IV+V
Tabla 6- Composición del carpal distal en diferentes Crocodylia y el presente estudio. * = estudios con embriones, ** = estudios con adultos, *** = estudios con embriones y adultos. cd = carpal distal.				

7.1.3 Esqueleto apendicular posterior

Cintura pélvica.

C. yacare presenta la cintura pélvica trirradiada típica de los cocodrilianos, con un elemento esquelético craneoventral excluido del acetábulo, en este caso el pubis (Romer, 1956; Claessens y Vickaryous, 2012). Algunos autores utilizan el término epipubis para la prolongación cartilaginosa craneoventral del pubis maduro, pero en esta tesis se denomina cartílago púbico craneal tal como lo plantean Claessens y Vickaryous (2012). De la misma forma, discrepamos de la asignación de “epipubis” que realiza Figueiredo *et al.* (2015a) a la porción ósea que corresponde efectivamente al pubis. Otros autores consideraban la existencia de un cuarto elemento pélvico denominado *pars acetabularis* que sería homólogo al pubis, sin embargo, Claessens y Vickaryous (2012) demostraron en *A. mississippiensis* que dicho *pars acetabularis* no es un elemento independiente, sino un remanente cartilaginoso del isquion todavía no osificado (inclusive en adultos jóvenes). En los embriones y neonatos analizados solo se han visto tres elementos constituyentes de la cintura pélvica (ilion, isquion y pubis) en concordancia con Blanco (2018), y por lo tanto, coincidiendo con la interpretación de Claessens y Vickaryous (2012).

Los Crocodyliformes han perdido el contacto entre el pubis y el ilion y se evidencia un aumento de la longitud del pubis (Claessens y Vickaryous, 2012). La ausencia de la articulación pubo-ilial en todos los cocodrilianos actuales permite un mayor desplazamiento craneocaudal de las vísceras cuando el pubis rota para realizar la ventilación pulmonar, así como estabilizar la flotabilidad durante el buceo (mediante el músculo diafrágmático y músculos respiratorios accesorios) (Farmer y Carrier, 2000; Claessens y Vickaryous, 2012; Rose *et al.*, 2021). Por otro lado, un pubis más largo que el isquion en los cocodriliformes basales se relaciona con su locomoción cursorial (Claessens y Vickaryous, 2012). En cambio, los cocodrilianos actuales poseen la relación inversa: pubis más cortos que el isquion (en *C. yacare* por ejemplo, 79 mm contra 89 mm de media en adultos mayores). Esta reducción se relaciona con la transición hacia un hábito semiacuático como sugiere Rooney (2018). *C. yacare* también comparte con otros cocodrilianos un acetábulo ancho y poco profundo que brinda mayor amplitud de movimientos al fémur (protracción, retracción, aducción, abducción y rotación) cuando el reptil utiliza la postura de reptación (Romão, 2015). Tal movilidad posibilita a los cocodrilianos mantener las patas cerca del cuerpo para centralizar su masa y su eje de rotación, reduciendo la resistencia durante la locomoción acuática y permitiéndoles girar más rápido y potente (Fish, 2007; Rooney, 2018). Además, el acetábulo expandido permite alojar una cabeza femoral más grande y por ende un fémur robusto para soportar el peso de la cola durante la locomoción terrestre (Rooney, 2018).

Quiridio posterior.

El estilopodio y zeugopodio posterior de todos los ejemplares analizados concuerdan con las descripciones para la especie y otros cocodrilianos (Mook, 1921; Romer, 1956; Lima *et al.*, 2011b; Vieira *et al.*, 2016b; Blanco, 2018). Un rasgo particular visto en el fémur de los Crocodylia y sus antepasados es la diáfisis torcida. Romão (2015) señala que esta torsión es una respuesta adaptativa al estrés producto del cambio de movimiento de expandido a sagital, lo que les permite asumir diferentes posturas.

En el basipodio los huesos tarsales inician como seis condensaciones condrales, tres proximales (intermedio, central y fibular) y tres distales (tarsales distales II, III y IV); los tarsales I y V nunca se desarrollan (Müller y Alberch; 1990; Vieira *et al.*, 2016b). La fusión del intermedio y el central para formar

el astrágalo ocurre en estadios tempranos (16 en *M. niger*), se encuentra bien documentado en varias especies actuales (*Alligator*, *Melanosuchus*, *Caiman*) así como fósiles (Müller y Alberch, 1990; Vieira *et al.*, 2016b; Blanco *et al.*, 2020). De esta manera el tarso proximal solo se compone de dos huesos: astrágalo y calcáneo (fibular) los cuales fueron identificados para la especie de esta tesis. Respecto a la fila distal, los distales IV y III osifican en *C. yacare*, tal como indican Lima *et al.* (2011b) y en concordancia con *A. mississippiensis* (Müller y Alberch, 1990) y *M. niger* (Vieira *et al.*, 2016b). El distal II según Müller y Alberch (1990) y Vieira *et al.* (2016b) se mantiene como un minúsculo elemento cartilaginoso en la base del metatarsal II, que une al distal III y el metatarsal I. Sin embargo, en este trabajo no se pudo determinar el distal II en los ejemplares diafanizados.

La fórmula falangeal posterior observada para *C. yacare* es 2:3:4:5:0, con cada dígito terminando en una falange de tipo ungueal (el IV, cartilaginosa). Esta fórmula concuerda con la propuesta para la especie y para *C. latirostris* (Blanco, 2011), así como para *M. niger* (Vieira *et al.*, 2016b) y *A. mississippiensis* (Müller y Alberch, 1990). Difiere de la fórmula 2:3:4:4:0 indicada por Lima *et al.* (2011b) para *C. yacare*, así como las mencionadas para *Crocodylus* (Mook, 1921; Romer, 1956), aunque se considera que esta disimilitud es producto de las técnicas empleadas como mencionó anteriormente para el carpo (ver sección *Quiridio anterior*).

7.2 Variación Ontogenética

Los principales cambios morfológicos durante la ontogenia del esqueleto postcraneal de *C. yacare* se observaron en la región apendicular; en la región axial solo se evidenció cambios en el tamaño. Sin embargo, estudios previos con morfología geométrica registraron una gran variedad de cambios en otros cocodrilianos (Chamero *et al.*, 2012, 2014; Blanco, 2018; Hedrick *et al.*, 2021). Futuros estudios deberían utilizar esta técnica puesto que logra capturar de manera más íntegra los cambios de forma y la tendencia de las escalas (Hedrick *et al.*, 2021).

Si bien no se encontraron cambios en el esqueleto axial de *C. yacare*, existen tendencias analizadas en otros Crocodylia. Chamero *et al.* (2014) demuestran que en varias especies los individuos grandes presentan una espina neural más larga y una longitud de centro más corta en relación con la altura y ancho del centro. Por otro lado, Ikejiri (2015) indica que muchas medidas vertebrales estándares en *A. mississippiensis* (algunas de ellas consideradas en esta tesis como por ejemplo largo y ancho del centro) presentan cambios alométricos positivos en la fase postnatal temprana, pero hacia fases posteriores la mayoría cambia su tendencia hacia una isometría o alometría negativa. Entre las medidas que cambian hacia la alometría negativa en la etapa tardía se encuentran la longitud del centro y el ancho de la apófisis transversa, indicativos de una ralentización del crecimiento relativo en la etapa adulta.

Sin embargo, Iijima y Kubo (2019b) señalan que la propuesta de Ikejiri (2015) debe interpretarse con cautela, ya que la longitud del fémur, función sobre la cual se escalaron las dimensiones vertebrales, presenta una alometría negativa en relación con la longitud sacral. Iijima y Kubo (2019b) también mostraron que el área de la articulación intercentral aumenta en relación a la longitud del centro en la misma especie. Estas áreas transversales mayores, sumado a la naturaleza cóncavo-convexa de la articulación, permite a los individuos adultos resistir mayores cargas de dorsiflexión y compresión axial sobre el tronco. Las espinas neurales y las apófisis transversas más largas en adultos permiten mayores masas musculares

epiaxiales e hipoaxiales, lo que da fuerza al cuerpo para las flexiones dorsoventrales y laterales, a costa de un tronco más rígido.

Respecto al esqueleto apendicular, Chamero *et al.* (2012) observaron que, junto al aumento del tamaño corporal, el borde caudal de la escápula se hace más cóncavo y el craneal más convexo, y aumenta la superficie craneo-caudal de la constricción entre lámina escapular y cabeza articular. En *C. yacare* sólo pudo ser observada la convexidad del borde caudal, aunque marcada por la presencia de un contorno quebrado en los adultos, mientras que el borde craneal mantuvo una forma constante. El aumento de estrías y excavaciones en la apófisis acromial tanto de la escápula como del coracoides, es consistente con la fusión de ambos elementos y su funcionamiento como una sola unidad durante la locomoción (Brochu, 1995; Baier *et al.*, 2018). En particular, se ha reportado que en los Caimaninae esa fusión inicia en juveniles (cierre temprano), a diferencia de los Alligatorinae donde inicia en los adultos (cierre tardío) (Brochu, 1995).

Un húmero grácil y estrecho en juveniles, y robusto y engrosado en los adultos mayores en *C. yacare* coincide con lo observado para *A. mississippiensis* (Hedrick *et al.*, 2021). Esto concuerda con la propuesta de que los Alligatoridae presentan húmeros más robustos que los Crocodylidae (Chamero *et al.*, 2012). Según los mismos autores, cuando el húmero es robusto, la cresta deltopectoral emerge abruptamente en relación con la epífisis proximal, fenómeno también observado en *C. yacare*. Iijima y Kubo (2019b) encontraron que el ancho y el área transversal media del húmero (y el fémur) poseen alometría positiva con respecto a la longitud del miembro y la longitud presacral. Esto probablemente otorgue resistencia a los momentos de flexión y torsión de las extremidades durante la locomoción terrestre.

En el zeugopodio existe una relación entre el aumento de tamaño y la forma del proceso olécranon: estrecho en la ontogenia temprana y ancho en la tardía (Chamero *et al.*, 2012). En *C. yacare* esto se observó indirectamente en la profundidad de la fosa donde se ancla el músculo pronador, siendo mayor en los adultos mayores. El cambio hacia una superficie interósea del radio más plana en adultos mayores evidenciada en este estudio probablemente se deba al aumento de los músculos situados en esta superficie lateral (por ej. el *m. pronator quadratus*). La influencia muscular ya se ha propuesto como responsable de particularidades ontogenéticas en la microestructura ósea de *C. latirostris* como una corteza es más vascularizada y presencia de fibras de Sharpey del lado lateral (Pereyra *et al.*, 2024).

En la cintura pélvica de *C. yacare* se reportaron cambios en el ilion y el isquion en los sitios de anclaje muscular como bordes, crestas y surcos. El desarrollo de los isquiones estaría relacionado al músculo diafrágmático, puesto que en *A. mississippiensis* este aumenta su longitud respecto al tamaño corporal y permite tanto una ventilación más abundante como mayor duración de las inmersiones subacuáticas (Rose *et al.*, 2021). Los datos actuales apoyan el cambio ontogenético de ventilación en *A. mississippiensis*: los juveniles, con una pared corporal más flexible, pueden apoyarse en una bomba de aspiración costal, mientras que los adultos dependen de una ventilación diafragmática debido a su rigidez corporal (Rose *et al.*, 2021). Además, Reichert (2019) indica que, a partir del año, en *C. yacare* la pared corporal presenta mayor musculación, la piel se engrosa y se desarrollan los osteodermos, endureciendo así la expansividad de la misma. Por otra parte, Hedrick *et al.* (2021) hallaron que la cresta iliaca es plana en juveniles y alta en adultos, mientras que este cambio no fue evidenciado en este estudio, pero sí se observó el cambio de grosor de dicha cresta. Otra variación ontogenética propuesta en dicho estudio que no pudimos detectar fue la ubicación del cuarto trocánter respecto a la cabeza femoral: proximal en juvenil, distal en adulto.

Para Hedrick *et al.* (2021) existe una alta integración entre las cinturas y los componentes proximales de los miembros anteriores y posteriores, lo que provoca su actuar conjunto a lo largo de la ontogenia. La causa de esta alta integración existente sería consecuencia del trabajo en conjunto de las extremidades para contrarrestar el arrastre de la cola en la locomoción terrestre (Hedrick *et al.*, 2021). Esto tiene sentido con la alta correlación obtenida en esta tesina para la relación corporal LMA/LMP, pero una correlación baja al comparar cada largo del miembro con la longitud presacra.

Las regresiones de Iijima y Kubo (2019a) para la longitud de los miembros anteriores respecto a los posteriores (LMA/LMP) muestran pendientes alométricas negativas para varias especies (por ejemplo *A. mississippiensis*, *C. crocodilus*), pero isométrica para *C. yacare*. Si bien se ha propuesto el acortamiento de las extremidades anteriores y/o posteriores durante la ontogenia postnatal en los cocodrilianos, estudios como el antes mencionado revelan que en la mayoría de taxones el crecimiento de los miembros es muy cercano a la isometría. Se propone que la mayor terrestrialidad y el uso de la marcha alta y el galope en adultos no gaviáldidos requeriría una gran musculatura anterior, lo que resultaría en el crecimiento alométrico positivo de las extremidades anteriores respecto a las posteriores. Este aspecto no fue explorado en la presente investigación, por lo que se sigue la interpretación de Iijima y Kubo (2019a).

Finalmente, para explicar los cambios ontogenéticos producidos en los huesos apendiculares en *A. mississippiensis* se han relacionado varios factores, principalmente la madurez sexual y en segundo lugar el cambio de nicho; contrario a los datos para el cráneo donde el cambio de nicho, y por ende dieta, afecta principalmente su crecimiento (Hedrick *et al.*, 2021). Además, la disparidad de formas es mayor en los adultos que entre los juveniles y subadultos, y se la relaciona con la reducción de la terrestrialidad o con un dimorfismo sexual presente solo en los adultos (Hedrick *et al.*, 2021). El efecto de la terrestrialidad ya ha sido propuesto como diferencia entre las familias de cocodrilianos puesto que los Gavialidae y Crocodylidae (más acuáticos) presentan estilopodios más largos que los Alligatoridae (más terrestres) (Iijima *et al.*, 2018). Para *C. yacare* se ha reportado cambio de nicho en las poblaciones del Chaco paraguayo y el Río Madeira (Brasil) (Scott *et al.*, 1990; Santos *et al.*, 1996). En las investigaciones de Scott *et al.* (1990) los diferentes estadios utilizaban el mismo hábitat (pantanos y cauces principales), pero los juveniles se congregaban en aguas poco profundas cerca de la costa, mientras que los adultos solían permanecer en aguas más profundas. Esto ocasionaría que no exista gran discrepancia entre las dietas de los estadios (Santos *et al.*, 1996). A raíz de esto, es esperable que las razones de variación ontogenética postcraneal en *C. yacare* sean similares a su pariente norteamericano, principalmente la madurez sexual.

7.3 Determinación de Estadio Ontogenético

Estudios previos han reconocido que “el crecimiento de los cocodrilos es altamente sensible a las fluctuaciones ambientales (por ejemplo, temperatura, humedad, salinidad del agua), la estacionalidad, el suministro de alimentos, el comportamiento (competencia, jerarquías y territorialidad), el hábitat, el sexo, así como procesos dependientes de la densidad” (Pereyra *et al.*, 2024, p.20). Por ello existen múltiples metodologías para determinar la edad, la madurez sexual o el estadio ontogenético en los cocodrilianos: LHC, largo total de columna, largo del fémur, grado de fusión de sutura neuro-central, esqueletocronología en huesos apendiculares, osteodermos y dientes. Todas ellas con resultados tan diferentes como especies de cocodrilianos. Dado que no siempre se disponen de ciertas partes anatómicas, consideramos que combinar técnicas y comparar información ofrece una visión más completa del momento ontogenético del

material estudiado. Esto sería de valor en estudios donde el material es fragmentario, como en el área de la paleontología y la zooarqueología

La combinación de estimación de tamaño total con microestructura ósea apendicular utilizada en esta tesina generó casos discutibles. Por ejemplo, CECOAL-AC-260 presentó una microestructura que indicó un periodo de transición entre características tisulares juveniles y adultas, y, si bien el ejemplar presentaba 1,7 m de longitud, no se observó SFE que indicara la ralentización de deposición ósea. Además, la falta de dato del sexo influye en la determinación, por ejemplo, en *C. latirostris* salvajes las hembras alcanzan la madurez sexual a un tamaño menor como estrategia reproductiva (Viotto *et al.*, 2020). En el caso de CECOAL-AC-260 se puede inferir entonces que podría ser un macho, los cuales continúan creciendo luego de alcanzar la madurez sexual (Campos *et al.*, 2014; Viotto *et al.*, 2020).

Durante la aplicación de las cuatro técnicas aquí utilizadas también se han detectado ciertas consideraciones a tener en cuenta, por ejemplo, la fusión retardada de la SNC en cocodrilianos maduros sexualmente (Ikejiri, 2012). Iijima y Kubo (2020) recomiendan el uso del tamaño como inferencia para la madurez sexual y no tanto la edad porque la madurez sexual es dependiente del tamaño en cocodrilianos actuales. Al aplicar el modelo matemático brindado por estos autores para estimar el tamaño total detectamos que el modelo brinda buenas estimaciones siempre y cuando la cantidad de vértebras faltantes sea menor al 30% (11 de 35). Sin embargo, genera subestimaciones groseras cuando la cantidad escala a 60% aproximadamente (22 de 35), identificando como “juveniles” a individuos de características adultas. Por ejemplo, en CECOAL-AC-135 se conservaron solo ocho vértebras por lo que el modelo infirió que poseía 0,7 m de largo total (juvenil) cuando sus características histológicas lo sitúan como adulto joven (además del tamaño de sus huesos, similares al adulto mayor CECOAL-AC-106).

En cuanto a la esqueletocronología, si bien su fin es la estimación de la edad en base a las marcas de crecimiento cíclicas (Pereyra, 2020), la metodología empleada para su observación puede generar resultados erróneos. Schucht *et al.* (2021) demostraron que tanto la metodología de desgaste de hueso como la técnica histológica clásica y con tinción de azul de toluidina pueden brindar información ambigua en ciertos taxones. Estudios recientes en Caimaninae indican que no siempre la cantidad de marcas se correlacionan con la edad real, juveniles de *C. latirostris* en cautiverio menores a un año mostraron LAGs en diversos huesos, lo cual se relacionó a una tasa de crecimiento lenta en los primeros meses de vida producto de las bajas temperaturas (Pereyra *et al.*, 2024). En São Paulo (Brasil), se detectó que especímenes en cautiverio de la misma especie y de hasta un año no presentan marcas de crecimiento, posiblemente debido a las temperaturas más elevadas, lo que apoya esta hipótesis climática (Mascarenhas-Junior *et al.*, 2021). Por otra parte, la presencia de un SFE se asocia con que el espécimen ha llegado a su máximo crecimiento somático y por ende la acumulación de marcas de crecimiento se ha detenido, esto genera que la edad esqueletocronológica pueda estar subestimada (de Buffrénil, *et al.*, 2021). La existencia de crecimiento determinado en *Alligator* y la presencia de SFE de varios LAGs antes de la edad de crecimiento asintótico son un ejemplo de ello (Woodward *et al.*, 2011; Rainwater *et al.*, 2021).

Es por ello que las marcas de crecimiento deben entenderse en un contexto funcional y no solo histológico de rangos estrictos y universales. En grandes reptiles como los cocodrilianos, los episodios de diapausa anual pueden ser leves, pronunciados o facultativos, y ser interferidos por eventos climáticos que complejizan su análisis histológico (de Buffrénil, *et al.*, 2021). En este sentido, el análisis de la microestructura ósea brindaría información adicional sobre el estado madurativo sexual (Schucht *et al.*,

2021), lo que ha llevado a definir los estadios de los caimanes tanto por marcas como por las tendencias de la microestructura ósea.

Por último, en este trabajo presentamos una primera aproximación a una nueva forma de determinar estadios: la proporción del largo del fémur respecto al largo del miembro posterior, puesto que la proporción aumenta a medida que los caimanes maduran. Esta relación puede contribuir a la estimación de estadios en restos fósiles donde es frecuente la conservación del fémur. Si bien los análisis estadísticos realizados con un n bajo han dado resultados positivos, esta pequeña muestra tiene una limitación importante: la superposición observada en los rangos de proporción dificulta la clasificación precisa de los caimanes en diferentes estadios ontogenéticos utilizando únicamente esta medida. Por lo tanto, es necesario ampliar un mayor número de muestras (incluso de poblaciones de *C. yacare* por fuera de la región Litoral) para evaluar la metodología o tener en cuenta otras medidas morfológicas.

8. CONCLUSIÓN

El presente trabajo constituye el análisis más detallado de la anatomía ósea postcraneal de *Caiman yacare* hasta la fecha. Se brindan descripciones de los huesos postcraneales junto a ilustraciones científicas y fotografías, caracteres óseos útiles para asignar estadios ontogenéticos y comentarios sobre metodología para determinar dichos estadios. Los hallazgos reportados son aplicables a futuros estudios anatómicos, embriológicos, ontogenéticos, biomecánicos, paleontológicos y ecológicos que exploren tanto especies de cocodrilianos actuales como fósiles.

A partir de la información contenida en este trabajo se establecieron las siguientes conclusiones:

- Se confirma que *C. yacare* mantiene la morfología conservada de los Crocodylia. Se estandariza la regionalización de la columna vertebral de la especie (concordando con otros Caimaninae) y reivindica el reconocimiento de una zona lumbar. Se propone la presencia de hipapófisis hasta la quinta vértebra torácica como un posible carácter exclusivo del género *Caiman*.
- Se confirma para *C. yacare* la cantidad de costillas en contacto con el esternón y la cantidad de hileras en la gastralia. También se confirma la composición del carpo y la fórmula falangeal, siendo la primera descripción detallada de los miembros pares en su estadio adulto.
- Se confirma que la anatomía es más compartida entre especies más cercanas filogenéticamente, puesto que los resultados obtenidos no muestran diferencias significativas en el postcráneo respecto a *Caiman latirostris* y *Caiman crocodilus*.
- Se confirma que los cambios ontogenéticos de la morfología ósea apendicular permiten estimar el estadio ontogenético de restos óseos. Se han reportado variaciones coincidentes con la literatura previa, así como otras novedosas, por ejemplo, la cresta ventral del íleon. Además, la exploración de las proporciones corporales ha demostrado la utilidad del largo del fémur tanto para predecir el largo total del miembro posterior como también estimar el estadio ontogenético.
- Se evidencia que la combinación de metodologías para estimar la etapa de vida de los cocodrilianos logra demostrar datos más cercanos a la realidad. Entre ellas se destaca la esqueletocronología y el análisis de la microestructura ósea. En esta línea se ha combinado de manera inédita los datos de la esqueletocronología con la morfometría lineal y así estimar la cantidad de marcas de crecimiento según el diámetro del húmero. Sin embargo, esto debería ser reforzado en futuros trabajos con mayores muestras que logren mejorar los modelos predictores obtenidos.

Finalmente, si bien este estudio exploratorio amplía nuestro conocimiento sobre la osteología del yacare negro y cómo cambia a lo largo de su vida, genera además diversas preguntas para futuras investigaciones: ¿Existe realmente variabilidad intraespecífica en el número de vértebras de las distintas poblaciones sudamericanas? ¿Qué mecanismos regulan la identidad de las vértebras para delimitar regiones? ¿Hay bifurcaciones distales en los segmentos esternales de las costillas de los embriones como ha sido citado? ¿Se conservan en los individuos post-eclosión? ¿Qué otros cambios morfológicos serían detectables aplicando morfometría geométrica? Entre otras.

Estudios con estadios ontogenéticos más tempranos, complementando con técnicas histológicas y marcadores celulares, ayudaría a dilucidar algunas de estas cuestiones. Por otra parte, extender el análisis detallado de la morfología osteológica en las otras especies de cocodrilianos actuales contribuiría a obtener un panorama más amplio de sus semejanzas y diferencias.

9. LISTA DE REFERENCIAS

- Adobe Inc. (2020). *Adobe Illustrator*. Disponible en <https://adobe.com/products/illustrator>
- Adobe Inc. (2020). *Adobe Photoshop*. Disponible en <https://www.adobe.com/products/photoshop.html>
- Allen, V., Molnar, J., Parker, W., Pollard, A., Nolan G. y Hutchinson J. R. (2014). Comparative architectural properties of limb muscles in Crocodylidae and Alligatoridae and their relevance to divergent use of asymmetrical gaits in extant Crocodylia. *J. Anat.*, 225, 569-582.
- Álvarez del Villar, J., Álvarez, T. y Álvarez Castañeda, S. T. (2007). *Diccionario de anatomía comparada de vertebrados*. Instituto Politécnico Nacional e Instituto de Investigación en Dirección de Publicaciones.
- Álvarez, B. B., Aguirre, R. H., Céspedes, J. A., Hernández, A. y Tedesco, M. (2003). Herpetofauna del Iberá. En Álvarez, B. (Ed.), *Fauna del Iberá* (1 ed., pp. 101-180) Eudene.
- Amavet, P. S., Pacheco-Sierra, G., Uhart, M. M., Prado, W. S., y Siroski, P. A. (2023). Phylogeographical analysis and phylogenetic inference based on the cytochrome b gene in the genus *Caiman* (Crocodylia: Alligatoridae) in Central and South America. *Biol. J. Linn. Soc.*, 138(3), 289-303.
- Angulo-Bedoya, M., Correa, S., y Benítez, H. A. (2019). Unveiling the cryptic morphology and ontogeny of the Colombian Caiman crocodilus: a geometric morphometric approach. *Zoomorphology*, 138(3), 387-397.
- Baier, D. B., Garrity, B. M., Moritz, S., y Carney, R. M. (2018). *Alligator mississippiensis* sternal and shoulder girdle mobility increase stride length during high walks. *J. Exp. Biol.*, 221(22), 1-12.
- Benton, M. J. (2014). *Vertebrate Palaeontology*. John Wiley & Sons.
- Blanco, M. V. F. (2018). Análisis morfológico del esqueleto de las especies argentinas del género *Caiman* (Alligatoridae: Caimaninae) aportes al conocimiento de la historia evolutiva de alligatóridos sudamericanos. [Tesis de doctorado. Universidad Nacional de La Plata]. Repositorio Institucional-Universidad Nacional de La Plata.
- Blanco, M. V. F., Bona, P., Olivares, A. I. y Desojo, J. B. (2015). Ontogenetic variation in the skulls of *Caiman*: the case of *Caiman latirostris* and *Caiman yacare* (Alligatoridae, Caimaninae). *Herpetol. J.*, 25, 65-73.
- Blanco, M. V. F., Ezcurra, M. D. y Bona, P. (2020). New embryological and palaeontological evidence sheds light on the evolution of the archosauromorph ankle. *Sci. Rep. (Nature Research)*, 10, 5150.
- Böhmer, C., Rauhut, O. y Wörheide, G. (2015). Correlation between Hox code and vertebral morphology in archosaurs. *Proc. R. Soc. B.*, 202, 1-9.
- Bona, P. y Desojo, J. B. (2011). Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae). *J. Morphol.* 272, 780-795.
- Borteiro, C., Gutiérrez, F., Tedros, M., Kolenc, F., y Verdade, L. M. (2022). Capture methods of *Caiman latirostris* Daudin, 1802 (Crocodylia, Alligatoridae) in northern Uruguay, with notes of defensive and feeding behaviours. *J. Neotrop. Biol.*, 19(esp), 153-164.
- Brochu, C. A. (1995). Heterochrony in the crocodylian scapulocoracoid. *J. Herpetol.*, 29(3), 464-468.

- Brochu, C. A. (1996). Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *J. Vertebr. Paleontol.*, 16(1), 49-62.
- Brochu, C. A. (1999). Phylogenetics, taxonomy and historical biogeography of Alligatoroidea. *J. Vertebr. Paleontol.* 19(22), 9-100.
- Buscalioni, A. D., Ortega, F., Rasskin-Gutman, D., y Pérez-Moreno, B. P. (1997). Loss of carpal elements in crocodilian limb evolution: morphogenetic model corroborated by palaeobiological data. *Biol. J. Linn. Soc.*, 62(1), 133-144.
- Campos, Z., Llobet, A., Magnusson, W.E. y Piña, C. (2020). *Caiman yacare. The IUCN Red List of Threatened Species*, Artículo e.T46586A3009881
- Campos, Z., Mourão, G., Coutinho, M. y Magnusson, W. E. (2014). Growth of *Caiman crocodilus yacare* in the Brazilian Pantanal. *PLoS One* 9(2), Artículo e89363.
- Carrier, D. R. y Farmer, C. G. (2000). The integration of ventilation and locomotion in archosaurs. *Am. Zool.*, 40(1), 87-100.
- Cerda, I. A., Pereyra, M. E., Garrone, M., Ponce, D., Navarro, T. G., González, R., Militello, M., Luna, C. y Janello, J. M. (2020). A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. *PE-APA* 20(1), 15-28.
- Chamero, B. M. (2011). Patrones de modularidad en la evolución de los arcosaurios: disparidad e integración morfológica en el post-cráneo de cocodrilos y aves. [Tesis de doctorado. Universidad autónoma de Madrid]. Repositorio de Datos de Investigación UAM.
- Chamero, B. M., Buscalioni, Á. D. y Marugán-Lobón, J. (2012). Pectoral girdle and forelimb variation in extant Crocodylia: the coracoid–humerus pair as an evolutionary module. *Biol. J. Linn. Soc.*, 108(3), 600-618.
- Chamero, B. M., Buscalioni, Á. D., Marugán Lobón, J. y Sarris, I. (2014). 3D geometry and quantitative variation of the cervico-thoracic region in crocodylia. *Anat. Rec.*, 297(7), 1278-1291.
- Chinsamy, A., Codorniu, L., y Chiappe, L. (2009). Palaeobiological implications of the bone histology of *Pterodaustro guinazui*. *Anat. Rec.: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292(9), 1462-1477.
- Claessens, L. P. y Vickaryous, M. K. (2012). The evolution, development and skeletal identity of the crocodylian pelvis: revisiting a forgotten scientific debate. *J. Morphol.*, 273(10), 1185-1198.
- Covasă, C. T. y Munteanu, A. (2020). Anatomical peculiarities of the broad-snouted caiman's limb bones (*Caiman latirostris*). *Sci. Pap. Vet. Med.*, 64(4), 330-337.
- D' Angelo Corrêa, P. M., Cardoso Nóbrega, Y., de Deus Santos M. R. y Giesta Figueiredo, R. (2020). Descrição anatômica das vértebras torácicas de *Caiman latirostris* (Daudin, 1802) (Crocodylia: Caimaninae). *Anais da Semana de Biologia da UFES da Vitória*, 1, 33.

- de Andrade, R. C. L. P., Sena, M. V. A., Araújo, E. V., Bantim, R. A. M., Riff, D., y Sayão, J. M. (2018). Osteohistological study on both fossil and living Caimaninae (Crocodyliformes, Crocodylia) from South America and preliminary comments on growth physiology and ecology. *Hist. Biol.*, 1-10.
- de Buffrénil, V., Quilhac, A. y Castanet, J. (2021). Chapter 31-Cyclical Growth and Skeletochronology. En de Buffrénil, V., de Ricqlès, A. J., Zylberberg, L. y Pandian, K. (Eds.), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology* (1ra ed, pp. 626-644). CRC Press.
- Dmitriy, P. (2022). The crocodilian forearm and wrist: biomechanics and functional morphology. *Biol. Comm.*, 67(3), 168–179.
- Erickson, G., Lappin, A. K. y Larson, P. (2005). Androgynous rex – The utility of chevrons for determining the sex of crocodilians and non-avian dinosaurs. *Zool.*, 108, 277-286
- Farmer, C. G., y Carrier, D. R. (2000). Pelvic aspiration in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *J. Exp. Biol.*, 203(11), 1679-1687.
- Fernández Dumont, M. L., Pereyra, M. E., Bona, P., y Apesteguía, S. (2021). New data on the palaeosteohistology and growth dynamic of the notosuchian *Araripesuchus* Price, 1959. *Lethaia*, 54(4), 578-590.
- Fernández-Jalvo, Y. y Monfort, M. (2008). Experimental taphonomy in museums: preparation protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. *Geobios*, 41, 157-181.
- Figueiredo, S., Araújo, E., Araújo L. y Ferraz R. (2015b). Bases ósseas e musculares dos cortes comerciais da cauda de jacaré-do-Pantanal (*Caiman yacare* Daudin 1802). *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.* 67(3), 909-917.
- Figueiredo, S., Araújo, E., Araújo L. y Ferraz, R. (2016). Bases ósseas e musculares do corte comercial de pESCOço de jacaré-do-pantanal (*Caiman yacare* Daudin, 1802). *Pesq. Vet. Bras.*, 36(2), 94-102.
- Figueiredo, S., Araújo, L., Ferraz, R., Guimarães, F., Cantarini J. y Araújo, E. (2015a). Bases ósseas e musculares dos cortes comerciais do tronco de jacaré-do-Pantanal (*Caiman yacare* Daudin 1802). *Pesq. Vet. Bras.*, 35(8):749-761.
- Fish, F. E., Bostic, S. A., Nicastro, A. J. y Beneski, J. T. (2007). Death roll of the alligator: mechanics of twist feeding in water. *J. Exp. Biol.*, 210(16), 2811-2818.
- Frey, E. (1988). Anatomie des korperstammes von *Alligator mississippiensis* daudin. *Stuttgart Beitr Naturk Ser A*, 424, 1-106.
- Fujiwara, S. I., Taru, H y Suzuki, D. (2010). Shape of articular surface of crocodilian (Archosauria) elbow joints and its relevance to sauropsids. *J. Morphol.*, 271(7), 883-896.
- Furtado-Filho, O. V., Polcheira, C., Machado, D. P., Mourão, G., y Hermes-Lima, M. (2007). Selected oxidative stress markers in a South American crocodilian species. *Comp Biochem Physiol C*, 146(1-2), 241-254.
- Godoy, P. L., Cidade, G. M., Montefeltro, F. C., Langer, M. C. y Norell, M. A. (2020). Redescription and phylogenetic affinities of the caimanine *Eocaiman cavernensis* (Crocodylia, Alligatoroidea) from the Eocene of Argentina. *Pap. Palaeont.*, 7(3), 1205-1231.
- Gomes de Souza, L. (2018). Comments on the Serial Homology and Homologues of Vertebral Lateral Projections in Crocodylia (Eusuchia). *Anat. Rec.*, 301, 1203-1215.

- Gregorovičová, M., Kvasilová, A. y Sedmera, D. (2018). Ossification pattern in forelimbs of the Siamese Crocodile (*Crocodylus siamensis*): similarity in ontogeny of carpus among crocodylian species. *Anat. Rec.*, 301(7), 1159-1168.
- Hedrick, B. P., Schachner, E. R. y Dodson, P. (2021). *Alligator* appendicular architecture across an ontogenetic niche shift. *Anat. Rec.*, 305, 3088-3100.
- Hoffstetter, R. y Gasc, J. P. (1969). Chapter 5: Vertebrae and ribs of modern reptiles. En Gans, C., A. Bellairs y T. Parsons (Eds), *Biology of the reptilia. Vol. 1. Morphology A*. Academic Press.
- Iijima, M. y Kubo, T. (2019a). Allometric growth of limb and body proportions in crocodylians. *J. Zool.*, 309(3), 200-211.
- Iijima, M y Kubo, T. (2019b). Comparative morphology of presacral vertebrae in extant crocodylians: taxonomic, functional and ecological implications. *Biol. J. Linn. Soc.*, 186, 1006-1025.
- Iijima, M. y Kubo, T. (2020). Vertebrae-based body length estimation in crocodylians and its implication for sexual maturity and the maximum sizes. *Integr. Org. Biol.*, 2(1) 1-21.
- Iijima, M., Kubo, T. y Kobayashi, Y. (2018). Comparative limb proportions reveal differential locomotor morphofunctions of alligatoroids and crocodyloids. *R. Soc. Open Sci.*, 5(3), 171-774.
- Ikejiri, T. (2012). Histology-Based Morphology of the Neurocentral Synchondrosis in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *Anat. Rec.*, 295, 18-31
- Ikejiri, T. (2015). Modes of ontogenetic allometric shift in crocodylian vertebrae. *Biol. J. Linn. Soc.*, 116, 649- 670.
- Jungman J., Piña, C. I. y Siroski, P. (2008). Embryological Development of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Genesis*, 46, 401-417.
- Kardong, K. (2019). *Comparative Anatomy, Function, Evolution*. Mc Graw Hill.
- Klein, G. F. (2016). Skeletal anatomy of *Alligator* and comparison with *Thecachamps*. Calvert Marine Museum.
- König, H. E. y Liebig, H. G. (2008). Anatomía de los mamíferos domésticos: textos y atlas en color. Tomo 1- Aparato locomotor. 2da ed. Editorial Médica Panamericana.
- Kuzmin, I. T., Boitsova, E. A., Gombolevskiy, V. A., Mazur, E. V., Morozov, S. P., Sennikov, A. G., Skutschas, P. y Sues, H. D. (2021). Braincase anatomy of extant Crocodylia, with new insights into the development and evolution of the neurocranium in crocodylomorphs. *J. Anat.*, 239(5), 983-1038.
- Larreira, A. e Imhof, A. (2006). Proyecto Yacaré. En: Bolkovic, M. L. y Ramadori, D. (Eds.), *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina-Programas de uso sustentable*. (1ra ed, pp. 51-64). Ministerio de Salud y Ambiente de la Nación.
- Lecuona, A. y Desojo, J. B. (2012). Hind limb osteology of *Gracilisuchus stipanicicorum* (Archosauria: Pseudosuchia). *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinburgh*, 102(2), 105-128.
- Lima, F. C. (2010). Desenvolvimento do esqueleto em embriões de *Caiman yacare* (Daudin 1802) (Crocodylia-Alligatoridae). [Tesis de maestría. Universidade Federal de Uberlândia]. Repositorio Institucional - Universidad Federal de Uberlândia.

- Lima, F. C., Vieira, L. G., Santos, A. L., Pereira, H. C., Alves, P. H., y Assumpção, T. I. (2011a). Esqueletogênese dos ossos da coluna vertebral, costelas e esqueleto abdominal em embriões de *Caiman Yacare* (Daudin, 1802) (Crocodylia: Alligatoridae). *Biosci. J. (Online)*, 813-825.
- Lima, F. C., Vieira, L. G., Santos, A. L., Pereira, H. C., De Simone, S. B., Hirano, L. Q., Romão, M. F., Silva, J. M. y Coutinho, M. E. (2011b). Skeletogenesis of the pectoral girdle and forelimbs in embryos of *Caiman yacare* (Daudin, 1802) (Crocodylia, Alligatoridae). *J. Morphol. Sci.*, 28(1), 4-10.
- Lima, F. C., Leite, A. V., Santos, A. L., Sabec-Pereira, D. K., Araújo, E. G. y Pereira, K. F. (2016). Muscular anatomy of the pectoral and forelimb of *Caiman crocodilus crocodilus* (Linnaeus, 1758) (Crocodylia: Alligatoridae). *Ciênc. anim. bras.*, 17(02), 285-295.
- Lobo, F. (2010). *Diccionario de Anatomía de los Cordados*. Eudene.
- Loponte, D. M. (2005). *Atlas osteológico de Blastocerus dichotomus (Ciervo de los pantanos)*. Los Argonautas.
- Mansfield, J. H. y Abzhanov, A. (2010). Hox expression in the American alligator and evolution of archosaurian axial patterning. *J. Exp. Zool. Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314(8), 629-644.
- Mascarenhas-Junior, P. B., Bochetti-Bassetti L. A. y Manso Sayao, J. (2021). Bone histology of Broad-snouted Caiman *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae) as tool for morphophysiological inferences in Crocodylia. *Acta Herpetol.* 16(2), 109-121.
- Meers, M. B. (2003). Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *Anat. Rec. Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 274(2), 891-916.
- Minitab, LLC. (2021). *Minitab*. Disponible en <https://www.minitab.com>
- Monteiro, L., Cavalcanti, M. y Sommer, H. (1997). Comparative ontogenetic shape changes in the skull of *Caiman* species (Crocodylia-Alligatoridae). *J. Morphol.*, 231, 53-62.
- Montero, R. y Autino, A. G. (2018). *Sistemática y filogenia de los vertebrados: con énfasis en la fauna Argentina*.
- Mook, C. C. (1921). Notes on the postcranial skeleton in the crocodilia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 44, 67-100
- Müller, G. B. y Alberch, P. (1990). Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis*: developmental invariance and change in the evolution of archosaur limbs. *J. Morphol.*, 203(2), 151-164.
- Munteanu, A. y Covaşă, C. (2020). Anatomical peculiarities of the broad-snouted caiman's skull and vertebral column bones (*Caiman latirostris*). *Sci. Pap. Vet. Med.*, 64(4), 330-337.
- Mussart, N. B., Barboza, N. N., Fioranelli, S. A., Koza, G. A., Prado, W. S., y Coppo, J. A. (2006). Age, sex, year season, and handling system modify the leukocytal parameters from captive *Caiman latirostris* and *Caiman yacare* (Crocodylia: Alligatoridae). *Revista Veterinaria*, 17(1), 3-10.
- Pan, T., Miao, J. S., Zhang, H. B., Yan, P., Lee, P. S., Jiang, X. Y., Ouyang, J. H., Deng, Y. P., Zhang, B. W. y Wu, X. B. (2021). Near-complete phylogeny of extant Crocodylia (Reptilia) using mitogenome-based data. *Zool. J. Linn. Soc.*, 191(4), 1075-1089.

- Pereyra, M. A. (2020). Microestructura ósea del esqueleto postcraneal en saurópsidos vivientes (Archosauria y Testudines): implicancias en estudios paleohistológicos y paleobiológicos. [Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata]. Repositorio Institucional-Universidad Nacional de La Plata.
- Pereyra, M. E., Bona, P., Siroski, P. y Chinsamy, A. (2024). Ontogenetic and interelemental study of appendicular bones of *Caiman latirostris* Daudin, 1802 sheds light on osteohistological variability in crocodylians. *J. Morphol.*, 285(4), Artículo e21687.
- Pereyra, M. E., Cerroni, M. A., Lecuona, A., Bona, P., Fernández Dumont, M. L. y Otero, A. (2023). Hindlimb and pelvic anatomy of *Caiman yacare* (Archosauria, Pseudosuchia): Myology and osteological correlates with emphasis on lower leg and autopodial musculature. *J. Anat.*, 244(5), 749-791
- Prado, W. S., Piña, C. I. y Waller, T. (2012). Categorización del estado de conservación de los caimanes (yacarés) de la República Argentina. *Cuad. herpetol.*, 26, 403-410.
- Rainwater, T. R., Woodward, H. N., Woodward, A. R. y Wilkinson, P. M. (2022). Evidence of determinate growth in an American alligator (*Alligator mississippiensis*) based on long-term recapture and osteohistological confirmation. *Anat. Rec.*, 305(10), 3101-3108. Rasband, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponible en: <https://imagej.net/ij/>, 1997-2018.
- Reichert, M. N., de Oliveira, P. R., Souza, G. M., Moranza, H. G., Restan, W. A., Abe, A. S., Klein, W. y Milsom, W. K. (2019). The respiratory mechanics of the yacare caiman (*Caiman yacare*). *J. Exp. Biol.*, 222(2), Artículo jeb193037.
- Reilly, S. M. y Elias, J. A. (1998). Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speed and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm. *J. Exp. Biol.*, 201(18), 2559-2574.
- Rio, J. P. y Mannion, P. D. (2021). Phylogenetic analysis of a new morphological dataset elucidates the evolutionary history of Crocodylia and resolves the long-standing gharial problem. *PeerJ*, 9, Artículo e12094.
- Ristevski, J. (2019). *Crocodilia Morphology*. Springer Nature. Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior.
- Roberto, I. J., Bittencourt, P. S., Muniz, F. L., Hernández-Rangel, S. M., Nóbrega, Y. C., Ávila, R. W., Souza, B. C., Alvarez, G., Guido-Chumacero, G., Campos, Z., Farias, I. P. y Hrbek, T. (2020). Unexpected but unsurprising lineage diversity within the most widespread Neotropical crocodilian genus *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae). *Syst. Biodivers.*, 18(4), 377-395.
- Romão, M. F. (2010). Anatomia óssea e muscular da cintura peitoral, estilopódio e zeugopódio do Caiman latirostris (DAUDIN, 1802)(Crocodylia: Alligatoridae). [Tesis de Maestría-Universidade Federal de Uberlândia]- Repositorio Institucional - Universidad Federal de Uberlândia.
- Romão, M. F. (2015). Anatomia óssea da cintura pélvica, estilopódio e zeugopódio e muscular da cintura pélvica e estilopódio de caiman crocodilus. [Tesis de Doctorado- Universidade Federal de Uberlândia] Repositorio Institucional - Universidad Federal de Uberlândia.
- Romer, A.S. (1956). *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press.

- Rooney, L. (2018). Postcranial morphology and the locomotor adaptations of extant and extinct crocodylomorphs and lepidosaurs. [Tesis de Maestría-East Tennessee State University]. Disponible en <https://www.proquest.com/openview/df52b07c42905d8bb98afb23e37a04fc/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>
- Rose, K. A., Tickle, P. G., Elsey, R. M., Sellers, W. I., Crossley, D. A. y Codd, J. R. (2021). Scaling of axial muscle architecture in juvenile *Alligator mississippiensis* reveals an enhanced performance capacity of accessory breathing mechanisms. *J. Anat.*, 239(6), 1273-1286.
- Santos, S. A., Noguiera, M. S., Pinheiro, M. S., Campos, Z., Magnusson, W. E. y Mourao, G. M. (1996). Diets of *Caiman crocodilus yacare* from different habitats in the brazilian pantanal. *Herpetol. J.*, 6, 111-117.
- Schaller, O. (1996). *Nomenclatura anatómica veterinaria ilustrada*. Editorial Acribia S.A.
- Scott, N. J., Aquino, A. L. y Fitzgerald, L. A. (1990). Distribution, habitats, and conservation of the caimans of Paraguay. *Vida Silvestre Neotropical*, 2(2), 43-51
- Schucht, P. J., Klein, N., & Lambertz, M. (2021). What's my age again? On the ambiguity of histology-based skeletochronology. *Proc. R. Soc. B*, 288(1955), 20211166.
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R., Reyes, F. y Hošek, J. (2022). The Reptile Database. Recuperado el 01 de octubre de 2024 de <http://www.reptile-database.org>.
- Viana, L. A., Paiva, F., Coutinho, M. E., y Lourenço-de-Oliveira, R. (2010). *Hepatozoon caimani* (Apicomplexa: Hepatozoidae) in wild caiman, *Caiman yacare*, from the Pantanal Region, Brazil. *J. Parasitol.*, 96(1), 83-88.
- Vickaryous, M. K. y Hall, B. K. (2006). Homology of the reptilian coracoid and a reappraisal of the evolution and development of the amniote pectoral apparatus. *J. Anat.*, 2008, 263-285.
- Vickaryous, M. K. y Hall, B. K. (2008). Development of the dermal skeleton in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms. *J. Morphol.*, 269(4), 398-422.
- Vickaryous, M. K. y Hall, B. K. (2010). Comparative development of the crocodylian interclavicle and avian furcula, with comments on the homology of dermal elements in the pectoral apparatus. *J. Exp Zool. Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314(3), 196-207.
- Vieira, L. G., Lima, F. C., de Mendonça, S. H., Menezes, L. T., Hirano, L. Q., y Santos, A. L. (2018). Ontogeny of the postcranial axial skeleton of *Melanosuchus niger* (Crocodylia, Alligatoridae). *Anat. Rec.*, 301(4), 607-623.
- Vieira, L. G., Santos, A. L., Lima, F. C., de Mendonça, S. H., Menezes, L. T. y Sebben, A. (2016b). Ontogeny of the appendicular skeleton in *Melanosuchus niger* (Crocodylia: Alligatoridae). *Zool. Sci.*, 33(4), 372-383.
- Vieira, L. G., Santos, A. L., Lima, F. C., de Mendonça, S. H., Menezes, L. T. y Sebben, A. (2016a). Osteología de *Melanosuchus niger* (Crocodylia: Alligatoridae) e a evidência evolutiva. *Pesq. Vet. Bras.*, 36, 1025-1044.
- Viotto, E.V., Navarro, J.L. y Piña C.I. (2020). Growth curves of wild and reintroduced broad-snouted caimans (*Caiman latirostris*) and their management implications. *South Am. J. Herpetol.*, 16, 34-41.

- Wassersug, R. J. (1976). A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain Technol.*, 51(2), 131-134.
- Wilhite, R. (2023). A detailed anatomical study of *m. Caudofemoralis Longus* in *Alligator mississippiensis*. En Woodward, H. N. y Farlow, J. O (Eds.), *Ruling Reptiles: Crocodylian Biology and Archosaur Paleobiology* (1ed., pp. 80-99). Indiana University Press.
- Wilson, J.A., D'Emic, M.D., Ikejiri, T., Moacdieh, E. M. y Whitlock, J. A. (2011). A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. *PLoS ONE*, 6(2), Artículo e17114.
- Woodward, H. N., Horner, J. R. y Farlow, J. O. (2011). Osteohistological evidence for determinate growth in the *American alligator*. *J. Herpetol.*, 45(3), 339-342.

ANEXO I- Métodos de Determinación de Estadios Ontogenéticos

Análisis Histológico

Se describen a continuación los cortes histológicos de los seis ejemplares utilizados para esqueletocronología. La Tabla A1 resume las características y la determinación del estadio.

CECOAL-AC-136

Húmero: cavidad medular amplia con una angosta capa circunferencial interna (CCI) y matriz pseudolamelar con varios canales de reabsorción. Corteza principalmente pseudolamelar, ordenación lamelar inicial solo en la periferia. Osteonas primarias y gran vascularización hasta la periferia, con canales vasculares longitudinales (CVL), circunferenciales (CVC) y radiales (CVR), leve anastomosis entre ellos resultando en canales vasculares reticulares (CVRe). No presenta sistema fundamental externo (SFE). Hay cuatro marcas de crecimiento (MC) claramente visibles (Fig. 5-A, B).

Radio: cavidad medular amplia respecto al diámetro del hueso y CCI lamelar. Matriz pseudolamelar con canales de reabsorción. Corteza de matriz principalmente pseudolamelar con abundante vascularización, los cuatro tipos de canales presentes. Se evidencia deposición diferencial en la parte anterior y posterior, con menor vascularización en la porción posterior, aunque destaca un canal nutricio que la atraviesa hasta la médula. No presenta SFE. Se cuentan cuatro MC, aunque la más externa se pierde ligeramente en la parte posterior donde el tejido se encuentra comprimido (Fig. 6-A).

CECOAL-AC-135

Húmero: médula con una amplia cavidad rodeada de la CCI, grandes canales de reabsorción y algunas osteonas secundarias. Corteza con matriz pseudolamelar en la mitad interna y lamelar en la mitad externa. Vascularización en toda la corteza con abundantes CVL y CVC, pocos CVR, algunos contactan con el periostio. Un canal nutricio interrumpe la corteza desde su periferia hasta la médula. No se observa SFE. Las MC visibles son mínimamente cinco bajo luz blanca (muestra con mucho espesor) (Fig. 5-C).

Radio: cavidad medular angosta para el diámetro del hueso, con una marcada CCI lamelar. Médula pseudolamelar con grandes canales de reabsorción y deposición diferencial, con más matriz hacia posterior. Esta relación es inversa en la corteza, cuyas zonas se encuentran comprimidas en la parte posterior. La matriz es principalmente pseudolamelar, lamelar solo en las capas más superficiales. Gran vascularización con CVR hasta la periferia. Mínimo de cuatro MC observables (Fig. 6-B).

CECOAL-AC-137

Húmero: cavidad medular amplia de bordes sinuosos. Médula con CCI angosta y matriz pseudolamelar con claros signos de remodelación, como grandes espacios de reabsorción. Corteza de matriz pseudolamelar, siendo lamelar solo en las capas más periféricas donde existen dos líneas de crecimiento detenido (LCD). Corteza muy vascularizada con gran cantidad de CVRe, en la periferia se observan CVC y CVR. Posible SFE, pero la calidad del corte no permite esclarecerlo, además de dificultar el seguimiento de las MC más internas. Mínimo cinco MC, pudiendo ser seis (Fig. 5-D).

Radio: médula amplia de matriz pseudolamelar con grandes canales de reabsorción y CCI lamelar rodeando una cavidad medular pequeña. Corteza pseudolamelar salvo en la periferia donde es lamelar. Se destaca que el primer ciclo presenta una matriz más organizada laminarmente que el resto de la

corteza. Abundan canales vasculares de tipo circunferencial y radial, llegando estos últimos hasta el periostio. Nuevamente se aprecia el patrón de deposición ósea diferencial anteriormente mencionado. Se observan cinco MC como mínimo (Fig. 6-C).

CECOAL-AC-260

Húmero: médula de matriz pseudolamelar en remodelación, hay espacios de reabsorción de diversos tamaños. Cavidad medular reducida respecto al diámetro del hueso y CCI angosta. Corteza pseudolamelar en sus $\frac{2}{3}$ internos y lamelar en el tercio externo, casi en la periferia, con un incipiente SFE. Abundante vascularización inclusive hasta el periostio. Presenta CVL y CVC que se anastomosan en CVRe, y CVR muy escasos. Destaca en la corteza un gran canal nutricio. Mínimo de seis MC continuas, cuya distancia entre sí se reduce hacia la periferia (Fig. 5-E).

CECOAL-AC-105

Húmero: cavidad medular amplia con CCI desarrollada y matriz medular de tipo pseudolamelar, con osteonas secundarias en formación y remodelación activa del hueso. Corteza de matriz pseudolamelar en sus $\frac{2}{3}$ internos, y lamelar en la periferia. En los $\frac{1}{3}$ internos hay abundante vascularización con CVL, CVC y CVRe. Existen pocos CVR previos al tercio exterior, donde cambia abruptamente el tipo de matriz. Zona lamelar prácticamente avascular, con CVL y CVR dispersos y aislados, y con un SFE con al menos tres MC, posiblemente LCD. En el interior de la corteza se logra seguir el contorno continuo de al menos cuatro MC. Por lo tanto el húmero presenta mínimamente siete MC (Fig. 5-F).

Radio: cavidad medular pequeña de bordes definidos con CCI lamelar evidente. Médula de matriz pseudolamelar con canales de reabsorción. Corteza de matriz pseudolamelar muy vascularizada hacia el interior y lamelar avascular hacia el exterior. Abundan los CVL y CVC, con pocos CVR. Inicio de SFE en la periferia. Mínimo de cinco MC continuas (Fig. 6-D).

CECOAL-AC-138

Húmero: amplia médula en remodelación, con grandes canales de reabsorción y osteonas secundarias, afectando incluso las capas profundas de la corteza. En su centro, cavidad medular grande de bordes sinuosos delimitada por una CCI lamelar definida. Corteza de matriz pseudolamelar en su tercio interno y lamelar en sus $\frac{2}{3}$ externos, con lagunas bien ordenadas. Vascularización en sus $\frac{2}{3}$ internos con CVC, CVL y CVRe. CVR muy escasos y dispersos en la zona media de la corteza. Avascular en el tercio externo. SFE con al menos tres LCD en la periferia. Si bien por técnica no se puede seguir el rastro de todas la MC en la corteza, se contabilizan un total de siete u ocho (Fig. 5-G).

Radio: médula de matriz pseudolamelar en remodelación con abundantes espacios de reabsorción, CCI angosta y cavidad medular amplia respecto al diámetro del hueso. Corteza pseudolamelar en sus $\frac{2}{3}$ internos y lamelar en el externo, con un incipiente SFE. Vascularización alta con abundancia de CVRe y algunos CVR, CVL y CVC en la periferia. Mínimo de seis MC. En este caso, la diferencia de deposición de matriz entre la porción anterior y posterior no es tan marcada como en ejemplares más jóvenes (Fig. 6-E).

Ejemplar	M.C.	Matriz	Canales	Otras	Estadio
CECOAL- AC-105	7	Pseudolamelar = Lamelar	Circunferenciales, longitudinales, reticulares, radiales	SFE, Osteonas secundarias, canales de reabsorción	ADULTO MAYOR
CECOAL- AC-135	5	Pseudolamelar > Lamelar	Circunferenciales, longitudinales, radiales	Canales de reabsorción, osteonas primarias, canales nutricios	ADULTO JOVEN
CECOAL- AC-136	4	Pseudolamelar >>lamelar	Circunferenciales, longitudinales, radiales	Canales de reabsorción, osteonas primarias, canales nutricios	JUVENIL
CECOAL- AC-137	5	Pseudolamelar > Lamelar	Circunferenciales, longitudinales, radiales, reticulares	Canales de reabsorción, osteonas primarias	ADULTO JOVEN
CECOAL- AC-138	7	Pseudolamelar < Lamelar	Circunferenciales, longitudinales, reticulares, radiales	SFE, Osteonas secundarias, canales de reabsorción	ADULTO MAYOR
CECOAL- AC-260	6	Pseudolamelar >Lamelar	Circunferenciales, longitudinales, radiales	Canales de reabsorción, osteonas primarias, canales nutricios	ADULTO JOVEN

Tabla A1- Estadios ontogenéticos según la microestructura ósea de los seis ejemplares de *C. yacare* sometidos a técnica histológica. Nota: en aquellos individuos donde la marca de crecimiento es diferente en húmero y radio, se optó por tomar la del húmero debido a su posterior uso como estimador.

Técnicas complementarias

Los estadios obtenidos con las fórmulas de Iijima y Kubo (2020) se indican en la Tabla A2. En cuatro ejemplares mostraron longitudes pequeñas para lo esperable con respecto al tamaño de los huesos y con otros ejemplares cuyas vértebras tenían un tamaño similar. Se considera que este resultado está sujeto a la baja cantidad de vértebras conservadas (entre 8 a 14 de las 35 necesarias) y el bajo número de ejemplares completos disponibles para promediar las medidas faltantes. Por lo tanto, estas cuatro estimaciones se consideran sesgadas y no se deberían tener en cuenta.

Por otra parte, los estadios estimados de acuerdo al grado de fusión de la SNC se muestran en la Tabla A3. Al menos cinco ejemplares presentan la SNC sacra abierta teniendo tamaños relativamente grandes similar a un adulto según las metodologías anteriores, lo que concuerda con lo indicado por Ikejiri (2012) respecto a un cierre retardado en la madurez. A pesar de ello, se consideró a esos individuos en la categoría “juvenil”.

Ejemplar	Largo total estimado (cm)	Estadio
CECOAL-AC-105	159,16*	ADULTO
CECOAL-AC-106	161,68*	ADULTO
CECOAL-AC-133	63,03**	JUVENIL
CECOAL-AC-135	69,63**	JUVENIL
CECOAL-AC-136	69,32**	JUVENIL
CECOAL-AC-137	135,39*	ADULTO
CECOAL-AC-138	212,21*	ADULTO
CECOAL-AC-142	125,31*	JUVENIL
CECOAL-AC-259	129,50*	ADULTO
CECOAL-AC-260	168,38	ADULTO
CECOAL-AC-261	163,81	ADULTO
CECOAL-AC-262	179,48*	ADULTO
CECOAL-AC-263	73,92**	JUVENIL
CECOAL-AC-265	109,03*	JUVENIL
CECOAL-AC-266	160,95*	ADULTO
ACC-UNNE-311	212,67*	ADULTO

Tabla A2- Estadios ontogenéticos según estimación del largo total a través del modelo matemático de Iijima y Kubo (2020). Los valores indicados con (*) son producto de estimaciones previas. Los valores indicados con (**) son subestimaciones del largo total esperable para el tamaño de las vértebras.

Ejemplar	Última vértebra presente con SNC abierta	Estadio estimado
CECOAL-AC-105	Caudal 1	JUVENIL
CECOAL-AC-106	Torácica 3	ADULTO
CECOAL-AC-133	Torácica 9	ADULTO
CECOAL-AC-135	Cervical 8	ADULTO
CECOAL-AC-136	Sacra 1	JUVENIL
CECOAL-AC-137	Caudal 1	JUVENIL
CECOAL-AC-138	Cervical 3	ADULTO
CECOAL-AC-142	Torácica 3	ADULTO
CECOAL-AC-259	Caudal 2	JUVENIL
CECOAL-AC-260	Caudal 1	JUVENIL
CECOAL-AC-261	Caudal 3	JUVENIL
CECOAL-AC-262	Caudal 2	JUVENIL
CECOAL-AC-263	Caudal 3	JUVENIL
CECOAL-AC-265	Caudal 3	JUVENIL
CECOAL-AC-266	Torácica 2	ADULTO
ACC-UNNE-311	Torácica 2	ADULTO

Tabla A3- Estadios ontogenéticos según grado de fusión de la sutura neurocentral.

ANEXO II-Descripciones Detalladas de los Huesos Postcraneales de *Caiman yacare*

Definiciones utilizadas para los accidentes óseos (de acuerdo a Álvarez del Villar *et al.* (2007) y Lobo (2010)

- **Agujero:** orificio que atraviesa una estructura, frecuentemente ósea o bordeada por dos o más elementos esqueléticos, generalmente el nombre aplicado al orificio indica su localización.
- **Apófisis:** saliencia o protuberancia de un hueso que sirve para su articulación (apófisis articulares) con otro o para la inserción de los tendones de los músculos y ligamentos (apófisis de inserción).
- **Canal:** conducto más o menos cilíndrico, hueco y abierto longitudinalmente. Salvando que: en anatomía se utiliza este término indistintamente también para nombrar conductos, en el sentido de que se trata de un “pasaje”, (en este caso un canal cerrado) (= ej. canal neural).
- **Cara:** superficie más o menos continua y amplia de una estructura.
- **Carilla articular:** superficie de contacto entre los huesos que se articulan.
- **Cóndilo:** proyección ósea de forma redondeada u oval que forma parte de una articulación, en general glenoidea.
- **Cresta:** protuberancia o eminencia estrecha y alargada en una superficie lisa que sirve para anclar unidades musculares.
- **Eminencia:** prominencia, reborde o proyección que sobresale y destaca sobre la superficie de algún órgano o estructura.
- **Fenestra:** orificio, abertura, ventana o perforación natural en una membrana o en algún hueso.
- **Foramen:** (= agujero) orificio de contorno redondeado u oval localizado en un hueso o cartílago cualquiera o delimitado por varios huesos. Esta abertura sirve para el paso de nervios o vasos sanguíneos (o ambos a la vez).
- **Fosa:** cavidad, cripta más o menos somera, que se encuentra en alguna estructura del organismo
- **Fosita:** fosa, depresión o antro pequeño.
- **Lámina:** superficie plana.
- **Línea:** estría, señal, surco, borde largo y estrecho
- **Proceso:** prolongación en forma de saliente de una estructura
- **Quilla:** cualquier borde alargado en algún hueso o estructura esquelética. Sinom. de carena.
- **Tróclea:** estructura articular en la que un hueso se desliza por una polea que le presenta el hueso adyacente, dando lugar a movimientos de flexión y extensión.
- **Tubérculo:** pequeña protuberancia
- **Tuberrosidad:** estructuras rugosas de los huesos donde se insertan los músculos o tendones.

ESQUELETO AXIAL

Columna Vertebral

Vértebras cervicales. Salvo el atlas (C1) y el axis (C2) que están modificados, de la C3 a la C8 son similares en su aspecto general. Tienen centro rectangular con una hipapófisis ventral cercana al borde anterior, que cambia, gradualmente, de cortas y angostas (C2–C4) a más largas y anchas (C5–C8) (Fig. 15-A, B; 30, 31). Existen de uno a tres forámenes subcentrales próximos a la base de la hipapófisis (Fig. 31-E). El arco neural es alto con una espina neural y zigapófisis desarrolladas. El borde anterior del canal neural define una forma cuadrangular, mientras que el borde posterior tiene aspecto piriforme. En algunos individuos se observaron leves diferencias, con un canal más ancho que alto. Las parapófisis y diapófisis están bien desarrolladas. Ambas se encuentran en la mitad anterior de la vértebra, pero la diapófisis se origina en una posición más posterior. La parapófisis se ubica lateroventralmente sobre el centro vertebral y articula con el capítulo. La diapófisis se ubica lateralmente sobre el arco neural, cercana a la sutura neurocentral, y articula con el tubérculo. Ambas apófisis definen una marcada fosa centroparapofisiaria, con uno o tres forámenes laterales. De C3 a C8 se observa una tendencia de cambio de forma de la carilla articular, de redondeadas en la C3 a ovaladas con el eje mayor en sentido anteroposterior en el resto (Fig. 31-B).

Otros cambios visibles desde la C3 a la C8 son el acortamiento de los centros vertebrales. La espina neural aumenta su altura, se angosta y cambia su orientación de inclinada posteriormente a perpendicular al plano frontal de la vértebra (Fig. 31-B). Además, las espinas desde la C3 a la C6 tienen un solo borde posterior, mientras que las de las C7 y C8 presentan dos rebordes laterales (Fig. 31-C). A causa del cambio de orientación de la espina, también cambia la longitud de la fosa espinoprezigapofisiaria: pasa de extenderse hasta la mitad del arco neural en las cervicales anteriores a solo un cuarto del mismo en las cervicales posteriores. La fosa espinopostzipagofisiaria aumenta de tamaño y profundidad hacia posterior (Fig. 31-D).

La posición de la para- y diapófisis varía, desplazándose ambas en sentido dorsoposterior. La parapófisis se observa en la región lateroventral del centro en las primeras cervicales y en la región lateromedial en la C8. La diapófisis se halla en la C3 a nivel de la sutura neurocentral, en la base del arco neural, y presenta un proceso corto orientado en sentido lateroventral, con el ángulo tan pronunciado como para que las facetas estén por debajo del plano de la sutura. En cambio, en la C8 la diapófisis está en la parte medial del arco neural, alejada de la sutura, con su proyección más elongada y lateralizada. Esta modificación conlleva a un aumento del área de la fosa prezigapofisiaria-centrodiapofisiaria (Fig. 31-B).

Complejo atlanto-axial. El atlas o C1, consta de tres elementos: uno ventral, el centro (intercentro), y dos laterales, los arcos neurales (Fig. 30-B). El centro es inconfundible: cuadrangular y aplanado, con borde anterior levemente cóncavo, que contacta con el cóndilo occipital, y hacia posterior con dos proyecciones articulares para las costillas monocéfalas; anterolateralmente se contacta con el par de arcos neurales. Estos arcos tienen forma irregular, siendo robustos en su base y delicados y planos dorsalmente. Se unen medialmente sólo por cartílago y por lo tanto el atlas carece de espina neural. Anteroventralmente los pedicelos de los arcos colaboran en la articulación atlantooccipital. Hacia posterior, se proyectan postzigapófisis curvas con pequeñas carillas articulares mediales, que articulan con la prezigapófisis del atlas. Anteriormente, los arcos presentan una muesca sobre su base para dar lugar a la salida del primer

nervio espinal, mientras que posteriormente, bajo la articulación postzigapofisiaria se configura el orificio intervertebral para la salida del segundo nervio espinal (Fig. 30-A).

Anatómicamente, el atlas rodea el proceso odontoideo del axis. La cara dorsal del centro del atlas y la porción basal de los arcos neurales articulan con la porción anteroventral de dicho proceso. En esta región el canal neural queda definido por los arcos neurales atlantales y la superficie dorsal del proceso odontoideo. Con esta configuración, el cóndilo occipital se articula con cuatro elementos vertebrales: el centro del atlas, las bases del arco neural del atlas y con el proatlas (Fig. 30-B).

En posición dorsal, medial y anterior al atlas se sitúa un elemento particular llamado proatlas. Este hueso tiene forma de arco convexo o de "V" invertida, con una superficie ventral suave y una elevación a modo de quilla en la superficie dorsal. Articula ventralmente con procesos anteriores de los arcos neurales, y anteriormente contacta el borde del *foramen magnum*. De esta manera, el proatlas cubre el espacio que se forma entre el arco neural atlantal y el cráneo.

El axis o C2 presenta un centro principal elongado, con una marcada cresta ventral, y se extiende anteriormente en el proceso odontoideo, del cual se distingue claramente por suturas. En animales juveniles la sutura de unión es claramente visible y se cierra solo en adultos mayores. En vista anterior el proceso odontoideo presenta forma triangular invertida, con vértices truncados. Dorsalmente, presenta un surco medial ancho, el cual forma parte del canal neural. Lateralmente, en el borde posterior se ubican las facetas articulares de la para- y diapófisis, poco desarrolladas, y que articulan con la segunda costilla cervical (Fig. 30-A). La diapófisis está completamente ubicada en este proceso, en cambio, la parapófisis se conforma por una porción en el odontoides y otra en el centro axial. En vista lateral, la espina neural del axis es una lámina trapezoidal con el borde posterior proyectándose por fuera del límite de las postzigapófisis, cubriendo dorsalmente la fosa espinopostzigapofisiaria (Fig. 30-B). En articulación con la C3, la espina se sitúa dorsalmente, al mismo nivel de la fosa espinoprezigapofisiaria de esta última. Por otra parte, el borde anterior se extiende hasta el nivel de las prezigapófisis, por lo cual el axis carece de fosa espinoprezigapofisiaria. El arco neural es elongado, formando las paredes laterales de un amplio canal neural. Sus pedicelos anteriores están engrosados y descansan sobre el proceso odontoides, no sobre el centro. Las prezigapófisis son pequeñas, con una diminuta faceta articular ovalada y situadas por debajo de la línea de las postzigapófisis, las cuales están bien desarrolladas y presentan una faceta obovada.

Tercera a octava vértebra cervical. En la C3 la espina neural surge en la mitad posterior del arco y tiene una característica forma rectangular (en sentido vertical), con su borde posterior extendido hasta el nivel de las postzigapófisis (Fig. 31-B). En el arco neural se destaca una profunda y extensa fosa espinoprezigapofisiaria. La faceta prezigapofisiaria, con forma ovalada, es más pequeña que la faceta postzigapofisiaria, de forma subcircular. La faceta articular de la para- y diapófisis son similares, de forma subcircular. Ventralmente, la hipapófisis es corta y delgada, sin rebasar el límite del cótilo (Fig. 31-B). En vista ventral, el espacio entre las parapófisis y la hipapófisis es más angosto que el resto de las vértebras (Fig. 31-E).

La C4 presenta una espina neural típica (alta y delgada), pero más baja en comparación a las siguientes cervicales, que surge en la porción posterior del arco, delimitando una extensa fosa espinoprezigapofisiaria. A diferencia de C3, las facetas pre- y postzigapofisiarias son de igual tamaño y forma (subcirculares) (Fig. 31-B, D). Las facetas articulares de la para- y diapófisis son ovaladas y

alargadas, pero las diapófisis son mucho menos largas que las del resto de la serie. La hipapófisis es corta, robusta, y no sobrepasa el límite del cótilo.

La C5 y C6 son similares entre sí por poseer espinas neurales largas con la porción dorsal del borde posterior inclinado hacia atrás. Se diferencian en que la delgada hipapófisis de la C5 sobresale del límite del cótilo hasta un cuarto de su longitud, mientras que en la C6 lo sobrepasa más allá de la mitad (Fig. 31-B). Respecto a las facetas articulares para- y diapofisiaria, ambas son ovaladas y alargadas anteroposteriormente, pero las parapófisis de la C6 comienzan a contactar y fusionarse con el borde del cótilo.

La espina neural de la C7 es marcadamente más alta que sus precedentes, inclinada hacia posterior y el margen posterior presenta dos rebordes laterales anchos y una lámina medial, delgada (Fig. 31-B, C). Dorsalmente, los rebordes laterales se proyectan en un ápice bífido y expandido. La fosa espinoprezigapofisiaria es menos profunda que la fosa espinopostzigapofisiaria. Las facetas pre- y postzigapofisiaria son ovaladas, las últimas con un área un poco más grande. La diapófisis, respecto a las cervicales anteriores, se sitúa más dorsal en el arco y es levemente más horizontal. La parapófisis está orientada más horizontalmente que en las vértebras previas y, en vista lateral, ocupa la mitad anterior de la longitud del centro. La faceta, ovalada, está en contacto con el borde del cótilo a través de una superficie rugosa (Fig. 31-B).

La espina neural de la C8 es más robusta y elevada que la C7. Su margen posterior es similar a C7, pero el ápice de la C8 está más ensanchado (Fig. 31-C). La diapófisis es la más elongada y menos oblicua de la serie cervical, y se sitúa claramente por encima de la sutura neurocentral; la faceta articular es corta y trapezoidal con bordes redondeados (Fig. 31-B). La parapófisis está cerca y en contacto con el borde del cótilo mediante una cresta, y su faceta articular es rectangular o cuadrangular según el individuo. La fosa paradiapofisiaria es la más amplia respecto a cualquier otra vértebra cervical.

Vértebras torácicas. La morfología vertebral de la subregión anterior es transicional con las vértebras cervicales y en la subregión posterior se homogeniza. (Fig. 15, 18, 32, 33, 34). Presentan cuerpos vertebrales cilíndricos, con hipapófisis distintiva hasta la T5 (reducida en algunos individuos) y ausente a partir de la T6. Arcos neurales altos y robustos con pedicelos bien desarrollados. Canal neural de contorno generalmente cuadrangular en las vértebras anteriores y circular en las posteriores. Espina neural bien desarrollada con una expansión apical notable y un margen posterior medial distintivo (sin rebordes laterales como en las últimas cervicales). A partir de la T4 las espinas son más bajas y anchas, cuadrangulares en vista lateral (Fig. 32-C, 33-C y 34-C). Zigapófisis desarrolladas con una inclinación cercana a 45° respecto al plano horizontal y facetas articulares, en general, ovaladas, más estrechas en las torácicas anteriores. Diapofisis horizontales y, desde la T4, largas y aplanadas formando un proceso transverso que en su extremo distal lleva la carilla articular costal. Además, desde la T1 a la T5, ocurre una migración de la parapófisis hacia dorsal, hasta ubicarse por encima de la sutura neurocentral (Fig. 32-C). La parapófisis se sitúa primero en el borde anterior de la base del proceso transverso y luego se ubica lateralmente en el extremo distal del mismo. Así, el proceso transverso es bífido al portar la faceta articular parapofisiaria (anteriormente) y la diapofisiaria (posteriormente); facetas que tienden a reducir su área a lo largo de la serie torácica. La longitud de los procesos transversos varía gradualmente a lo largo de la serie, con procesos transversos cortos en la parte anterior y posterior, y largos en la parte media. Entre los

ejemplares analizados la vértebra con los procesos transversos más largos fue variable, desde la T6 en algunos hasta la T10 en otros.

Subregión torácica anterior. La T1 se ubica dorsal y perpendicular a la cintura pectoral. Es morfológicamente semejante a la última cervical diferenciándose por las siguientes apófisis. La espina neural es más robusta, alta y larga en el eje anteroposterior, con el borde posterior simple (no bífido como las últimas cervicales) y con una leve inclinación hacia caudal. La diapófisis es más elongada y de posición horizontal formando un ángulo recto con la espina neural; la faceta articular es similar a un triángulo acutángulo con el ápice hacia ventral. En comparación con la C8, la parapófisis está desplazada dorsalmente, la base ocupa aproximadamente la mitad del cuerpo vertebral y anteriormente está en contacto con el borde del cótalo en su mayor parte (no se distingue una cresta). La forma de la faceta articular es similar a un triángulo isósceles con su ápice hacia dorsal (Fig. 32-B, C).

La T2 es semejante a la C8 y la T1, y se caracteriza por la superficie articular de la parapófisis que posee forma cuadrangular y casi paralela a la diapófisis. En algunos ejemplares la diapófisis forma un ángulo recto con la espina neural, mientras que en otros un ángulo agudo (Fig. 32-B, C).

En la T3 la hipapófisis es más corta y grácil que en las vértebras anteriores. La parapófisis apenas sobresale del centro y se ubica sobre la sutura neurocentral, por lo que está formada tanto por el centro vertebral como por el arco neural. La superficie articular es subcircular. La diapófisis presenta un reborde distintivo tanto en el borde anterior como en el posterior y su superficie articular tiene forma de un triángulo rectángulo, con el ángulo recto en ubicado hacia ventral. La espina neural es más plana y más larga en sentido anteroposterior; y se destaca su ápice expandido con una depresión medial (Fig. 32-A, B, C).

La T4 se identifica por presentar la carilla articular parapofisiaria ubicada sin sobrepasar la mitad proximal del proceso transverso. Por otro lado, la espina neural se alarga y desarrolla excreencias laminares que ocupan el área de la fosa espinoprezigapofisiaria, la cual queda reducida al borde del arco neural (Fig. 32-C, D).

La T5 presenta la carilla articular parapofisiaria situada en la mitad del borde anterior del proceso transverso. Ambas carillas costales son ovaladas y planas. La espina neural es ligeramente rectangular en vista lateral. La hipapófisis varía en desarrollo según el ejemplar, puede ser cónica, inclinada hacia anterior y apenas sobresalir del cótalo; o también ser una leve saliencia oblicua por detrás del cótalo (Fig. 32-C, D).

Subregión torácica posterior. Las T6-T9 presentan una morfología y morfometría similar, pero son diferenciables por la ubicación de la superficie articular de la parapófisis, la cual varía entre la mitad y el extremo distal del proceso transverso a lo largo de la serie (Fig. 33-D). La superficie articular parapofisiaria posee un área más reducida y es plana. La superficie articular diapofisiaria permanece amplia y varía su forma entre plana a cuadrangular en diferentes ejemplares (Fig. 33-C). Las zigapófisis tienden a situarse más horizontales y el borde anterior de las prezigapófisis presenta una concavidad conformando una escotadura, la cual se vuelve más notoria a lo largo de la serie torácica (Fig. 33-D). En específico, las postzigapófisis de la T9 adoptan una forma más subcircular respecto a las ovaladas de las otras vértebras (Fig. 33-C).

A partir de la T10, la longitud de los procesos transversos y el desarrollo de las superficies articulares costales disminuye (Fig. 18-D, 34). En la T12 y T13 las facetas son apenas distinguibles y sus centros vertebrales se acortan, conformando un centro más cuadrangular (Fig. 34-C). Todas se asemejan por la altura y la forma cuadrangular de la espina neural, el área de las articulaciones zigapofisiarias y el tamaño del canal neural. En la mayoría de los esqueletos secos se constató que desde la T10 a la T13 las facetas articulares disminuyen abruptamente su superficie y se observan con aspecto desgastado (probablemente por los procesos de descomposición o tratamiento del material).

Vértebras lumbares. Las tres vértebras son similares entre sí, caracterizadas principalmente por la ausencia de superficies articulares costales (Fig. 15-A, B; 18-C; 35). A diferencia de las torácicas, el proceso transverso es corto y con el extremo distal terminado en un borde redondeado y plano (Fig. 35-D, E). Las zigapófisis de esta región son las de mayor área de toda la columna, especialmente en ejemplares adultos, y poseen una inclinación cercana a 45° con respecto al plano horizontal (Fig. 35-A). Las carillas articulares son ovaladas y las escotaduras de las prezigapófisis están más pronunciadas (Fig. 35-D). Los arcos neurales son bajos, con espina neural laminar y forma cuadrangular. El centro es liso ventralmente y se va aplanando en la serie hacia posterior. La L3 puede ser reconocida porque su ancho es casi el doble de su altura, y por una fosa centrodiapofisiaria más amplia que las anteriores (Fig. 35-A, E).

Vértebras sacras. Las dos vértebras poseen centros rectangulares planos con la condición procélica modificada: la S1 tiene el extremo craneal cóncavo y el extremo caudal plano; en cambio la S2 tiene el extremo craneal plano y el extremo caudal cóncavo (opistocélico), siendo este cótilo un poco más angosto que el de la S1 (Fig. 15-A, C; 36). Los arcos neurales son bajos, de canales neurales más amplios respecto al resto de la columna, y las espinas neurales, bajas y rectangulares. En la S1, la prezigapófisis es más grande que la postzigapófisis, mientras que en la S2 ocurre lo opuesto. Además, las formas de las superficies articulares también alternan entre la S1 y la S2: las prezigapófisis son ovaladas y las postzigapófisis son semicirculares en S1, y viceversa en la S2 (Fig. 36-C, D). Lateralmente, desde el arco neural se proyectan cortas apófisis transversas que articulan con un par de costillas sacras robustas y de forma piramidal. En la mayoría de los estadios las suturas son fácilmente visibles, excepto en algunos ejemplares adultos mayores donde pueden fusionarse (Fig. 36-D, E).

Vértebras caudales. Hacia la punta de la cola, en las vértebras disminuye gradualmente la altura del centro, de los arcos y de las espinas, se reducen las apófisis asociadas y sus articulaciones intervertebrales se evidencian menos. Los chevrons asociados también se reducen gradualmente. Se diferencia así una subregión anterior y una subregión posterior con base en la presencia o ausencia de costillas caudales, y el grado de desarrollo de las zigapófisis (límite: Q15-Q18) (Fig. 15-A, C; 20-A; 37, 38).

Se destaca la Q1 por ser biconvexa, con un cóndilo anterior y otro posterior en el cuerpo (Fig. 20-B; 38-E). Comparada con el resto de caudales, presenta prezigapófisis de faceta articular ovalada y dirigidas en un marcado ángulo agudo para recibir las postzigapófisis de la S2 (Fig. 38-A, D). Su costilla caudal es

la más curvada de toda la serie, siendo que en algunos ejemplares el borde anterior no se curva gradualmente, sino que poseen un punto de quiebre donde cambia la dirección (Fig. 38-D).

En las vértebras caudales restantes los centros vertebrales son alargados y comprimidos, más cilíndricos en la subregión anterior y más cuboides en la subregión posterior. A lo largo de la serie caudal los centros reducen su altura y el grado de desarrollo del cótilo y del cóndilo, tendiendo a superficies más planas (Fig. 38-A, C, E). La última caudal es solo un centro cónico y sin cótilo, la carilla de articulación intervertebral anterior es plana (Fig. 20-E). La zona ventral presenta una doble cresta desde la Q3 hasta la Q15-18, mientras que en las siguientes la superficie es lisa. Ventralmente, desde la Q2 los cuerpos vertebrales contactan a nivel de las articulaciones intervertebrales con los arcos hemales o huesos chevrones (Fig. 38-B) La superficie ventral anterior y posterior de los cuerpos (por debajo del cótilo y el cóndilo) posee carillas de articulación con los chevrones, reconocibles por su textura porosa y forma de medialuna (Fig. 38-E). Esta superficie articular está ausente en la Q1 y en las últimas vértebras.

Los arcos hemales o chevrones son proyecciones óseas ventrales y paralelas que se unen en la línea media definiendo un foramen hemal por donde discurre la arteria caudal (Fig. 37). Ventralmente se proyecta la espina hemal. La faceta articular dorsal es cóncava y contacta con el borde posteroventral de la vértebra anterior y el borde anteroventral de la siguiente. Gradualmente, el tamaño de los chevrones disminuye, se reduce su faceta articular y la espina; así adquiere sucesivamente forma de "Y", luego de "V" y finalmente queda el arco abierto. Se observaron chevrones asociados hasta la Q32 en diafanizados (UNNEC 14349, con los últimos tres abiertos) (Fig. 23-C, D, E) y hasta la Q25 en esqueletos secos (CECOAL-AC-260), probablemente los posteriores se hayan perdido en el tratamiento del material.

Los arcos neurales son bajos y alargados, con espinas neurales altas que van disminuyendo en altura hacia posterior. En los embriones y el neonato, los últimos arcos neurales están abiertos dorsalmente, observándose sólo pequeños esbozos de los pedicelos, y la última vértebra carece de arco (Fig. 20-C, D, E). Las espinas son cuadrangulares en las primeras cinco/seis vértebras y triangulares en las restantes. En la subregión posterior las espinas son delgadas e inclinadas hacia posterior (Fig. 38-C). El punto de máxima altura oscila entre la Q14 y la Q18, pero desde la Q20 la disminución de altura es marcadamente abrupta (Fig. 15).

Las zigapófisis están bien desarrolladas en las caudales anteriores, con una inclinación mayor a 45° con respecto al plano horizontal (Fig. 38-A, B). Gradualmente, hacia posterior, se observa una reducción de las superficies articulares y un acercamiento de los procesos zigapofisiarios hacia la línea media para fusionarse y extenderse en un pequeño proceso acuminado (Fig. 38-C). Esta fusión ocurre primero en la postzigapófisis en las últimas vértebras de la subregión anterior. Luego se evidencia en las prezigapófisis, particularmente desde la Q21 (CECOAL-AC-261) o Q22 (CECOAL-AC-260). Respecto a las carillas articulares, en las primeras vértebras tiene forma ovalada, y cambia gradualmente a subcircular; su área disminuye y por lo tanto la unión de las vértebras en la subregión posterior es más laxa. También se evidencia un cambio en la orientación, de dorsal hacia medial, por tanto, a partir de la Q18/19, las postzigapófisis se articulan entre las prezigapófisis y no por encima de ellas (Fig. 38-C, D, E).

Lateralmente, existen pequeños procesos transversos fusionados a costillas caudales (conjunto denominado simplemente como costilla caudal). Estos reducen su envergadura en sentido antero-posterior a lo largo de la serie vertebral. Hasta la Q8 las costillas caudales son robustas, largas y marcadamente curvadas hacia posterior. A partir de la Q9 son más rectas y la reducción de tamaño se hace evidente hasta solo ser una cresta lateral que sobresale del arco (Fig. 15). Están ausentes desde la Q15 (CECOAL-

AC-261) o Q18 (CECOAL-AC-260), marcando la transición entre subregiones. En los embriones y el neonato las costillas caudales están ausentes desde la Q16 (UNNEC 14349) y la Q17 (UNNEC 14350, UNNEC 14347) (Fig. 20-A).

Costillas, esternón y gastralias

Costillas cervicales. El primer par de costillas es de cuerpo ensiforme, se extiende hasta llegar a la C3 y presenta una sola superficie articular cóncava en el extremo proximal (monocéfala) que articula con la parte posterior del cuerpo atlantal. El segundo par también presenta cuerpo achatado, pero son bicéfalas por lo que tienen forma de "Y". Se sitúan laterales al axis y se extienden hasta el extremo anterior de la C3. El capítulo, de mayor tamaño, se proyecta ventromedialmente y articula con parte del proceso odontoideo y del centro del axis. El tubérculo, de menor tamaño, se orienta dorsolateralmente y articula sólo con el proceso odontoideo (Fig. 30, 39). Entre ellos queda una incisura capítulo-tubercular (=foramen costal) por donde discurren vasos sanguíneos, músculos y nervios (Fig. 16, 39).

Las costillas cervicales 3° a 8° presentan un cuerpo acortado, curvado hacia posterior y con una corta proyección anterior: la apófisis uncinada (Fig. 39). Esta apófisis presenta gran variabilidad intraespecífica en su ancho, largo e incluso puede tener bordes lisos y filosos o bordes sinuosos. Capítulo y tubérculo se disponen verticalmente, por lo que, en articulación con la vértebra, la costilla se ubica paralela al eje, con su cuerpo en el plano horizontal. El cuerpo posee un surco costal marcado que aloja a la apófisis uncinada de la siguiente vértebra, de esta forma desde la C3 hasta la C8 las costillas están imbricadas entre sí y acompañan el movimiento de las vértebras como una sola unidad funcional. Salvo la 8° costilla cervical, el resto son muy similares morfológicamente, aunque existen leves diferencias para distinguirlas. La 3° y 4° costilla son de cuerpo alargado y apófisis uncinada corta, situándose sus procesos articulares en la porción anterior de su longitud total. Entre sí, las facetas articulares deben coincidir en forma con las de la parapófisis y diapófisis vertebrales, por lo tanto la 3° posee facetas subcirculares y la 4° una faceta circular en el tubérculo y una ovalada en el capítulo. Los pares 5°, 6° y 7° son más homogéneos, con sus proyecciones articulares situadas a mitad de la longitud total y facetas articulares ovaladas que varían de tamaño según la vértebra (Fig. 39-B). En general es la faceta capitular la que se elonga más y permite identificar el orden de la costilla en la serie. Finalmente, la 8° costilla cervical se diferencia de las anteriores porque la apófisis uncinada es más pequeña, el tubérculo es más elongado que el capítulo y la faceta articular es circular. Además, su cuerpo es más alargado y en articulación con la C8 se dispone oblicuamente en sentido ventroposterior, posición intermedia entre las costillas cervicales anteriores y las subsiguientes torácicas.

Costillas torácicas. La costilla torácica "generalizada" con todos los elementos consta de tres partes articuladas entre sí: un segmento costal vertebral proximal siempre osificado (=hueso costal), un segmento costal intermedio cartilaginoso, a veces calcificado, y un segmento costal esternal distal cartilaginoso (Fig. 17, 19, 40). La constitución de los dos segmentos más ventrales ocasiona que en la mayoría de esqueletos secos sólo se conserve la porción vertebral de las costillas. La caja torácica se configura desde la 2° hasta la 9° costilla, por lo que la 1° y las últimas cuatro costillas no contactan con el esternón. En la caja torácica los segmentos vertebrales se curvan hacia ventral y se unen a los segmentos intercostales a través de articulaciones costocondrales. Estos a su vez se curvan medialmente y contactan

a los segmentos esternales, los cuales se dirigen hacia medial y anterior para articularse con el esternón (articulación esternocostal) (Fig. 19).

El segmento vertebral posee cuerpo curvo con un surco costal medianamente marcado y extremo distal ensanchado (Fig. 17, 40-B, C). La longitud de la costilla aumenta gradualmente desde la 1° costilla torácica y llega a su máximo entre la 8° y 9°, luego disminuye abruptamente hasta ser un elemento corto y triangular en la 13°. Los procesos articulares están bien desarrollados, bastante separados desde la 1° hasta la 3° costilla, similar a la posición en las últimas costillas cervicales, en correspondencia con la separación de la parapófisis y la diapófisis en las vértebras correspondientes. Desde la 4° costilla torácica, el capítulo se acorta y se acerca al cuerpo costal; por lo tanto, la faceta articular del capítulo (antes dirigido ventralmente) se ubica a la misma altura que la del tubérculo y se reduce el espacio de la incisura capítulo-tubercular (Fig. 17, 40-A, B). Esta tendencia a la reducción también es evidente en las facetas articulares, siendo que en las costillas torácicas 12° y 13° la faceta tubercular está atrofiada o ausente (Fig. 40-A).

Por otra parte, el borde anterior del cuerpo costal porta un proceso uncinado débil cuya forma y extensión varía según el individuo, aunque por lo general está más desarrollado en las costillas torácicas anteriores (Fig. 40). En la mayoría de ejemplares postnatales estos procesos son prominentes hasta la 3° costilla torácica, mientras que en la 4° y 5° en algunos ejemplares se reduce a un borde filoso, y en otros, no se observan. En algunos embrionarios se observaron procesos uncinados hasta la 6° costilla torácica (UNNEC 14349-estadio 28).

Los segmentos intercostal y esternal presentan forma de barras con sus extremos dilatados, el proximal levemente cóncavo y el distal levemente convexo. Esta configuración se observa mejor en los adultos que en los embriones y neonatos, donde ambas puntas son convexas. La 1° costilla torácica no contacta con el esternón, pero igualmente presenta un pequeño segmento intercostal. Desde la 2° costilla torácica hasta la 9° presentan los tres segmentos. En las 10° y 11° costillas solo hay segmentos costal e intermedio. La 12° y 13° costillas sólo se componen del hueso costal (Fig. 18-D).

Para identificar la ubicación de la serie de costillas torácicas los principales caracteres de utilidad son la forma, ubicación y grado de desarrollo de las apófisis articulares. La 1° y 2° costilla tienen el tubérculo más desarrollado, la faceta articular tubercular de mayor tamaño que la capitular y la incisura costal marcadamente cóncava entre ambos procesos (Fig. 27, 40-B). De estas dos, la 1° costilla torácica es más corta, de cuerpo más robusto y su proceso uncinado el más prolongado, extendiéndose como una aleta triangular en la parte dorsal. La 3° costilla torácica presenta un tubérculo más corto y la incisura costal está abruptamente reducida en su concavidad; las facetas articulares son de tamaño similar y la expansión del proceso uncinado se ubica en la mitad del cuerpo costal (Fig. 40-B, C). A partir de la 4° costilla el capítulo es dorsal, el tubérculo está reducido y la incisura costal es más recta, situación también está presente en la 5° y 6° costilla (7° y 8° en algunos ejemplares) (Fig. 17). Desde la 9° hasta la 11° costilla, el tubérculo está marcadamente reducido y cercano al capítulo, con la incisura costal corta. La longitud de la 11° costilla varía entre $\frac{3}{4}$ y $\frac{1}{2}$ de la longitud de la 10°, y el extremo distal es acuminado, a diferencias de las anteriores donde es redondeado (Fig. 17, 40-B, C). La 12° costilla es triangular y alargada, mide la mitad de la longitud de la anterior costilla, y la superficie articular tubercular puede o no ser distintiva. La 13° costilla es triangular y corta, mide la mitad de la longitud que la 12° y sus superficies articulares son poco distinguibles.

En el embrión UNNEC 14350 (Estadio 25) se observa la 12° costilla torácica pequeña y triangular; en la 13° vértebra torácica se asocia un nódulo cartilaginoso en cada lado interpretado como la costilla

correspondiente (Fig. 18-C). En cambio, en los ejemplares UNNEC 14349 (Estadio 28) y UNNEC 14347 (neonato) solo se observan la 12° costilla y no se evidenció nódulo o costilla asociada a la T13 (Fig. 18-D).

Costillas sacras y caudales. En la región sacro-caudal de embriones, neonatos, juveniles y adultos jóvenes la articulación de las costillas con los procesos transversos de las vértebras es evidente, observándose claramente las suturas. En los adultos mayores, estas costillas están en su mayor parte fusionadas a la vértebra, conservándose superficialmente en algunas zonas las líneas de sutura. (Fig. 20-B; 36-D).

Las costillas sacras son distintivas por ser huesos piramidales truncos. El vértice se articula con el centro y arco vertebral a la altura de la sutura neurocentral, y la base se une al ala del ilion. La primera costilla sacra se orienta posterolateralmente y presenta una superficie articular distal con forma triangular que articula con una fosa articular del ilion a nivel acetabular. En cambio, la segunda costilla sacra se dirige anterolateralmente, posee una superficie distal triangular, con uno de los vértices extendido hacia posterior, y se une en la parte postacetabular del ilion. Ambas costillas están próximas entre sí en el extremo distal, por lo que la unión sacro-ilíaca es prácticamente ininterrumpida. Entre ambas se configura el foramen sacro por donde discurren músculos y nervios (Fig. 36).

Las costillas caudales, que caracterizan la subregión anterior, presentan diferentes grados de desarrollo, desde robustas y curvas en las anteriores hasta leves crestas laterales en las posteriores (ver “vértebras caudales”).

Esterón. Se ubica en la porción anterior de la región torácica ventral, es principalmente cartilaginoso, con una débil osificación. Aquí únicamente se describe la porción del xifiesternón de un juvenil (CECOAL-AC-264) (Fig. 41) dado que el resto de estructuras esternales no fueron conservadas durante la obtención y preparación del material. El xifiesternón es un elemento aplanado y alargado, que presenta en su margen lateral concavidades donde se articulan las costillas 3° a 9°. Posteriormente se bifurca en un segmento medial corto y otros dos laterales que forman los cuernos xifoideos.

Gastralia. En *C. yacare* está formada por ocho hileras seriadas anteroposteriormente, cada una con forma de “V” invertida, y perpendiculares al eje sagital desde el xifiesternón hasta el pubis. Cada hilera se compone de cuatro huesos delgados y fusiformes, los elementos gastrales, dos a cada lado: un elemento anterior y medial, corto y robusto, y un elemento posterior y lateral, largo y delgado (Fig. 21). Cada elemento posee cuatro superficies (dorsal, ventral, anterior y posterior) y dos extremos (medial y lateral).

Los elementos gastrales anteriores son más cortos que los posteriores. Los elementos gastrales mediales poseen su superficie anterior cóncava y el extremo medial expandido para solaparse con su par. Los elementos gastrales laterales poseen su concavidad en la superficie posterior y su extremo lateral está expandido. Se unen a los mediales a través de la superficie anterior. En los elementos laterales más posteriores se observó que el eje puede volverse sinuoso cerca del extremo lateral. La hilera más reconocible es la última debido a que sus elementos son los más gruesos de la serie y en los elementos laterales es evidente un surco anterior donde se inserta el elemento medial.

ESQUELETO APENDICULAR

Cintura pectoral

Interclavícula. Es un hueso impar dispuesto antero-ventralmente al esternón, dado que su porción posterior se ubica por debajo de la superficie ventral del cartílago esternal. De aspecto ensiforme, con la porción posterior en forma de hoja (Fig. 42). Se distinguen dos superficies (dorsal y ventral), dos márgenes laterales (derecho e izquierdo) y dos ápices (anterior y posterior). Su superficie dorsal es lisa y presenta un sobrerelieve en menos o casi la mitad de su longitud total (variación intraespecífica), delimitando la zona de contacto con el cartílago esternal que es el punto de mayor ancho del hueso. La superficie ventral posee una marcada cresta medial. En los juveniles (CECOAL-AC-262, CECOAL-AC-263) esta cresta está ligeramente dividida en la porción anterior delimitando una pequeña hendidura longitudinal o foramen. Los márgenes de la mitad anterior son enteros y cóncavos, culminando en un ápice anterior cuadrangular y romo. La mitad posterior posee los márgenes son sinuosos y se acercan gradualmente hacia la línea media hasta formar en un ápice puntiagudo.

Coracoides. Se sitúa lateralmente al cartílago esternal, debajo la zona de la 1º vértebra torácica, y presenta una ligera orientación antero-dorsal. Es un hueso par, aplanado, con una constricción medial, que se ensancha gradualmente en ambos extremos (Fig. 43-A). Se reconocen dos superficies (dorsal y ventral), dos márgenes (anterior y posterior) y dos extremos (medial y lateral). El extremo medial articula con la porción anterior del cartílago esternal, y el extremo lateral se contacta con la escápula mediante la articulación escápulo-coracoidea (Fig. 43-B). Esta articulación es libre en individuos juveniles y adultos jóvenes, pero comienza a soldarse en los adultos mayores dejando visible sólo la sutura.

El margen anterior es más cóncavo que el caudal. El extremo lateral es más grande y robusto que el medial. Presenta dos apófisis: una anterior rugosa, la apófisis acromial, y una posterior lisa, la apófisis glenoidea. En la apófisis acromial se distingue una porción ensanchada, posterior, y una porción laminar, anterior; ambas definen la carilla articular, la cual presenta numerosas crestas y depresiones que encastan con la superficie articular de la escápula (Fig. 43-Ac). En la base de esta apófisis, en la zona de unión entre la porción robusta y laminar, se ubica el foramen coracoideo, que se extiende oblicuamente de anterior a posterior y es atravesado por nervios y vasos sanguíneos. Anterior a este foramen se observan estrías en la superficie ventral (origen del *m. supracoracoideus brevis*), así como una impresión levemente deprimida (origen del *m. biceps brachii*) (Fig. 43-Ab). La apófisis glenoidea forma con su homónima de la escápula, la fosa glenoidea, donde articulan con el húmero. Esta fosa queda orientada latero-posteriormente. Ventralmente, la apófisis glenoidea presenta una zona estriada que se correlaciona con el *m. triceps longus caudalis*.

El extremo medial posee un borde angosto y liso, sin apófisis, la superficie dorsal es más cóncava (inserción del *m. costocoracoideus*) y ventralmente presenta estrías longitudinales al eje (origen del *m. coracobrachialis brevis ventralis*) (Fig. 43-Aa, b, f).

Escápula. Se sitúa paralela a la superficie lateral de las costillas torácicas 1º y 2º y se orienta postero-dorsalmente. Es un hueso par, aplanado, de márgenes cóncavos, angosto en su zona media, y se ensancha gradualmente hacia los extremos (Fig. 43-C). La longitud de la escápula es mayor que la del

coracoides. Se distinguen: dos superficies (la medial, cóncava, y la lateral, convexa), dos márgenes (anterior y posterior) y dos extremos (ventro-proximal y dorso-distal).

El extremo ventro-proximal, de mayor tamaño, es robusto y ancho. Se distinguen una apófisis acromial anterior y una apófisis glenoidea posterior (Fig. 43-Cc). La superficie articular de la apófisis acromial es rugosa, mientras que la de la glenoidea es lisa. En la apófisis glenoidea se distingue un reborde estriado dorsal (origen del *m. scapulohumeralis caudalis*) y una zona rugosa lateral (origen del *m. triceps longus*). En vista lateral, el extremo proximal también presenta una cresta rugosa que se extiende por el borde anterior hasta la porción media (origen del *m. deltoideus clavicularis*) (Fig. 43-Ca). Entre esta cresta anterior y la superficie articular queda configurada una fosa ventral donde se originan varios músculos (*m. supracoracoideus intermedius* -en el ápice de la apófisis acromial-, *m. deltoideus clavicularis* y *m. coracobrachialis brevis dorsalis*).

El extremo dorso-distal de la escápula es plano, de borde uniforme y se continúa en un cartílago supraescapular (solo conservado en el neonato UNNEC 14347). La superficie medial posee una ligera depresión (origen del *m. subscapularis*) y en su porción más distal, estrías correlacionadas con las inserciones de los *m. serratus ventralis cervicus*, *m. rhomboideus* y *m. serratus ventralis thoracis*. La superficie lateral, ligeramente convexa, posee estrías que corresponden a los *m. deltoideus scapularis* (anterior) y *m. teres major* (posterior). Próximos a la porción media, se observan engrosamientos rugosos tanto en el borde anterior (inserción del *m. levator scapulae* y *m. trapezius*) como posterior (origen del *m. scapulohumeralis caudalis* y *m. triceps longus*) (Fig. 43-Cb).

Quiridio anterior

Húmero. Es el hueso más largo del quiridio anterior, robusto, y de diáfisis cilíndrica y epífisis expandidas en aspecto triangular (Fig. 22, 44). En su posición anatómica se distinguen tres superficies (dorsal, anterior y posteroventral), tres márgenes (anteroventral, anterodorsal y posterodorsal) y dos extremos (proximal y distal). Es ligeramente convexo hacia arriba y hacia adelante, definiendo una superficie posteroventral cóncava. Además, posee una leve torsión del extremo proximal hacia posterior.

El extremo proximal es más plano que el extremo distal y en su base, presenta una pronunciada cresta deltopectoral. Se puede distinguir la porción articular gracias a una línea ósea sinuosa. En la superficie articular se distinguen tres protuberancias que sobresalen levemente, una anterior, una medial (la más grande) y una posterior, que participan de la articulación gleno-humeral (Fig. 44-E). En vista dorsal existe una marcada fosa triangular anterior en dirección a las protuberancias anterior y medial, y una leve fosa posterior más pequeña en dirección al tubérculo posterior (Fig. 44-A). En algunos adultos esta fosa posterior se fusiona a la anterior, por lo que solo se observa una gran fosa dorsal (inserción del *m. scapulohumeralis*). Hacia el margen anterodorsal se observa la tuberosidad del redondo mayor, con una rugosidad distintiva (inserción del *m. teres major*, y del *m. latissimus dorsi* -parcialmente-). Desde ese punto la superficie dorsal es lisa en la diáfisis (origen de varias ramas del *m. triceps brevis*). Ventralmente la epífisis proximal posee una profunda fosa (inserción del *m. coracobrachialis brevis*) (Fig. 44-C). Anteroventralmente y ocupando un cuarto de la longitud total de húmero se encuentra la prominente cresta deltopectoral, de forma triangular y punta romana. Hacia proximal se une con la epífisis mediante una cresta delgada y filosa, mientras que hacia distal se extiende gradualmente hacia la diáfisis (sitio de origen del *m.*

brachialis). La superficie anterior de la cresta es lisa (inserción del *m. deltoideus scapularis*), mientras que la posterior es rugosa (inserción del, *m supracoracoideus* y un tendón del *m. pectoralis*) (Fig. 44-D).

El extremo distal está inclinado hacia ventral y posterior. La superficie articular se divide en dos cóndilos: el capítulo (=cón dilo anterior) y la tróclea (=cón dilo posterior), separados por un surco intercondilar. El capítulo es subtriangular, de tamaño ligeramente mayor y articula con el radio; la tróclea en cambio es subcircular y articula con la ulna (Fig. 44-F). Por encima de la zona articular la superficie es rugosa (unión a ligamentos). A los laterales de los cóndilos se ubican los epicóndilos anterior y posterior, respectivamente, ligeramente desarrollados, pero con estrías visibles (sitio de origen de los ligamentos colaterales de la articulación del codo y los músculos extensores y flexores de los carpales y de los dígitos, del *m. supinator* y del *m. pronator teres*). Dorsal al surco intercondilar y entre los cóndilos se ubica la fosa del olécranon, que recibe el proceso olécranon de la ulna en extensión (Fig. 44-A). En la superficie ventral se encuentra una cavidad profunda y muy estriada, la fosa coronoidea (=fosa radial), que recibe a los procesos coronoides de la ulna y del radio en flexión (Fig. 44-C).

Radio. Hueso medial del zeugopodio, más corto y delgado que la ulna, con epífisis ensanchadas y diáfisis de sección ovalada levemente comprimida (Fig. 22, 45). El margen posterior es cóncavo, la superficie medial es levemente convexa, el margen anterior es recto y la superficie lateral es plana. Las epífisis proximales y distales del radio y la ulna están articuladas entre sí, por lo que la superficie lateral plana del radio se enfrenta con la superficie medial curva de la ulna y configura un espacio interóseo (Fig. 22).

El extremo proximal se encuentra expandido en sentido anteroposterior. En vista dorsal la superficie articular tiene forma cuadrangular, es suavemente cóncava y articula con el capítulo humeral (mediante una articulación de tipo troclear) (Fig. 22-E). La epífisis presenta un borde anterior recto, bordes medial y posterior convexos, y uno lateral levemente cóncavo. Este último borde articula con la incisura radial de la ulna. La expansión posterior de la epífisis forma el proceso coronoides radial, que contacta con la fosa coronoidea del húmero durante la flexión, y presenta una característica curvatura que se continúa con el margen posterior (Fig. 45-B, D). En la diáfisis, en el mismo margen posterior, se ubica la tuberosidad radial (inserción del *m. biceps brachii* y *m. humeroradialis*), y por debajo de ella se insertan músculos hasta la epífisis distal (*m. pronator quadratus* hacia lateral y *m. pronator teres* hacia medial) (Fig. 45-C).

El extremo distal se expande en sentido anteroposterior, y su superficie articular, irregular, presenta dos tuberosidades: el proceso estiloides radial (posterior y grande) y la tuberosidad craneal (anterior y pequeña) (Fig. 45-E). Articula con el radial en toda su extensión (Fig. 22-F). En vista lateral entre ambas tuberosidades se ubica la incisura ulnar, que articula con el proceso estiloides ulnar. En la zona más posterior de esta incisura se origina el *m. transversus palmaris* que llega hasta el dígito V de la mano (Fig. 45-D). La superficie lateral presenta estrías longitudinales (inserción del *m. pronator quadratus*), y, en algunos individuos, la superficie medial posee una zona rugosa distingible sobre el proceso estiloides (inserción del *m. pronator teres*) (Fig. 45-F).

Ulna. Hueso lateral del zeugopodio, más largo y robusto, se sitúa latero-posterior al radio con quien forma un espacio interóseo (Fig. 22, 46). Se caracteriza por ser levemente falciforme, de epífisis ensanchadas y diáfisis trirradiada y comprimida anteroposteriormente. La diáfisis trirradiada genera tres

superficies (anterior, posterior y medial) y tres márgenes (antero-medial, postero-medial y lateral). El hueso se curva fuertemente hacia medial en el extremo proximal lo que define una superficie medial cóncava y un margen lateral convexo en esta porción (Fig. 22, 46).

La superficie articular proximal tiene forma triangular. El borde medial es convexo, el anterior, cóncavo y el posterior, plano o levemente sinuoso (Fig. 22-E). Se distinguen dos tuberosidades divididas por la incisura troclear: el proceso olécranon, lateral y que contacta con la fosa del olécranon, y el proceso coronoides ulnar, medial y que contacta proximalmente con la tróclea humeral y alcanza la fosa coronoidea del húmero cuando el miembro se flexiona (en este movimiento la incisura troclear se desliza transversalmente por el surco intercondilar del húmero) (Fig. 46-B). El proceso coronoides ulnar también porta en su margen medial la incisura radial donde se articula con el radio. Por debajo de la superficie articular se define un ligero cuello con estrías evidentes, asociadas a uniones ligamentosas y musculares (hacia medial origen de una rama del *m. extensor carpi radialis brevis*).

Distal a la incisura radial, en la superficie medial de la diáfisis se observa un foramen nutriente, tanto en juveniles como adultos, excepto en los dos ejemplares de más de 1,8 m de longitud estimada (CECOAL-AC-138 y ACC-311). Posterior al proceso olécranon existe una llamativa cresta en dirección próximo-distal (inserción del *m. triceps brevis* y *m. triceps longus*), la cual a su vez es el reborde de una fosa poca profunda en la superficie posterior (origen del *m. pronator quadratus*) (Fig. 46-C). En la superficie anterior hay una suave depresión a mitad de la diáfisis (origen de una rama del *m. extensor carpi radialis brevis*) (Fig. 46-A).

La superficie articular distal es alargada latero-medialmente, está orientada oblicuamente, y posee un área mucho menor que la del extremo proximal. Se distinguen un gran tubérculo medial, el proceso estiloides ulnar, y un pequeño tubérculo lateral, la cabeza ulnar, separados por un leve canal oblicuo para los cartílagos articulares con los carpales proximales (Fig. 46-E). El proceso estiloides articula medialmente con el radio (en la incisura ulnar de este) y ventralmente con el radial, en tanto la cabeza ulnar contacta ventralmente con el ulnar y el pisiforme (Fig. 22-F). El proceso estiloides presenta una superficie anterior plana y estriada (inserción del *m. flexor ulnaris*), con una pequeña cresta en el margen medial, mientras que la superficie posterior es levemente cóncava (origen del *m. flexor digitorum longus*) (Fig. 46-A, C).

Radial. Es el hueso medial y más grande de la hilera proximal del carpo, dirigido anteroposterior y oblicuo. Es un hueso robusto con forma de reloj de arena ligeramente aplanado antero-posteriormente (Fig. 22, 23). En la superficie posterior hay una leve depresión longitudinal más ancha hacia proximal, la cual es más evidente en ejemplares adultos. Existen forámenes en ambas superficies, siendo uno anterior (inconstante entre los ejemplares) y uno o dos posteriores (siempre presentes) (Fig. 47-A).

El extremo proximal del radial posee una carilla articular reniforme que se extiende antero-lateralmente sobre un tubérculo distintivo (Fig. 22-F, 47-Ac). El borde posterior de la carilla articular es cóncavo, mientras que el resto es levemente convexo. El centro de la carilla articular es ligeramente cóncavo y recibe a la epífisis distal del radio definiendo una articulación radiocarpiana de tipo condilar. El tubérculo antero-lateral, a través de su carilla articular, contacta con el proceso estiloides de la ulna y con el ulnar. Las superficies articulares del radial y del ulnar se encuentran a diferente altura generando una articulación antebraquioarpiana en forma de "Z" (Fig. 22-D). Rodeando el borde de la epífisis hay

numerosas estrías de las uniones ligamentosas y musculares (inserción del *m. supinator manus* sobre el margen medial y origen del *mm. extensor digitorum superficialis* sobre el margen anterior) (Fig. 47-A).

El extremo distal presenta forma ovoide con su ápice hacia anterior-lateral (Fig. 22-G). La faceta articular para el central se ubica en el centro de la carilla y es notoriamente profunda (Fig. 47-Ad). El borde lateral contacta con la epífisis distal del ulnar. En cambio, las superficies distales de ambos huesos están al mismo nivel formando una articulación intercarpiana recta y oblicua (Fig. 22-D). Los bordes de este extremo también son rugosos con estrías (inserción del *m. extensor carpi radialis* en el margen medial, origen del *m. extensor digitorum profundus* en la superficie anterior y del *m. flexor digiti quinti* en el margen medial).

Ulnar. Es el hueso medio de la hilera proximal de carpales. Articula proximalmente con la ulna, medialmente con el radial a través de ambas epífisis, lateralmente con el pisiforme (por medio la epífisis proximal) y distalmente con el carpal distal III+IV+V (Fig. 22, 23). Tiene forma de reloj de arena, como el radial, pero su longitud es en general más corta ($\frac{3}{4}$ del radial). Su extremo distal está más expandido que el proximal y la superficie posterior es ligeramente aplanada (Fig. 47-B).

En el extremo proximal, la carilla articular tiene forma ovoide, con el borde anterior convexo y los mediales y laterales, planos. Hacia medial se desarrolla un tubérculo que articula con el tubérculo lateral del radial (Fig. 47-Bb). La superficie por debajo de la carilla articular se encuentra estriada (inserción del *m. flexor carpi ulnaris* en la superficie posterior).

El extremo distal posee una carilla articular trapezoidal. La superficie adyacente a la carilla articular también es estriada (origen de *mm. extensor digitorum superficialis* -anterior- y *mm. flexor digitorum profundus* -posterior-) (Fig. 47-Bd).

Pisiforme. Es el hueso lateral de la hilera proximal de carpales. Contacta antero-medialmente con el ulnar y postero-medialmente con la cabeza de la ulna. No presenta contacto con la fila distal de carpales (Fig. 22, 23, 47-C). Es un hueso pequeño, de forma irregular, con un distintivo desarrollo de las carillas articulares, una de ellas en forma de cresta, en vista dorsal. En las muestras observadas (n=10) se presentó un foramen nutricio en vista ventral, en algunos de ellos se observó también uno adicional en vista anterior.

Carpales distales. El central es pequeño, siempre cartilaginoso y presenta forma irregular. La carilla articular proximal es amplia, donde se apoya el radial, y el lado distal contacta con el metacarpal I y parte del II. Lateralmente la superficie articular con el carpal distal III+IV+V varía de plana a cóncava en los ejemplares diafanizados (Fig. 23). En los estadios embrionarios la porción proximal presenta cierta forma de cuña, como una extensión de la masa principal localizada más cerca del radial (Fig. 23-D). En los estadios posteclosión, la superficie distal se amplía y la forma del hueso se torna más homogéneo (Fig. 23-G).

El carpal distal III+IV+V es un hueso irregular más alargado en sentido lateral, con su superficie dorsal convexa (donde articula el ulnar) y su ventral cóncava (Fig. 23, 47-D). Lateralmente presenta una apófisis unciforme donde articula el metacarpal V (Fig. 47-Da, b). En la superficie ventral existe una

marcada fosa que puede o no portar un foramen, donde articula el metacarpal IV, hacia medial articula con el III. En los ejemplares diafanizados CECOAL-AC-264 (juvenil) y CECOAL-AC-259 (adulto joven) se evidenció una porción cartilaginosa medial que podría corresponder al carpal distal II (Fig. 23-H).

Metacarpales. El metapodio posee cinco metacarpales numerados del I al V en sentido mediolateral. Se sitúan distales a los carpales distales, con quienes articulan como se mencionó anteriormente, y proximales a las falanges (Fig. 22, 23, 48). Son huesos largos con epífisis expandidas, donde se reconocen tres porciones: la base (epífisis proximal), el cuerpo (diáfisis) y la cabeza (epífisis distal). Además, se distinguen dos superficies (dorsal y palmar o ventral) y dos márgenes (medial y lateral) (Fig. 48-A).

La base está expandida lateralmente y a cada lado se desarrolla un tubérculo (medial y lateral) para inserción ligamentaria, y dorsalmente, un tubérculo extensor, para ligamentos y músculos. En los metacarpales I-III el tubérculo lateral se superpone al tubérculo medial del siguiente metacarpal, de modo que estos metacarpales se articulan entre sí ligeramente imbricados (Fig. 48-C). En el IV y V los tubérculos no están tan desarrollados y estos huesos se ubican más distanciados entre sí. Por otro lado, dichos tubérculos definen una carilla articular trapezoidal, convexa y delimitada por un reborde óseo. La base posee leves depresiones estriadas en la superficie dorsal (origen de los *mm. extensor digitorum superficialis*) y en la superficie palmar (origen de los *mm. flexor digitorum brevis*, e inserción del *m. transversus palmaris* -solo en el metacarpal V-) (Fig. 48-A, B).

Respecto al cuerpo, su sección transversal generalmente es subcircular, de márgenes cóncavos, con la superficie palmar cóncava y la dorsal, convexa. Sobre la superficie dorsal se evidencia una sutil línea sagital, más evidente cerca de la base, la cual divide la superficie en dos lados y se correlaciona con el anclaje de los *mm. interdigiti dorsalis*: en el lado lateral se originan (excepto en el metacarpal V) y en el lado medial se insertan (excepto el metacarpal I) (Fig. 48-A).

La cabeza de todos los metacarpales presentan también dos expansiones llamadas trócleas flexoras (=tubérculo flexor), medial y lateral, divididas por una incisura intertroclear. Esta porción forma una articulación condilar con las fositas articulares de las falanges proximales del acropodio. Cada tróclea lleva una fosa lateral donde se insertan los ligamentos colaterales de la articulación metacarpo-falangeal. En su superficie dorsal antes de las trócleas hay una evidente fosa triangular para los tendones de los músculos extensores. (Fig. 48-A)

El tamaño y la forma de la base de cada metacarpal son diferentes (Fig. 48-C). El metacarpal I es el más robusto y plano de la serie y con una longitud similar al IV, su tubérculo medial es el más desarrollado de los cinco formando un gancho. En vista proximal, su carilla articular es romboidal. Los metacarpales II y III son los más largos de la serie y similares en entre sí en longitud; sin embargo, los extremos del tercero son más anchos y su tubérculo medial posee una fosa dorsal donde se apoya el tubérculo lateral del segundo, característica más evidente en ejemplares adultos mayores. El metacarpal IV es el más delgado de la serie, mide alrededor de $\frac{3}{4}$ de la longitud del III y su superficie articular proximal es la más circular entre todos. El metacarpal V es el más corto ($\frac{1}{2}$ del IV o $\frac{1}{3}$ del III), su tubérculo medial se expande como un pequeño gancho y su superficie articular proximal es ovalada.

Falanges anteriores. El acropodio anterior de *Caiman yacare* presenta la fórmula falangeal: 2:3:4:4:3. Hay hasta cuatro filas de falanges, pero los nombres que recibe cada falange se basan en la posición respecto al metacarpal de cada dígito. De esta manera el dígito I cuenta con una falange proximal y una distal; los dígitos II y V, con falanges proximal, medial y distal; y los dígitos III y IV con falanges proximal, medio-proximal, medio-distal y distal (Fig. 22, 23). En cada articulación interfalangeal existen cápsulas articulares cartilaginosas y ligamentos bien desarrollados (Fig. 23-E). Las falanges proximales son las más largas y se observa una reducción gradual de la longitud hacia las falanges distales. Los dedos más largos son el II y III, en concordancia con lo observado en los metacarpales.

Todas las falanges, salvo las distales, poseen una forma columnar, con una base con tres tubérculos (medial, lateral y dorsal), cuerpo y cabeza con dos trócleas (medial y lateral). Se distinguen una superficie dorsal convexa, una superficie palmar cóncava y márgenes medial y lateral cóncavos (Fig. 49). La carilla articular proximal generalmente tiene forma de triángulo escaleno debido a que el tubérculo medial está alargado. En el medio de la carilla se sitúa una fosita que contacta con las trócleas de los metacarpales o de las otras falanges. La tróclea medial está orientada oblicuamente y la lateral, verticalmente (Fig. 49-d, e). Estas diferencias de forma y dirección en los tubérculos y trócleas permiten identificar si el hueso corresponde al lado izquierdo o derecho, aunque en las falanges más distales estos procesos están reducidos y su identificación resulta difícil. A los laterales de cada tróclea hay fositas para los ligamentos colaterales de cada articulación interfalangeal, mientras que en la superficie plantar del dígito I al III hay una fosa para la inserción de los *mm. flexor digitorum longus* (Fig. 49-b, c). En las falanges proximales y mediales estas características están bien marcadas, pero en las falanges medio-proximales y medio-distales las trócleas suelen estar reducidas, principalmente las del dígito IV.

Las falanges distales adoptan forma de garra y se denominan falanges ungueales, la convexidad palmar se acentúa y su extremo distal termina en un ápice agudo (Fig. 23, 49-C). El extremo proximal es igual a las falanges anteriores y conserva la diferencia de forma entre tubérculos para reconocer lado izquierdo y derecho. En los estadios embrionarios y neonatales en los dedos I al III están osificados, mientras que en los dedos IV y V son cartilaginosos (Fig. 23-A a D). En los estadios juveniles estas últimas dos falanges distales se observaron ya osificadas (Fig. 23-E, F). Las falanges ungueales I a III presentan en sus márgenes surcos longitudinales para los ligamentos; externamente el tegumento forma capuchones queratinosos. En cambio, en las IV y V la piel que lo recubre no genera dicho capuchón queratinoso, sino que el dedo acaba en una punta roma.

Cintura pélvica

Ilion. Es un hueso plano e irregular. Se sitúa lateral a la región sacra de la columna, dorso-medial al fémur y dorsal al isquion y pubis. Se compone de un cuerpo con dos procesos ventrales para articular con el isquion (procesos isquiáticos) y de un ala ilíaca que se expande en dirección posterodorsal. Se distinguen dos caras (medial y lateral) y cuatro márgenes con diversos accidentes (dorsal, ventral, anterior y posterior). (Fig. 50-A, D).

El margen dorsal es convexo y se compone en esencia por la cresta ilíaca, la cual es delgada en juveniles y gruesa en adultos (Fig. 50-Aa,b,c). La cresta está limitada anteriormente por la tuberosidad coxal (=proceso craneal del ala ilíaca), pequeña elevación de longitud variable que en la cara medial forma parte de la carilla articular con la primera costilla sacra. El límite posterior de la cresta ilíaca es la tuberosidad sacra (= proceso caudal del ala ilíaca), más desarrollada que la coxal y con estrías en ambas

caras (inserción del *m. ilioischio caudalis*). La cresta ilíaca presenta en toda su extensión estrías correlacionadas con el sitio de origen de varios músculos (los *mm. iliotibialis* -en ambas caras en la zona posterior y en la cara anterolateral- y los *mm. flexores tibiales internii* y el *m. flexor tibialis externus* -en la cara posterolateral-).

En el margen ventral del ilion se desarrollan los procesos isquiáticos craneal y caudal (Fig. 50-Aa, b, d). Las superficies articulares de ambos procesos tienen forma general triangular, con una carilla grande y otra pequeña. En el proceso caudal ambas son rugosas y contactan en su totalidad con el isquion. Por el contrario, en el proceso craneal las carillas son más redondeadas y lisas, y solo la pequeña contacta con el isquion. Ninguna porción de estos procesos contacta con el pubis. Entre ellos se sitúa la incisura ilíaca, concavidad ventral que forma la porción dorsal de la fenestra acetabular.

El margen anterior es cóncavo, delimitado por la tuberosidad coxal y por el proceso isquiático craneal. El margen posterior presenta una concavidad mayor denominada incisura isquiática menor, situada entre la tuberosidad sacra y el proceso isquiático caudal. Ventral a la tuberosidad sacra hay una suave depresión rodeada de estriaciones (origen del *m. caudofemoralis brevis*) (Fig. 50-Aa, b, e, f).

En vista lateral resalta la fosa acetabular, la cual recibe a la cabeza del fémur (Fig. 50-Aa). Esta fosa está limitada posteriormente por una suave y extensa cresta acetabular que corre oblicua en dirección dorso-ventral desde la cresta ilíaca hacia el proceso isquiático caudal. La zona posterior del ala también posee una fosa apenas pronunciada (origen del *m. iliofibularis* y *mm. iliofemorales*). En individuos adultos jóvenes se observa un foramen en la fosa del ala.

En la cara medial, se distingue dorsalmente la fosa ilíaca y ventralmente las superficies articulares con las costillas sacras (Fig. 50-Ab). La fosa ilíaca presenta estrías asociadas a la cresta ilíaca para los músculos mencionados anteriormente. En todos los estadios está presente un foramen nutricio en la zona ventro-medial de la fosa. Las carillas articulares abarcan el cuerpo del ilion y presentan complejas crestas, líneas y excavaciones rugosas que encuentran su complemento en las costillas sacras. Ambas carillas están separadas por una cresta vertical, reducida en adultos mayores como una prominencia triangular (CECOAL-AC-138). En esta porción ventral también es constante una zona triangular entre los procesos isquiáticos, cuya superficie se mantiene lisa en todos los estadios.

Isquion. Hueso largo con tres porciones: un cuerpo robusto proximal formado por dos procesos articulares, en continuidad con una rama intermedia constreñida, que se expande postero-ventralmente formando la tabla del isquion (Fig. 50-B, D). Se sitúa posteroventral y oblicuo al ilion, posterior al pubis y medial al fémur. Respecto a la línea media del animal, el cuerpo del isquion es paralelo, sin embargo, la rama se tuerce posteromedialmente y provoca que la tabla del isquion se sitúe oblicua. Debido a esto se distingue una cara lateroventral y una mediodorsal, y tres bordes, dos cóncavos, el anterior y el posterior, y uno convexo, el ventral.

En el cuerpo destacan dos procesos ilíacos, anterior y caudal (Fig. 50-Ba, b, c). El proceso ilíaco caudal se ubica en línea con el eje del hueso y su carilla articular dorsal está dividida en dos zonas: una medial con concavidades rugosas que articula con el proceso isquiático caudal del ilion, y una lateral lisa que articula con la epífisis proximal del fémur. En su cara lateral, próximo al borde posterior, se ubica una fosita con estrías a su alrededor (origen de una rama del *m. flexor tibialis internus*). Esta fosita está presente en todos los estadios por lo que sirve de marca para determinar el lado externo del hueso (Fig. 50-Ba). En el proceso ilíaco craneal la carilla articular tiene forma de "V" y ocupa una porción dorsal

estrecha (donde articula con el ilion) y una anterior ancha (donde articula con el pubis) (Fig. 50-Bc, d). En la cara medial del proceso abundan las estriaciones de unión ligamentaria y muscular (origen de una rama del *m. puboischiofemoralis externus*). Entre los procesos ilíacos se ubica la incisura isquiática, depresión dorsal amplia que forma la porción ventral de la fenestra acetabular.

En la rama del isquion se destaca en la cara lateroventral un surco longitudinal ubicado ventral al proceso ilíaco craneal (origen del *m. puboischiotibialis*). El borde anterior es filoso, mientras que el borde posterior presenta una superficie rugosa (origen del *m. adductor femoris*) y forma más de la mitad de la incisura isquiática mayor. La superficie lateroventral de la rama del isquion es cóncava (origen de una rama del *m. puboischifemoralis internus*), mientras que la mediodorsal es convexa (origen del *m. ischiotrochantericus*) y presenta un foramen nutricio (Fig. 50-Ba, b, d, e).

En la tabla, el borde posterior completa la incisura isquiática mayor y el borde ventral es sinuoso, destacando allí la tuberosidad isquiática en la porción media (inserción del *m. ilioischio caudalis* y origen del *m. flexor tibialis internus*). Este borde ventral se continúa con el cartílago isquiático, que se contacta con su contrario (síntesis isquiática).

Pubis. Hueso reconocible por su forma espatulada, se divide en cuerpo, rama y tabla (Fig. 50-C, D). Las primeras dos porciones son cilíndricas y la tercera es plana dorsoventralmente. Se distinguen dos superficies (dorsal y ventral) y cuatro márgenes (medial, lateral, proximal y distal). Se sitúa ventral y oblicuo al ilion y anterior al isquion, siendo el único hueso con el que contacta (articulación puboisquiática), por lo que el pubis queda excluido de formar el acetáculo. Su cuerpo se dispone hacia posterior y su tabla hacia anterior, siendo que se dirige antero-ventro-medialmente y su margen distal se ubica a la altura de la segunda vértebra lumbar. Este margen de la tabla contacta con un cartílago púbico craneal que está en continuidad en la línea media con la gastralia a través de una membrana conjuntiva.

El cuerpo presenta dos procesos, uno medial y otro lateral, alrededor de los cuales se encuentran estrías correspondientes con el origen del *m. ambiens*. La carilla articular del cuerpo es de contorno subcircular, con una leve depresión a nivel del proceso medial (articulación puboisquiática) y con muesca en el borde dorsal (Fig. 50-Ca, b, c). En la tabla, la superficie ventral es cóncava (origen de una rama del *m. puboischiofemoralis externum*) y la dorsal es convexa, con una marcada cresta medial. El hueso se contacta con su par a través del margen medial y del cartílago craneal.

Quiridio posterior

Fémur. Es un hueso largo oblicuo al plano medio del cuerpo y su eje longitudinal está orientado anterolateralmente. Es lateral a la cintura pélvica y medio-proximal al zeugopodio, articulando medio-lateralmente con la tibia y lateralmente con la fíbula (Fig. 24). Se distinguen cabeza y cuello (epífisis proximal), cuerpo (diáfisis) y la epífisis distal, dividida en dos cóndilos. El cuerpo está arqueado dorsalmente y posee una torsión en sentido anteromedial, lo que provoca que las epífisis estén oblicuas entre sí, la cabeza articular queda casi paralela al plano medio y el extremo distal queda transversal a él (Fig. 51). Debido a esta rotación del eje, en posición anatómica el fémur presenta dos superficies (una dorsolateral y una ventromedial) y cuatro márgenes (dorsolateral, dorsomedial, ventrolateral y ventromedial).

La **cabeza** es alargada anteroposteriormente, con una superficie articular convexa, una cara dorsal suavemente plana y una cara posterior fuertemente cóncava. En su margen dorsomedial está el trocánter

menor (Fig. 51-A). En cambio, en el margen dorsolateral se ubica trocánter mayor, más robusto (Fig. 51-C). La región comprendida entre la cabeza y los trocánteres antedichos es el cuello del fémur y presenta estrías y surcos en todo su reborde para inserciones principalmente ligamentosas. En la superficie dorsolateral hay una leve línea intertrocantérica que discurre oblicua por la mitad de la superficie, entre cada trocánter. Entre esta línea y el trocánter mayor existe una fosa cuya profundidad varía entre los ejemplares analizados (inserción del *m. ischiotrochantericus*) (Fig. 51-D). En la superficie ventromedial del trocánter mayor, existe una marca semicircular con varias estriaciones alrededor (inserción del *m. puboischiofemoralis externus*) (Fig. 51-C).

En la región proximal del **cuerpo** destaca el gran cuarto trocánter o trocánter interno que sobresale en la superficie ventromedial, cerca del borde ventrolateral (Fig. 51-C). El cuarto trocánter presenta lados comprimidos con estrías evidentes y se extiende en sentido longitudinal hasta poco antes de la mitad del hueso. Próximo-medial a este discurre la cresta intertrocantérica, que lo conecta oblicuamente con el trocánter menor. Medial al cuarto trocánter se ubica la fosa trocantérica, de orientación oblicua (inserción de los *mm. caudofemorales* -en el lado medial del trocánter- y del *m. puboischiofemoralis internus* -en el lado lateral-) (Fig. 51-B, C). En la superficie dorsolateral también se encuentran accidentes evidentes; cerca del borde dorsomedial hay un foramen nutricio conspicuo en todos los estadios de desarrollo. Entre este foramen y la línea intertrocantérica se encuentra una fosa longitudinal (inserción del *m. puboischiofemoralis externus*) (Fig. 51-D). Desde esta fosa discurre en sentido longitudinal y distal la línea áspera, la cual pronto se bifurca en dos líneas oblicuas que llegan hasta los cóndilos, una medial y otra lateral (origen de los *m. femorotibialis internus* y *externus* respectivamente) (Fig. 51-A, D). La superficie triangular que queda entre las líneas presenta leves estrías oblicuas solo observables en individuos adultos de gran tamaño (por ej. CECOAL-AC-138) (inserción del *m. iliofemoralis*). La superficie media ventral presenta una fosa longitudinal en la parte media del cuerpo (inserción de los *mm. adductor femores*) (Fig. 51-C).

La **epífisis distal** cuenta con un cóndilo medial (posterior), el menor, y un cóndilo lateral (anterior), el mayor. La superficie articular del cóndilo medial es subtriangular mientras que la del lateral es subcircular, entre ambos discurre el surco intercondilar. Este surco en la cara dorsolateral se continúa con la fosa supracondilar. En cambio, en la cara ventromedial se ubica la fosa intercondilar (= fosa poplítea) (origen del *m. flexor digitorum longus*), que hacia proximal se aplana en la cara poplítea (Fig. 51-D, F). Ventralmente, sobre cada cóndilo, surge una cresta denominada epicóndilo, medial y lateral respectivamente. En el epicóndilo lateral (inserción del tendón distal del *m. caudofemoralis longus*) se ubica lateralmente una pequeña fosa extensora (origen del *m. extensor digitorum longus*) (Fig. 51-D).

Tibia. Es el hueso más largo y robusto del zeugopodio. Articula proximalmente con ambos cóndilos femorales. Con la fíbula se articula principalmente a través de la epífisis proximal y forman un espacio interóseo (Fig. 24). Presenta una diáfisis cilíndrica aplanada lateralmente, donde se distinguen dos superficies (anteromedial y posterolateral) y dos márgenes cóncavos (medial y lateral) (Fig. 52).

En la epífisis proximal la carilla articular tiene forma triangular y en su contorno delimita tres bordes: uno posterior, uno anteromedial y otro lateral. Para la articulación femorotibial existen dos cóndilos, uno medial y otro lateral, divididos por un surco intercondilar (Fig. 24-D, 52). Por debajo de la superficie articular, el hueso presenta estrías. En el borde lateral destaca una pequeña incisura en el punto de la articulación tibiofibular proximal y en todos los estadios ontogenéticos se observan marcadas estrías a su

alrededor (inserción del *m. flexor tibialis externus* -hacia lateral-, del *m. flexor tibialis internus* y *m. puboischiotibialis* -hacia medial-) (Fig. 52-C, F). En la superficie medial se encuentra la cresta cnemial, una cresta rugosa oblicua en sentido antero-proximal hacia postero-distal (origen del *m. tibialis anterior*). Sobre esta cresta existen varias estrías y una leve fosa rugosa, más evidente en estadios adultos mayores (inserción de los *mm. femorotibialis, iliotibialis* y *ambies*) (Fig. 52-D).

Si bien el cuerpo es cilíndrico, la sección varía en forma entre estadios, siendo más ovalada en los juveniles y más semicircular en los adultos mayores. Este cambio se atribuye a que los adultos mayores presentan la superficie lateral más aplanada como consecuencia del desarrollo del *m. interosseus cruris*. En todos los estadios están presentes en la superficie lateral uno o dos forámenes nutricios posteriores conspicuos (Fig. 52-F). En la superficie medial se evidencia la línea poplítea, más evidente en adultos mayores (Fig. 52-D).

La epífisis distal se encuentra expandida antero-posteriormente y comprimida lateralmente, siendo convexa hacia anteromedial y cóncava hacia posterolateral. La carilla articular se dirige oblicua y tiene forma de "C". Un surco medial, la cóclea, la divide en dos maléolos, uno lateral más largo, y otro medial. Si bien ambos participan de la articulación tarsocrural, el maléolo lateral es el que más contacta con el astrágalo (Fig. 24-E, 52-E). Relacionados, se hallan los surcos maleolares (medial y lateral) donde se anclan ligamentos. En la superficie posteromedial se encuentra la incisura fibular delimitada por los maléolos, aunque la fíbula sólo contacta con la tibia en el ápice del maléolo lateral (Fig. 52-F).

Fíbula. Hueso reconocible por ser recto y delgado. Articula proximalmente con el cóndilo lateral del fémur, medialmente con la tibia y distalmente con el astrágalo (hacia medial) y el calcáneo (hacia lateral). Su epífisis proximal (cabeza y cuello) es aplanada anteroposterior, por lo que tiene apariencia de espátula. Su diáfisis (cuerpo) es de sección semicircular, y en la epífisis distal ligeramente ensanchada. Se reconocen dos superficies (medial y lateral) y dos márgenes (anterior y posterior) (Fig. 24, 53).

La cabeza es de superficie articular ovalada, el borde medial es cóncavo, por la cual articula con la tibia, y se distinguen dos prominencias, una anterior y otra posterior (Fig. 24-D, 53-B). El cuello comprende una zona de estrías hasta el nacimiento de una cresta en la cara anterolateral donde se evidencia una marca rugosa ovalada (inserción del *m. iliofibularis*) (Fig. 53-A).

En el cuerpo hay una marcada línea que se origina proximalmente en el ángulo posteromedial y corre oblicua por la superficie medial hasta el extremo distal. En la misma superficie existe un foramen nutricio (Fig. 53-F).

En la epífisis distal se distinguen los maléolos, uno medial, más largo en forma de cuña, y uno lateral, menos desarrollado. La carilla articular tiene forma trapezoidal y se reconocen dos partes, una alargada y plana hacia el maléolo medial que articula con el astrágalo, y otra cuadrangular y levemente cóncava sobre el maléolo lateral, que articula con el calcáneo (Fig. 53-E). Por otro lado, el ápice del maléolo medial contacta con el ápice del maleolo lateral de la tibia (Fig. 24-E). En la base del maléolo lateral hay un área rugosa de origen muscular (el *m. fibularis longus* -hacia posterior-, el *m. fibularis brevis* -hacia lateral- y el *m. aductor hallucis* -hacia anterolateral-) (Fig. 53-C, D).

Astrágalo. Es el hueso medial de la hilera proximal del tarso. Forma la porción medial de la articulación tarsocrural en Z, contactando con la tibia y la fíbula por su superficie proximal. La superficie lateral participa de la articulación astragalocalcánea, y la superficie distal solo contacta con el tarsal distal

III en la articulación intertarsal (Fig. 24, 25, 54-A). Presenta una forma irregular debido a las numerosas concavidades y proyecciones que posee, aunque se reconocen dos porciones, una medial, redondeada y lisa, y una lateral con varias excavaciones y surcos, que se proyecta en sentido proximal (Fig. 54-A).

En vista anterior se aprecia el contorno cóncavo de las superficies proximal y lateral. En la porción lateral del astrágalo destaca la fosa astragalar anterior, cavidad triangular que ocupa casi toda su superficie y posee estriaciones en el borde medio-distal (origen del *m. extensor digitorum brevis*). Lateral a la fosa se ubica la faceta de articulación con el calcáneo, delimitada proximalmente por una apófisis articular y distalmente por la proyección del astrágalo (“peg”) (Fig. 25-J, 54-Aa, C).

En vista lateral se puede advertir mejor las diversas carillas articulares para la articulación astragalocalcánea (Fig. 54-Ae). En la proyección del astrágalo se ubica la faceta calcaneal anterior y la faceta calcaneal distal, que articulan anterior y posterodistalmente con la fosa para el astrágalo que posee el calcáneo. Por su parte, la apófisis articular porta la faceta calcaneal proximal, que articula con el cóndilo del calcáneo.

En vista proximal la apófisis articular posee otras dos carillas en ángulo, separadas por un borde filoso: la faceta articular fibular, de forma cuadrada, con una ligera concavidad central y ubicada hacia lateral; y la faceta articular tibial, de forma rectangular, ubicada hacia medial, formando una extensa concavidad. Estas facetas están separadas de la superficie posterior del astrágalo por medio de un reborde óseo denominado cresta astragalar (Fig. 24-F, 54-Ac).

En vista posterior destacan dos accidentes. En la porción lateral, el surco del astrágalo, que desciende oblicuo en sentido próximo-distal y se conecta en parte con la faceta de articulación con el calcáneo. En la porción medial, la fosa astragalar posterior, visible también desde proximal, y que cuenta con notables forámenes. Desde posterior también se aprecia lo extensa que es la faceta calcaneal distal (Fig. 54-Ab).

Calcáneo. Es el hueso lateral de la hilera proximal del tarso. Presenta numerosas cavidades y proyecciones que generan una forma irregular, siendo reconocible un cuerpo y un tubérculo, que se proyecta próximo-posteriormente (Fig. 24, 25, 54-B, C). Debido a esto se distinguen con dificultad cinco superficies: proximal, distal, medial, lateral y posterior.

En el cuerpo se destaca el cóndilo del calcáneo en la porción anterior, que forma la faceta articular para el astrágalo hacia medial (Fig. 54-Ba, f). En dicha faceta se ubica anteriormente la cavidad del calcáneo (“socket”) donde se inserta la proyección del astrágalo. El reborde de esta cavidad constituye la faceta astragalar anterior. Mientras que posteriormente se proyecta el sustentáculo del astrágalo donde se ubica la faceta astragalar posterior. El sustentáculo junto al cóndilo forman un ángulo obtuso que es claramente distinguible en vista distal (Fig. 24-G, 54-Bd, Cd).

En vista distal también se observa una suave depresión en el cóndilo del calcáneo, en la cual se articula el tarsal distal IV (Fig. 24-G). Además, se observan claramente dos depresiones: la fosa calcánea ventral, en dirección antero-lateral, (origen del *m. abductor digit I/IV*) y el surco flexor, hacia posterior-medial (origen del *m. flexor digitorum brevis*). La fosa calcánea ventral presenta forámenes nutricios en todos los estadios, variando entre uno a tres (Fig. 54-Bb, d).

En vista dorsal se aprecia una superficie plana en la base del cóndilo, la cual corresponde a la faceta articular fibular y que se complementa con la homónima del astrágalo (Fig. 24-F, 54-Bc). Medialmente a esta faceta, se encuentra la faceta astragalar proximal.

El tubérculo del calcáneo posee un surco vertical posterior (inserción de un tendón de los *mm. gastrocnemii*), delimitado por rebordes de textura lisa. En el material diafanizado se observa claramente que están recubiertos por un cartílago (Fig. 25-D, B). En vista anterior se observan varias estriaciones en la superficie del tubérculo (Fig. 54-Bb, e).

Tarsales distales. El tarsal distal III es pequeño. En juveniles tiene forma esferoidal, mientras que en los adultos sus carillas articulares se vuelven más prominentes dándole forma trapezoidal (Fig. 25, 55-B). Articula proximalmente con el astrágalo y distalmente con los metatarsales II y III (Fig. 25-J). En vista anterior se observa al hueso con forma de triángulo rectángulo, con el ángulo recto en dirección latero-distal (Fig. 55-Bc). Presenta una concavidad articular en la superficie proximal y distal (Fig. 55-Ba, b), mientras que en la superficie medial hay dos concavidades que articulan con el otro tarsal, una anterior (con un foramen conspicuo) y otra posterior (Fig. 55-Be).

El tarsal distal IV es más grande y de forma irregular (Fig. 55-A). Articula proximalmente con el astrágalo y el calcáneo, lateralmente con el metatarsal V y distalmente con los metatarsales III y IV (Fig. 25-J). Las carillas articulares son las superficies más fácilmente reconocibles. En vista proximal el hueso tiene forma de triángulo rectángulo y presenta una fosa con dos forámenes (Fig. 55-Aa). En vista anterior se observa la superficie ovoide (Fig. 55-Ac). Por su parte, en la superficie articular distal emerge una eminencia posterior y antes de esta existe otra pequeña fosa con un foramen (Fig. 55-Bb, e, f).

Metatarsales. Como sus contrapartes anteriores, los metatarsales se enumeran del I al V en sentido mediolateral, presentan una base, cuerpo y cabeza; dos superficies (dorsal y palmar o ventral) y dos márgenes cóncavos (medial y lateral) (Fig. 24, 25, 56). Cada metatarsal es diferente, el II y III los más largos y el V está reducido a un hueso corto sin dígito asociado. Del metatarsal I al IV las bases tienen tubérculos expandidos que les permite yuxtoponerse e imbricarse entre sí (el lateral sobre el medial) en las articulaciones intrametatarsiana (Fig. 56-C). Por su parte el metatarsal V se sitúa por encima de la línea de dicha articulación y no contacta con sus pares. En su lugar, se articula lateralmente con el tarsal distal IV y proximalmente con el calcáneo (Fig. 25-H, I, J). Proximalmente, el metatarsal I no articula directamente con los tarsales, sino que se sostiene totalmente a través de cartílagos, mientras que el metatarsal II contacta con la concavidad del tarsal distal III, el metatarsal III con ambos tarsales distales y el metatarsal IV con su correspondiente (Fig. 25-B, C, D, J).

La base de los metatarsales I a IV es estriada y presenta tubérculos mediales, laterales y dorsales para unión ligamentaria y muscular (origen de los *mm. extensor digitori brevis* -dorsal- y *mm. flexor digitori brevis* -ventrales-) (Fig. 56-A, B). La cabeza de estos cuatro metatarsales está dividida en una tróclea medial y una tróclea lateral separadas por una incisura intertroclear y portan fosetas laterales para los ligamentos colaterales de la articulación metatarsofalangeal (Fig. 56-D). En la superficie dorsal de los metatarsales I a III existe una línea lateral oblicua donde se originan los *mm. interdigiti dorsales*, que se insertan en el margen medial de los metatarsales II a IV. En la superficie ventral proximal del I al III también existen líneas correlacionadas los *mm. interdigiti ventrales*.

El metatarsal I es el más robusto y con una longitud similar al IV, su carilla articular proximal tiene forma trapezoidal con uno de los vértices dirigido marcadamente hacia lateral (Fig. 56-C). A nivel de la base, en el margen medial, hay una cresta ósea distintiva y, en algunos adultos, también se observan estrías dorso-mediales (inserción del *m. adductor hallucis dorsalis*). El metatarsal I también se diferencia

por ser el único con la tróclea medial más ancha que la lateral. El metatarsal II tiene en la carilla articular proximal con los bordes medial y lateral redondeados, mientras que en los del metatarsal III son rectos y oblicuos. El margen lateral de la base presenta estrías y una marca subcircular (inserción del *m. tibialis anterior*) (Fig. 56-B). El metatarsal III es el de mayor longitud, posee ambos tubérculos proximales bien expandidos y laminares. En la superficie dorsal, cerca del margen lateral, presenta una fosa (origen del *m. extensor digitorum longus*). Por su lado, el metatarsal IV es el más delgado de la serie, presentando una marcada cresta oblicua dorso-proximal (otro origen del *m. extensor digitorum longus*) y con el tubérculo medial marcadamente dirigido hacia medial (Fig. 56-A). El metatarsal V está muy reducido, en vista dorsal tiene forma cuadrangular con una de sus puntas dirigida hacia anterior y lateral (Fig. 25, 56). Su extremo distal es un borde aplanado, mientras que el extremo proximal presenta una gran superficie articular subredondeada, cuyo borde dorsomedial articula con el tarsal distal IV. En toda la superficie del hueso existen estrías (inserción del *m. fibularis -dorsales-* y origen del *m. flexor digitorum brevis -ventral*).

Falanges posteriores. El acropodio posterior consta solo de cuatro dígitos por lo que presenta la fórmula falangeal 2:3:4:5:0. Del dígito I a III se encuentran falanges ungueales osificadas antes de la eclosión y están recubiertas de una garra queratinosa. En cambio, la falange ungueal del dígito IV se mantiene cartilaginosa hasta los neonatos y el dígito culmina en punta roma (Fig. 24, 25).

Del mismo modo que las falanges anteriores, las más largas se encuentran en la parte proximal y se reducen hacia distal. Presentan una base con tres tubérculos (medial, lateral y dorsal), cuerpo y cabeza con dos trócleas divididas por un surco intertroclear (Fig. 49). Son convexas en la superficie dorsal y cóncavas en la superficie ventral y los márgenes medial y lateral. La carilla articular proximal es triangular con el tubérculo medial alargado, y en la distal, la tróclea medial es alargada y oblicua; esto permite reconocer si el hueso corresponde a la pata derecha o izquierda (Ver sección *falanges anteriores* para más detalles). En la cabeza de las falanges existen depresiones estriadas dorsales (inserción del *m. extensor digitorum brevis*) y ventrales (inserción del *m. flexor digitorum brevis*) (Fig. 25-H, I, J). Se destaca que en la falange ungueal I hay una depresión ventral rugosa (inserción del *m. flexor hallucis longus*).

ANEXO III- Figuras

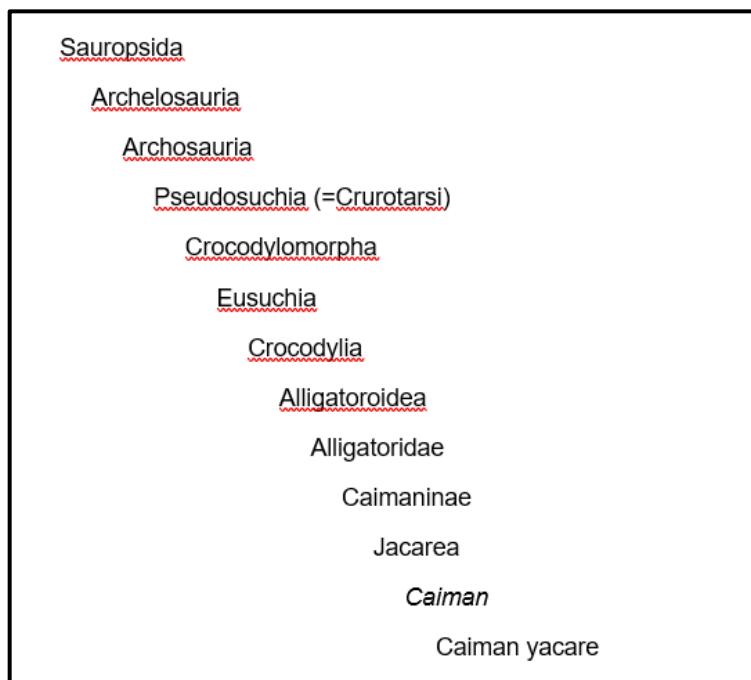


Figura 1- Clasificación sistemática de *Caiman yacare* a partir del clado Sauropsida. Basada en datos de Benton (2014), Montero y Autino (2018) y Río y Mannion (2021).

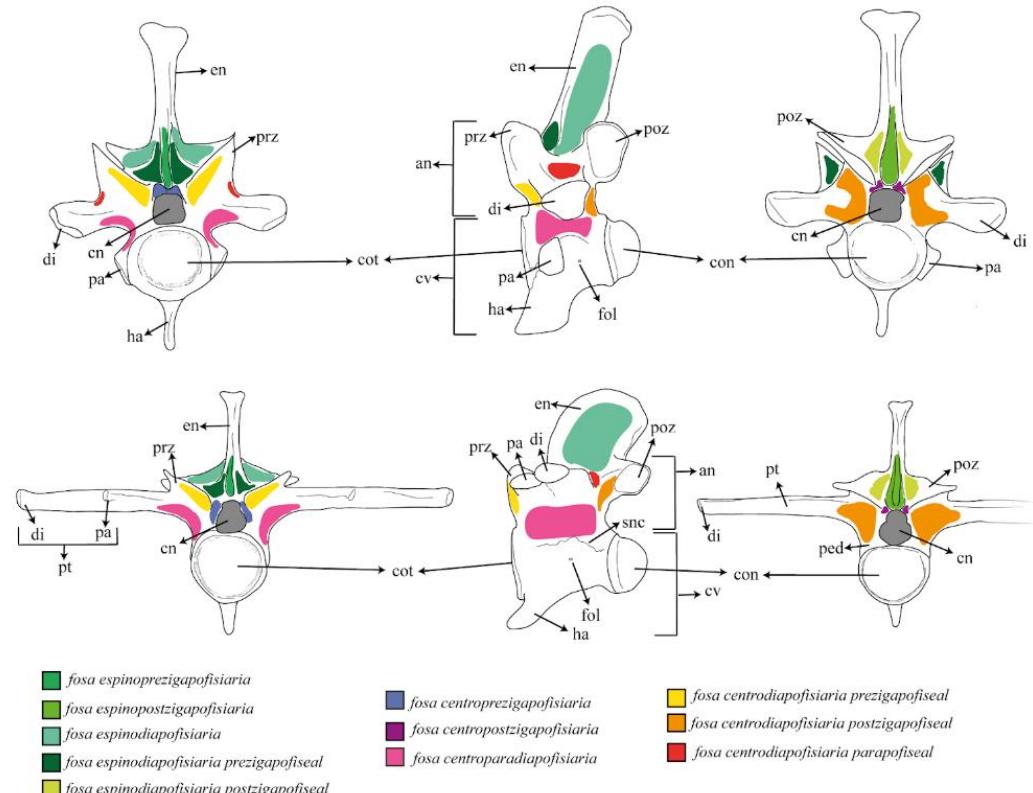


Figura 2- Anatomía general de las vértebras de los Crocodylia. Vértebras cervicales en la fila superior y vértebras torácicas en la inferior. En colores se indican las fosas vertebrales según Wilson *et al.* (2011). **Referencias:** an, arco neural; cn, canal neural; con, cóndilo; cot, cótilo; cv, cuerpo vertebral; di, diapófisis; en, espina neural; fol, foramen lateral; ha, hipapófisis; pa, parapófisis; ped, pedicelo; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; snc, sutura neuro-central.



Figura 3- Distribución de *C. yacare*. Extraído de: Campos et al., 2020 (p. 3).



Figura 4- Procesamiento de los huesos para corte histológico. **A)** Sección a cortar marcada en las diáfisis de húmeros y radios. **B)** Sección cortada de un húmero. **C)** Taco de resina epoxi montado en portaobjeto. **D)** Desgaste manual del taco mediante lijado con carburo de silicio, previamente el taco se rebajó con sierra de disco eléctrica. **E)** Corte final con espesor suficiente para ser observado en microscopio petrográfico.

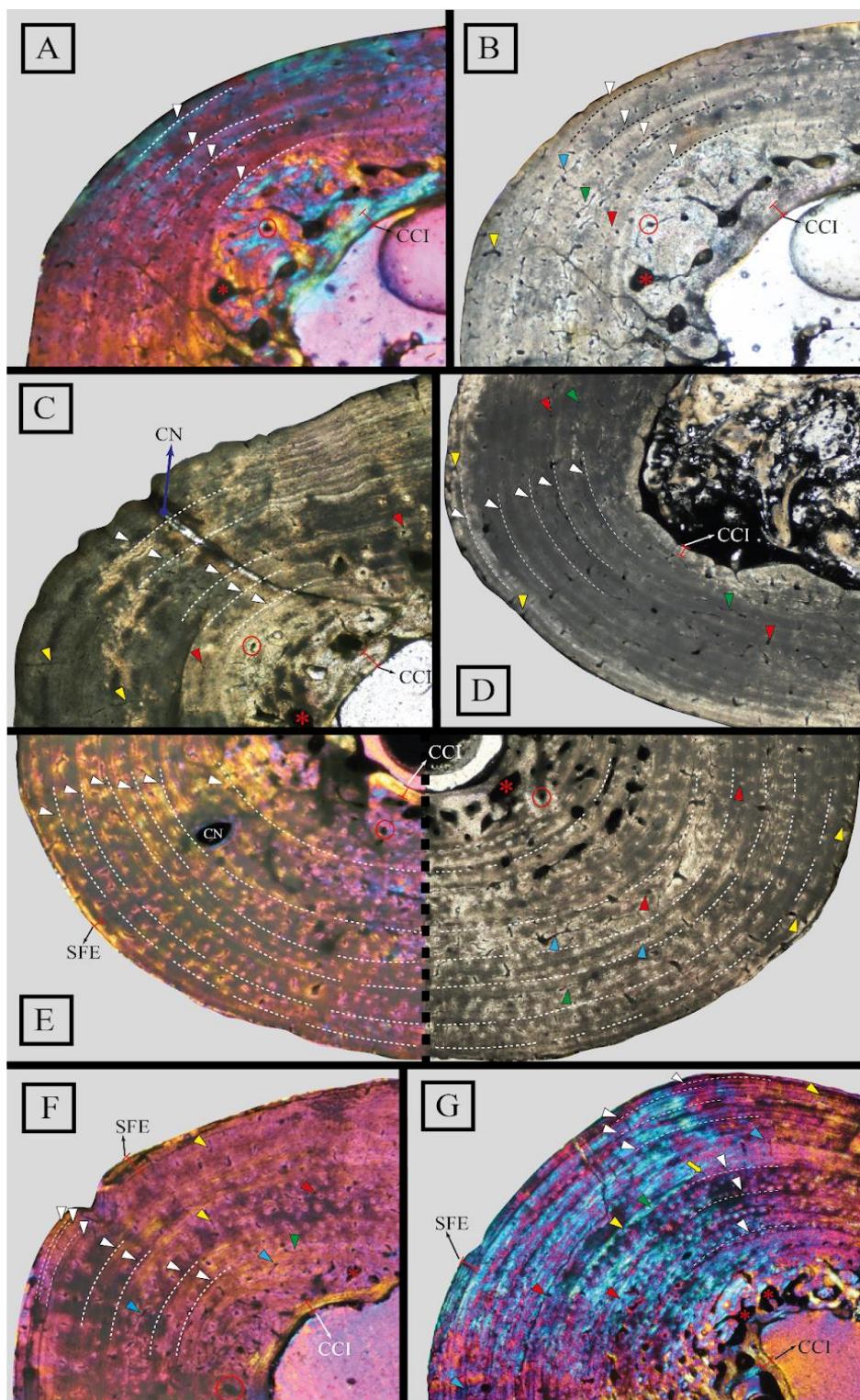


Figura 5- Secciones histológicas de húmero de *Caiman yacare*. **A)** Juvenil CECOAL-AC-136, 50X, en luz polarizada con filtro lambda. **B)** Juvenil CECOAL-AC-136, 50X, en luz blanca. **C)** Adulto joven CECOAL-AC-135, 50X, en luz blanca. **D)** Adulto joven CECOAL-AC-137, 50X, en luz polarizada. **E)** Adulto joven CECOAL-AC-260, 50X, en luz polarizada con filtro lambda (izquierda) y luz blanca (derecha). **F)** Adulto mayor CECOAL-AC-105, 50X, en luz polarizada con filtro lambda. **G)** Adulto mayor CECOAL-AC-138, 25X, en luz polarizada con filtro lambda. **Referencias:** CCI, capa circumferencial interna; CN, canal nutritivo; SFE, sistema fundamental externo; flecha blanca y línea punteada: marcas de crecimiento; flechas rojas: canal vascular radial; flecha verde: canal vascular transversal; flecha amarilla: canal vascular radial; flecha celeste: canal vascular reticular; círculo rojo: osteona secundaria; asterisco (*): canal de reabsorción

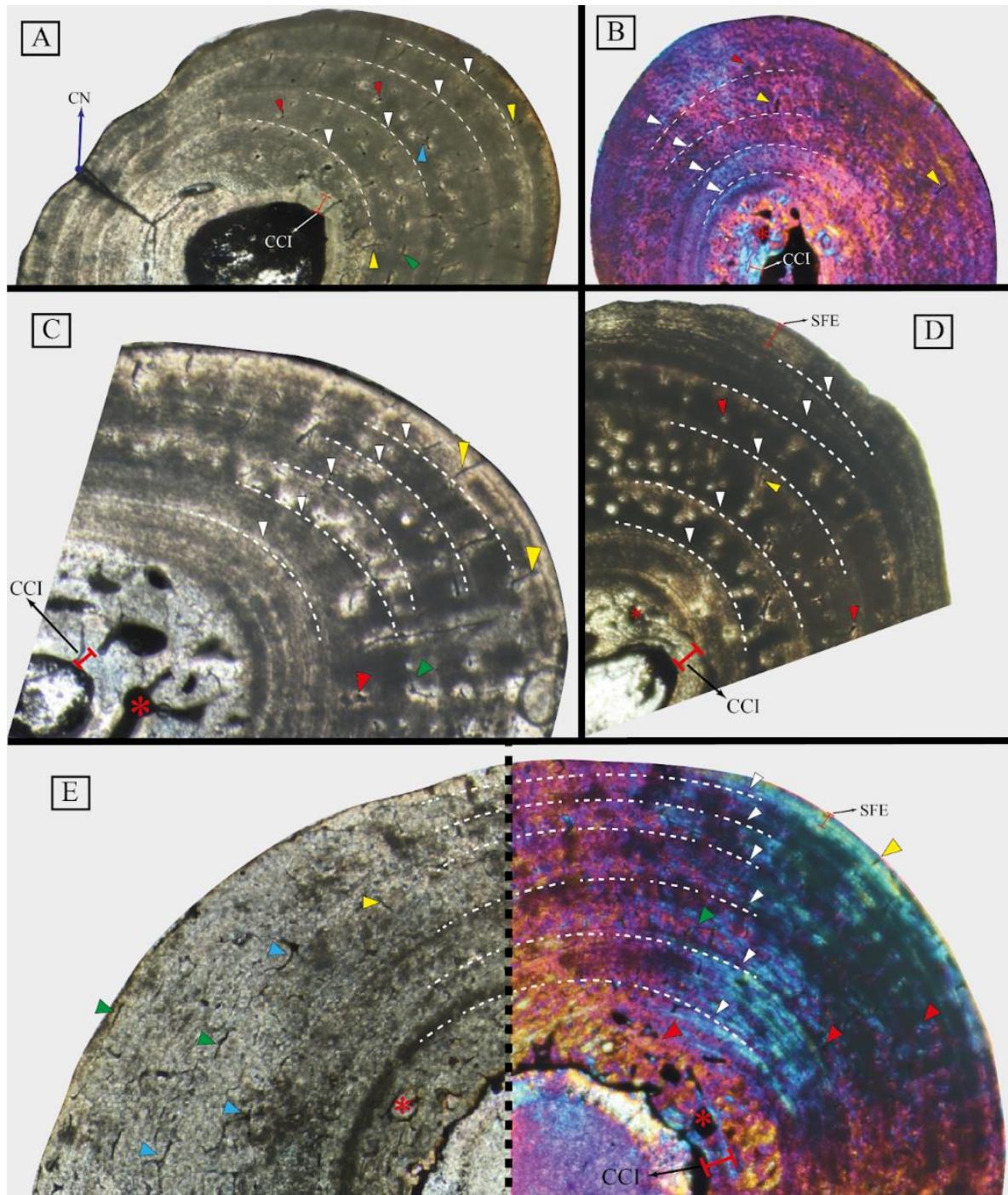


Figura 6- Secciones histológicas de radio de *Caiman yacare*. A) Juvenil CECOAL-AC-136, 50X, en luz blanca. **B)** Adulto joven CECOAL-AC-135, 50X, en luz polarizada con filtro lambda. **C)** Adulto joven CECOAL-AC-137, 50X, en luz blanca. **D)** Adulto mayor CECOAL-AC-105, 50X, en luz blanca. **E)** Adulto mayor CECOAL-AC-138, 25X, en luz blanca (izquierda) y luz polarizada con filtro lambda (derecha).

Referencias: CCI, capa circunferencial interna; CN, canal nutriente; SFE, sistema fundamental externo; flecha blanca y línea punteada: marcas de crecimiento; flechas rojas: canal vascular radial; flecha verde: canal vascular transversal; flecha amarilla: canal vascular radial; flecha celeste: canal vascular reticular; asterisco (*): canal de reabsorción.

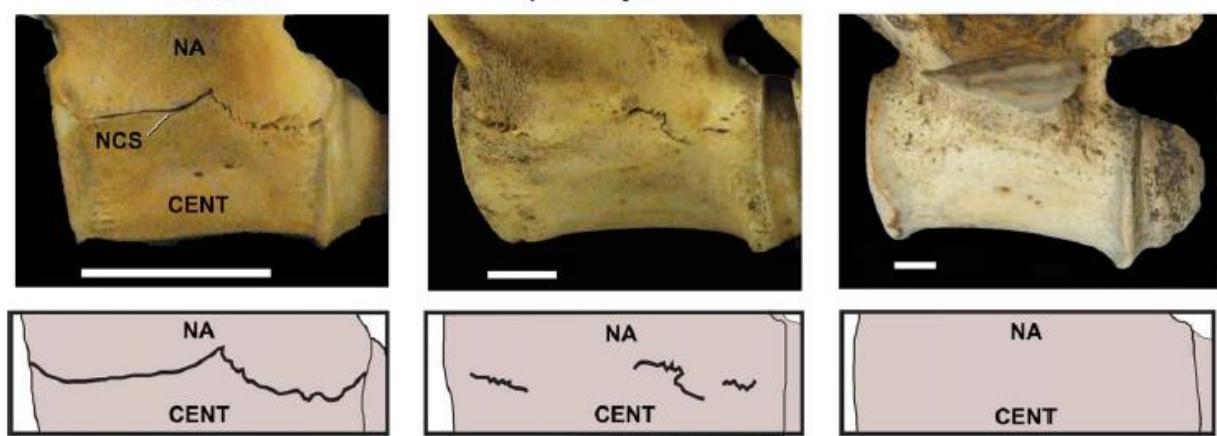


Figura 7- Grados de cierre de la sutura neurocentral en vértebras dorsales de *A. mississippiensis*.
Vista lateral izquierda. Izquierda: abierta (no fusionada). Medio: parcialmente fusionada. Derecha: completamente fusionada. **Referencias:** CEN, centro; NA, arco neural; NCS, sutura neurocentral. Extraído de Ikejiri (2012) (p. 21).



Figura 8- Postura reptante en reposo de *C. yacare* tenida en cuenta para las descripciones óseas.
Extraída de: <https://www.flickr.com/photos/42964440@N08/50137076662>

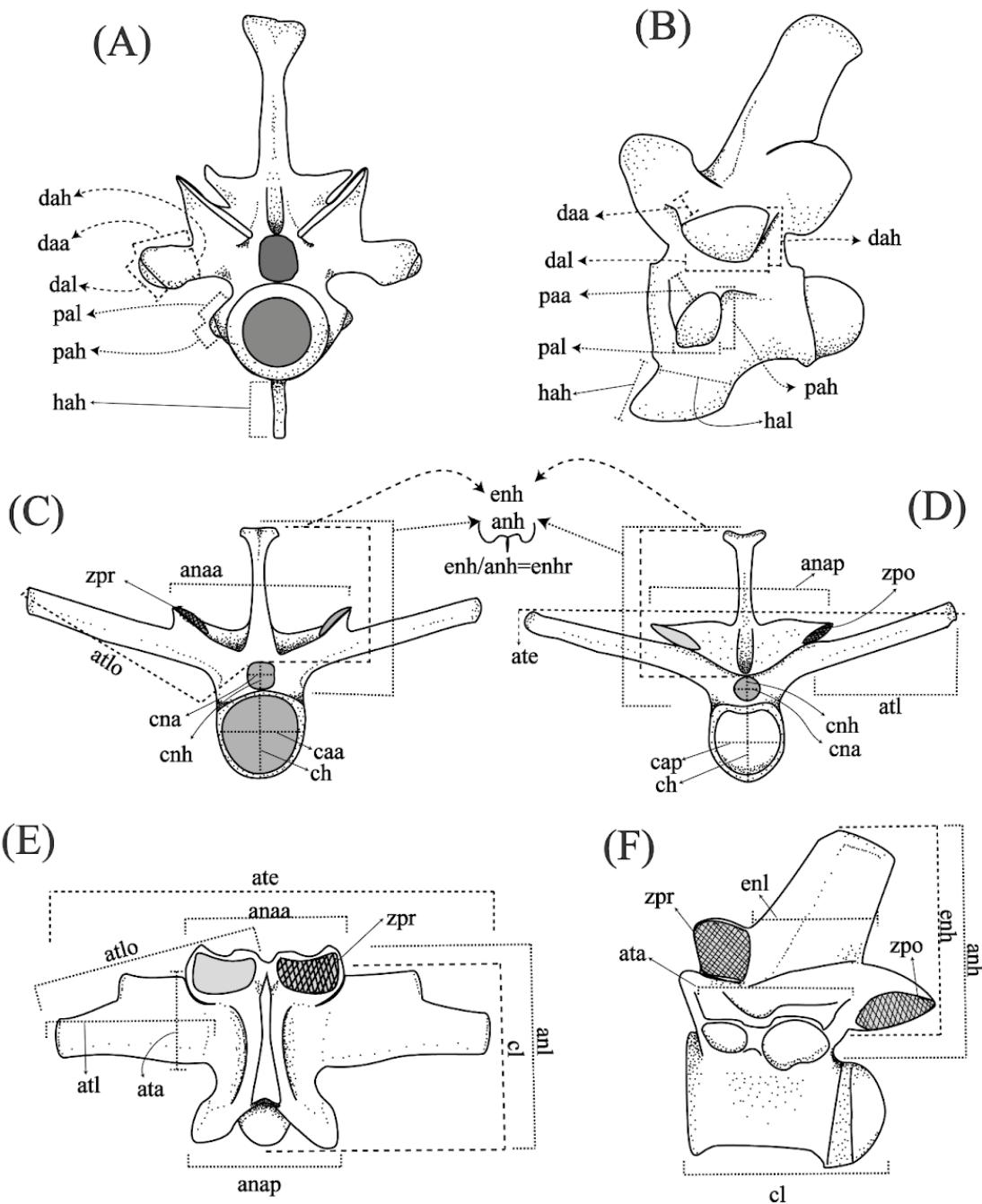


Figura 9- Medidas tomadas en las vértebras. A) y B) vértebra cervical N°8 en vista anterior y lateral. **C a F)** vértebra torácica N°6 en vista anterior (C), posterior (D), dorsal (E) y lateral (F). Ejemplar CECOAL-AC138. **Referencias:** anAa, ancho anterior del arco neural; anAp, ancho posterior del arco neural; anH, altura del arco neural; anL, largo del arco neural; atA, ancho de apófisis transversa; atE, envergadura de apófisis transversa; atL, largo de la apófisis transversa; atLO, largo oblículo de la apófisis transversa; cAa, ancho anterior del cuerpo; cAp, ancho posterior del centro; cH, altura del centro; cL, largo del centro; cnA, ancho del canal neural; cnH, altura del canal neural; daA, ancho de la diapófisis; daH, altura de la diapófisis; daL, largo de la diapófisis; enH, altura de la espina neural; enHr, altura relativa de la espina neural; enL, largo de la espina neural; haH, altura de la hipapófisis; haL, largo de la hipapófisis; paA, ancho de la parapófisis; aH, altura de la parapófisis; paL, largo de la parapófisis; Zpo, área de la postzigapófisis; Zpr, área de la prezigapófisis.

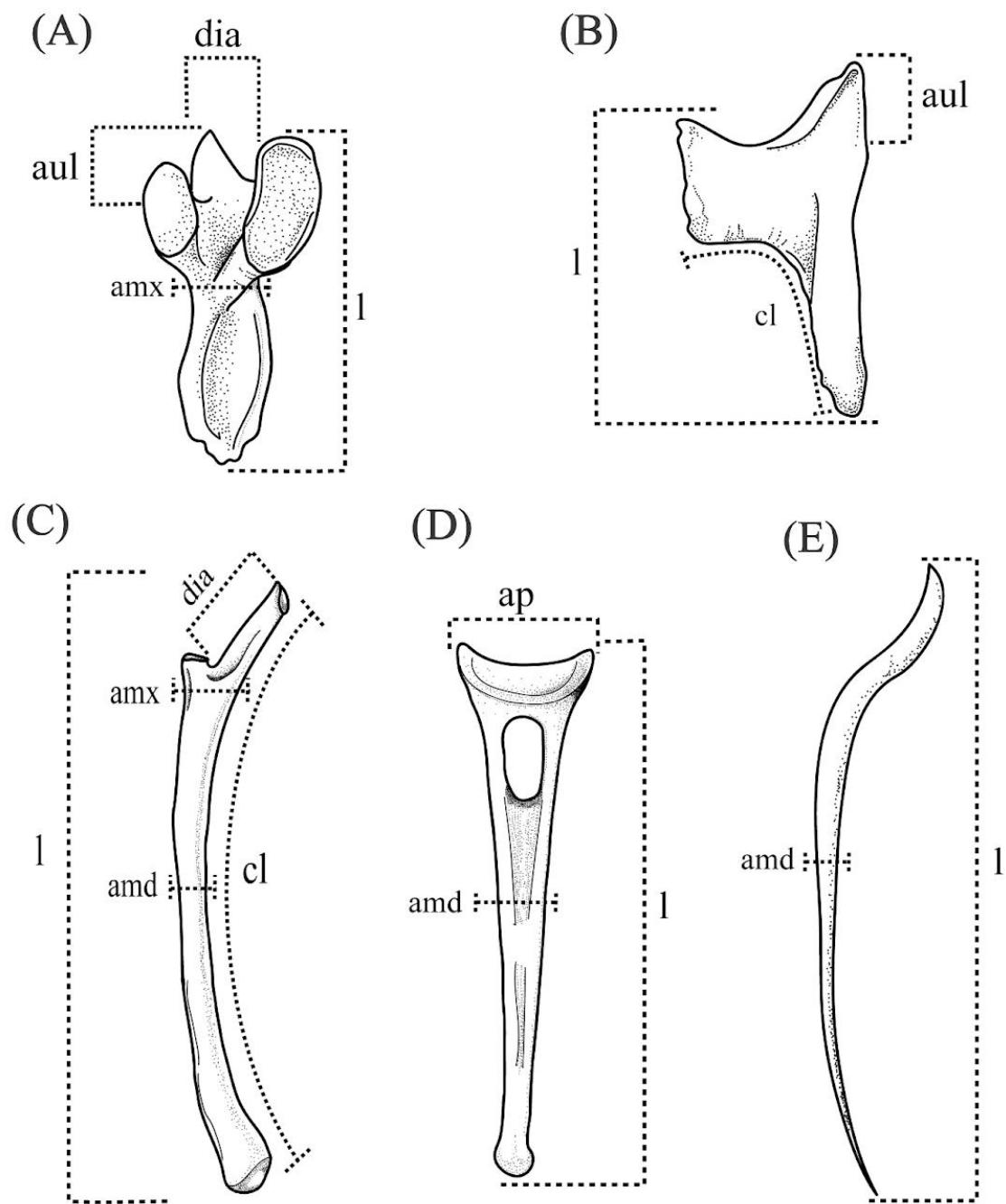


Figura 10- Medidas tomadas en costillas, chevronas y gastralias. A) y B) Costilla cervical N°6 en vista lateral y ventral. **C)** Costilla torácica N°5 izquierda. **D)** Chevrón N°5. **E)** Gastralía lateral. Ejemplar CECOAL-AC138. **Referencias:** amd, ancho medial; amx, ancho máximo; ap, ancho proximal; aul, largo de apófisis uncinada; cl, largo de curvatura; dia, distancia inter-articulación; l, largo.

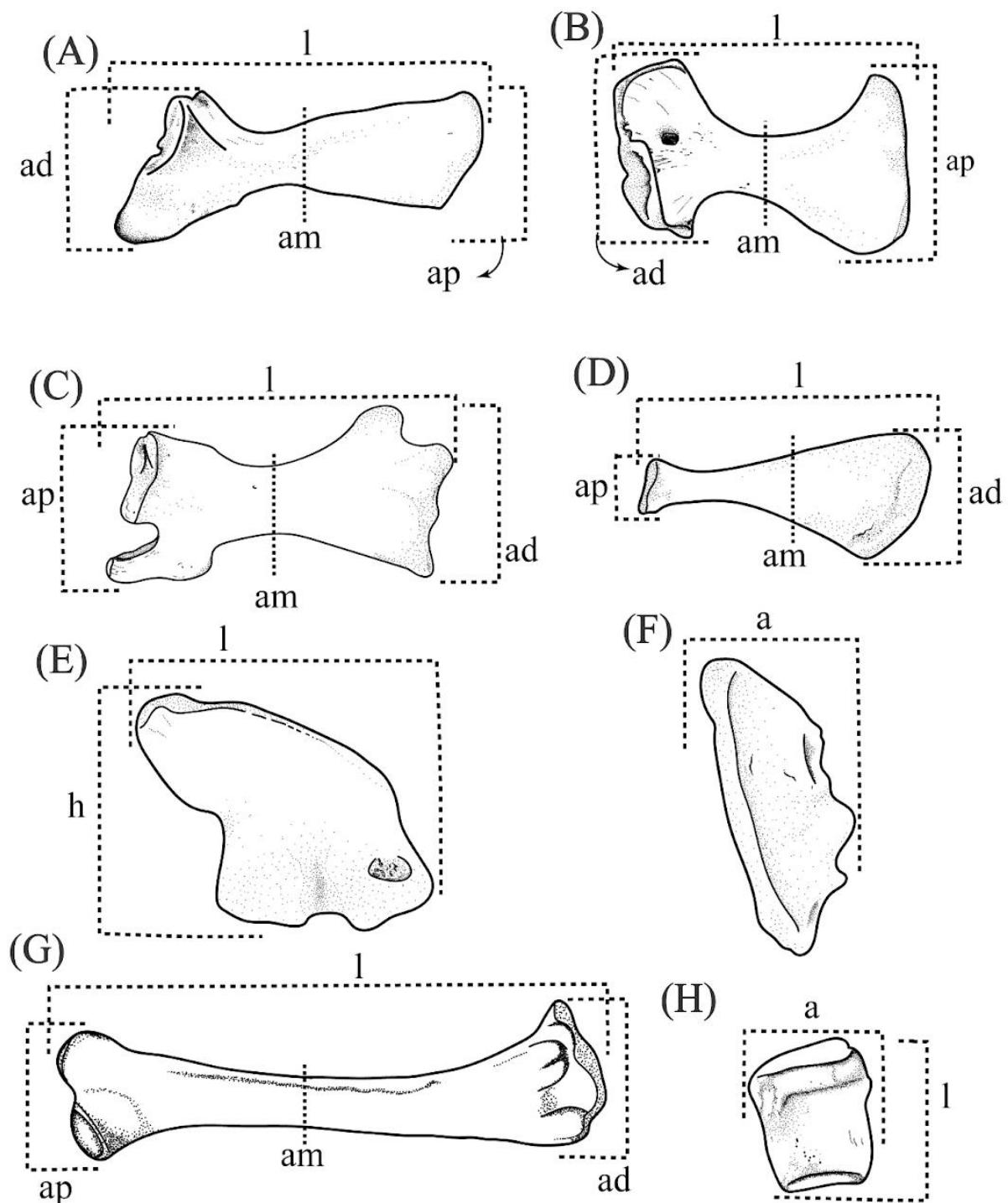


Figura 11- Medidas tomadas en el esqueleto apendicular. A) Escápula. B) Coracoides. C) Isquion. D) Pubis. E-F) Íleon vista lateral y dorsal. G) Huesos largos (ej. tibia derecha). H) Hueso cortos (ej. metatarsal V). Ejemplar CECOAL-AC138. Referencias: a, ancho; ad, ancho distal; am, ancho medial (ancho a la mitad del largo); ap, ancho proximal; h, altura; l, largo.

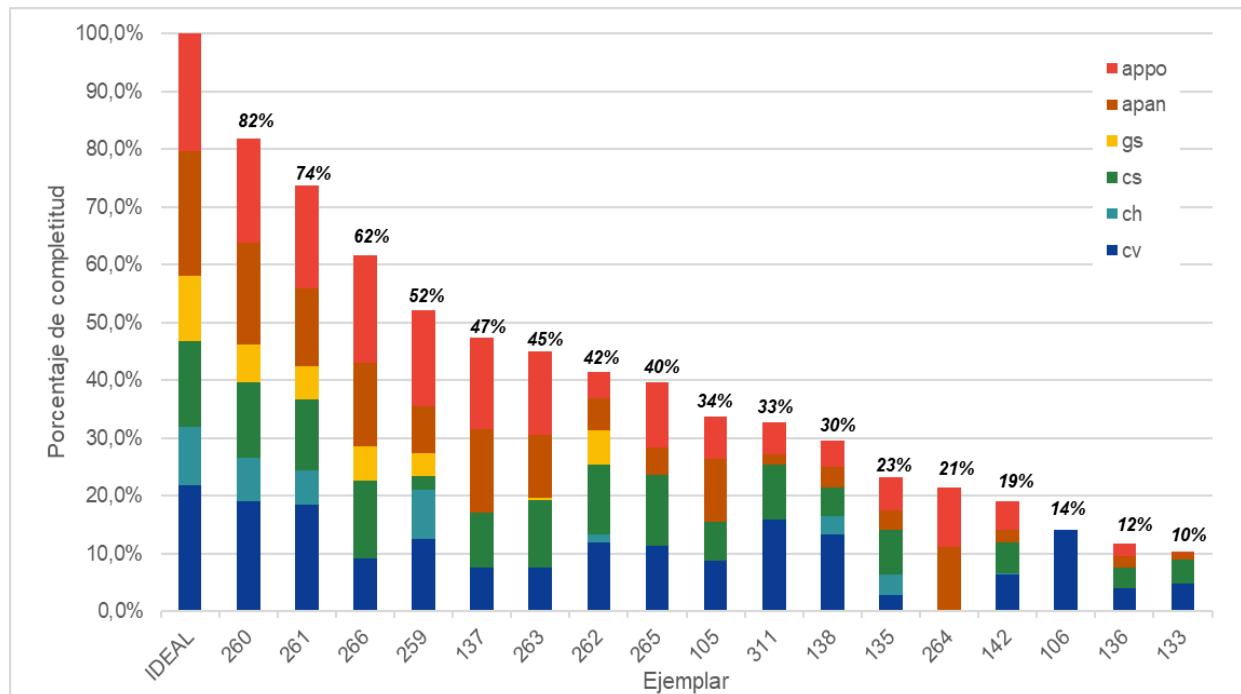


Figura 12- Porcentaje de completitud de las muestras de esqueletos secos utilizados junto a un ideal de 284 huesos. Se distinguen con color los diferentes grupos de huesos. **Referencias:** appo, apendicular posterior; apan, apendicular anterior; gs, gastralía; cs, costillas; ch, chevrones; cv, columna vertebral.



Figura 13- Distintos grados de completitud del postcráneo del material óseo utilizado. A) CECOAL-AC-261: 74%. B) CECOAL-AC-262: 41%. C) CECOAL-AC-133: 10%.

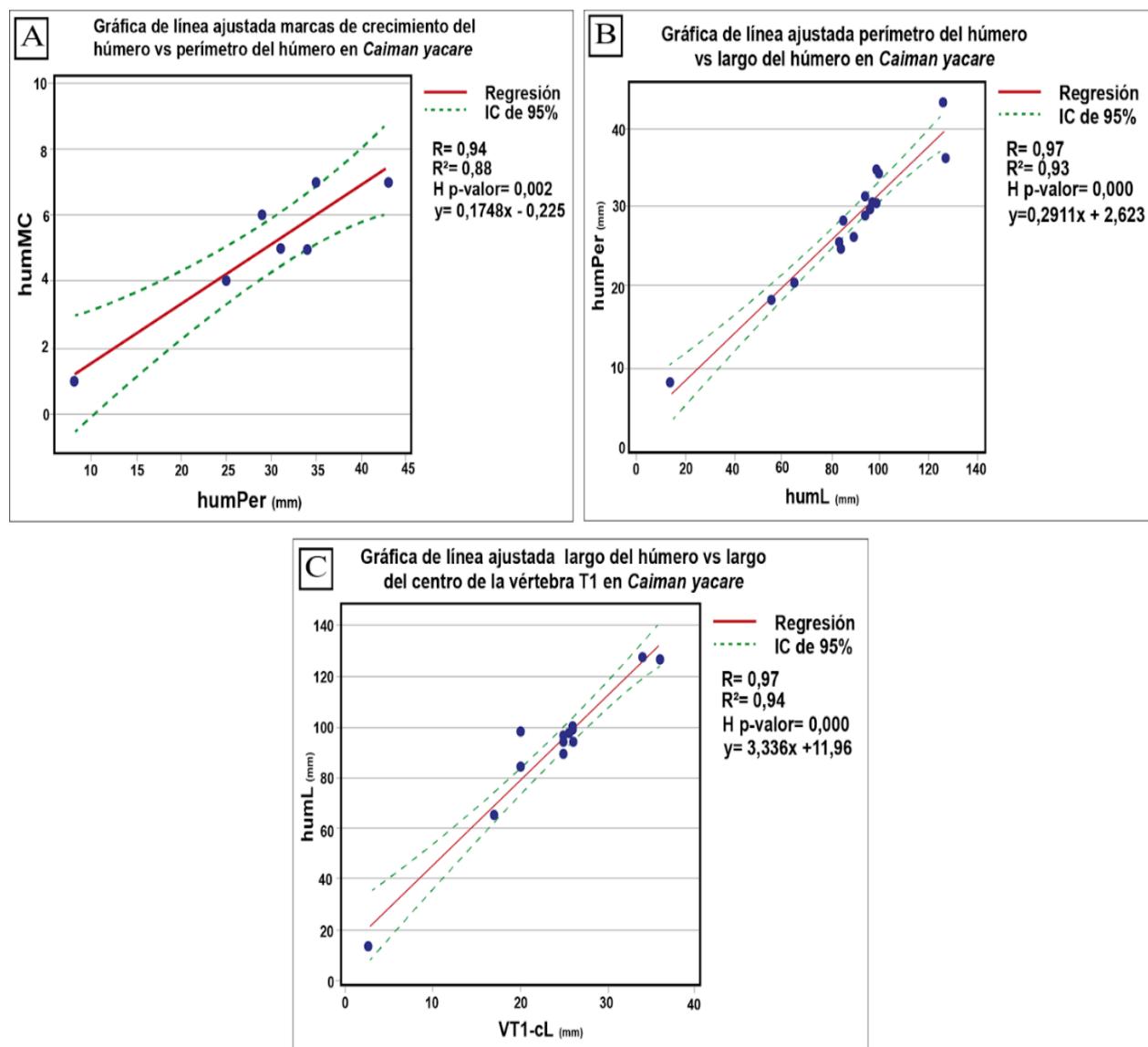


Figura 14- Estimaciones de marcas de crecimiento en *C. yacare*. **A)** marcas de crecimiento del húmero según perímetro del húmero (humMC vs humPer). **B)** perímetro del húmero según longitud del húmero (humPer vs humL). **C)** largo del húmero a partir del largo del centro vertebral de la primera vértebra torácica (humL vs VT1-CL). Se indican valores de correlación de Spearman (R), bondad de ajuste (R^2), prueba de Kruskal-Wallis (H) y modelo matemático obtenido.

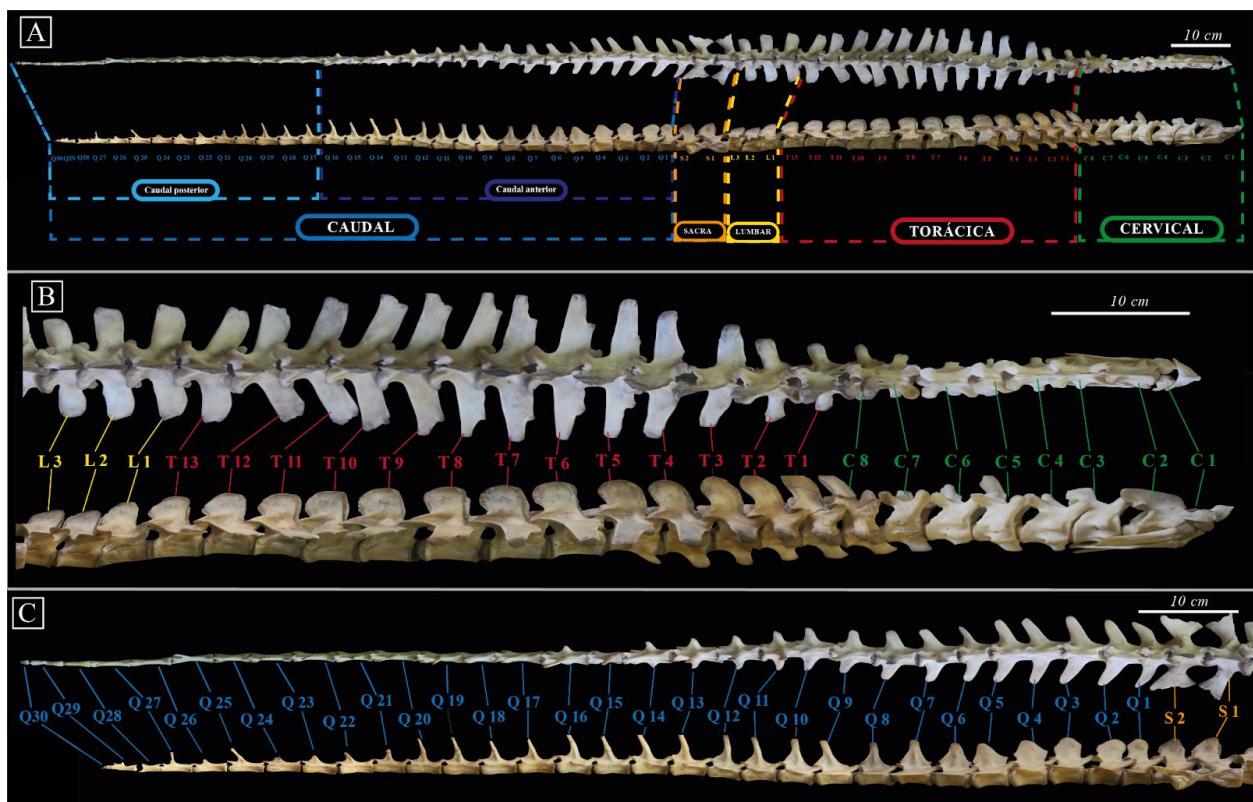


Figura 15- Columna vertebral de *C. yacare* en vista dorsal y lateral. A) Columna vertebral completa con sus regiones señaladas. **B)** Detalle de las regiones presacras. **C)** Detalle de las regiones sacro-caudal.

Escala: 10 cm.



Figura 16- Costillas cervicales 1 a 8 de derecha a izquierda de *C. yacare* (CECOAL-AC-260) en vista dorsal. Escala: 1cm.



Figura 17- Costillas torácicas 1 a 13 de derecha a izquierda de *C. yacare* (CECOAL-AC-266) en vista dorsal.

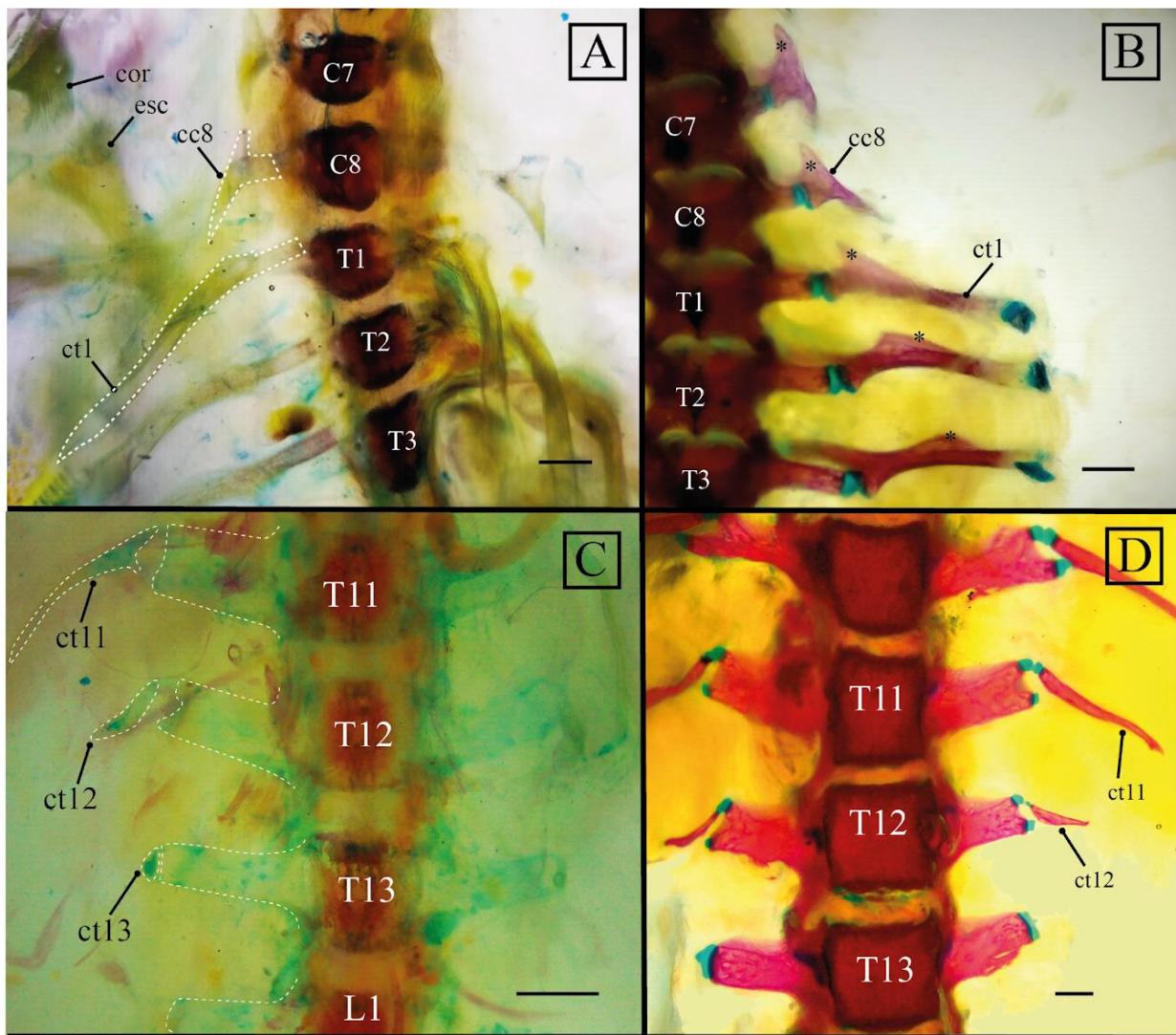


Figura 18- Diafanizados del esqueleto axial de *C. yacare*. **A)** Transición cervico-torácica en vista ventral (UNNEC 14350-Estadio 25), se delimitan con punteado blanco los contornos de las costillas asociadas a la C8 y la T1. **B)** Transición cervico-torácica en vista dorsal (UNNEC 14347-neonato), nuevamente obsérvese el cambio de morfología de las costillas asociadas. **C)** Transición toraco-lumbar en vista ventral (UNNEC 14350-Estadio 25), se delimita con punteado blanco las costillas y procesos transversos, la 13° costilla se observa como un nódulo cartilaginoso asociado al proceso transverso derecho, en la L1 no se encuentran formaciones costales asociadas. **D)** Últimas cuatro vértebras torácicas en vista ventral (UNNEC 14347-neonato), la 12° costilla mantiene la forma triangular que en los embriones, no se observa indicios de la 13° costilla, pero sí amplios capuchones cartilaginosos en los procesos transversos de la T13. **Escala:** 1 mm. **Referencias:** cc, costilla cervical; cor, coracoides; ct, costilla torácica; esc, escápula.

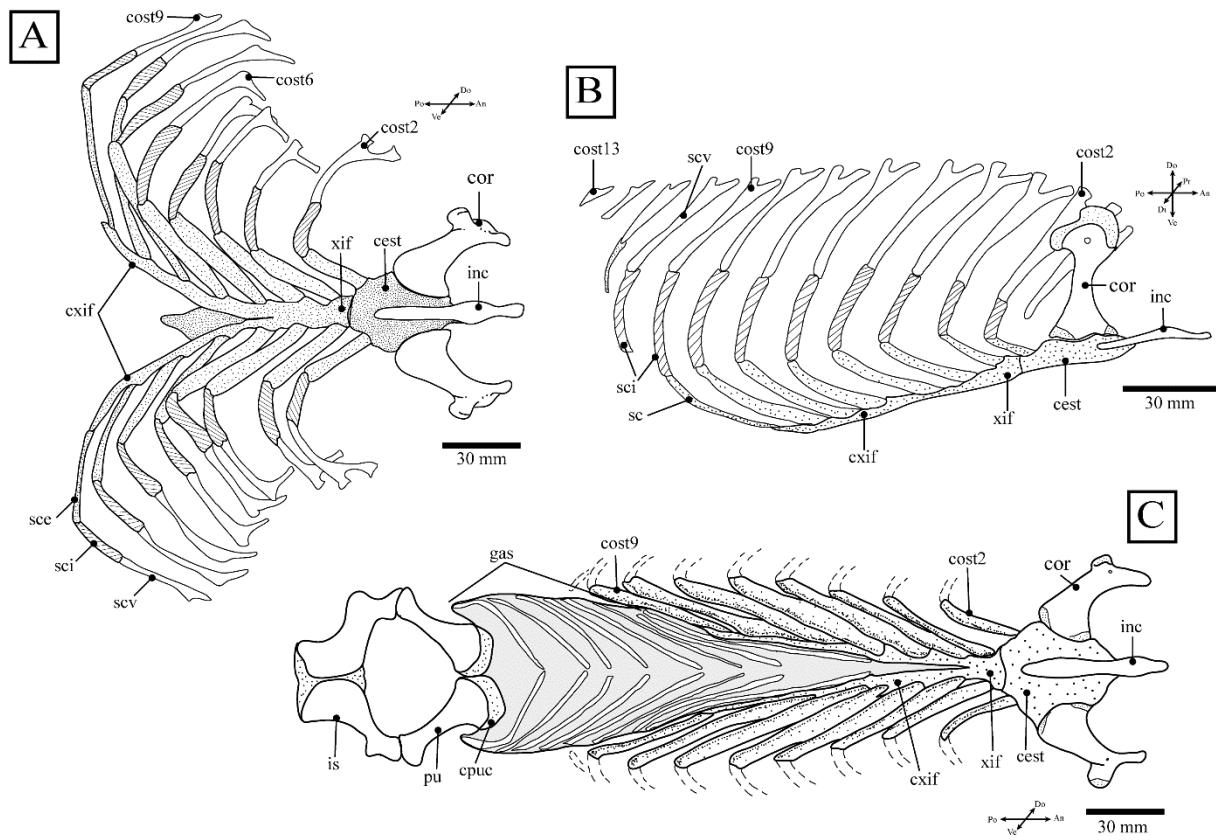


Figura 19- Reinterpretación de la caja torácica de *C. yacare*. Vistas ventral (A) y lateral (B). Vista ventral del eje axial torácico de *C. yacare* (C). Puntillado: cartílago. Barras: cartílago calcificado. **Escala:** 3 cm. **Referencias:** cest, cuerpo esternal; cor, coracoides; cost2, costilla dos; cost6, costilla seis; cost9, costilla trece; cpuc, cartílago púbico craneal; csif, cuernos xifoideos; gas, gastralia; inc, interclavícula; is, isquion; pu, pubis; sce, segmento costal external; sci, segmento costal intermedio; scv, segmento costal vertebral; xif, xifiesternón. Modificados a partir de (A) Figuereido *et al.* (2015a), (B) Baier *et al.* (2018) y (C) Mook (1921).

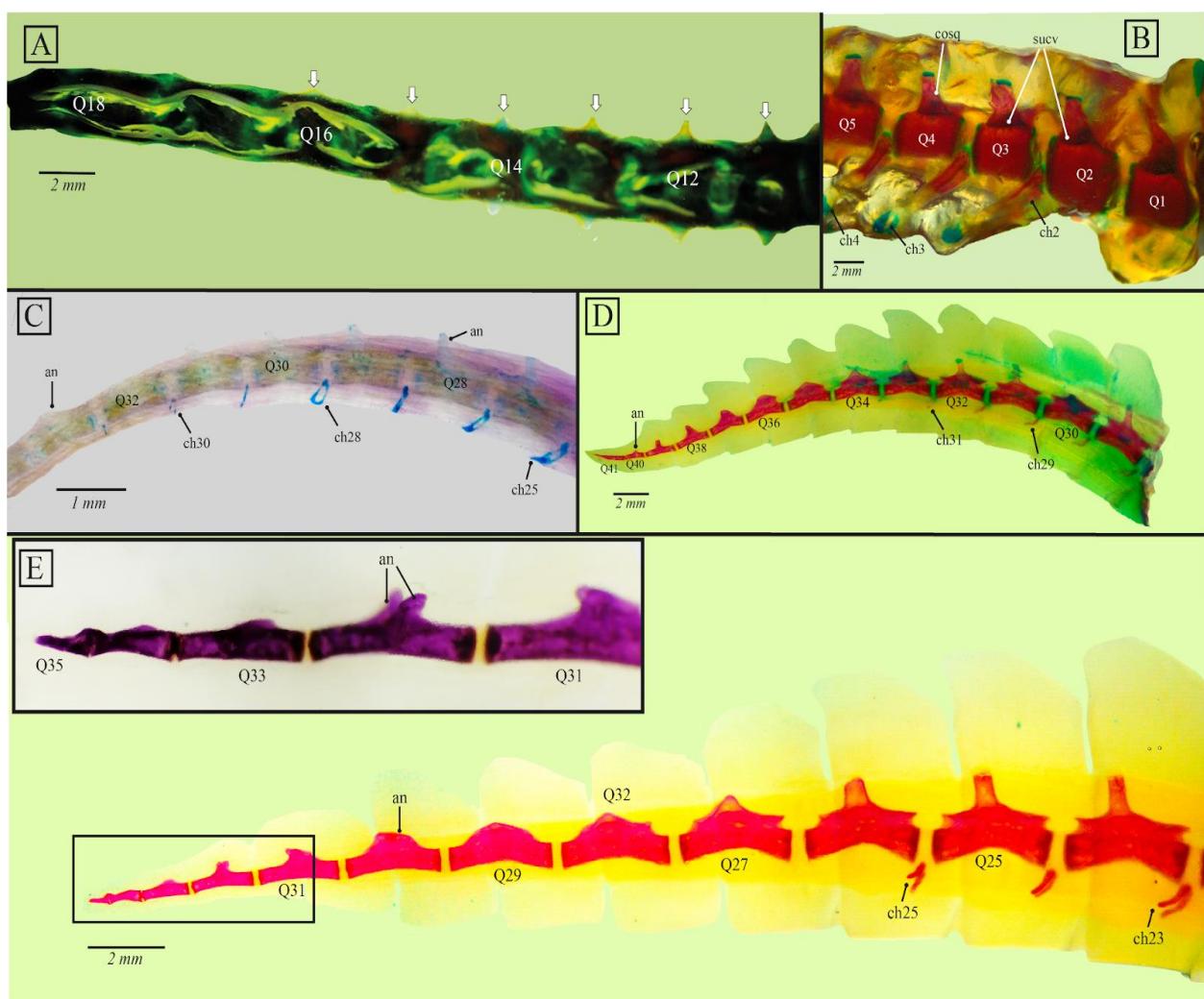


Figura 20- Región caudal de *C. yacare*. **A)** Transición de las subregiones caudales en vista dorsal (UNNEC 14349-estadio 28), se marcan las costillas caudales con flechas blancas, desapareciendo desde la Q17. **B)** Primeras cinco vértebras caudales en vista latero-ventral (UNNEC 14347-neonato), se observa el cóndilo anterior de la Q1, la forma de las costillas caudales y el sitio de contacto con los procesos transversos de las vértebras, todavía no fusionados y con capuchones cartilaginosos. Los chevrones inician desde la Q2 y todavía no están completamente osificados. **C)** Subregión caudal posterior en vista lateral (UNNEC 14350-estadio 25), obsérvese cómo se reduce el desarrollo del arco neural y los chevrones pierden su espina hemal y posteriormente se abren. **D)** Final de la cola de UNNEC 14349 (estadio 28) en vista lateral, con últimos chevrones abiertos y arco neural hasta la anteúltima vértebra. **E)** Final de la cola de UNNEC 14347 (neonato) en vista lateral, con últimos chevrones abiertos. Detalle de las últimas cuatro vértebras en el recuadro superior, mostrando el arco neural abierto y la última vértebra caudal triangular.

Referencias: an, arco neural; ch, chevrón; cosq, costilla caudal; sucv, sutura costo-vertebral.

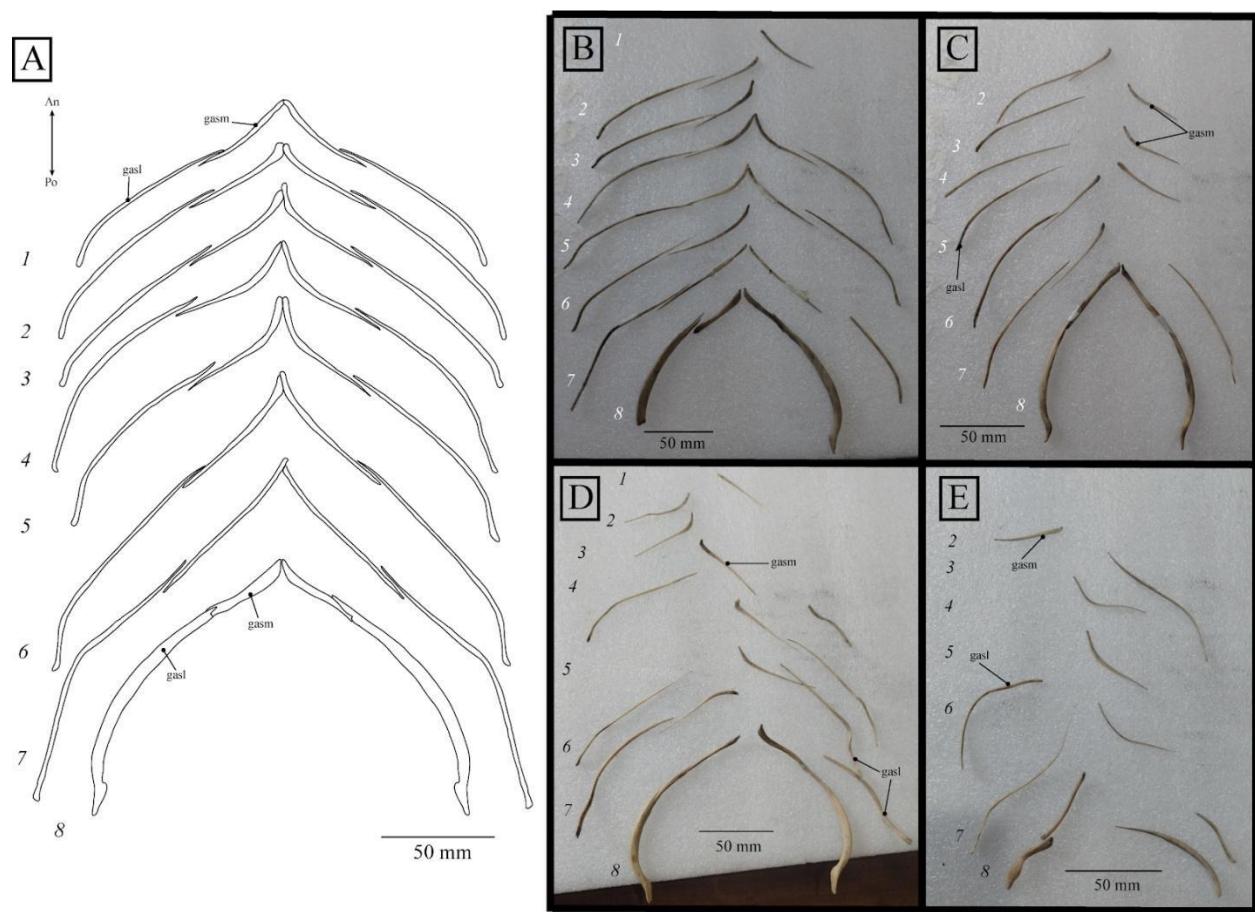


Figura 21- Gastralía de *C. yacare* en vista ventral. A) Esquema de gastralía completa en base a CECOAL-AC-266. **B)** CECOAL-AC-266, adulto mayor. **C)** CECOAL-AC-262, juvenil. **D)** CECOAL-AC-261, adulto mayor. **E)** CECOAL-AC-259, adulto joven. **Escala:** 5 cm. **Referencias:** gasl, gastralium lateral; gasm, gastralium medial. Los números a la izquierda indican las filas de los gastralium.

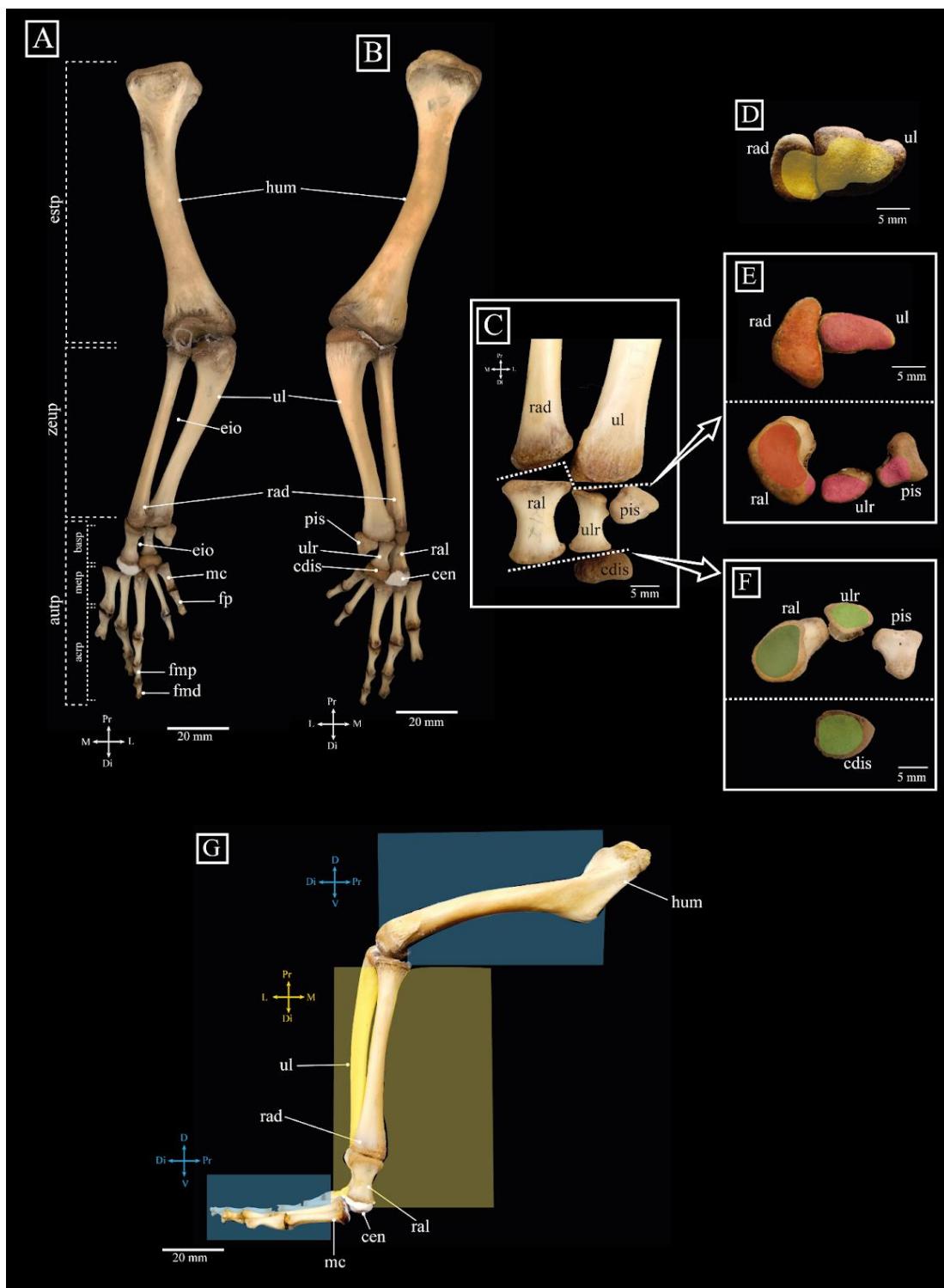


Figura 22- Quiridio anterior derecho de *C. yacare* (CECOAL-AC-260). Vista posterior (A), anterior (B) y lateral (C). Detalle de la articulación de las articulaciones del basipodio (D). Facetas articulares en el radio y ulna proximal (E), articulación antebrachiocarpiana (F) y articulación intercarpiana (G), en color se resaltan los sitios de contacto entre los huesos. Línea punteada blanca: articulación. Rectángulos de color: plano medio. El central fue reemplazado por una réplica en plastilina. **Referencias:** acrp, acropodio; autp; autopodio; basp, basipodio; cdis, carpal distal; cen, central; eio; espacio interóseo; estp, estilopodio; fd, falange distal; fmd, falange mediodistal; fmp, falange medioproximal; fp, falange proximal; hum, húmero; mc, metacarpal; metp, metapodio; pis, pisiforme; rad, radio; ral, radial; ul, ulna; ulr, ulnar; zeup, zeugopodio.

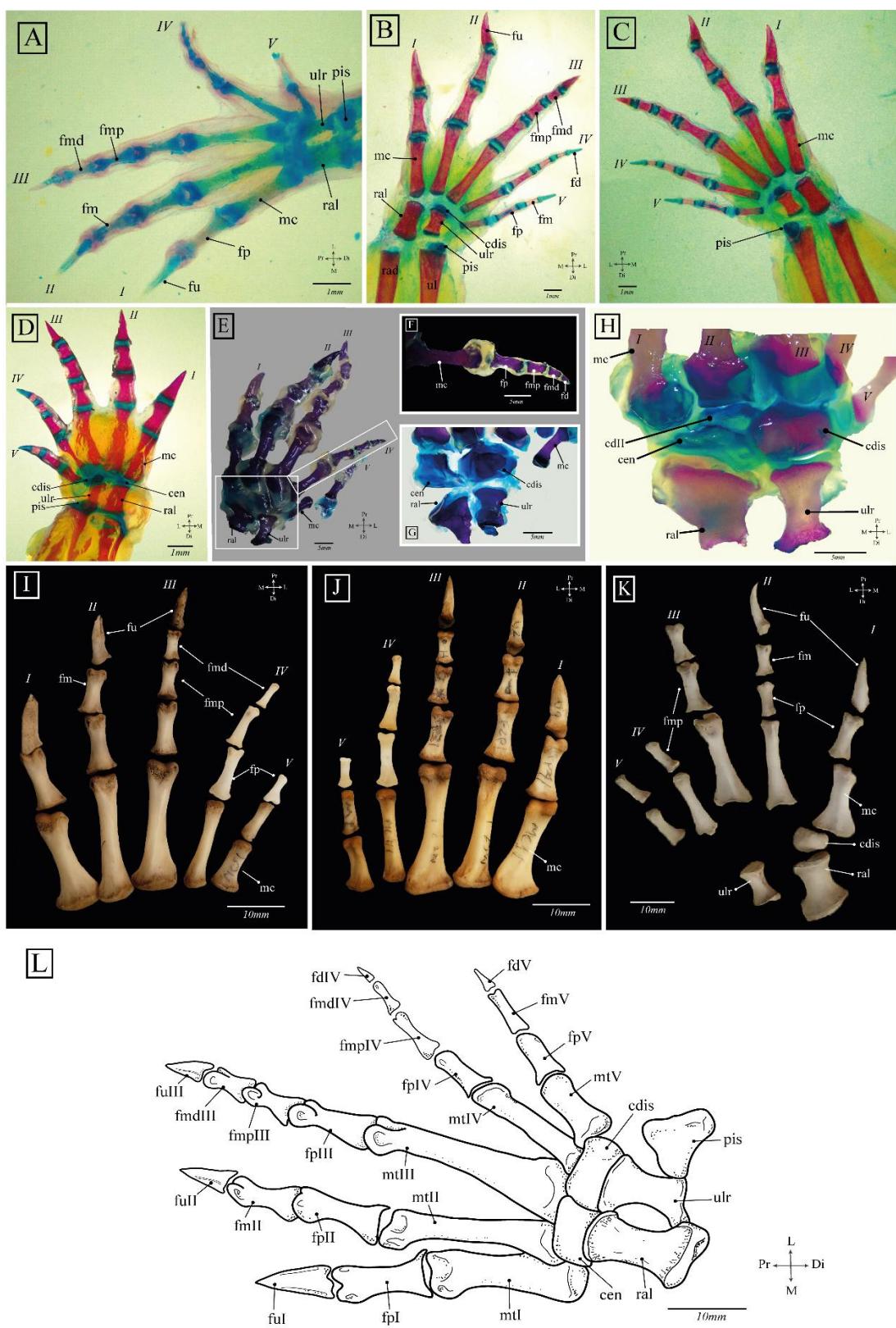


Figura 23- Autopodio anterior de *C. yacare*. A) UNNEC 14350 -Embrión estadio 25- autopodio derecho en vista dorsal. **B-C)** UNNEC 14349 -Embrión estadio 28- autopodio derecho en vista dorsal y ventral. **D)** UNNEC 14347 -neonato- autopodio izquierdo en vista dorsal. **E)** CECOAL-AC-263 -juvenil-, autopodio derecho en vista dorsal, los recuadros indican los detalles en F y G. **F)** Detalle del dígito IV de CECOAL-AC-263. **G)** Detalle del basipodio de CECOAL-AC-263. **H)** Basipodio de CECOAL-AC-264 -juvenil- en vista dorsal. **I-J)** CECOAL-AC-260 -adulto joven- autopodio derecho en vista dorsal y ventral. **K)** CECOAL-AC-137 -adulto mayor- autopodio izquierdo en vista dorsal. **L)** Ilustración de autopodio completo en vista dorsal. **Referencias:** cdis, carpal distal III+IV+V; cdll, carpal distal II; cen, central; fm, falange medial; fmd, falange mediodistal; fmp, falange medioproximal; fp, falange proximal; fu, falange ungueal; mc, metacarpal; pis, pisiforme; rad, radio; ral, radial; ul ulna; ulr, ulnar.

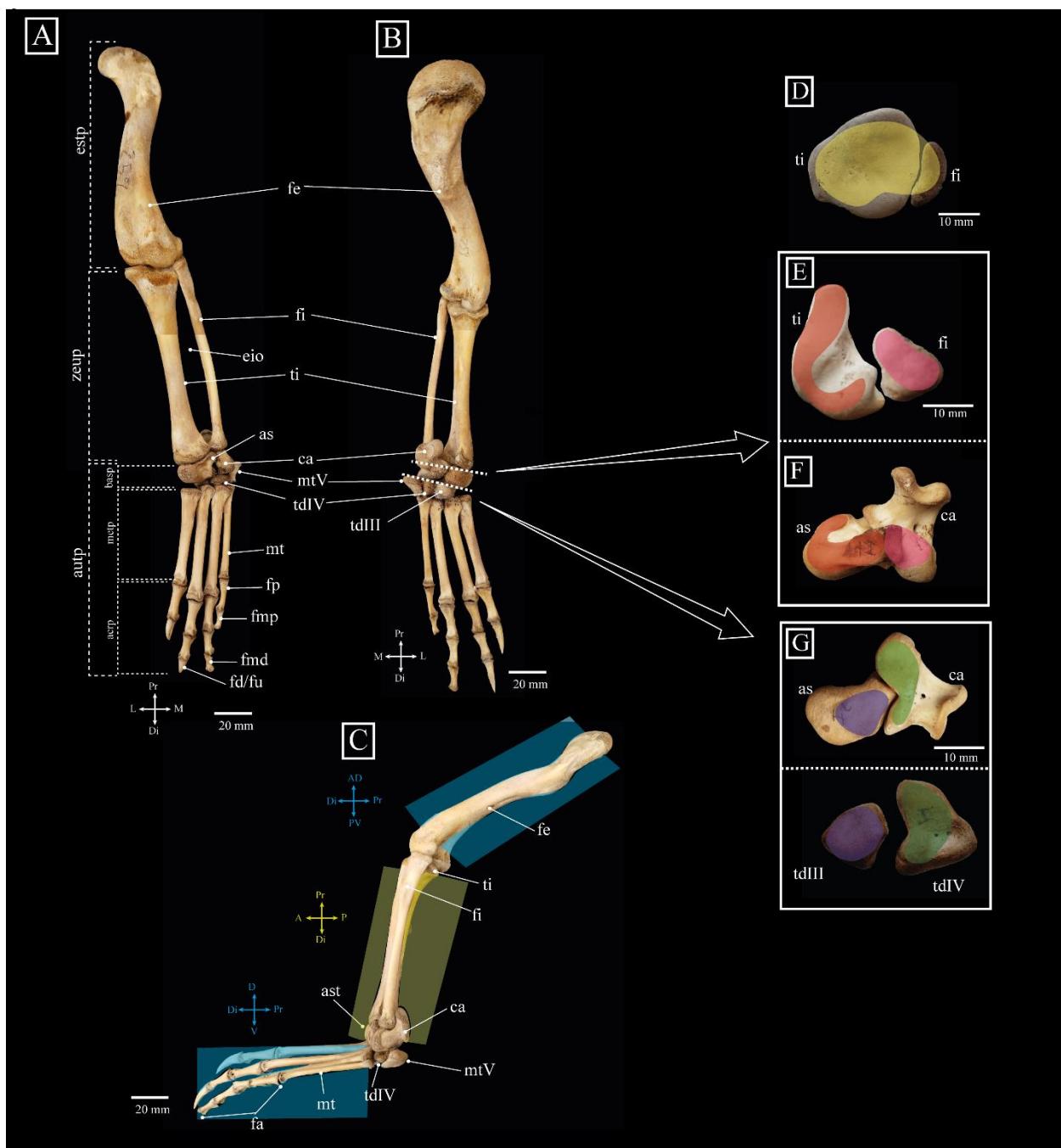


Figura 24- Quiridio posterior izquierdo de *C. yacare* (CECOAL-AC-259). Vista anterodorsal (A), posteroverentral (B) y lateral (C). Facetas articulares en la tibio-fibula proximal (D), articulación tarsocrural (E) y articulación intertarsal (F), en color se resaltan los sitios de contacto entre los huesos. Línea punteada blanca: articulación. Rectángulos de color: plano medio. **Referencias:** acrp, acropodio; as, astrágalo; autp; autopodio; basp, basipodio; ca, calcáneo; eio; espacio interóseo; estp, estilopodio; fa, falanges; fd, falange distal; fe, fémur; fi, fibula; fmd, falange mediodistal; fmp, falange medioproximal; fp, falange proximal; fu, falange ungueal; metp, metapodio; mt, metatarsal; td, tarsal distal; ti, tibia; zeup, zeugopodio.

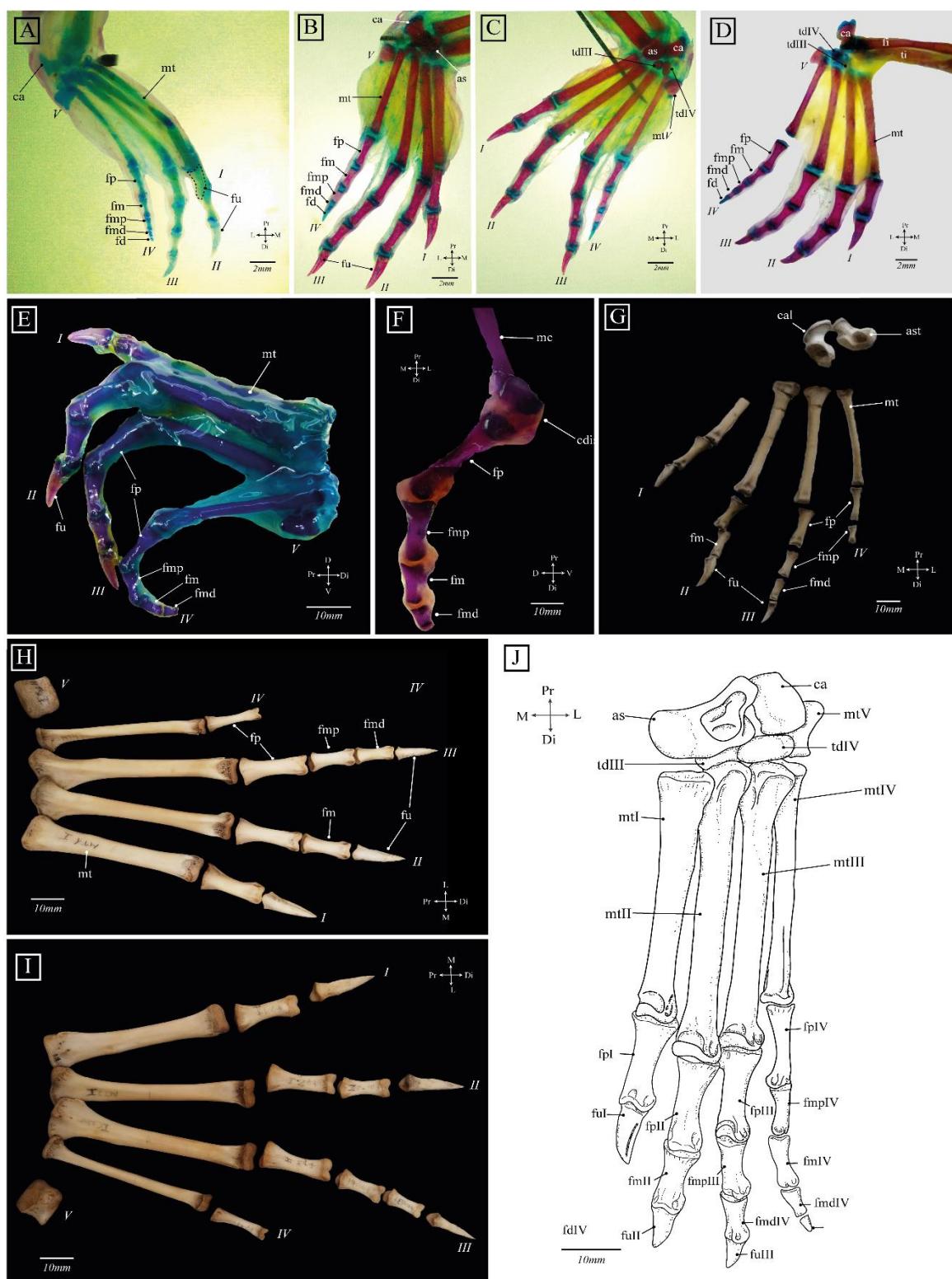


Figura 25- Autopodio posterior de *C. yacare*. A) UNNEC 14350 -embrión estadio 25- autopodio derecho en vista dorsolateral. **B-C)** UNNEC 14349 -embrión estadio 28- autopodio derecho en vista dorsal y ventral. **D)** UNNEC 14347 -neonato- autopodio derecho en vista dorsal. **E)** CECOAL-AC-263 -juvenil-, autopodio derecho en vista dorsolateral. **F)** Detalle del dígito IV de CECOAL-AC-264. **G)** CECOAL-AC-264 -juvenil- autopodio derecho en vista dorsal. **H-I)** CECOAL-AC-260 -adulto joven- autopodio izquierdo en vista dorsal y ventral. **J)** Ilustración del autopodio posterior completo en vista dorsal. **Referencias:** as, astrágalo; ca, calcáneo; fm, falange medial; fnd, falange mediodistal; fmp, falange medioproximal; fp, falange proximal; fu, falange ungueal; mt, metatarsales; tdiIII, tarsal distal III; tdiIV, tarsal distal IV.



Figura 26- Variaciones ontogenéticas en el esqueleto apendicular anterior de *C. yacare*. A-D)

Cambio de forma del borde caudal de la escápula (en rojo se resalta el contorno del borde) (A y B: ju; C: aj; D: am). **E)** Aumento de estriaciones en la apófisis acromial de la escápula (de izquierda a derecha: ju, ju, aj, aj, am). **F-H)** Aumento del grosor de la cresta anteroventral (flecha y círculo rojos) en la lámina coracoidea (F, ju; G, aj; H, am). **I-K)** Fusión de las fosas proximales dorsales del húmero (línea discontinua blanca) y aumento de la rugosidad en la tuberosidad del húmero (círculo rojo) (I, ju; J, aj; K, am). **L-N)** Cambio de desarrollo en la epífisis proximal de la ulna, la línea roja marca el cambio de forma del borde medial (obsérvese el aumento de la concavidad de la incisura troclear) (L, ju; N, aj; M, am). **Escala= 1 cm.**

Referencias: ju, juvenil; aj, adulto joven; am, adulto mayor.



Figura 27- Variaciones ontogenéticas en el esqueleto apendicular posterior de *C. yacare*. A-C)

Aumento de profundidad del surco de origen del *m. puboischiotibialis* en el isquion (resaltado en círculo discontinuo blanco) (A: ju; B: aj; C: am). **D)** Reducción de la cresta vertical en la cara medial del ilion (flechas sólidas=cresta vertical presente; flechas vacías=cresta vertical reducida) (a la izquierda, ju; en el centro, aj; a la derecha, am). **E)** Engrosamiento de la cresta ilíaca (distribuidos como en D). **F)** Aumento de la concavidad posterior de la cabeza femoral (línea blanca) y mayor notoriedad de la fosa trocantérica (flechas blancas) (de izquierda a derecha: ju, ju, aj, aj, am, am). **G-I)** Acentuación de la línea áspera (flecha blanca) y las fosas circundantes a la línea intertrocantérica del fémur (círculos blancos) (G, ju; H, aj; I, am). **J-L)** Aumento de la cresta cnemial de la tibia (contorno dibujado en blanco) (J, ju; K, aj; L, am). **Escala= 1 cm.** **Referencias:** ju, juvenil; aj, adulto joven; am, adulto mayor.

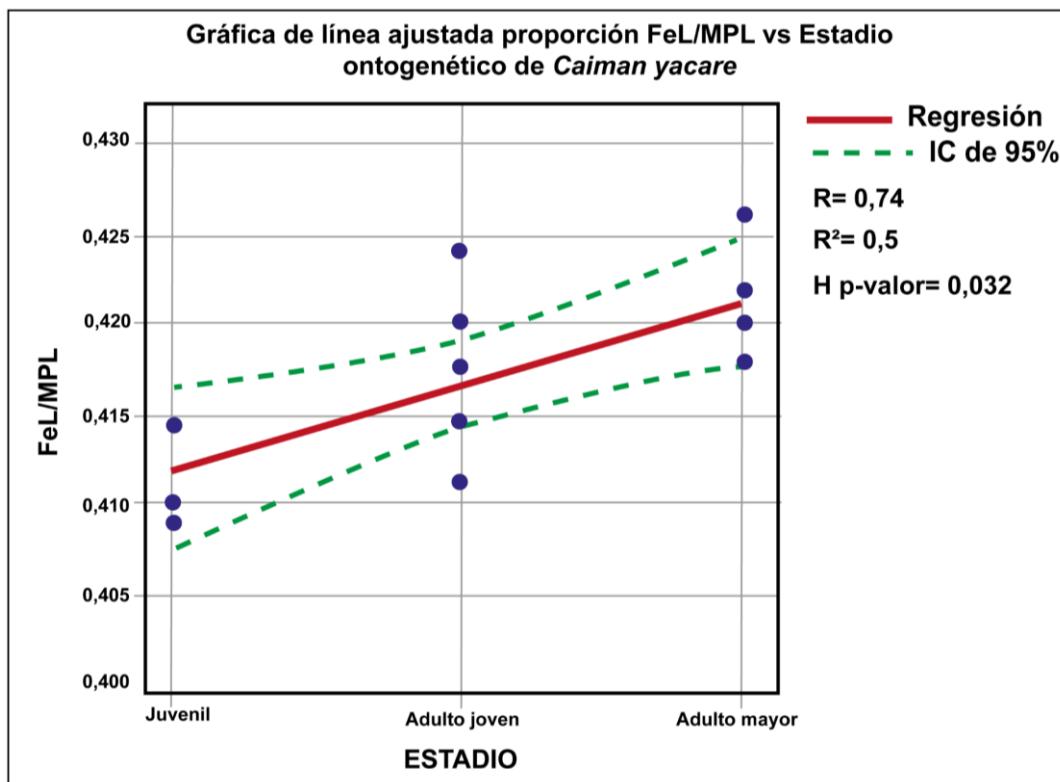


Figura 28- Regresión de la proporción FeL/MPL vs estadio ontogenético de *C. yacare*. Se indican valores de correlación de Spearman (R), bondad de ajuste (R^2) y prueba de Kruskal-Wallis (H).

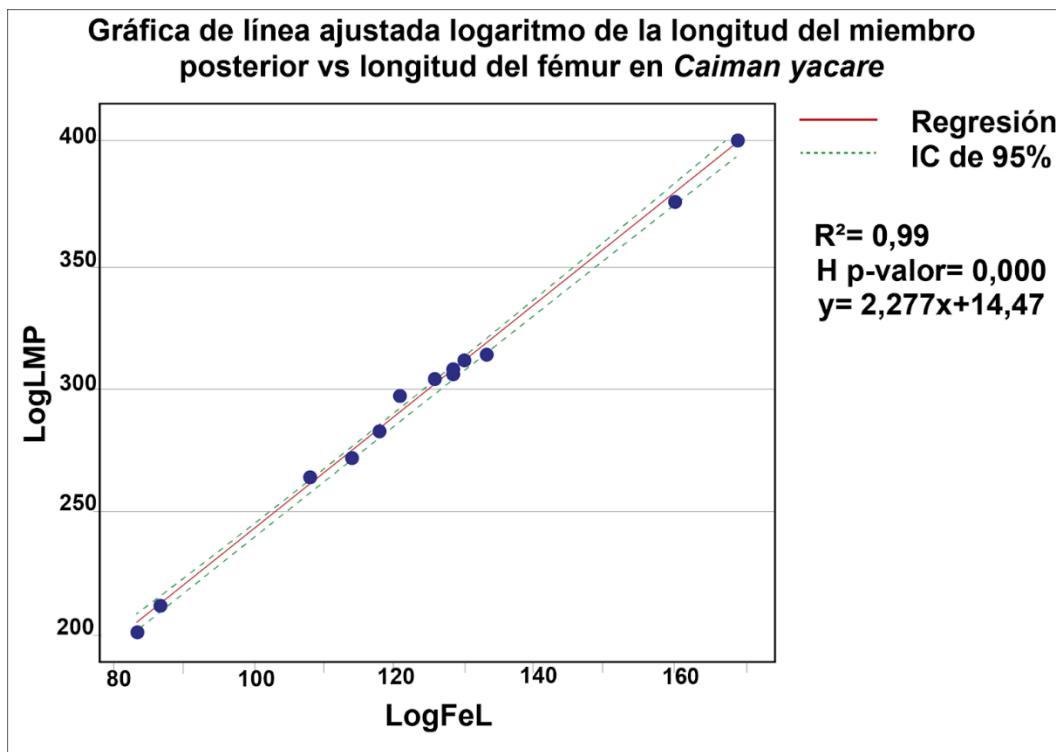


Figura 29- Regresión logFeL vs logLMP de *C. yacare*. Se indican valores de bondad de ajuste (R^2), prueba de Kruskal-Wallis (H) y modelo matemático obtenido.

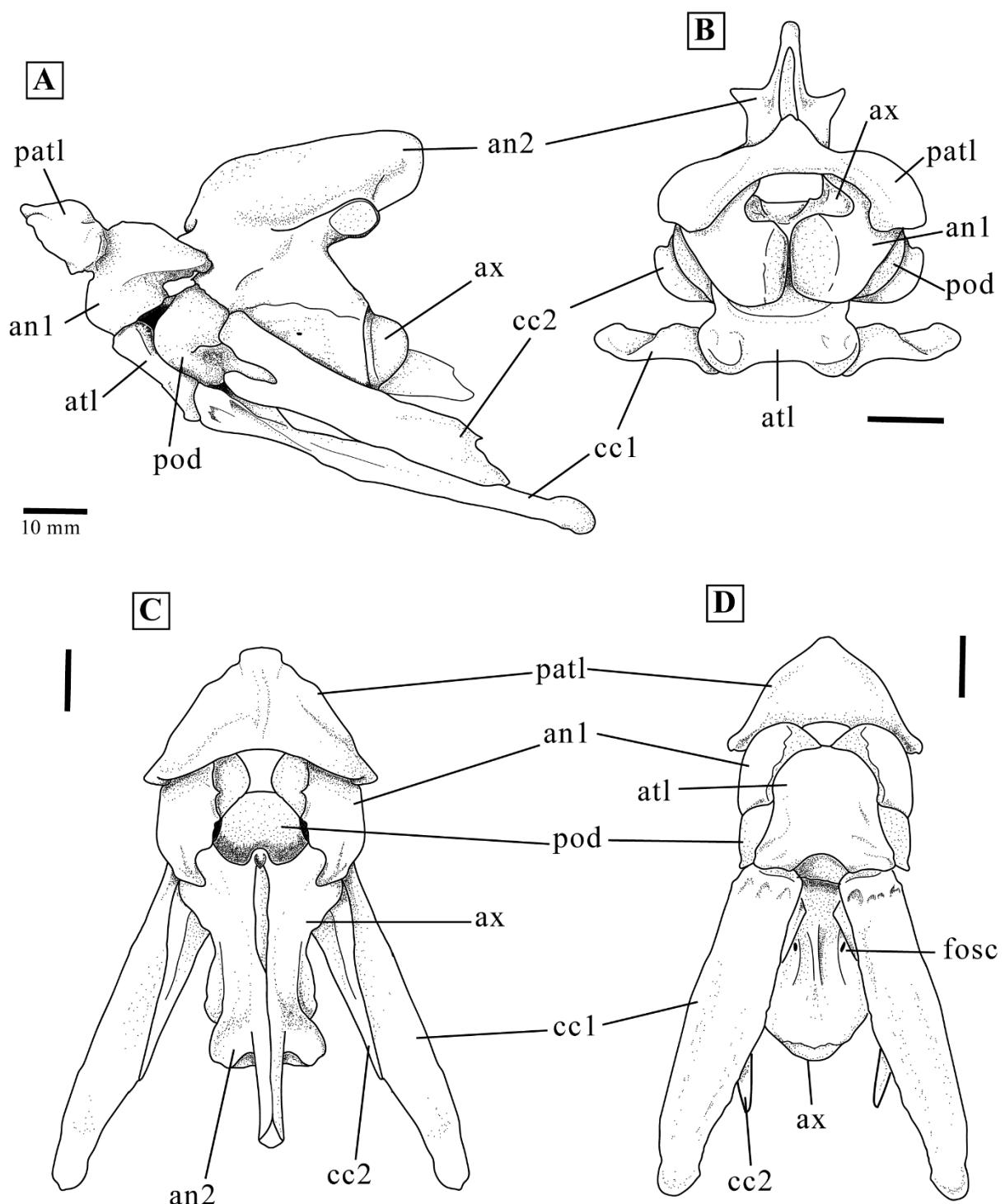


Figura 30- Complejo atlantoaxial de *C. yacare* (CECOAL-AC-138). Vistas lateral (A), anterior (B), dorsal (C) y ventral (D). **Escala:** 1cm. **Referencias:** an, arco neural; atl, atlas; ax, axis; cc, costilla cervical; fosc, fosa subcentral; patl, proatlas; pod, procesos odontoides.

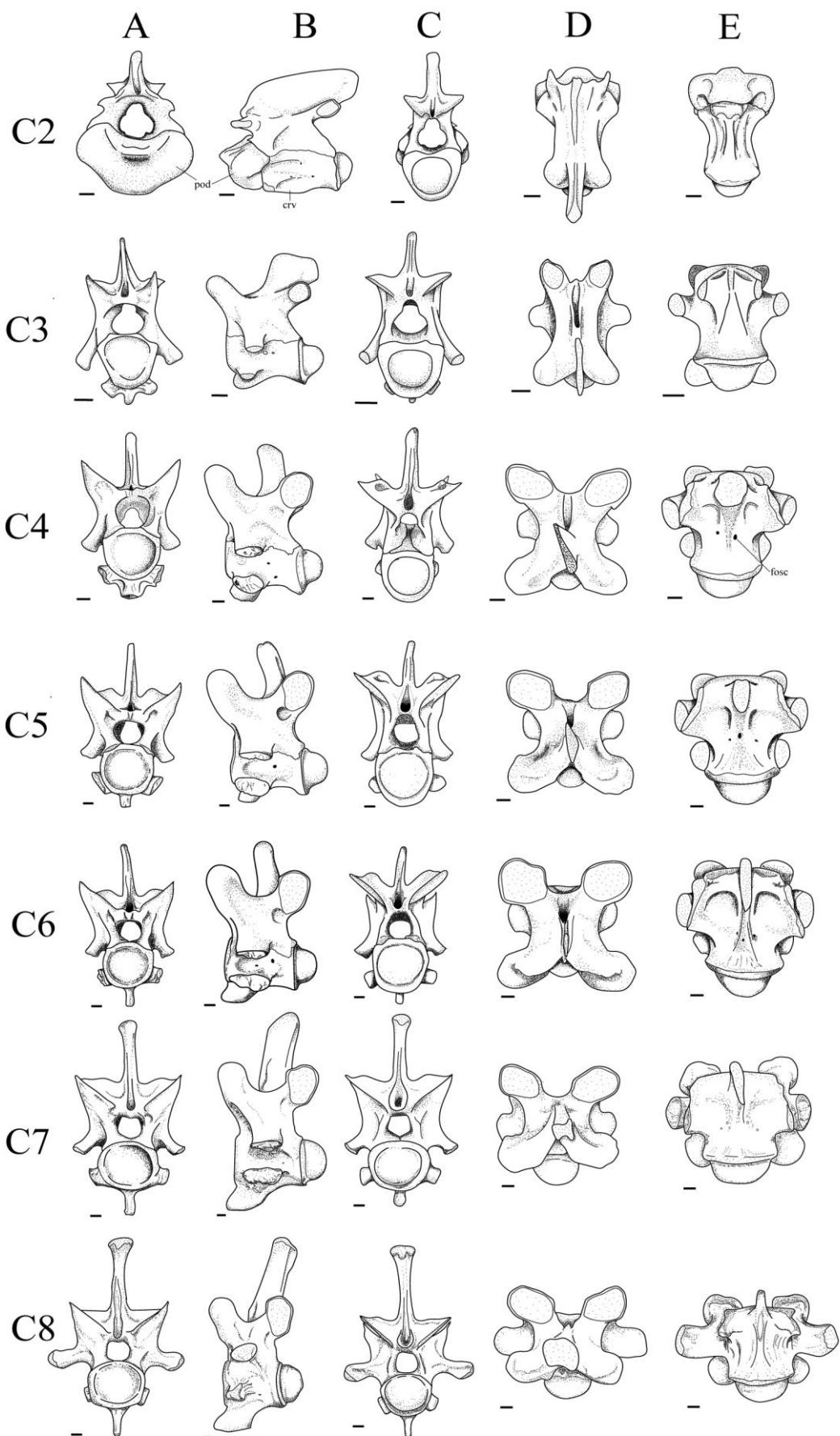


Figura 31- Vértebras cervicales 2 a 8 (C2-C8) de *C. yacare* (CECOAL-AC-138). Vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) y ventral (E). Escala: 1cm.

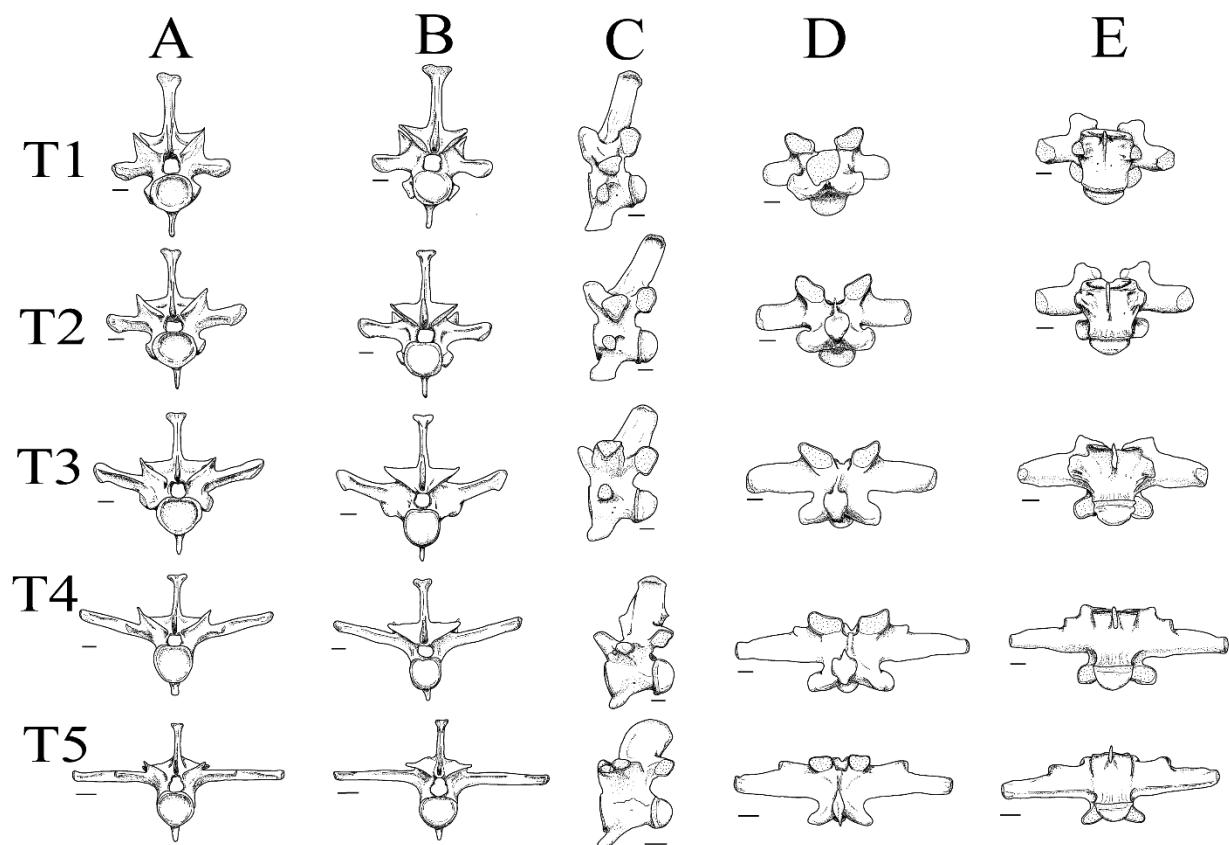


Figura 32- Vértebras torácicas 1 a 5 (T1-T5) de *C. yacare* (CECOAL-AC-138). Vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) y ventral (E). Escala: 1cm.

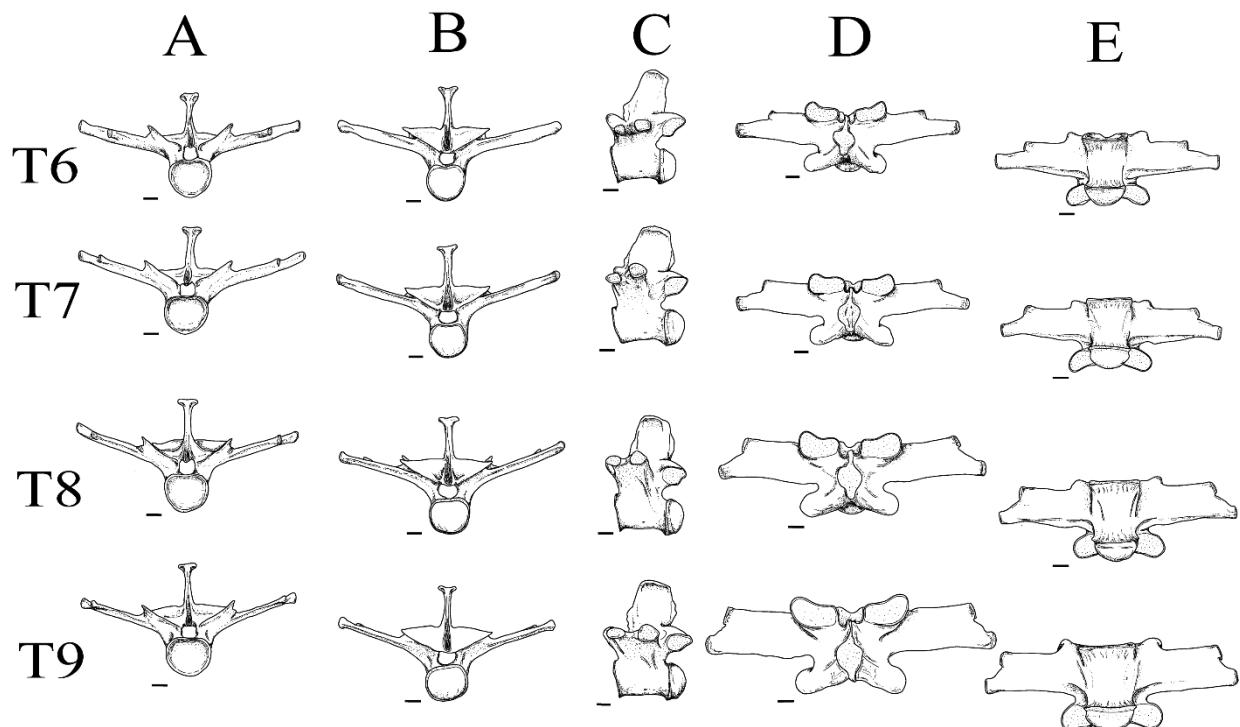


Figura 33- Vértebras torácicas 6 a 9 (T6-T9) de *C. yacare* (CECOAL-AC-138). Vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) y ventral (E). Escala: 1cm.

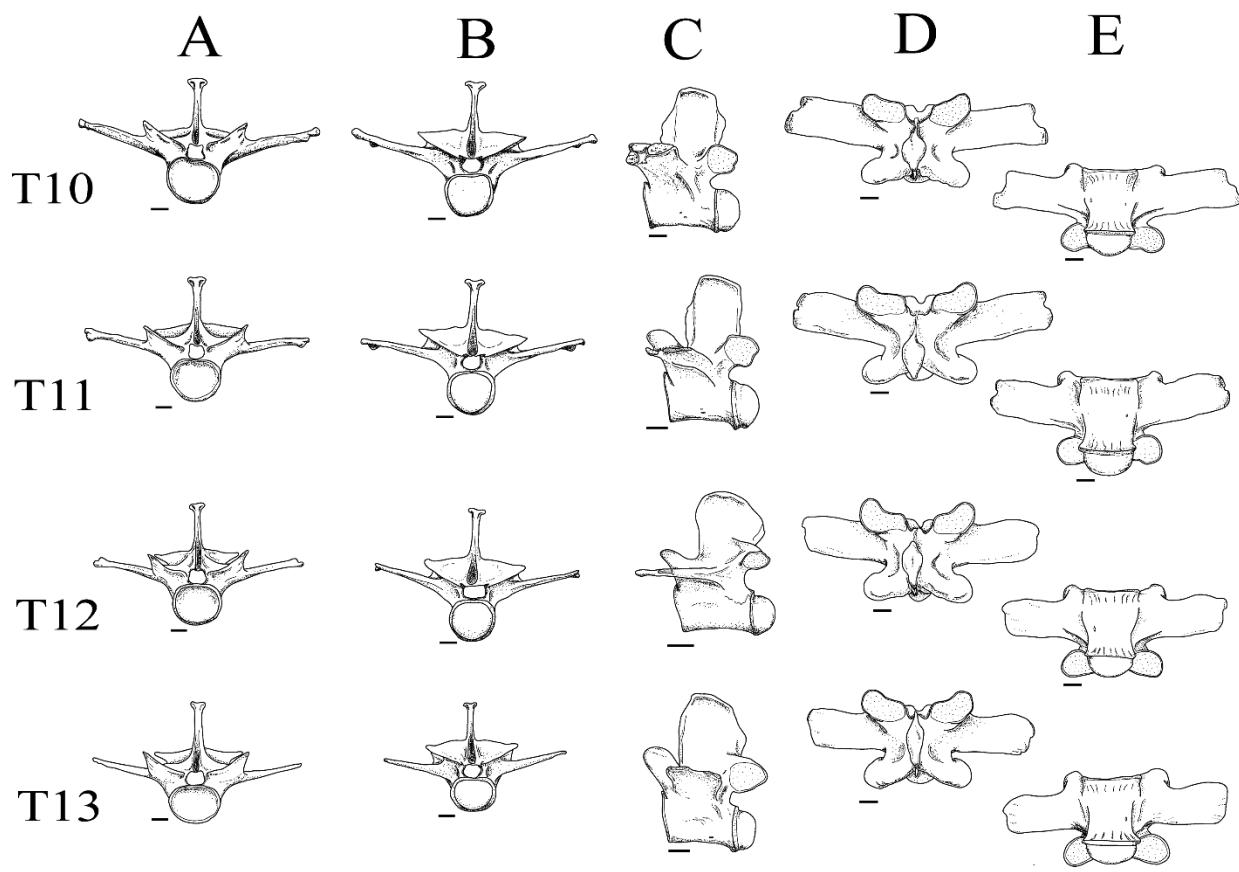


Figura 34- Vértebras torácicas 10 a 13 (T10-T13) de *C. yacare* CECOAL-AC-138. Vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) y ventral (E). Escala: 1cm.

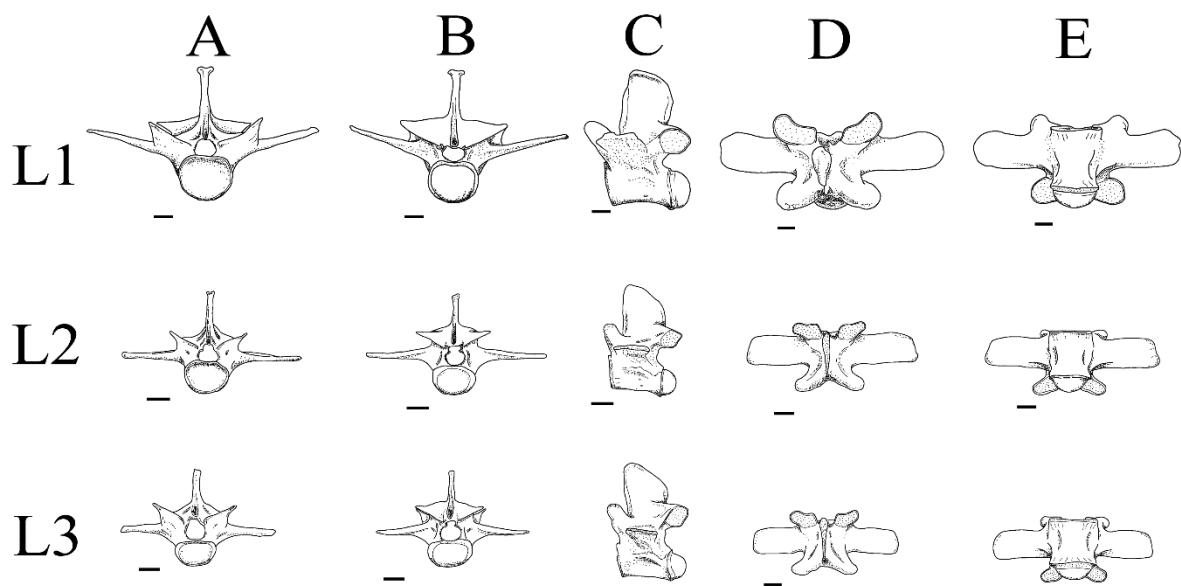


Figura 35- Vértebras lumbares 1 a 3 (L1-L3) de *C. yacare* (CECOAL-AC-138). Vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) y ventral (E). Escala: 1cm.

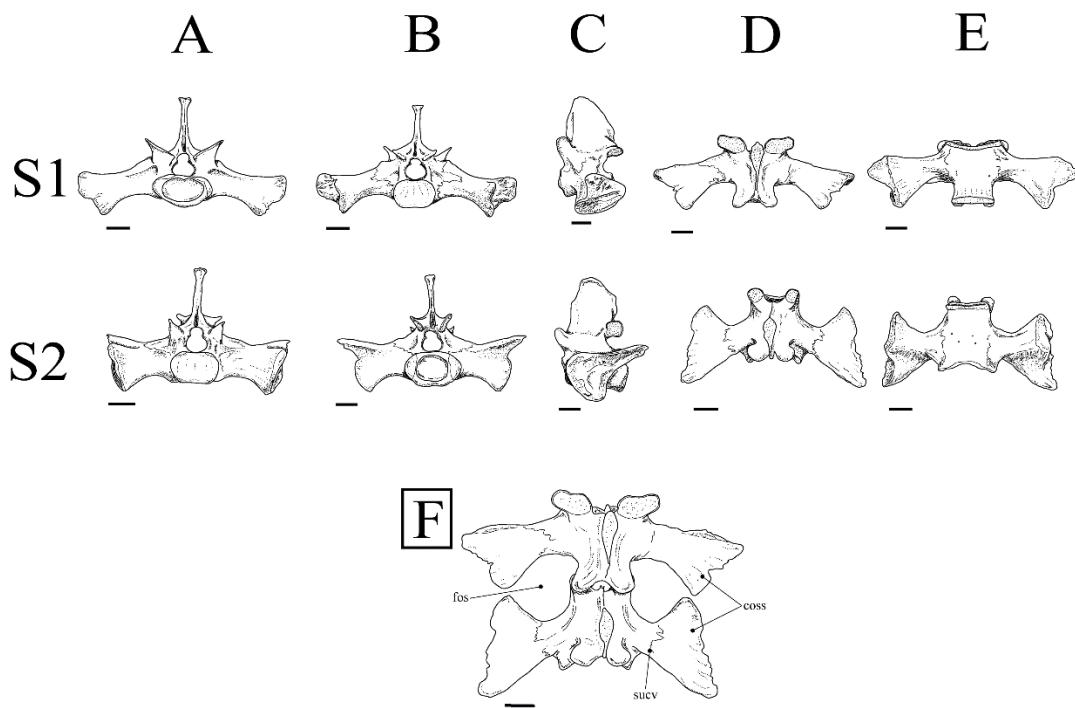


Figura 36- Vértebras sacras 1 y 2 (S1-S2) de *C. yacare* (CECOAL-AC-138). Vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) y ventral (E). Región sacra articulada en vista dorsal (F). **Escala:** 1cm.

Referencias: coss, costillas sacras; fos, fosa sacra; sucv, sutura costovertebral

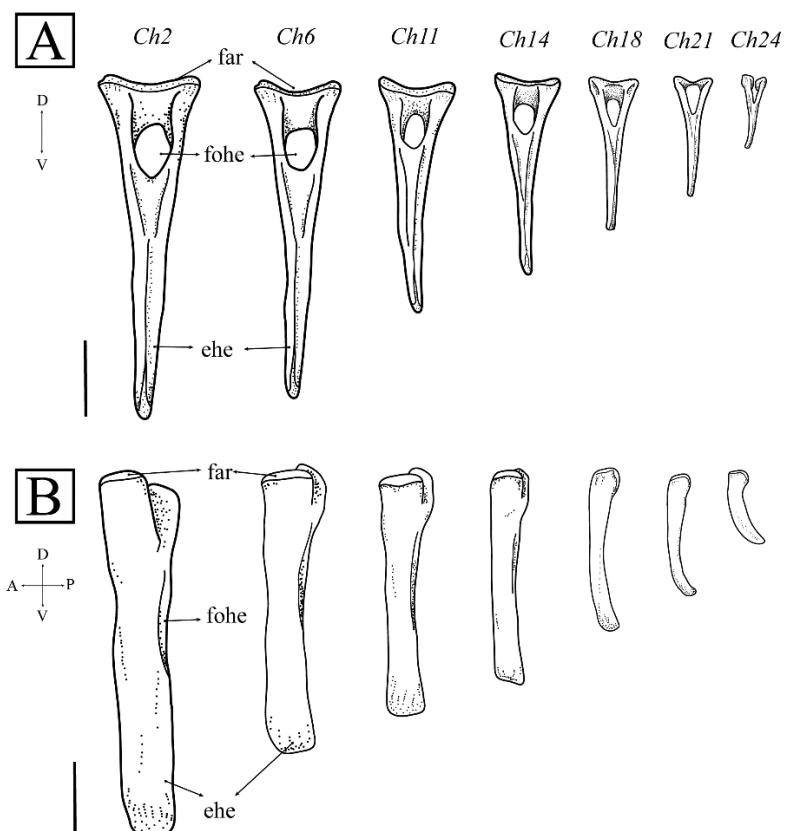


Figura 37- Chevrones (Ch) de *C. yacare* (CECOAL-AC-260). Vistas anterior (A) y lateral (B). **Escala:** 10mm. **Referencias:** ehe, espina hemal; far, faceta articular; fohe, foramen hemal.

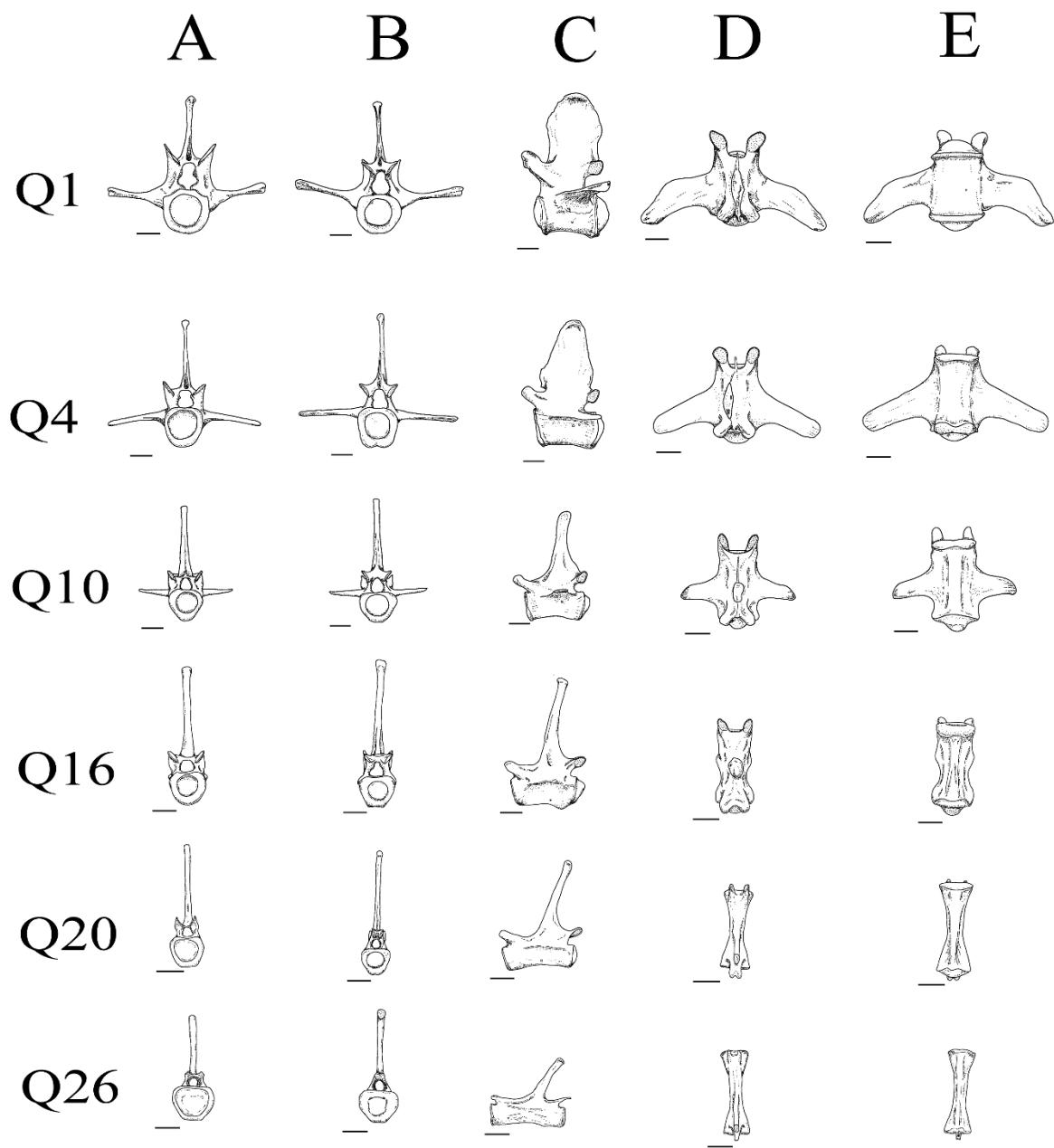


Figura 38- Vértebras caudales 1, 4, 10, 16, 20 y 26 (Q1-Q26) de *C. yacare* (CECOAL-AC-138). Vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) y ventral (E). Escala: 1cm.

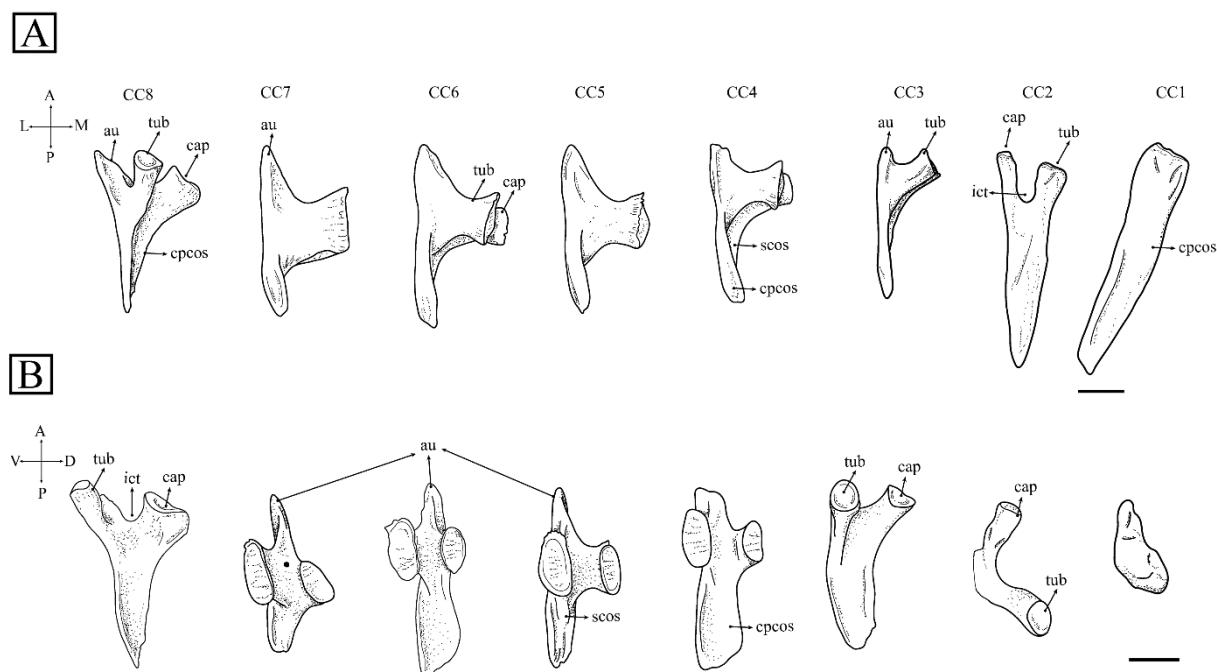


Figura 39- Costillas cervicales 1 a 8 (CC1-CC8) de *C. yacare* (CECOAL-AC-268). Vistas ventral (A) y medial (B). **Escala:** 1cm. **Referencias:** au, apófisis unciforme; cap, capítulo; cpcos, cuerpo costal; ict, incisura capítulo-tubercular; scos, surco costal; tub, tubérculo.

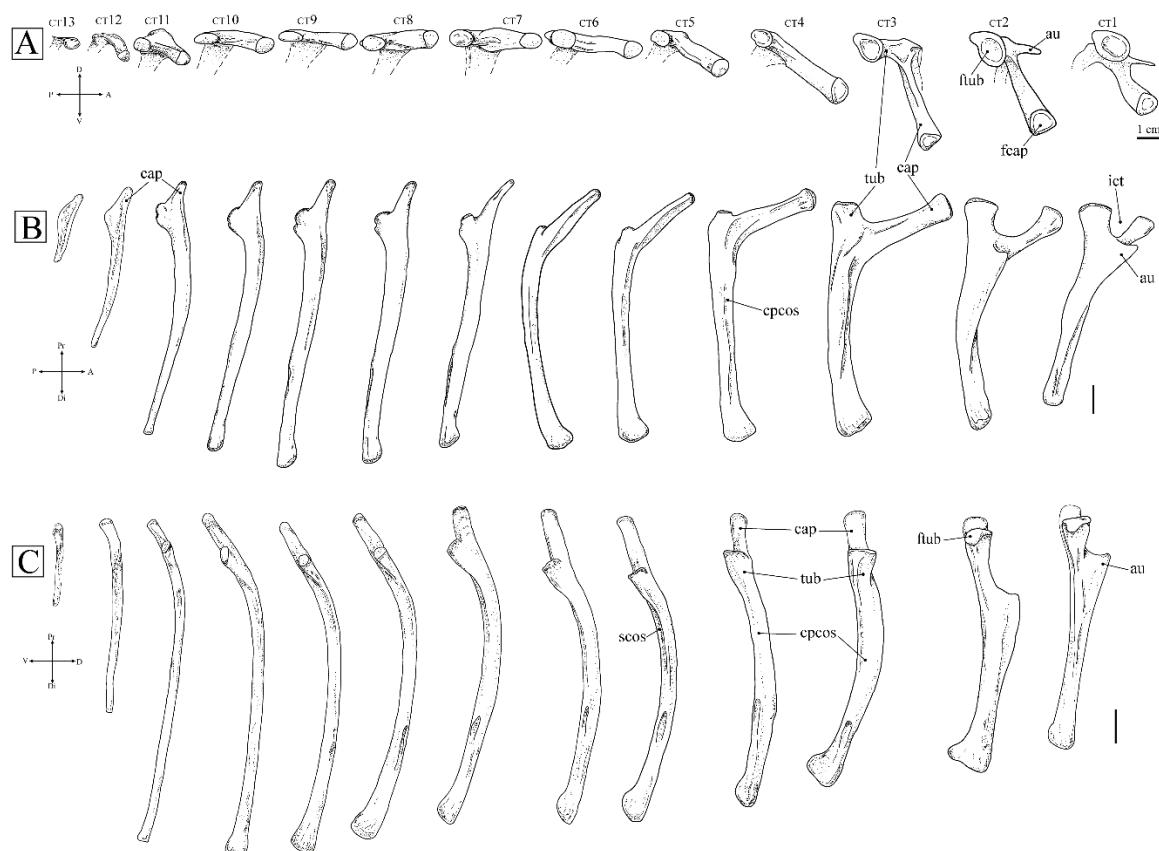


Figura 40- Costillas torácicas 1 a 13 (CT1-CT13) de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). Vistas proximal (A), dorsal (B) y proximal (C). **Escala:** 1cm. **Referencias:** au, apófisis unciforme; cap, capítulo; cpcos, cuerpo costal; fcap, faceta capitular; ftub, faceta tubercular; ict, incisura capítulo-tubercular; scos, surco costal; tub, tubérculo.

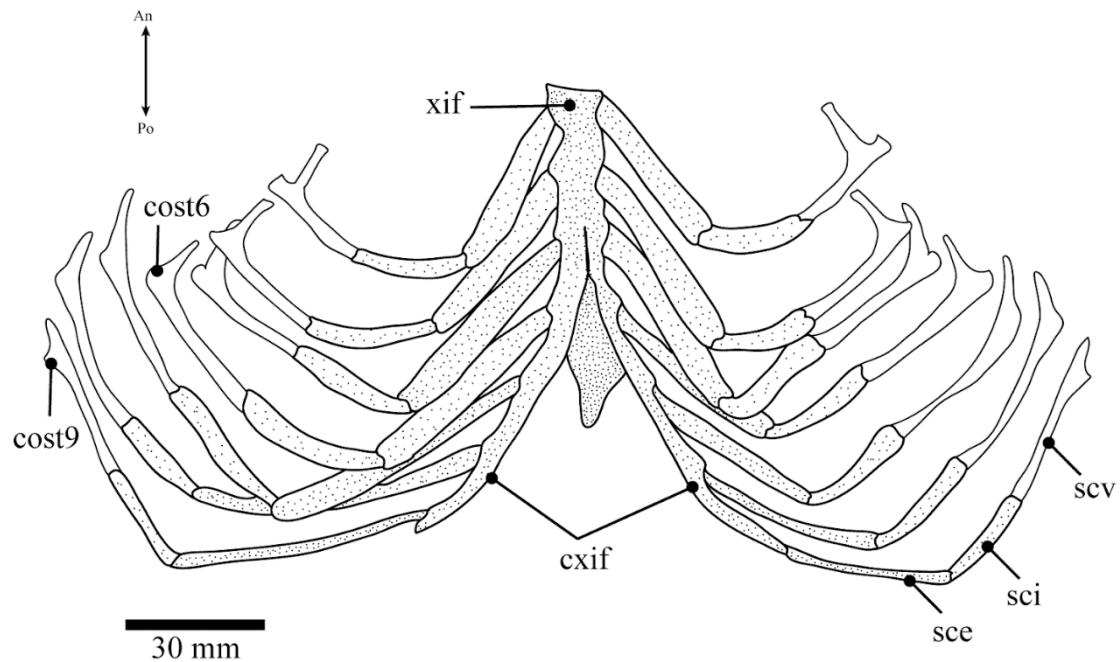


Figura 41- Caja torácica parcial de *C. yacare* juvenil (CECOAL-AC-264). Reinterpretado con base en Figueiredo *et al.* (2015a). Puntillado: cartílago. **Escala:** 3 cm. **Referencias:** cost6, costilla seis; cost9, costilla nueve; csif, cuernos xifoideos; sce, segmento costal external; sci, segmento costal intermedio; scv, segmento costal vertebral; xif, xifiesternón.

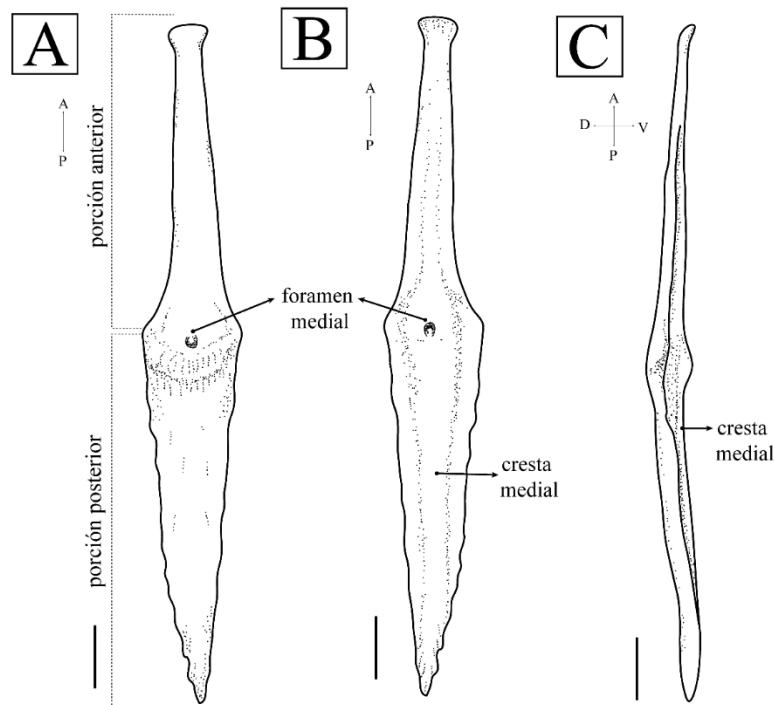


Figura 42- Interclavícula de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). Vistas dorsal (A), ventral (B) y lateral (C). **Escala:** 10 mm.

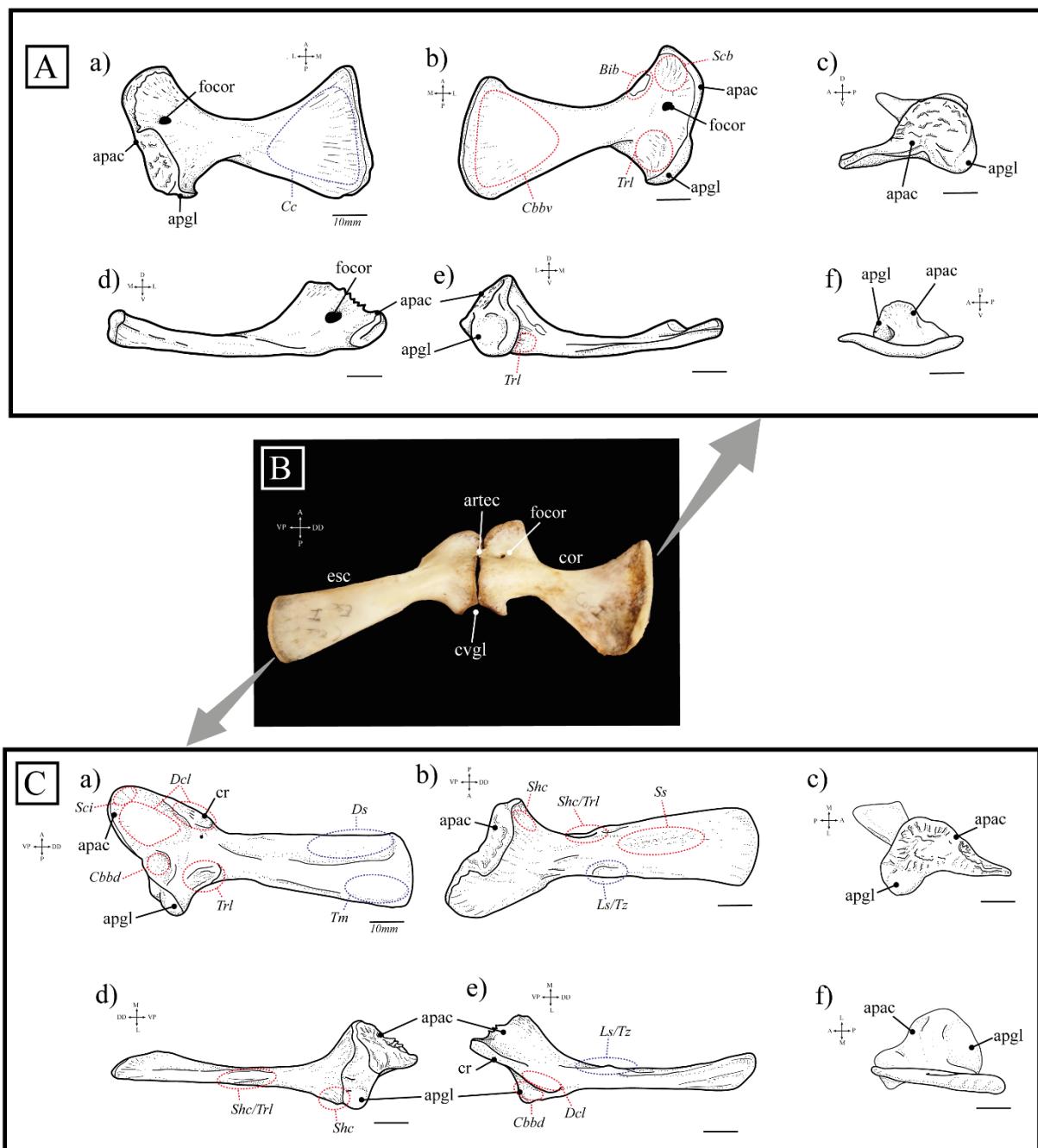


Figura 43- Escápelocoracoides izquierdo de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). A) Coracoides en vista dorsal (a), ventral (b), lateral (c), anterior (d), posterior (e), medial(f). **B)** Cintura articulada. **C)** Escápula. Vistas: a) lateral (a), medial (b), ventroproximal(c), posterior(d), anterior(e), dorsodistal (f). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm.

Referencias: apac, apófisis acromial; apgl, apófisis glenoidea; artec, articulación escápulo-coracoideo; Bbi, *m. biceps brachii*; Cbbd, *m. coracobrachialis brevis dorsalis*; Cbbv, *m. coracobrachialis brevis ventralis*; Cc, *m. costocoracoideus*; cor, coracoides; cr, cresta; cvgl, cavidad glenoidea; Dcl, *m. deltoideus scapularis*; Ds, *m. deltoideus scapularis*; esc, escápula; focor, foramen coracoideo; Ls, *m. levator scapulae*; Scb, *m. supracoracoideus brevis*; Sci, *m. supracoracoideus intermedius*; Shc, *m. scapulohumeralis caudalis*; Ss, *m. suprascapularis*; Tm, *m. teres major*; Trl, *m. triceps longus*; Tz, *m. trapezium*.

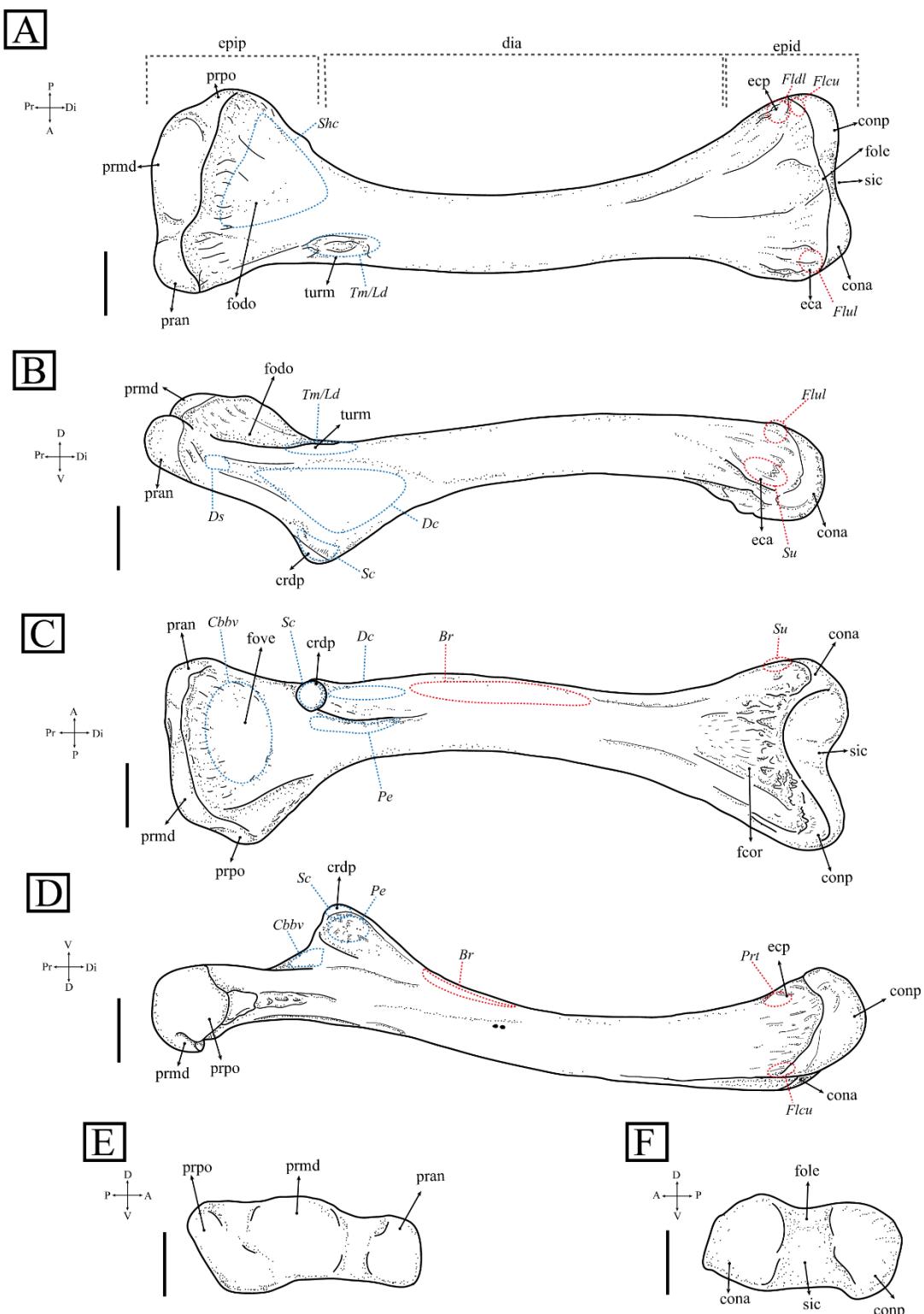


Figura 44- Húmero izquierdo de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). Vista dorsal (A), anterior (B), ventral (C), posterior (D), proximal (E) y distal (F). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm. **Referencias:** Br, *m. brachialis*; Cbbv, *m. coracobrachialis brevis ventralis*; cona, cóndilo anterior; comp, cóndilo posterior; crdp, cresta deltopectoral; Dc, *m. deltoideus clavicularis*; dia, diáfisis; Ds, *m. deltoideus scapularis*; eca, epicóndilo anterior; ecp, epicóndilo posterior; epid, epífisis distal; epip, epífisis proximal; fcor, fosa coronoidea; Flcu, *m. flexor carpi ulnaris*; Fldl, *m. flexor digitorum longus*; Flul, *m. flexor ulnaris*; fodo, fosa dorsal; fole, fosa del olecranon; fove, fosa ventral; Ld, *m. latissimus dorsi*; Pe, *m. pectoralis*; pran, prominencia anterior; prmd, prominencia medial; prpo, prominencia posterior; Prt, *m. pronator teres*; Sc, *m. supracocaoideus*; Shc, *m. scapulohumeralis caudalis*; sic, surco intercondilar; Su, *m. supinator*; Tm, *m. teres major*; turm, tuberosidad del redondo mayor.

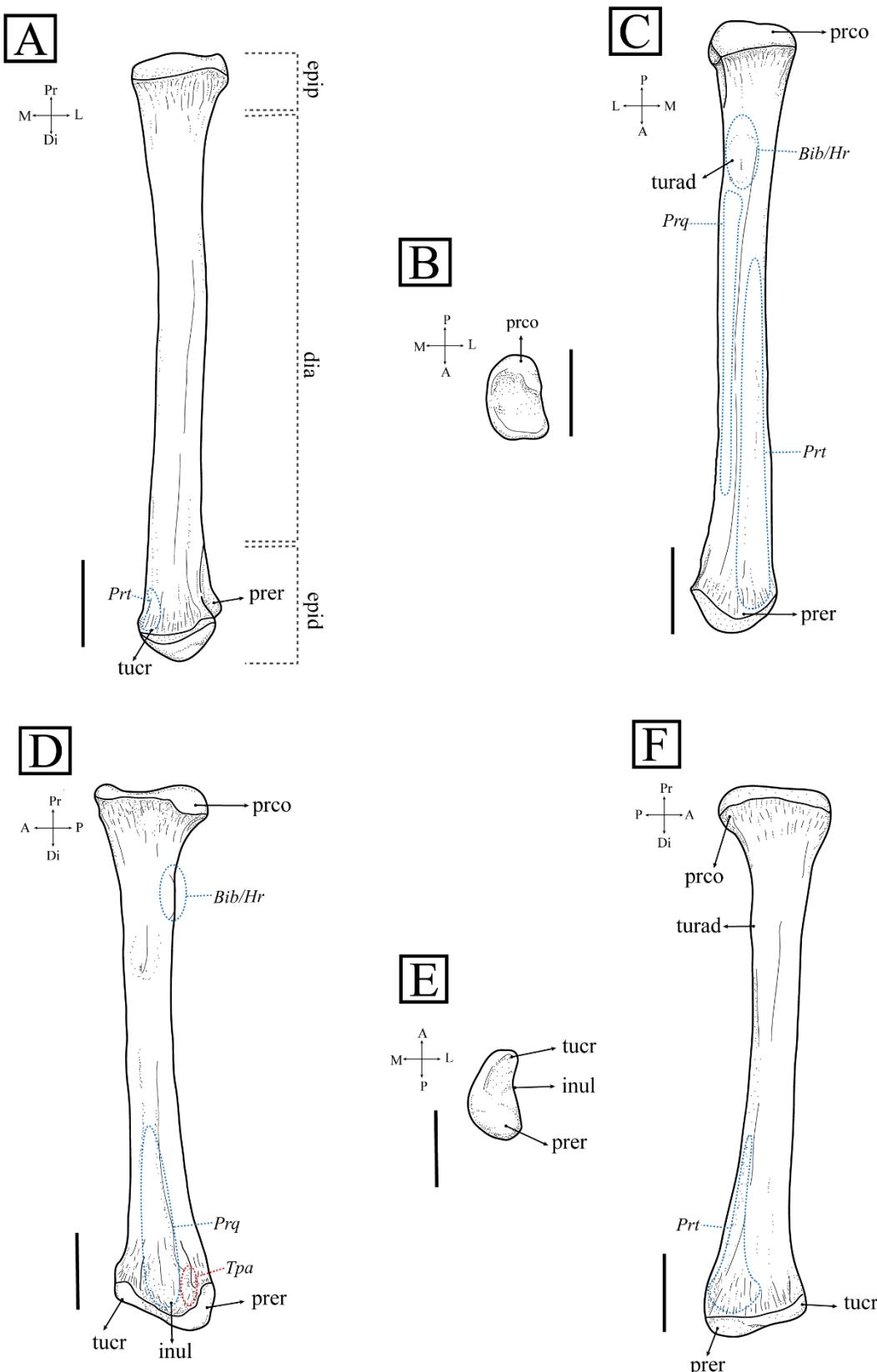


Figura 45- Radio izquierdo de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). Vista anterior (A), proximal (B), posterior (C), lateral (D), distal (E) y medial (F). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm. **Referencias:** Bib, *m. bíceps brachii*; dia, diáfisis; epid, epífisis distal; epip, epífisis proximal; Hr, *m. humeroradialis*; inul, incisura ulnar; prco, proceso coronoides; prer, proceso estiloides radial; Prq, *m. pronator quadratus*; Prt, *m. pronator teres*; Tpa, *m. transversus palmaris*; tucr, tubérculo craneal; turad, tubérculo radial.

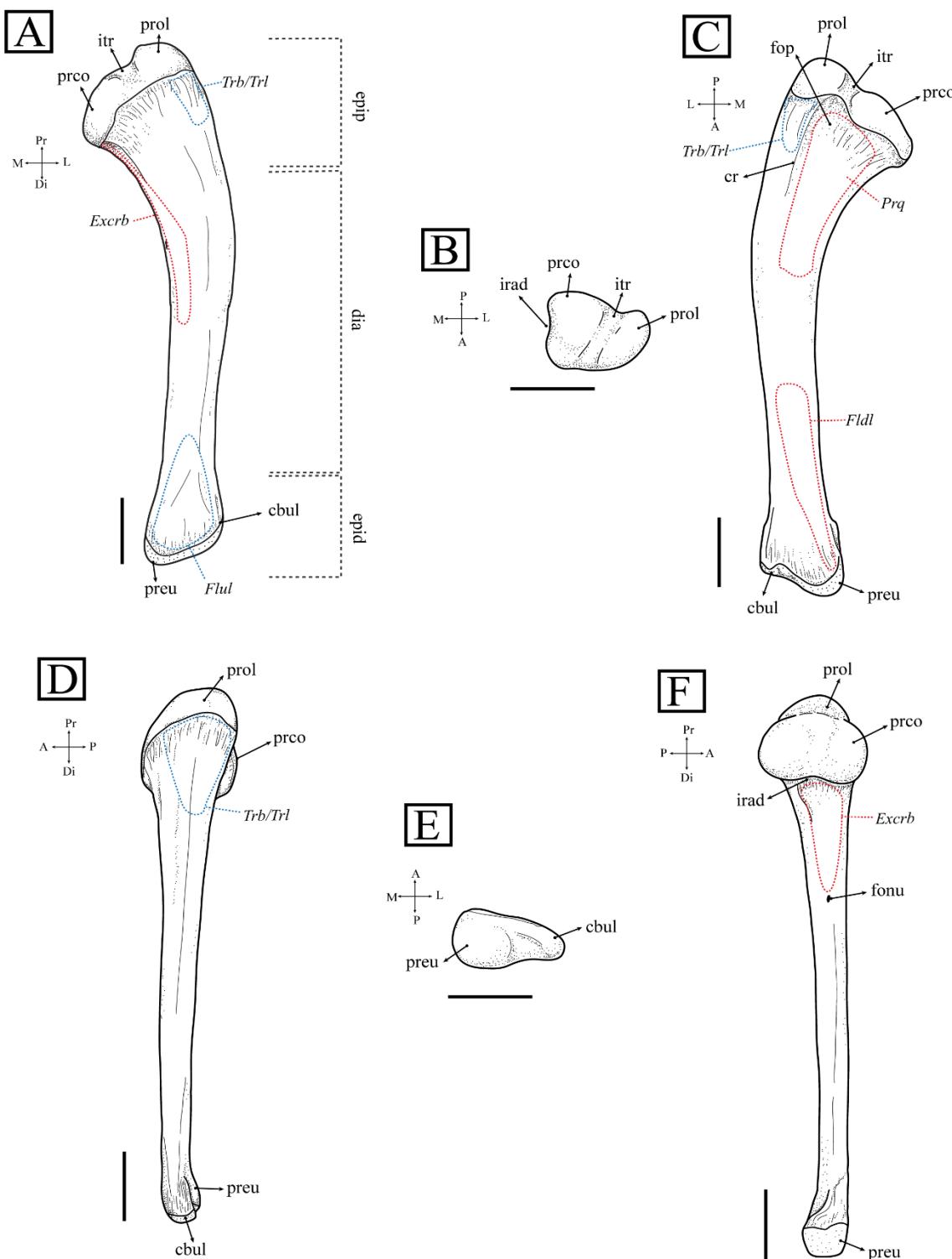


Figura 46- Ulna izquierda de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). Vista anterior (A), proximal (B), posterior (C), lateral (D), distal (E) y medial (F). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm. **Referencias:** cbul, cabeza ulnar; cr, cresta; dia, diáfisis; epid, epífisis distal; epip, epífisis proximal; Excrb, *m. extensor carpi radialis brevis*; Fldl, *m. flexor digitorum longus*; Flul, *m. flexor ulnaris*; fonu, foramen nutricio; fop, fosa posterior; irad, incisura radial; itr, incisura troclear; proco, proceso coronoides; preu, proceso estiloides ulnar; prol, proceso olécranon; Prq, *m. pronator quadratus*; Trb, *m. triceps brevis*; Trl, *m. triceps longus*.

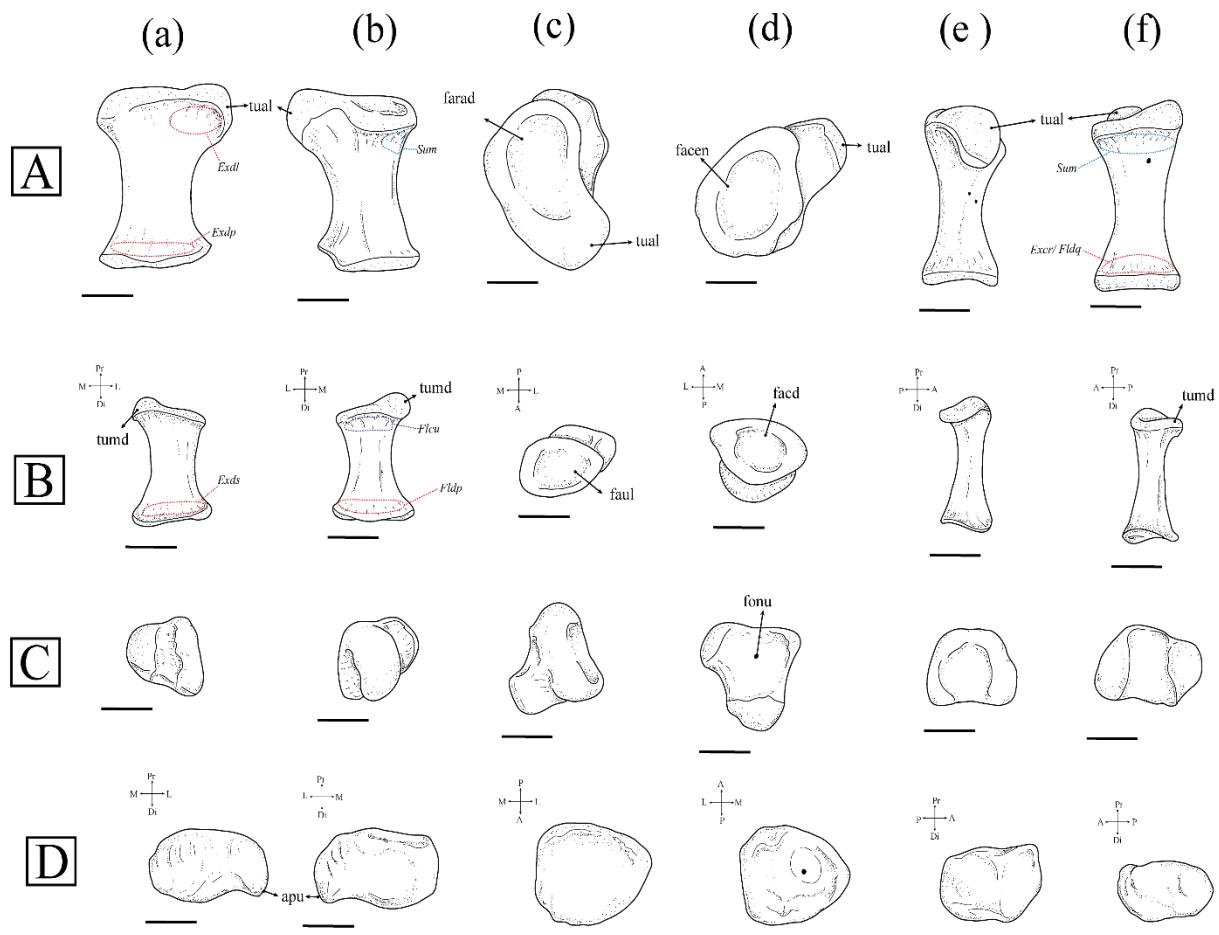


Figura 47- Basipodio anterior izquierdo de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). A) Radial. **B)** Ulnar. **C)** Pisiforme. **D)** Carpal distal III+IV+V. Vistas anterior (a), posterior (b), proximal (c), distal (d), lateral (e) y medial (f). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm. **Referencias:** apu, apófisis unciforme; Exdl, *m. extensor digitorum longus*; Exdp, *m. extensor digitorum profundis*; Exds, *m. extensor digitorum superficialis*; facd, faceta de articulación con el carpal distal; facen, faceta de articulación con el central; farad, faceta de articulación con el radio; Flcu, *m. flexor carpi ulnaris*; Fldp, *m. flexor digitorum profundis*; Fldq, *m. flexor digiti quinti*; fonu, foramen nutricio; Sum; *m. supinator manus*; tual, tubérculo anterolateral; tumd, tubérculo medial.

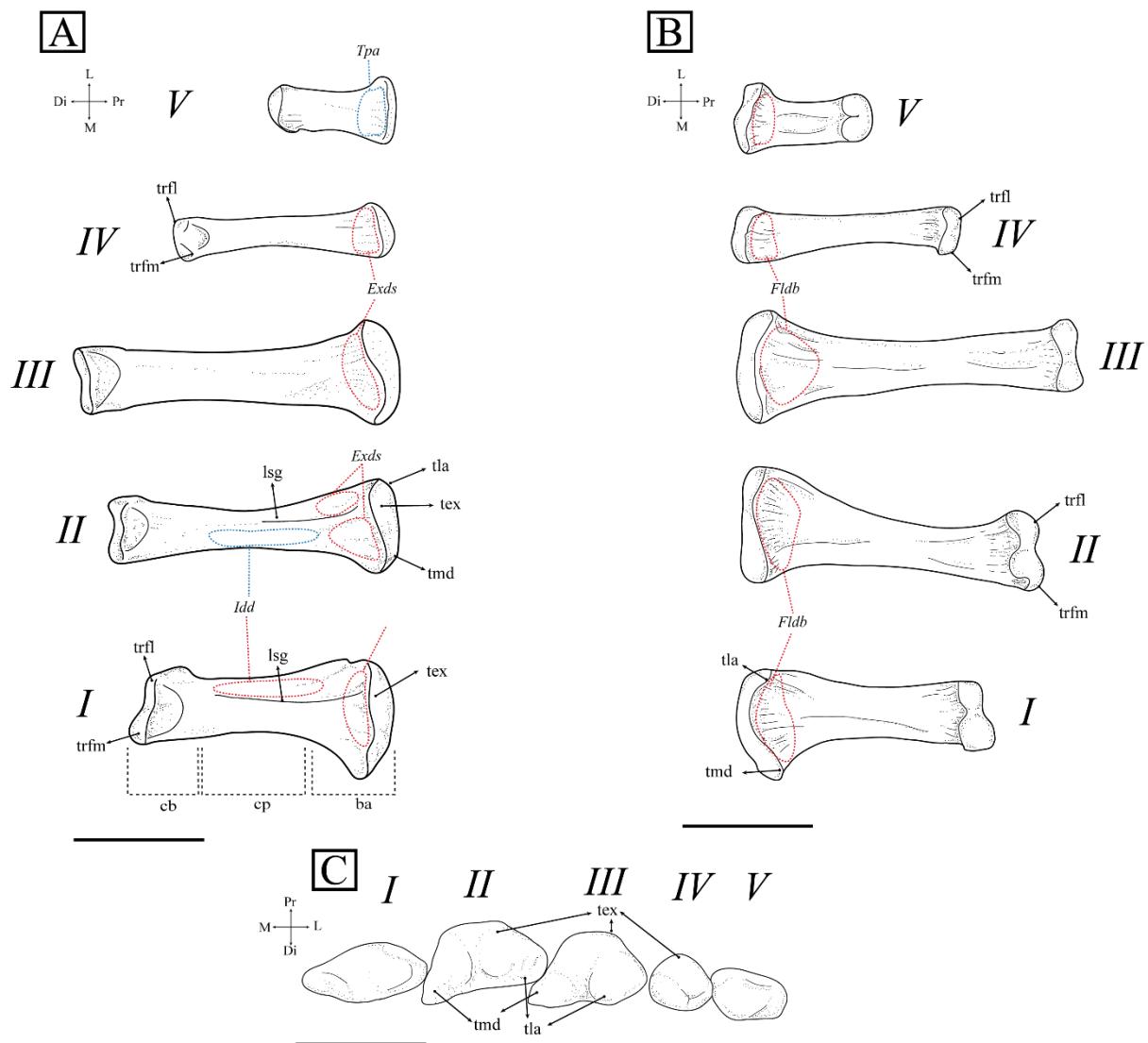


Figura 48- Metacarpales derechos de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). Vista dorsal (A), ventral (B) y proximal (C). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm. **Referencias:** ba, base; cb, cabeza; cp, cuerpo; Exds, *m. extensor digitorum superficialis*; Fldb, *m. flexor digitorum brevis*; Idd, *m. interdigitalis dorsalis*; lsg, línea sagital; tex, tubérculo extensor; tla, tubérculo lateral; tmd, tubérculo medial; Tpa, *m. transversus palmaris*; trfl, tróclea flexora lateral; trfm, tróclea flexora medial.

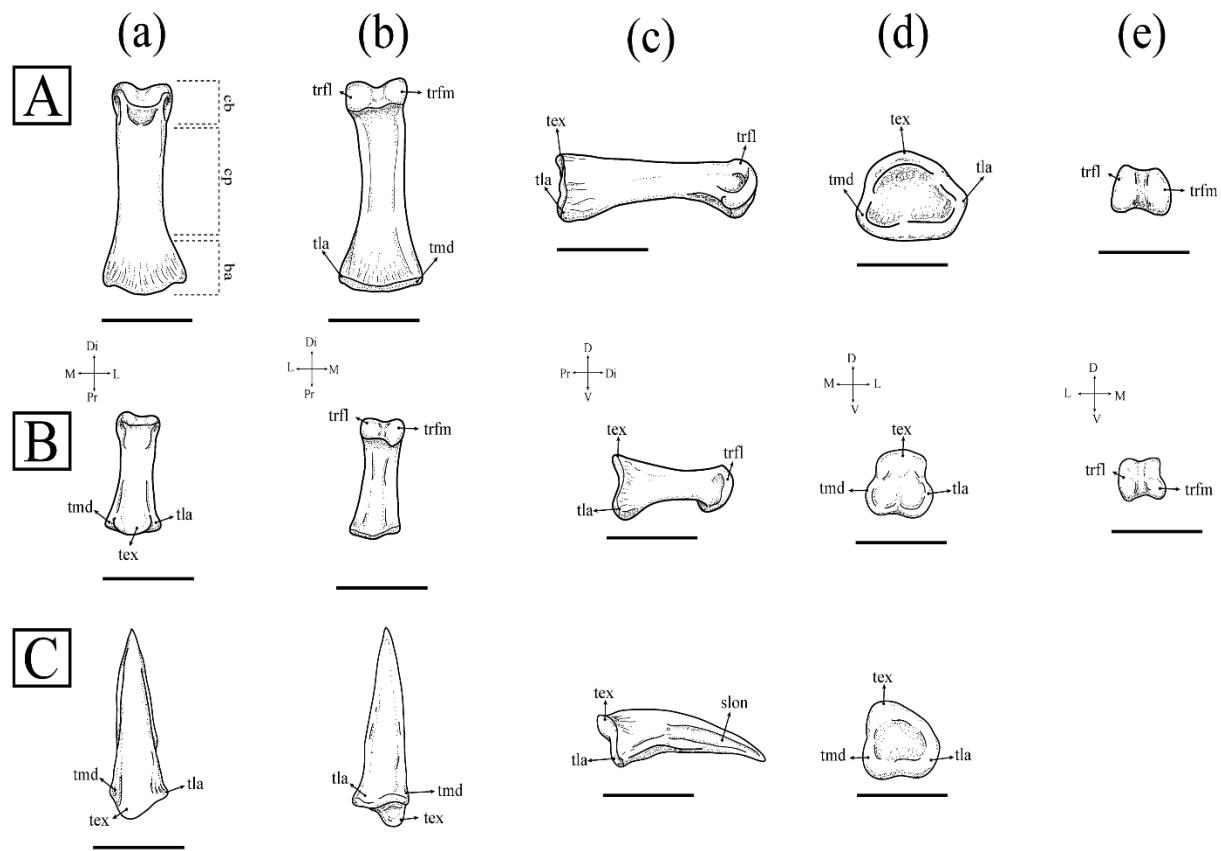


Figura 49- Falanges derechas de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). A) Falange proximal I. **B)** Falange mediodistal III. **C)** Falange ungual I. Vistas dorsal (a), ventral (b), lateral (c), proximal (d) y distal (e).

Escala: 10 mm. **Referencias:** ba, base; cb, cabeza; cp, cuerpo; slon, surco longitudinal; tex, tubérculo extensor; tla, tubérculo lateral; tmd, tubérculo medial; trfl, tróclea flexora lateral; trfm, tróclea flexora medial.

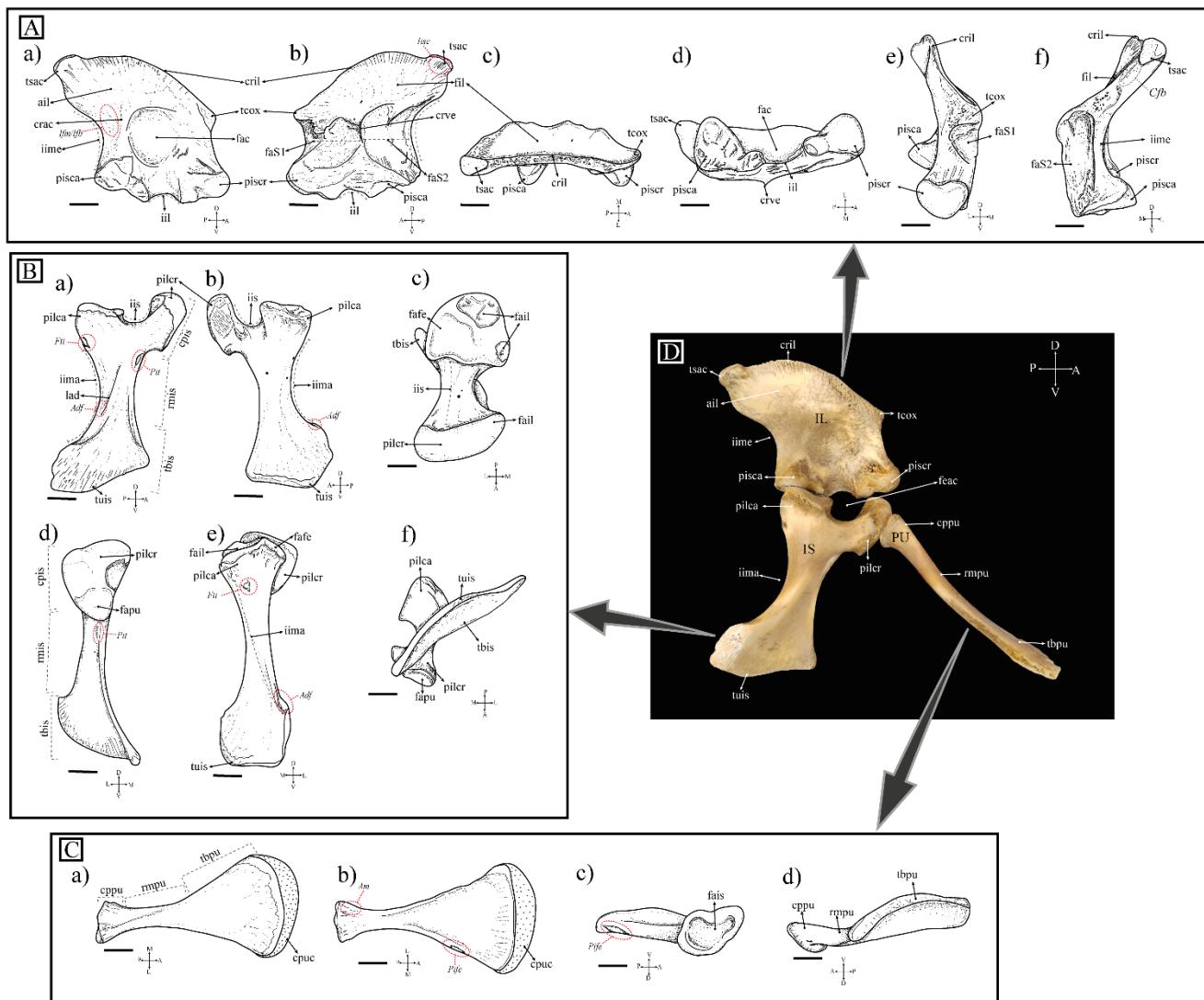


Figura 50- Cintura pélvica derecha de *C. yacare* (CECOAL-AC-260). A) Ilión en vista lateral (a), medial (b), dorsal (c), ventral (d), anterior (e) y posterior (f). **B)** Isquion en vista lateral (a), medial (b), dorsal (c), anterior (d), posterior (e) y ventral (f). **C)** Pubis en vista dorsal (a), ventral (b), anteromedial (c) y posterolateral (d). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10mm. **Referencias:** Adf, *m. adductor femoris*; ail, ala ilíaca; Am, *m. ambiens*; Cfb, *m. caudofemoralis brevis*; cpis, cuerpo isquiático; cppu, cuerpo pélvico; cpuc, cartílago pélvico craneal; crac, cresta acetabular; cril, cresta iliaca; crve, cresta vertical; fac, fosa acetabular; fafe, faceta articular con el fémur; fail, faceta articular con el ilión; fais, faceta articular con el isquion; fapu, faceta articular con el pubis; faS1, faceta articular de la S1; faS2, faceta articular de la S2; feac, fenestra acetabular; fil, fossa iliaca; Fti, *m. flexor tibialis internus*; Ifb, *m. iliofibularis*; Ifm, *m. iliofemoralis*; ill, incisura iliaca; iima, incisura isquiática mayor; iime, incisura isquiática menor; iis, incisura isquiática; lisc, *m. ilioisquiocaudalis il*, ileon; is, isquion; lad, línea de aductores; Pife, *m. puboisquiofemoralis externus*; pilca, proceso iliaco caudal; pilcr, proceso iliaco craneal; pisca, proceso isquiático caudal; piscr, proceso isquiático craneal; Pit, *m. puboischiotibialis*; pu, pubis; rmis, rama isquiática; rmpu, rama pélvica; tbis, tabla isquiática; tbpu, tabla pélvica; tcox, tuberosidad coxal; tsac, tuberosidad sacral; tuis, tuberosidad isquiática.

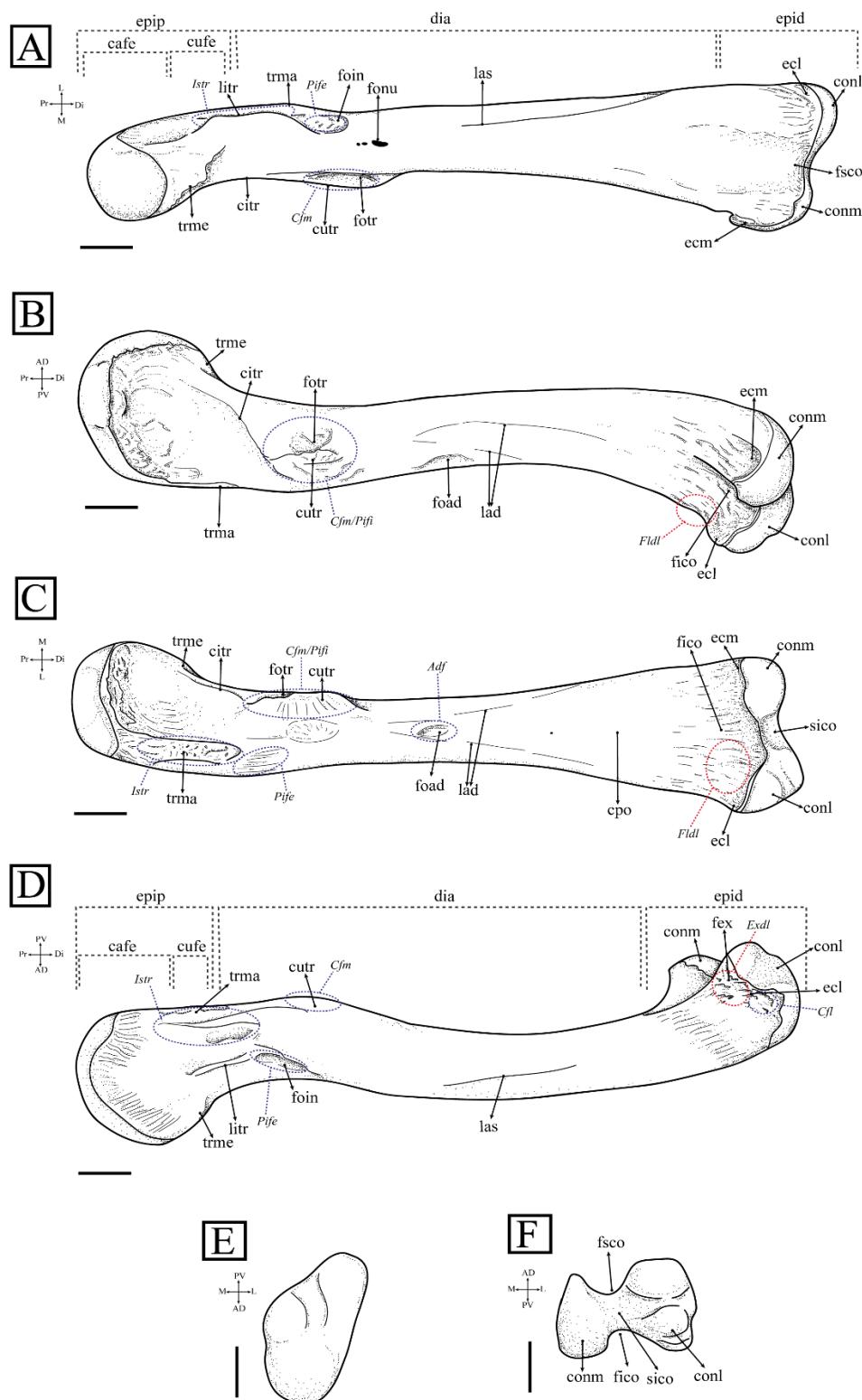


Figura 51- Fémur izquierdo de *C. yacare* (CECOAL-AC-260). Vista anterodorsal (A), medial (B), posteroventral (C), lateral (D), proximal (E) y distal (F). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10mm. **Referencias:** Adf, *m. adductor femoralis*; cafe, cabeza del fémur; Cfl, *m. caudofemoralis longus*; Cfm, *m. caudofemorales*; citr, cresta intertrocántérica; conl, cóndilo lateral; connm, cóndilo medial; cpo, cara poplítea; cufe, cuello del fémur; cutr, cuarto trocánter; dia, diáfisis; ecl, epicóndilo lateral; ecm, epicóndilo medial; epid, epífisis distal; epip, epífisis proximal; Exdl, *m. extensor digitorum longus*; fex, fosa extensora; fico, fosa intercondilar; Flfl, *m. flexor digitorum longus*; foad, fosa de aductores; foin, fosa innominada; fonu, foramen nutricio; fotr, fosa trocantérica, fsco, fosa supracondilar; Istr, *m. isquiotrochantericus*; lad, línea de aductores; las, línea áspera; litr, línea intertrocántérica; Pife, *m. puboisquiofemoralis externus*; Pifi, *m. puboischiofemoralis internus*; sico, surco intercondilar; trma, trocánter mayor; trme, trocánter menor.

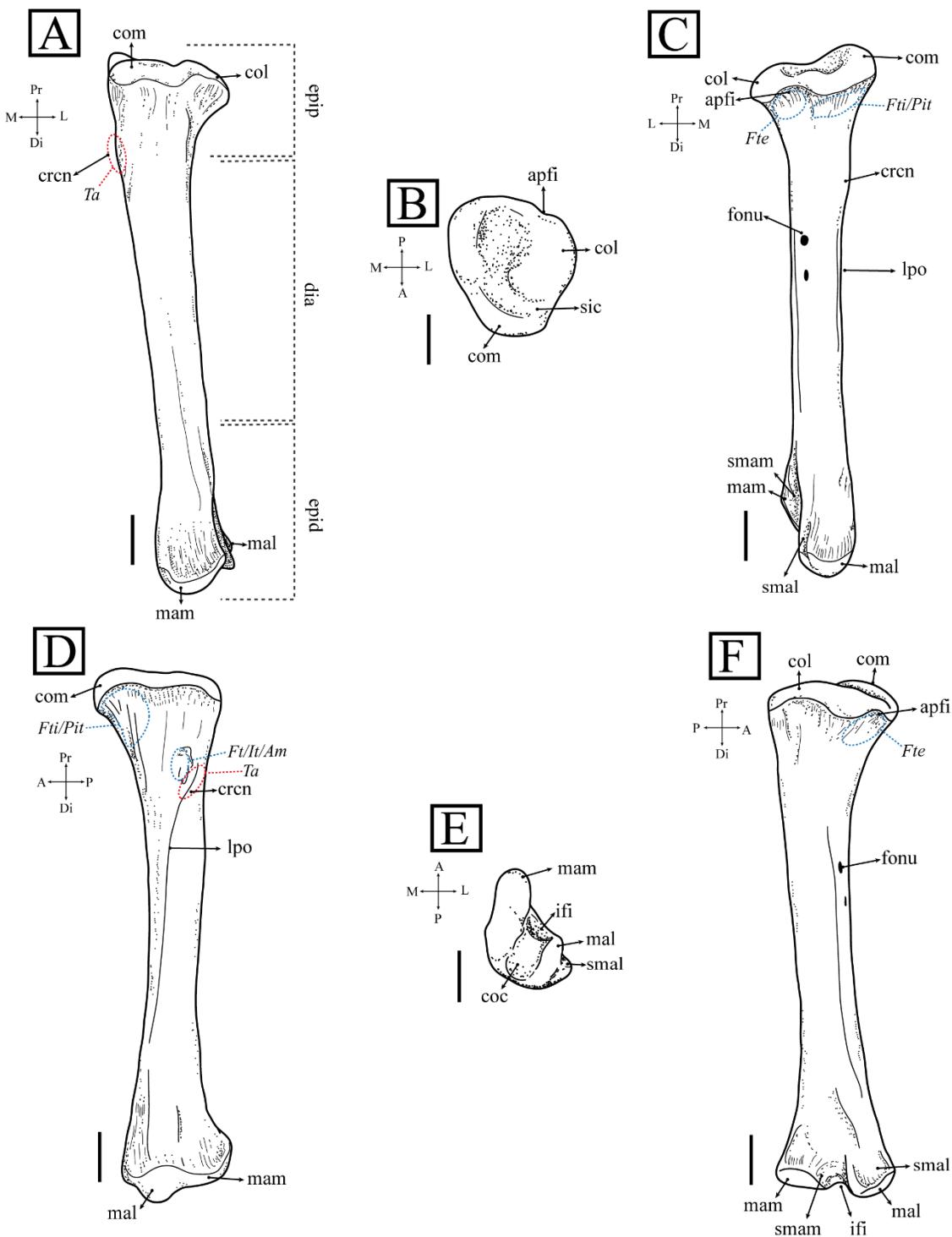


Figura 52- Tibia izquierda de *C. yacare* (CECOAL-AC-260). Vista anterior (A), proximal (B), posterior (C), lateral (D), distal (E) y medial (F). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm. **Referencias:** Am, *m. ambiens*; apfi, articulación proximal con la fíbula; col, cóndilo lateral; com, cóndilo medial; cren, cresta cnemial; dia, diáfisis; epid, epífisis distal; epip, epífisis proximal; fonu, foramen nutritivo; Ft, *mm. femorotibiales*; Fte, *m. femorotibialis externus*; Fti, *m. femorotibialis internus*; ifi, incisura fibular; It, *m. ischiotibialis*; lpo, línea poplítea; mal, maléolo lateral; mam, maléolo medial; Pit, *m. puboischiotibialis*; sic, surco intercondilar; smal, surco maleolar lateral; smam, surco maleolar medial; Ta, *m. tibialis anterior*.

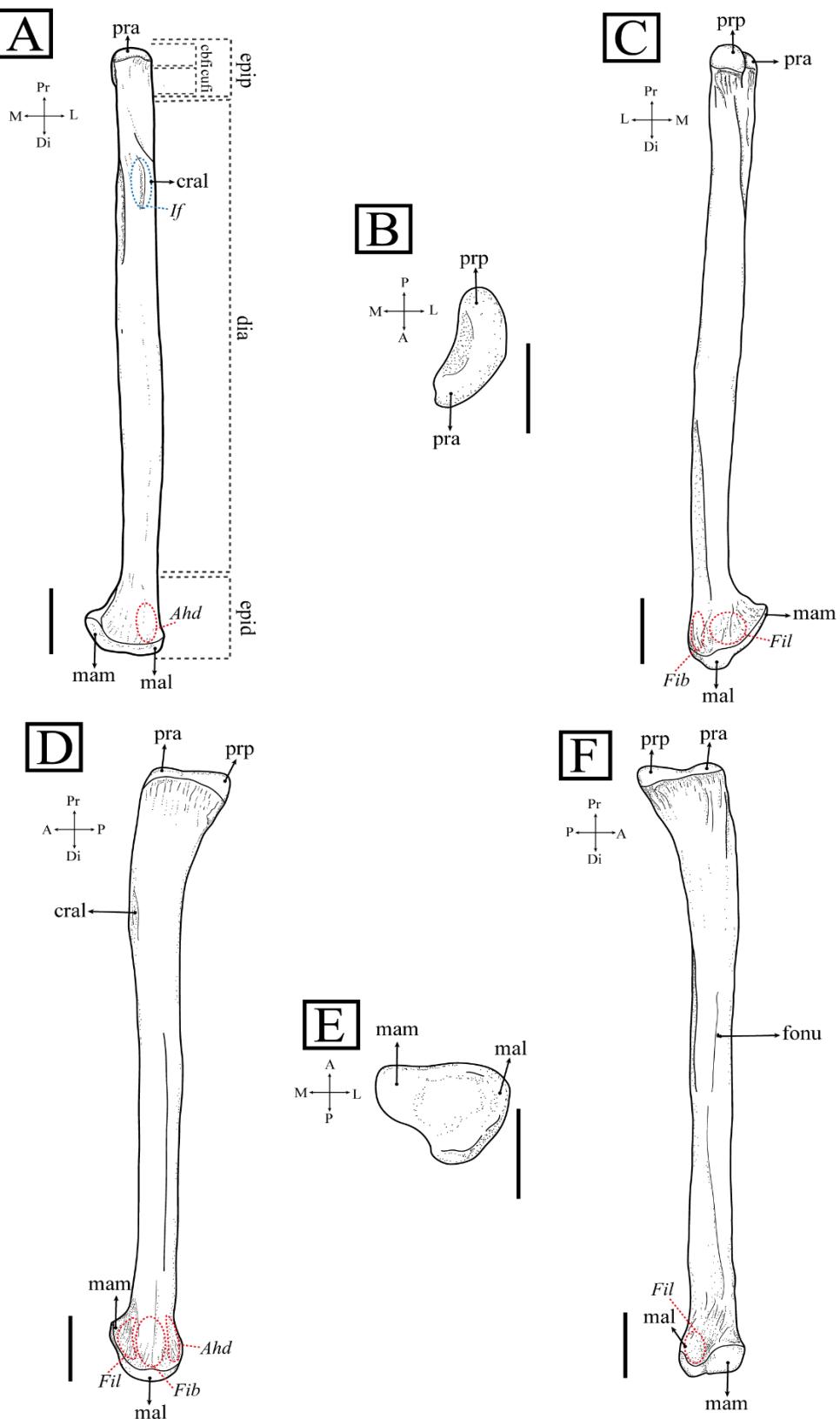


Figura 53- Fíbula izquierda de *C. yacare* (CECOAL-AC-260). Vista anterior (A), proximal (B), posterior (C), lateral (D), distal (E) y medial (F). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm. **Referencias:** Ahd, m. aductor hallux dorsi; cral, cresta anterolateral; dia, diáfisis; epid, epífisis distal; epip, epífisis proximal; Fib, m. fibularis brevis; Fil, m. fibularis longus; fonu, foramen nutrício; If, m. iliofemoralis; mal, maleólogo lateral; mam, maleólogo medial; pra, prominencia anterior; prp, prominencia posterior.

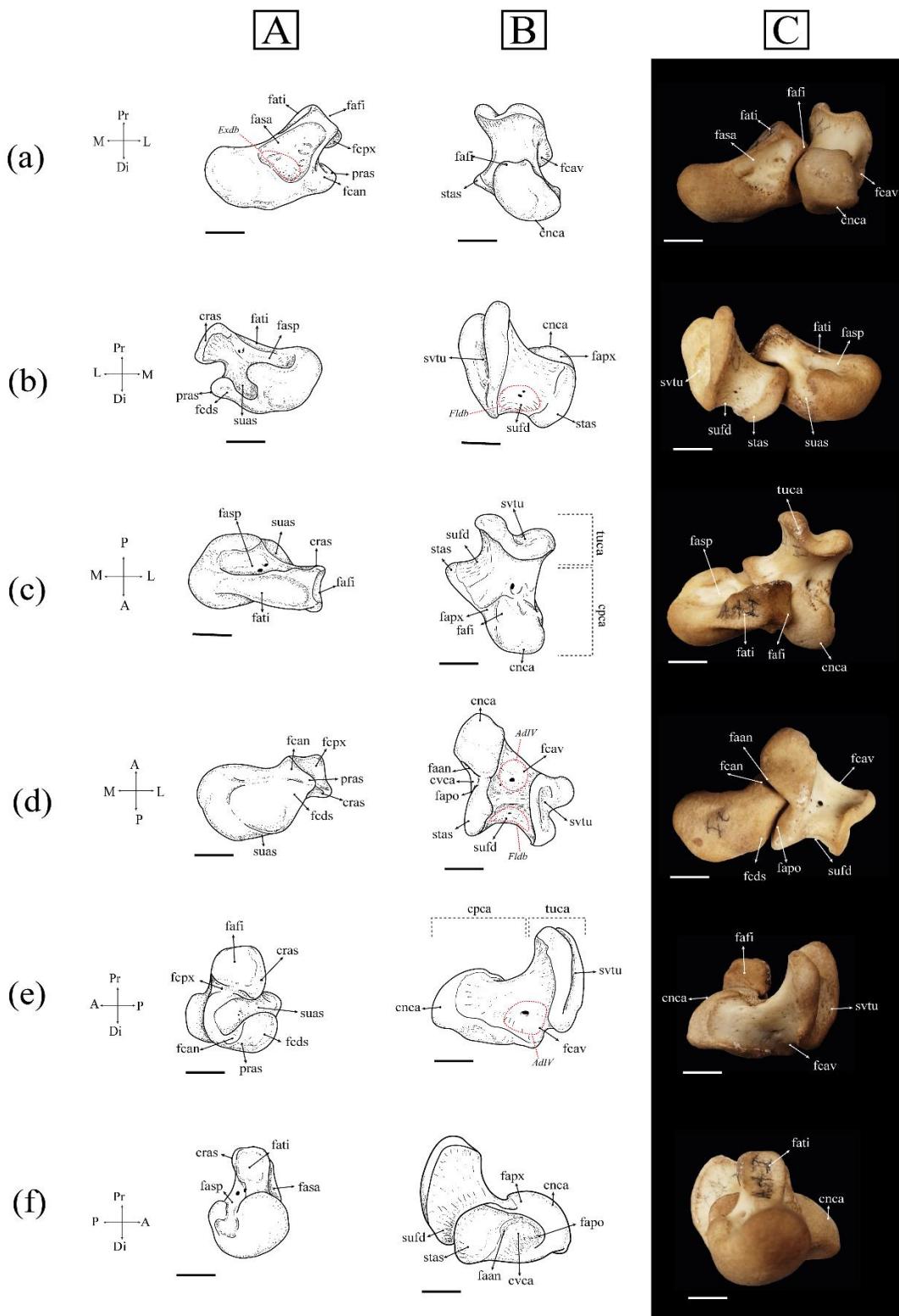


Figura 54- Tarsales proximales izquierdos de *C. yacare* (CECOAL-AC-260). A) Astrágalo. B) Calcáneo. C) Huesos en articulación. Vistas anterior (a), posterior (b), proximal (c), distal (d), lateral (e) y medial (f). Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm. **Referencias:** adIV, *m. abductor digitri IV*; cnca, cóndilo del calcáneo; cpcá, cuerpo calcáneo; cras, cresta astragalalar; cvca, cavidad calcánea; Exdb, *m. extensor digitalis brevis*; faan, faceta astragalalar anterior; fafi, faceta de articulación fibular; fapo, faceta astragalalar posterior; fapx, faceta astragalalar proximal; fasa, fosa astragalalar anterior; fasp, fosa astragalalar posterior; fati, faceta de articulación tibial; fcan, faceta calcánea anterior; fcav, fosa calcánea ventral; fcpx, faceta calcánea proximal; fcs, faceta calcánea distal; FlDb, *m. flexor digitorum brevis*; pras, proceso astragalalar; stas, sustentáculo del astrágalo; suas, surco astragalalar; sufD, surco flexor digital; svtu, surco vertical del tubérculo; tuca, tubérculo calcáneo.

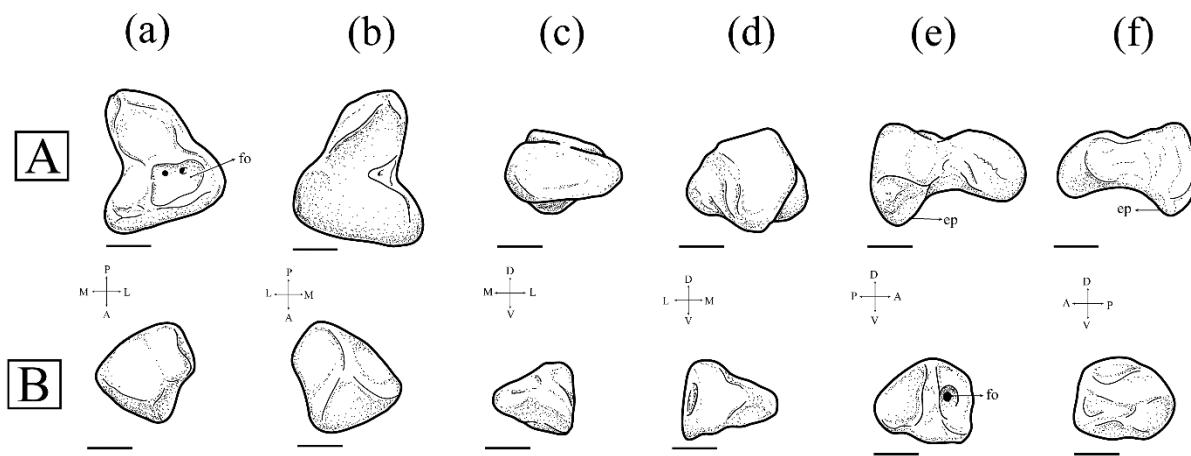


Figura 55- Tarsales distales izquierdos de *C. yacare* (CECOAL-AC-266). A) Tarsal distal IV. B) Tarsal distal III. Vistas dorsal (a), ventral (b), anterior (c), posterior (d), medial (e) y lateral (f). Escala: 10 mm.

Referencias: ep, eminencia posterior; fo, foramen.

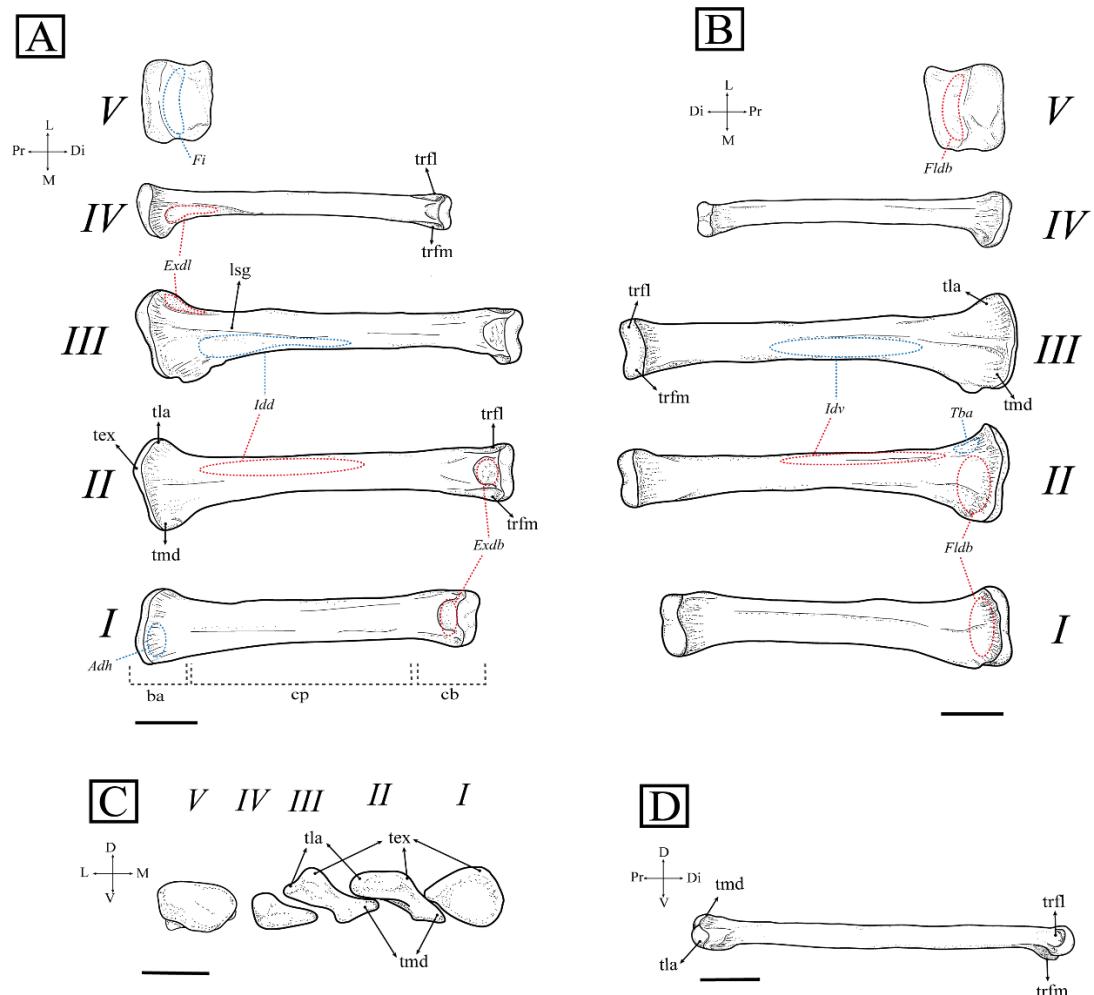


Figura 56- Metatarsos izquierdos de *C. yacare* (CECOAL-AC-260). Vista dorsal (A), ventral (B) y proximal (C). D) Metatarso II en vista lateral. Se muestran el origen (rojo) e inserción (azul) de algunos músculos con evidente correlación ósea. **Escala:** 10 mm. **Referencias:** ba, base; cb, cabeza; cp, cuerpo; Exdb, *m. extensor digitorum brevis*; Exdl, *m. extensor digitorum longus*; Fldb, *m. flexor digitorum brevis*; Idd, *m. interdigitalis dorsalis*; Idv, *m. interdigitalis ventralis*; lsg, línea sagital; Tba, *m. tibialis anterior*; tex, tubérculo extensor; tla, tubérculo lateral; tmd, tubérculo medial; trfl, tróclea flexora lateral; trfm, tróclea flexora medial.